

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**DISTRIBUCIÓN DE LUZ EN CANOPIAS FORESTALES EN SISTEMA
SILVOPASTORIL**

por

**Juan Francisco DURÁN FERNANDEZ
Pedro FREDERICK MIGUEZ**

**Trabajo final de grado
presentado como uno de los
requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo**

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2025**

Este Trabajo Final de Grado se distribuye bajo licencia
"Creative Commons **Reconocimiento – No Comercial**".



PÁGINA DE APROBACION

Trabajo final de grado aprobado por:

Directores:

Ing. Agr. (Mag.) Carolina Munka

Ing. Agr. (Mag.) Gina Dogliotti

Tribunal:

Ing. Agr. (Dr.) Jaime González Talice

Ing. Agr. (Dra.) Vivian Severino

Ing. Agr. (Mag.) Carolina Munka

Fecha:

7 de agosto de 2025

Estudiante:

Juan Francisco Durán Fernandez

Pedro Frederick Miguez

AGRADECIMIENTOS

En primera instancia, queremos agradecer a la Facultad de Agronomía de la Universidad de la República por brindarnos los conocimientos durante toda la carrera.

A nuestras directoras de tesis, Gina Dogliotti y Carolina Munka, por su dedicación y permanente disposición.

A Jaime González por sus constantes aportes y sugerencias que enriquecieron nuestro trabajo.

A la Estación Experimental Bernardo Rosengurt por permitirnos llevar a cabo nuestra investigación en sus instalaciones.

Por último, y muy especialmente, a nuestras familias, amigos y a todas aquellas personas que formaron parte de nuestra carrera y nos brindaron su apoyo incondicional.

TABLA DE CONTENIDO

PÁGINA DE APROBACION.....	3
AGRADECIMIENTOS.....	4
LISTA DE TABLAS Y FIGURAS.....	6
RESUMEN.....	7
ABSTRACT.....	8
1 INTRODUCCIÓN.....	9
2 REVISIÓN BIBLIOGRAFICA.....	11
2.1 SISTEMAS AGROFORESTALES.....	11
2.1.1 Definición de sistemas agroforestales.....	11
2.2 SISTEMA SILVOPASTORIL.....	11
2.2.1 definición de sistema silvopastoril.....	11
2.3 INTERCEPCION DE LA LUZ EN LOS <i>EUCALYPTUS</i>	12
2.3.1 Arquitectura de la copa.....	12
2.3.2 Arquitectura de las hojas.....	14
2.4 DISTRIBUCIÓN DE LUZ EN LA COPA.....	15
2.5 RADIACION FOTOSINTETICAMENTE ACTIVA.....	15
2.5.1 Métodos de medición de luz par.....	16
2.5.2 Coeficiente de extinción lumínica.....	18
2.6 FACTORES QUE INFLUYEN EN LA DISTRIBUCION DE LUZ EN SISTEMAS SILVOPASTORILES.....	18
2.6.1 Efecto del arreglo espacial y densidad de plantación.....	18
2.6.2 Estacionalidad y ángulo solar.....	19
2.7 EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE LUZ EN EL ESTRATO HERBÁCEO Y EL PASTO.....	20
2.8 COMPARACIONES ENTRE ESPECIES.....	21
2.8.1 <i>Eucalyptus Dunnii Maiden</i>	21
2.8.2 <i>Eucalyptus Grandis W. Hill ex Maiden</i>	22
2.8.3 Largo de copa viva.....	23
3 OBJETIVOS.....	25
3.1 OBJETIVO GENERAL.....	25
3.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS.....	25
4 MATERIALES Y MÉTODOS.....	26
4.1 LOCALIZACION Y PERIODO EXPERIMENTAL.....	26
4.2 DESCRIPCIÓN DE LOS ENSAYOS.....	28
4.3 PLANIFICACIÓN DEL EXPERIMENTO.....	28
4.4 DESCRIPCIÓN DE LAS MEDICIONES.....	29
4.4.1 IAF e intercepción PAR.....	29
4.4.2 DAP y altura total.....	30
4.5 CONDICIONES CLIMATICAS.....	30
4.6 ANÁLISIS DE DATOS.....	31
4.6.1 Comparación de medias.....	31
4.6.2 Comparación de curvas de atenuación de luz.....	31
5 RESULTADOS.....	32
6 DISCUSIÓN.....	40
7 CONCLUSIÓN.....	46
8 BIBLIOGRAFÍA.....	47

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Figura 1	<i>Imagen satelital ampliada del ensayo de semillas</i>	27
Figura 2	<i>Imagen satelital ampliada del ensayo de clones</i>	27
Figura 3	<i>Esquema ilustrativo de los ensayos</i>	29
Figura 4	<i>Altura total y altura de copa viva en función de arreglo y especie</i>	32
Figura 5	<i>Volumen promedio por árbol en función de cada tratamiento</i>	33
Figura 6	<i>Altura de copa viva en función de la especie</i>	34
Figura 7	<i>Porcentaje de copa viva en función de la especie</i>	35
Figura 8	<i>Transmitancia relativa en función de arreglo y especie</i>	36
Figura 9	<i>Transmitancia relativa en función de profundidad de copa en el ensayo de semillas en verano</i>	37
Figura 10	<i>Transmitancia relativa en función de profundidad de copa en el ensayo de semillas en invierno</i>	38
Figura 11	<i>Transmitancia relativa en función de profundidad de copa en el ensayo de clones en verano</i>	39
Tabla 1	<i>Caracterización climática</i>	30

RESUMEN

En sistemas silvopastoriles (SSP), la arquitectura del dosel arbóreo regula la distribución vertical de la radiación, afectando la productividad del estrato herbáceo, el crecimiento del componente forestal y las condiciones micro climáticas en el sistema. Este trabajo evaluó la distribución vertical de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y la eficiencia de intercepción del dosel de dos especies de *Eucalyptus* (*E. grandis* y *E. dunnii*) bajo un sistema silvopastoril en la estación experimental Bernardo Rosengurtt, en Cerro Largo, Uruguay. Se compararon dos tipos de arreglo espacial (simple y triple fila) y dos tipos de material genético (semillas y clones), evaluando la transmisión de luz mediante mediciones PAR en distintos estratos verticales del dosel durante verano e invierno de 2024. Los resultados mostraron diferencias significativas entre especies y arreglos en la intercepción de luz. *E. grandis* presentó mayores volúmenes y alturas, pero una menor proporción de copa viva, lo que implicó mayor variabilidad en la transmitancia. Durante el verano, los árboles provenientes de semilla mostraron diferencias claras entre especies: *E. dunnii* presentó coeficientes de extinción lumínica más bajos que *E. grandis* tanto en arreglos simples como triples, lo que indica una mayor penetración de luz a través del dosel. En cambio, durante el invierno, esta relación se invirtió parcialmente: *E. dunnii* mostró mayor atenuación en el tratamiento simple, pero menor en el tratamiento triple. En material clonal, las diferencias entre especies fueron mínimas y los valores de k prácticamente equivalentes. Se observó también un efecto estacional sobre la atenuación lumínica, con valores de coeficiente de extinción más elevados en invierno. Estos resultados permitieron comprender cómo la arquitectura de copa y el arreglo espacial influyen en la disponibilidad de luz en sistemas silvopastoriles, información clave para optimizar la productividad forestal y forrajera en esquemas de uso múltiple del suelo. Este estudio destaca la importancia de un manejo adecuado de la selección de especies para optimizar la producción en este tipo de sistemas.

Palabras clave: sistemas silvopastoriles, *Eucalyptus grandis*, *Eucalyptus dunnii*, distribución vertical de luz, coeficiente de extinción

ABSTRACT

In silvopastoral systems (SPS), tree canopy architecture regulates the vertical distribution of radiation, affecting the productivity of the herbaceous layer, the growth of the forest component, and the microclimatic conditions in the system. This work evaluated the vertical distribution of photosynthetically active radiation (PAR) and the canopy interception efficiency of two *Eucalyptus* species (*E. grandis* and *E. dunnii*) under a silvopastoral system at the Bernardo Rosengurtt experimental station in Cerro Largo, Uruguay. Two types of spatial arrangements (single and triple row) and two types of genetic material (seeds and clones) were compared, evaluating light transmission using PAR measurements at different vertical strata of the canopy during the summer and winter of 2024. The results showed significant differences between species and arrangements in light interception. *E. grandis* presented greater volumes and heights, but a lower proportion of live canopy, which implied greater variability in transmittance. During the summer, trees grown from seed showed clear differences between species: *E. dunnii* had lower light extinction coefficients than *E. grandis* in both single and triple arrangements, indicating greater light penetration through the canopy. However, during the winter, this relationship was partially reversed: *E. dunnii* showed greater attenuation in the single treatment, but less in the triple treatment. In clonal material, differences between species were minimal, and k values were practically equivalent. A seasonal effect on light attenuation was also observed, with higher extinction coefficient values in winter. These results provided insight into how canopy architecture and spatial arrangement influence light availability in silvopastoral systems, providing key information for optimizing forest and forage productivity in multiple land-use schemes. This study highlights the importance of proper species selection to optimize production in these types of systems.

Keywords: silvopastoral systems, *Eucalyptus grandis*, *Eucalyptus dunnii*, vertical light distribution, extinction coefficient

1 INTRODUCCIÓN

El sector agropecuario constituye un pilar fundamental de la economía uruguaya. Bajo este contexto, la forestación se ha consolidado en las últimas décadas como uno de los sectores productivos de mayor dinamismo en Uruguay. Este rubro en Uruguay existe desde principios del siglo XX, aunque el crecimiento en las plantaciones ha sido posterior a la primera y especialmente segunda ley forestal. Para el año 2024, las plantaciones forestales (principalmente *Eucalyptus spp.* y *Pinus spp.*) ocupaban 1,16 millones de hectáreas, lo que representa el 6.6% del territorio nacional. Este crecimiento se ha traducido en impactos económicos significativos: las exportaciones forestales superaron los 3.000 millones de dólares, consolidándose como uno de los principales rubros exportadores. Además, el sector mantiene de manera directa 18.000 puestos de trabajo (Boragno, 2025; “Sector forestal uruguayo”, 2025).

Por otro lado, la ganadería sigue siendo una actividad clave en el agro uruguayo, tanto por su aporte histórico como actual. En 2023, el complejo ganadero generó exportaciones por cerca de 4.000 millones de dólares, con 2.653 millones correspondientes a carne bovina, y ocupó aproximadamente a 107.000 trabajadores (Uruguay XXI, 2024).

En este contexto, los sistemas silvopastoriles (SSP) se posicionan como una estrategia de uso múltiple del suelo. Estos sistemas están integrados por árboles, pasturas y animales en una misma unidad productiva. Los SSP presentan múltiples beneficios, ya que permiten aprovechar sinergias entre sus componentes, generando ventajas económicas, mejoras en el bienestar animal y servicios ambientales (Fedrigo et al., 2018). El éxito del sistema se basa en aprovechar las complementariedades y facilitaciones entre los componentes animal, forestal y herbáceo en el uso de los recursos de forma que superen los efectos de su competencia.

Sin embargo, uno de los principales desafíos en estos sistemas es la competencia por la luz, ya que la presencia del componente arbóreo puede limitar significativamente la disponibilidad de radiación para el estrato herbáceo (Fedrigo et al., 2018). Comprender cómo se distribuye la luz en la copa resulta esencial, ya que esta distribución varía entre especies, el arreglo de la plantación y la arquitectura de la copa. Evaluar la transmisión de luz a distintas profundidades permite identificar zonas de mayor o menor penetración lumínica y su relación con la estructura del dosel. Además,

la cobertura arbórea puede reducir la radiación fotosintéticamente activa que llega a nivel del suelo, afectando negativamente el crecimiento forrajero, lo cual repercute en la eficiencia ganadera del sistema.

La presente investigación se realizó en la Estación Experimental Bernardo Rosengurtt, perteneciente a la Facultad de Agronomía ubicada en Bañado de Medina, departamento de Cerro Largo, y se enmarca en un proyecto del fondo Maria Viñas 2021 que trata sobre la plasticidad arquitectónica de diferentes genotipos de *Eucalyptus* en respuesta a distintos arreglos de plantación dentro de sistemas silvopastoriles. Este trabajo en particular tiene como objetivo general analizar la distribución de la luz y la eficiencia de intercepción del dosel de dos especies de *Eucalyptus spp*, y específicamente medir la distribución vertical de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y estimar el coeficiente de extinción de luz en la copa de *E. grandis* y *E. dunnii*, dentro del sistema silvopastoril, de un año y medio de edad. La falta de datos sobre este tema en Uruguay hace que este estudio contribuya de forma significativa a entender y gestionar mejor los SSP en el país.

2 REVISIÓN BIBLIOGRAFICA

2.1 SISTEMAS AGROFORESTALES

2.1.1 Definición de sistemas agroforestales

Los sistemas de producción agroforestales (SAF) se definen como una serie de sistemas de uso del suelo, práctica o tecnología donde perennes leñosos se integran deliberadamente con cultivos agrícolas y/o animales dentro de una misma unidad de manejo, ya sea de forma espacial o temporal, constituyendo un sistema dinámico basado en principios ecológicos de manejo de recursos naturales (Atangana et al., 2014). Según el International Council for Research in Agroforestry (ICRAF, 1984), los sistemas agroforestales podrían incrementar la productividad al integrar, en un mismo terreno, la producción de cultivos y/o animales junto con especies forestales, ya sea de manera simultánea o en diferentes momentos. Estos sistemas se destacan por su uso eficiente de los recursos naturales, ya que favorecen el reciclaje de nutrientes, mejoran la calidad del suelo, aumentan la capacidad de secuestrar carbono y, además, contribuyen a diversificar los ingresos (Salton et al., 2014).

2.2 SISTEMA SILVOPASTORIL

2.2.1 definición de sistema silvopastoril

"Un sistema silvopastoril es una opción de producción pecuaria y forestal, que involucra la presencia de leñosas perennes (árboles o arbustos), e interactúa con los componentes tradicionales (forrajeras herbáceas y animales), todos ellos bajo un sistema de manejo integral" (Ibrahim & Pezo Quevedo, 1998, p. 12). Se habla entonces de producción diversificada según Polla (1998, como se cita en Sancho et al., 2021), basándose en que se establece un objetivo de producción, asociando y combinando especies forestales leñosas, pasturas y ganado en una unidad productiva, con el fin de producir forraje, productos pecuarios y forestales. Por otra parte, el campo natural integrado a la presencia de árboles experimenta cambios en su estructura, composición de especies, características químicas y además en el comportamiento animal, ya que se observan beneficios en el bienestar frente a condiciones climáticas extremas tanto en invierno como en verano (Fedrigo et al., 2018). En este contexto los sistemas silvopastoriles (SSP) pueden ser una opción atractiva, ya que, a diferencia de una plantación forestal pura, permiten obtener ingresos económicos en el corto plazo

mediante la incorporación de cultivos o ganado, mientras que la producción forestal representa una inversión con retorno a largo plazo (Soust, 2012).

Hay sin embargo posiciones de otros autores como Navas (2010), que consideran que los sistemas silvopastoriles (SSP) se implementaron únicamente para la producción animal, sin tener en cuenta la diversidad de productos y funciones de un sistema integrado. Estos sistemas generan microclimas en las zonas de pastoreo, con una reducción de la temperatura en relación con áreas sin cobertura arbórea (Reynolds, 1995; Wilson & Ludlow, 1991). Asimismo, la presencia de árboles disminuye la cantidad de radiación solar que llega a los animales, lo que ayuda a reducir el estrés térmico y previene afecciones como la fotosensibilidad (Djimde et al., 1989). Por lo tanto, es fundamental adoptar una visión integral, reconociendo todas sus interacciones entre los componentes del sistema.

2.3 INTERCEPCION DE LA LUZ EN LOS *EUCALYPTUS*

La intercepción de la luz en las plantaciones de *Eucalyptus* es un factor que influye en el crecimiento y desarrollo de los árboles. El crecimiento de los bosques está determinado por la capacidad de interceptar luz para la fotosíntesis, esta intercepción de luz depende del área de las hojas y de la disposición de estas dentro de las copas de los árboles individuales y del conjunto de las copas (Binkley & Fisher, 2013; Waring, 1983). Por su parte, Rundel y Gibson (1996) afirman que el ángulo y la orientación de las hojas controlan la radiación diaria integrada, la irradiancia máxima (valor máximo de energía solar por unidad de superficie que se recibe en el día) y la distribución diurna de la irradiancia.

A nivel de rodal, la intercepción de la luz generalmente aumenta de manera lineal con la radiación fotosintéticamente activa absorbida (PAR); la pendiente de esta relación (ϵ) nos da una medida de la eficiencia en el uso de la luz (Landsberg & Waring, 1997; Monteith, 1977). En los bosques, las diferencias entre la PAR absorbida y la eficiencia en el uso de la luz pueden explicar proporciones significativas de las respuestas de crecimiento ante un aumento en la disponibilidad de recursos.

2.3.1 Arquitectura de la copa

La forma de la copa y la estructura del dosel no solo determinan la cantidad de luz que penetra, sino que también afecta los procesos fisiológicos como fotosíntesis,

respiración y crecimiento, determinando la generación de biomasa, la captura de carbono y la productividad del rodal (Hernández Ramos et al., 2022; Vidal et al., 2004). Las características de la copa son específicas de cada taxón y cambian según la edad y la posición del árbol dentro del rodal, también están influenciadas por el espacio disponible para el crecimiento y expansión de los individuos en el sitio (Parker, 1995).

Además, las copas son influenciadas por la interacción dinámica de las condiciones topográficas donde crece el árbol, el porcentaje de luz difusa que llega al área, la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la hojarasca, además de la variable tasa de regeneración que ocurre bajo dosel (Saldaña & Lusk, 2003). De igual manera, la copa de un árbol tiende a volverse más plana a medida que el individuo se vuelve más longevo, cuando tiene una demanda de luz moderada o cuando la especie ocupa un rol persistente en la sucesión vegetal dentro del ecosistema (Vargas-Silva, 2019). En este sentido, la variabilidad de luz y sombra dentro de los rodales impacta en las tasas fotosintéticas, los procesos de transpiración y el balance hídrico de los árboles (Percy et al., 2005). Sin embargo, estos parámetros tienden a reducirse a medida que el árbol aumenta su edad (Thomas & Winner, 2002).

La copa permite identificar y medir las condiciones de crecimiento de cada árbol, rodal, bosque o plantación (Aguirre-Salado et al., 2011; Allen, 2009; Castaño et al., 2013; Givnish, 2020). Además, incide en la comprensión de la dinámica forestal y la influencia de los factores ambientales como el estrés hídrico, la plasticidad arquitectónica y la variación genética (Barthélémy & Caraglio, 2007; Vargas-Silva, 2019). La dinámica forestal tiene un impacto tanto positivo como negativo sobre la velocidad de los procesos fisiológicos y los servicios ecosistémicos. Esto se debe a que determina el porcentaje de PAR que llega o afecta a una zona específica bajo el dosel, así como los rangos de temperatura dentro del ecosistema y la presión de vapor de agua. Estos factores, en conjunto, influyen en los procesos bioquímicos de los árboles y en los procesos biogeográficos del suelo (Anhuf & Rollenbeck, 2001; Fauset et al., 2017; Nakamura et al., 2017; Parker, 1995).

La arquitectura de copa es fundamental en la dinámica de crecimiento y productividad forestal, ya que representa una respuesta tanto a los procesos fisiológicos como a la interacción con el ambiente. Por esta razón, debe ser considerada en la planeación, ejecución y administración de las actividades silviculturales en bosques o

plantaciones forestales. Hess et al. (2016) indican que el área de proyección de copa es un buen indicador de la respuesta de los árboles a las intervenciones silvícolas. Dentro del rodal, las áreas de proyección pequeñas (resultado de la arquitectura en cuanto al largo, ancho y amplitud de las copas de los árboles que conforman el dosel) surgen por procesos de autoclareado. Estas áreas reflejan una característica de menor crecimiento y una reducción en la tasa fotosintética, originada por la falta de luz, el espacio limitado para expansión y la competencia por nutrientes.

2.3.2 Arquitectura de las hojas

La distribución y el ángulo de las hojas determinan cómo el dosel intercepta la luz según la posición del sol (Norman & Campbell, 1989). Hay diferencias notorias entre los *Eucalyptus* que tienen hojas muy inclinadas y aquellos con hojas de ángulo más plano, en concordancia con la observación general de que las especies con hojas más inclinadas tienden a tener ambas caras de la hoja iguales en forma y color, lo que se conoce como hojas iso bilaterales y concoloras (Gillison, 1981). La disposición alterna de las hojas en la mayoría de los *Eucalyptus* adultos reduce la superposición de las hojas colgantes, lo que sugiere que los cambios en el ángulo de las hojas y en la filotaxia podrían haber evolucionado conjuntamente a partir de la forma de hojas opuestas, que se considera ancestral en este género (Pryor & Johnson, 1981).

Una fuente importante de variación en el ángulo de las hojas está asociada con el cambio en el desarrollo del follaje del *Eucalyptus*, que generalmente ocurre durante las primeras etapas del crecimiento. Boland et al. (1984) reconocieron cuatro etapas foliares: plántula, juvenil, intermedia y adulta. Hall et al. (1975) indica que las hojas de las plántulas se disponen en un arreglo opuesto y decusado, este patrón de crecimiento produce una disposición inicial de las hojas más o menos horizontal. Las hojas juveniles tienen un área foliar específica (cantidad de área de hoja por unidad de masa foliar) mayor que las adultas (Pereira et al., 1989), lo que significa que son más gruesas en comparación con su peso. Este rasgo, combinado con su orientación más horizontal, resulta en una mayor intercepción de luz por unidad de masa foliar, especialmente bajo luz vertical.

2.4 DISTRIBUCIÓN DE LUZ EN LA COPA

La distribución espacial del área foliar es un elemento fundamental de la arquitectura de la copa, debido a su fuerte influencia en la atenuación de la luz dentro de la copa y su potencial para influir en el crecimiento del árbol (Xu & Harrington, 1998). La luz que un árbol logra absorber depende de la cantidad de hojas, su ubicación dentro de la copa y la forma en que están organizadas (Linder, 1985). Para los distintos tipos de *Eucalyptus*, se ha observado una marcada disminución en la disponibilidad de luz hacia la base de la copa. En rodales de *Eucalyptus cloeziana* y *Eucalyptus pilularis*, las zonas más bajas de la copa interceptan menos del 10% de la radiación fotosintéticamente activa, en comparación con la mitad superior, que intercepta más del 80% (Alcorn et al., 2013). De forma similar, en *Eucalyptus globulus* se ha reportado una disponibilidad relativa de luz muy baja en la parte inferior de la copa, con niveles inferiores al 10% en su base (Henskens et al., 2001). El área foliar específica de *E. cloeziana* y *E. pilularis* es comparable con la de *Eucalyptus* subtropicales como *Eucalyptus grandis* (*E. grandis*) (Almeida et al., 2004; Nouvellon et al., 2010). La transmisión de luz en las especies *E. cloeziana* y *E. pilularis* disminuye con la profundidad de la copa, y la tasa a la que disminuye es similar en las zonas superiores e inferiores de la copa (Alcorn et al., 2013). Esto resalta la importancia de considerar la distribución vertical del área foliar para comprender el funcionamiento y desarrollo de las copas en los *Eucalyptus*.

2.5 RADIACION FOTOSINTETICAMENTE ACTIVA

La luz visible constituye una estrecha banda del espectro electromagnético, se encuentra ubicada entre las radiaciones ultravioletas (UV) y las infrarrojas (IR). La radiación fotosintéticamente activa (PAR) abarca longitudes de onda que van desde los 400 a 700 nanómetros (nm), este espectro coincide con el de luz visible (De las Rivas, 2008a). Esta radiación puede alcanzar la superficie de forma directa o difusa. La radiación directa llega en línea recta desde el sol sin sufrir modificaciones en su recorrido, mientras que, la difusa, alcanza la superficie luego de sufrir cambios debido a su interacción con la atmósfera. La (PAR) global es la suma de su componente directa y difusa, que juntas definen la cantidad de luz solar disponible para la fotosíntesis (Gu et al., 2002; Mercado et al., 2009).

La luz tiene efectos tanto en la fisiología como en la morfología foliar. La cantidad y calidad de luz afectan directamente los procesos fotosintéticos en los vegetales (Quero et al., 2019). La fotosíntesis en las plantas tiene su desarrollo principalmente en las hojas, el cual es el órgano especializado para este proceso. La luz incide en mayor medida en el haz de la hoja y en menor proporción en el envés, lo que provoca una distribución desigual de los cloroplastos dentro de la hoja. En el haz se presenta una cara del mesófilo empalizada la cual es caracterizada por una alta densidad de cloroplastos, a diferencia del envés, el cual predomina el mesófilo lagunar que contiene numerosos espacios llamados cámaras subestomáticas que son fundamentales para el intercambio de gases a través de los estomas (De las Rivas, 2008b). Existen diferencias entre hojas juveniles y adultas de *Eucalyptus* en cuanto a fotosíntesis. En las hojas adultas, la cara adaxial presenta mayor actividad de la enzima rubisco y mayor eficiencia fotosintética, mientras que la cara abaxial muestra menor resistencia al CO₂ pero también una menor capacidad bioquímica. Por el contrario, en las hojas juveniles, ambas caras tienen un comportamiento fotosintético más equilibrado, aunque la cara abaxial presenta limitaciones fotoquímicas temporales, con alta disipación de energía no radiativa (Velikova et al., 2008).

La luz que llega a la superficie de las hojas puede tomar dos rutas: ser absorbida y seguir el proceso de la fotosíntesis o dispersarse mediante su conversión en otras formas de energía radiante no acumulable, como la fluorescencia o el calor (Zavafer et al., 2015).

2.5.1 Métodos de medición de luz par

La fijación de carbono por las plantas depende de la intercepción de la radiación y su conversión en energía química, por lo tanto, el índice de área foliar (IAF) puede considerarse un parámetro indicativo de la productividad de un bosque (Favarin et al., 2002). Según Watson (1947), el IAF es el área foliar integrada del dosel por unidad de superficie proyectada en el suelo (m²/m²).

Existen métodos directos e indirectos para medir el IAF. Los métodos directos o destructivos de medición del IAF son importantes para tener una medida real del dosel foliar a partir de una muestra representativa en función del tamaño y tipo de planta. Estos métodos son referencia para la calibración o el desarrollo de métodos de estimación del IAF (Bréda, 2003). Los métodos indirectos permiten estimaciones de

IAF mediante la fracción de radiación transmitida dentro del dosel y se basan en una estadística de probabilidad de distribución y disposición de los elementos foliares en el dosel (Jones, 1992). Las estimaciones mediante medidas ópticas no distinguen los tejidos fotosintéticamente activos, llamados “elementos verdes”, de otros, de la planta, como ramas y troncos (Dovey & du Toit, 2006; Stenberg et al., 2003). Los métodos directos de medición de IAF son normalmente inviables cuando se trata de una gran cantidad de árboles.

Entre los analizadores de dosel existentes, el LAI-2000 (Licor inc., Nebraska) ha sido el mayormente utilizado en las estimaciones de IAF en plantaciones forestales (Davi et al., 2008; Urban et al., 2009) y más específicamente en *Eucalyptus* (Barclay et al., 2000; Monte et al., 2007). Este equipo estima el IAF a partir de mediciones simultáneas de la intercepción de la luz difusa en cinco ángulos cenitales distintos con la lente del sensor. La fracción de la luz incidente en los cinco ángulos se utiliza para el cálculo del área del dosel, basada en ecuaciones matemáticas (LI-COR, 1992). Este método implica la relación entre el área foliar y la probabilidad de que la radiación presente sea transmitida a lo largo del dosel. Para simplificar la estimación del IAF mediante la fracción de la luz que proviene de la apertura del dosel, se asume que el dosel es horizontalmente homogéneo (Chason et al., 1991). Por otro lado, el ceptómetro es un instrumento ampliamente utilizado en fisiología vegetal para estimar el IAF a partir de mediciones de radiación fotosintéticamente activa (PAR) que atraviesa el dosel. Su uso se basa en la ley de Beer-Lambert, la cual describe como la luz se atenúa exponencialmente al pasar por un medio absorbente como un dosel vegetal (Chen & Cihlar, 1995; Gower & Norman, 1991). Sus mediciones son de la PAR incidente sobre el dosel (arriba) y de la PAR transmitida bajo el dosel (abajo), y a partir de estas, se puede estimar el coeficiente de extinción de luz (k), que depende de la estructura y orientación de las hojas (Jonckheere et al., 2004; Lopes et al., 2016).

Otra metodología para estudiar el dosel es la fotografía hemisférica. Esta técnica se basa en el análisis de fotografías adquiridas con una lente hemisférica debajo de la copa, orientada en dirección al cenit. La fracción de apertura del dosel se mide en múltiples ángulos de visión de forma analíticamente separada y cuantificada en ángulo y área foliar. Es una alternativa económica para esta estimación, debido al menor costo de adquisición del equipo, y puede aplicarse con éxito en plantaciones de *Eucalyptus* (Macfarlane, Grigg et al., 2007; Macfarlane, Hoffman et al., 2007).

2.5.2 Coeficiente de extinción lumínica

El coeficiente de extinción lumínica (k) se puede utilizar para comparar la intercepción de la luz a través de diferentes tipos de doseles o para predecir el IAF cuando se conoce la transmisión de luz (Pierce & Running, 1988; Smith & Clark, 1990; Vose & Swank, 1990). La intensidad de la luz disminuye gradualmente debido a la intercepción repetida por los elementos foliares (Campbell, 1986). El valor de k es, en sí mismo, un tema de investigación del dosel, porque los cambios en la altitud solar, las estructuras del dosel, y las condiciones climáticas pueden hacer que varíe durante el periodo de crecimiento (Campbell & Norman, 1998; Duursma et al., 2003; Holst et al., 2004; Wang et al., 2004).

En la práctica, los métodos utilizados para estimar k se dividen en dos categorías principales: La primera que es la estimación mediante la inversión de la ecuación de Laberts-Beer (Hirata et al., 2007), y la estimación mediante un modelo simple de k (Campbell & Norman, 1998; Saigusa et al., 2002). Para simplificar los cálculos, muchos estudios han estimado el IAF con un k constante durante el periodo de crecimiento (Granier et al., 2000; Hirata et al., 2007; Maass et al., 1995; Saigusa et al., 2005; Wilson et al., 2001).

2.6 FACTORES QUE INFLUYEN EN LA DISTRIBUCION DE LUZ EN SISTEMAS SILVOPASTORILES

Una de las principales decisiones para establecer un SSP es la correcta planificación y determinación del espaciamiento óptimo entre filas. Además, la densidad de árboles juega un papel clave en el buen funcionamiento de los sistemas (Geremia et al., 2018; Santos et al., 2016) considerando que la radiación solar es el principal recurso en competencia en estos sistemas (Bosi et al., 2020a, 2020b; Dulormne et al., 2004; Gomes et al., 2020; Pezzopane et al., 2015).

2.6.1 Efecto del arreglo espacial y densidad de plantación

La elección del arreglo de los árboles afecta cómo se distribuye la luz dentro del sistema. Al diseñar un SSP es importante decidir cómo se ubicarán los árboles (Jose et al., 2019), ya sea en árboles aislados, filas simples o múltiples, con orientación respecto al sol, la pendiente o los límites del terreno. Otro factor importante es determinar la distancia entre los árboles y entre las filas; esto dependerá de las características de las especies arbóreas, como la altura de copa y arquitectura del árbol (Jose et al., 2019).

Vieira Junior et al. (2022) señalan en que para mantener de manera moderada un sistema con un espaciamiento de 15 metros entre sus filas, es recomendable realizar a partir de los 6 años prácticas de poda o raleo ya que la sombra empieza a afectar la producción forrajera y además se empieza a afectar la intercepción de la luz en los árboles por la competencia. En sistemas con un espaciamiento de 30 metros estas prácticas podrían iniciarse a los 8 años, mientras que en sistemas con espaciamientos de 45 metros este podría ser un inconveniente a partir de los 10 años. A modo de síntesis, cuanto menor es el espaciamiento entre las filas y los árboles, antes en el tiempo deberán tomarse medidas de precaución para mejorar la distribución de luz en el sistema.

El manejo adecuado de árboles es fundamental para aprovechar las sinergias existentes dentro del sistema. Cuanto mayor sea la densidad de árboles, mayor será el área sombreada y menor la incidencia de radiación sobre el pasto (Vieira Junior et al., 2022). Contrariamente, una baja densidad de árboles significa más luz para el crecimiento del pasto (Paciullo et al., 2017) y mejora el crecimiento individual de los árboles (Paula et al., 2013). Por lo tanto, la poda y el raleo son técnicas efectivas para incrementar la radiación que llega al interior de estos sistemas y así proporcionar condiciones favorables para el pasto (Nicodemo et al., 2016). La poda puede ser necesaria también en las primeras etapas del desarrollo de los árboles, con el fin de producir madera libre de nudos y prevenir que las filas de árboles generen sombra excesiva (Paula et al., 2013).

2.6.2 Estacionalidad y ángulo solar

La trayectoria del sol en el día y la orientación de las filas de los árboles influyen en cómo se proyecta la sombra y por ende en el desempeño de los componentes del sistema. Cuando las filas están orientadas de norte a sur, la trayectoria del sol cruza de forma perpendicular, creando sombras que se desplazan entre el este y oeste y cambian de intensidad durante el día (Vieira Junior et al., 2019). Por el contrario, cuando las filas de los árboles están orientadas de este a oeste, pasa lo contrario: la sombra se concentra con mayor intensidad cerca de las filas de los árboles (Gomes et al., 2019). Esta diferencia depende de la declinación del sol y la latitud. La mayor proyección de la orientación E-O ocurre durante el invierno y a latitudes mayores.

Las distintas estaciones del año permiten una mayor o menor penetración de luz solar. Existen diferencias entre invierno y verano, esto se debe a la radiación solar más intensa en verano y, además, los niveles de sombras entre filas son más elevados en invierno que en verano (Carvalho et al., 2020). Debido a la inclinación del eje terrestre, el sol tiene un movimiento aparente de norte a sur y, durante el invierno en el hemisferio sur, el sol se posiciona más al norte aumentando el ángulo cenital y provocando una mayor sombra entre los callejones de los árboles (Moreira, 2003). En verano existen mayores sombras entre las filas plantadas con orientación de norte a sur que en la orientación este a oeste. Sin embargo, en invierno ocurre lo contrario, hay un mayor sombreado en las filas plantadas con orientación de este a oeste y un menor sombreado en las filas plantadas de norte a sur (Carvalho et al., 2020). Estos patrones estacionales y de orientación son clave para el diseño de los SSP que busquen optimizar la penetración de la luz.

2.7 EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE LUZ EN EL ESTRATO HERBÁCEO Y EL PASTO

En los SSP, la producción de pasto que se da por debajo de los árboles y entre las filas es un componente del sistema de gran importancia. El desempeño de un pastizal depende principalmente de la humedad, la temperatura y la radiación (McCall & Bishop-Hurley, 2003). La producción de pasto bajo los árboles está determinada por el grado de competencia con los árboles por la luz y los nutrientes (Dodd et al., 2005). En un estudio en Uruguay, se observó que cuando la pastura se desarrolla en ambientes con poca luz o de baja calidad lumínica, tiende a presentar un mayor contenido de proteína y una reducción en su contenido de fibra (Fedrigo et al., 2018), aspectos positivos para la alimentación del animal siempre que mantenga un volumen suficiente de forraje. Por otro lado, Varella (2012) destaca que, cuando la radiación que incide sobre el componente herbáceo disminuye, también se reduce su tasa de crecimiento diario. Esto se debe a una menor disponibilidad de energía necesaria para llevar a cabo los procesos fotosintéticos, lo que finalmente se traduce en una menor producción de forraje. Además, Belesky (2005) y Peri et al. (2007) encontraron que las plantas forrajeras cultivadas en áreas con menores niveles de luz eran más pequeñas, tenían un menor número de macollos y producían menos materia seca en comparación con los tratamientos que tenían mayor radiación.

La productividad de la pastura que crece en el sotobosque está determinada, en gran medida, por cuánta luz solar logra llegar al suelo del bosque. El cierre del dosel y la cantidad de luz disponible son indicadores útiles del sombreado potencial generado por los árboles, y estos indicadores no dependen ni de la cantidad de troncos por hectárea ni de la altura de poda de los árboles (Devkota et al., 2001). En este sentido, Percival y Knowles (1988) desarrollaron un modelo que relaciona el rendimiento de la pastura del sotobosque con la copa de *Pinus radiata*. El estudio demuestra que la producción de pastura en el sotobosque es predecible cuando las variables son la suma de longitudes de copa por hectárea y la longitud media de la copa de los árboles. Observaron que, disminuye el rendimiento de la pastura a medida que aumenta la longitud de copa por hectárea, llegando incluso a cesar por completo la producción de pasto cuando el área basal del rodal se ubica entre los 23 y 37 m²/ha. Ambos autores concluyeron que el cierre del dosel es el factor crítico a gestionar para mantener una producción de pasto rentable, y propusieron que un cierre del dosel entre el 40 y 50% sería el límite necesario para asegurar la viabilidad de la producción forrajera en SSP. Comprender cómo se relacionan el cierre del dosel y la producción de materia seca del pasto es esencial para diseñar prácticas de manejo efectivas en SSP.

2.8 COMPARACIONES ENTRE ESPECIES

2.8.1 *Eucalyptus Dunnii* Maiden

Según el anuario estadístico Agropecuario elaborado por la Oficina de Estadísticas Agropecuarias (DIEA, 2022), el *Eucalyptus dunnii* (*E. dunnii*) es la segunda especie más cultivada en Uruguay, con más de 216,000 hectáreas plantadas que superan los 3 años de edad, lo que representa más del 25% de la superficie total de plantaciones. Además, esa tendencia sigue en aumento, ya que su relevancia crece cada año. En 2021, *E. dunnii* se posicionó como la especie con el mayor número de hectáreas en nuevas plantaciones, alcanzando una participación del 42% (DIEA, 2022). El *E. dunnii* tiene como principal fin su uso para celulosa, presenta una buena productividad, su madera es de mayor densidad y además es tolerante a las heladas (Balmelli & Resquin, 2000).

De acuerdo con Brussa (1994), esta especie presenta hojas juveniles opuestas o subopuestas, pecioladas (0,5-1,5 cm), de forma oval a elíptica, de dimensiones de 4-10 por 3-7 cm, con ápice agudo, mucronado, y base cordada o redondeada, de color verde y

netamente discoloras. Las hojas intermedias son alternas, pecioladas (2,5-3,5 cm), de forma oval - lanceoladas o ampliamente lanceoladas, de 12-30 por 4-6 cm, ápice agudo acuminado y base redondeada a ampliamente cuneada, de color verde levemente discoloras. Las adultas son también alternas, pecioladas (2-3 cm), lanceoladas, de 10-20 por 2-4 cm, presentando ápice agudo, acuminado y base cuneada, siendo levemente discoloras a concoloras, observándose nervaduras secundarias oblicuas.

Para la especie *E. dunnii*, utilizando algoritmos de aprendizaje automáticos de teledetección óptica y métricas LIDAR, se observaron en Uruguay valores medios de IAF de 3,26 (Hirigoyen et al., 2021). Estos valores se encuentran dentro de los rangos reportados de IAF para la especie, de 3,51 y 3,19 m² de hoja por m² de suelo (Whitehead & Beadle, 2004).

2.8.2 *Eucalyptus Grandis* W. Hill ex Maiden

En 2021, esta especie ocupó 251 mil hectáreas de plantaciones mayores a 3 años, representando el 30% del total; sin embargo, su relevancia en nuevas plantaciones está disminuyendo, ocupando el 36% (DIEA, 2022). El *E. grandis* tiene una alta tasa de crecimiento a partir del cuarto año, alcanzando su máxima productividad recién a los 9 o 10 años, además, este presenta una muy buena sanidad y tiene un mercado bien establecido utilizándose tanto para usos sólidos (madera aserrada y debobinada) como para celulosa (Balmelli & Resquin, 2006).

Brussa (1994) realiza una descripción clara y breve de esta especie donde refiere a las hojas, en cuanto a las juveniles presentan una filotaxia alterna, son pecioladas (1-2 cm), de forma oval, ápice agudo, acuminado y base redondeada, verdes oscuras en el haz, muy discoloras, con dimensiones que van de 6-12 por 5-9 cm; en cuanto a las adultas, las mismas son pecioladas (2-2,8 cm), de forma lanceolada, ápice agudo, acuminado y base cuneada, verdes oscuras y discoloras, presentando nervaduras secundarias transversales, con dimensiones que van de 10-18 por 2-3,5 cm.

Para esta especie, Solís-Silvan et al. (2022) estimaron mediante imágenes satelitales un IAF con un valor promedio de 2.0 m² de hoja por m² de suelo. Estos datos son similares a los obtenidos en investigaciones de campo por Papanija-Muñoz y García-Solórzano (2012) que obtuvieron como resultados valores promedios de IAF de 2,1. Por otro lado, con el uso del LAI-2000 fueron estimados valores de IAF de 2,86

(Xavier et al., 2022) y 2,75 (Kallarackal & Somen, 1997). El IAF es un indicador que se correlaciona fuertemente con la productividad de un bosque (Cohrs et al., 2020), pero también con variables fisiológicas fundamentales. Lewis et al. (2011) observaron que un mayor IAF favorece tasas elevadas de asimilación neta de CO₂ y conductancia estomática, debido a una mayor capacidad de captura de luz y a la eficiencia en el intercambio gaseoso. Asimismo, se ha reportado una relación lineal entre el IAF y la transpiración mensual en clones híbridos de *E. grandis* y *E. nitens*, lo que resalta su impacto en la demanda hídrica del rodal (Kaptein et al., 2023).

2.8.3 Largo de copa viva

La longitud de copa viva (LCV), entendida como la porción del tallo ocupada por ramas vivas funcionales, constituye un atributo clave de la arquitectura forestal. Este rasgo influye sobre la capacidad de intercepción de radiación, la distribución vertical de hojas y la asignación de recursos dentro del dosel, lo que lo vuelve fundamental para la eficiencia fotosintética y la dinámica estructural del rodal (Pfautsch et al., 2013, 2018). En especies forestales, el largo de copa viva se determina principalmente por el proceso de desramado natural o auto-poda (natural pruning), mediante el cual los árboles eliminan ramas basales como consecuencia de la competencia por luz y las prioridades en la asignación de recursos (West & Smith, 2020). Este fenómeno se intensifica en rodales densos o con fuerte competencia intraespecífica, y genera cambios significativos en la estructura vertical de la copa.

En el género *Eucalyptus*, la arquitectura de copa responde a una compleja interacción de factores genéticos, ambientales y fisiológicos que determinan la disposición espacial de las ramas y hojas (Dogliotti et al., 2023; Pfautsch et al., 2013, 2018). En particular, *E. grandis* presenta una fuerte dominancia apical, lo cual repercute en patrones de ramificación jerárquicos y en un sistema hidráulico eficiente que incrementa el suministro de agua por unidad de área foliar a medida que aumenta la altura del árbol (Pfautsch et al., 2018). Además, estudios recientes de segmentación de copas con escáner láser aerotransportado (ALS) han revelado que los árboles de *E. grandis* presentan variaciones en las características de copa dependiendo de su posición dentro del rodal (Dogliotti et al., 2023). Esta heterogeneidad en la arquitectura sugiere una alta plasticidad estructural, probablemente influida por gradientes de luz y competencia por recursos.

Pese a la relevancia del desramado natural en la definición de la LCV, gran parte de los estudios existentes se centran en especies templadas o coníferas (Gartner et al., 2002; Maguire & Kanaskie, 2002), y rara vez en especies tropicales o subtropicales de alto interés silvícola en nuestro país como *E. grandis* y *E. dunnii*. Esta laguna de conocimiento se vuelve particularmente crítica en contextos de SSP, donde el largo de copa viva influye en la cantidad y calidad de luz que llega al sotobosque, pudiendo afectar la productividad del componente forrajero.

Dado el rol estratégico que *E. grandis* y *E. dunnii* cumplen en esquemas de uso múltiple en el sur de Sudamérica, caracterizar la arquitectura de copa y variables fuertemente relacionadas como el desramado natural y su influencia sobre la LCV en estas especies representa una necesidad crítica. Generar datos empíricos al respecto no sólo permitiría mejorar el entendimiento ecofisiológico de estas plantaciones, sino también optimizar prácticas de manejo orientadas a sistemas más integrados, donde la compatibilidad entre producción maderera y forrajera dependa de una adecuada arquitectura de copa.

3 OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GENERAL

Evaluar la distribución vertical de la luz y la eficiencia de intercepción del dosel de *Eucalyptus grandis* y *Eucalyptus dunnii* en un sistema silvopastoril con arreglos en simple y triple fila.

3.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS

- Cuantificar la distribución vertical de la radiación fotosintética activa (PAR) en la canopia de *E. grandis* y *E. dunnii* en el sistema silvopastoril.
- Determinar el coeficiente de extinción lumínica de ambas especies en los distintos tratamientos.

4 MATERIALES Y MÉTODOS

Este estudio se encuentra dentro del marco del proyecto de investigación Aplicada Fondo María Viñas - 2021 aprobado por la Agencia Nacional De Investigación E Innovación (ANII). El proyecto titulado “*Plasticidad de la arquitectura de árbol de diferentes genotipos de Eucalyptus en respuesta a distintos arreglos de plantación y el efecto sobre las interacciones pastura-leñosa a nivel aéreo y radicular en sistemas silvopastoriles*” tiene como objetivo general determinar la plasticidad de diferentes genotipos de *E. dunnii* y *E. grandis* al arreglo espacial en SSP su efecto en las condiciones para el crecimiento de las pasturas, la eficiencia de uso de luz del sistema y su distribución radicular. El proyecto tiene una duración de 36 meses y será realizado entre el 2022 y el 2024, es llevado a cabo en el departamento de Cerro Largo, Uruguay.

4.1 LOCALIZACION Y PERIODO EXPERIMENTAL

El estudio se desarrolló en la estación experimental Bernardo Rosengurt (EEBR), de la Facultad de Agronomía, situada en Bañado Medina, en el departamento de Cerro Largo, Uruguay. Las coordenadas geográficas del sitio son -32.35 de latitud y -54.45 de longitud. Esta investigación se llevó a cabo durante el año 2024, abarcando dos estaciones climáticas opuestas: verano e invierno, realizándose en febrero y en agosto respectivamente. La investigación se desarrolló en dos ensayos equivalentes, diferenciados por el tipo de material genético: uno con semillas de *E. grandis* y *E. dunnii*, y otro un clon de cada una de estas especies.

Figura 1*Imagen satelital ampliada del ensayo de semillas*

Nota. Estación experimental Bernardo Rosengurtt. Cerro Largo, Uruguay. Elaborado en base a Sutton et al. (2023).

Figura 2*Imagen satelital ampliada del ensayo de clones*

Nota. Estación experimental Bernardo Rosengurtt. Cerro Largo, Uruguay. Elaborado en base a Sutton et al. (2023).

4.2 DESCRIPCIÓN DE LOS ENSAYOS

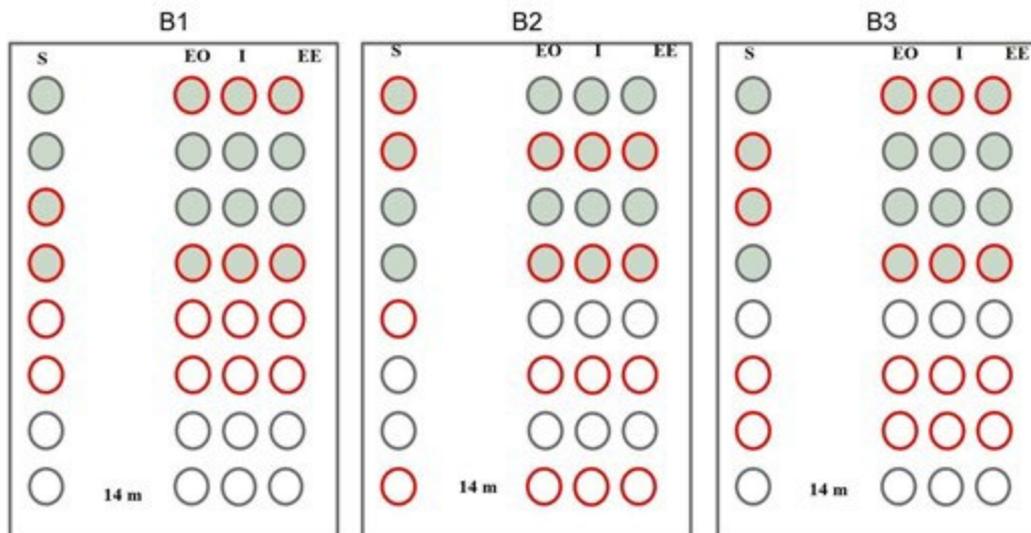
Los experimentos se realizaron siguiendo un diseño de bloques completamente al azar con parcelas divididas, compuesto por tres bloques y tres repeticiones por cada tratamiento. Cada tratamiento corresponde a la combinación entre la especie de *Eucalyptus* empleada y el tipo de arreglo de plantación. En este esquema, el arreglo de plantación representó la parcela principal, mientras que la especie constituyó la subparcela. Se evaluaron distintas combinaciones, incluyendo callejones de 7 y 14 metros de ancho, utilizando dos especies de *Eucalyptus*: *E. grandis* y *E. dunnii* y el otro ensayo con clones de *E. grandis* y *E. dunnii*, ambas plantaciones con un año y medio de edad. Además, se utilizaron distintos arreglos de siembra, como filas simples y triples. Este diseño experimental permitió analizar y comparar el comportamiento de las especies y arreglos frente a diferentes distribuciones espaciales.

El ensayo de semillas se ubica sobre un suelo índice CONEAT 6.3, de textura franco arcillosa, buen drenaje y fertilidad media a baja. Mientras que, el ensayo de clones, se encuentra sobre un suelo índice CONEAT 13.32, de textura franca, una acumulación significativa de arcilla en el subsuelo que favorece la retención de agua y nutrientes, con mejores propiedades fisicoquímicas, mayor fertilidad (Dirección General de Recursos Naturales, 2020).

4.3 PLANIFICACIÓN DEL EXPERIMENTO

Inicialmente se llevó a cabo una selección y marcación de los árboles en los cuales se realizaron las mediciones, seleccionando aquellos árboles con un solo fuste recto y un dosel significativo. Para las repeticiones que corresponden a las filas simples, se seleccionaron dos árboles correspondientes a cada una de las especies, en cuanto a las repeticiones con filas triples, se seleccionaron seis árboles de cada especie (Figura 3). De los seis árboles seleccionados en las filas triples, se seleccionaron dos orientados hacia el este, los cuales nombramos como externo este (EE), dos con orientación interna, los cuales llamamos internos (I), y por último dos con orientación hacia el oeste, los cuales llamamos externo oeste (EO). En total se midieron 16 árboles por bloque, con una totalidad de 48 árboles distribuidos entre los tres bloques de estudio para cada uno de los ensayos. Este proceso de planificación fue realizado para ambos ensayos.

Figura 3
Esquema ilustrativo de los ensayos



Nota. Simple fila (S), externo del oeste (EO), interno (I), externo del este (EE), callejón de 14 metros.

4.4 DESCRIPCIÓN DE LAS MEDICIONES

Las mediciones se realizaron en la estación verano e invierno durante el medio día, es decir, cuando la radiación solar alcanza su máximo. Se midió la intercepción de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) utilizando un ceptómetro a diferentes niveles de altura del árbol, siendo esta medición el enfoque principal de nuestro estudio y análisis. Además, se tomaron datos del diámetro a la altura del pecho (DAP) con una cinta métrica, de la altura total de los árboles y de la altura a la primera rama viva mediante una regla graduada. Cabe resaltar que no se pudieron realizar las mediciones en el ceptómetro para el ensayo de clones en invierno.

4.4.1 IAF e intercepción PAR

La medición de la radiación PAR se llevó a cabo en las mediciones del mediodía, ya que es cuando la radiación solar alcanza su punto máximo, utilizando un ceptómetro (modelo LP-80 de la marca "METER"), previamente calibrado según las indicaciones del manual del equipo. Las lecturas se tomaron a diferentes alturas del árbol. En primer lugar, se registró el PAR A en el callejón del bloque correspondiente para obtener el valor de la radiación máxima disponible en el suelo correspondiente a cada árbol evaluado. Luego, con el operador subido a una escalera, se registraron las

mediciones de PAR B en distintos estratos de copa viva, comenzando a un metro por debajo de la copa del árbol y descendiendo en intervalos de un metro hasta llegar a la base del árbol. En los árboles con altura de copa viva mayor a cuatro metros se tomaron cuatro medidas con 1 m de distancia entre ellas, de lo contrario, en árboles de copas de 4 metros o menores, se tomaron únicamente tres medidas por árbol con 1 metro de distancia entre ellas y una última medida al final de su copa viva. Este proceso fue realizado tanto en el ensayo de *E. grandis* y *E. dunnii* como en el ensayo con clones de *E. grandis* y *E. dunnii*.

4.4.2 DAP y altura total

El diámetro a la altura del pecho (DAP) se midió con cinta métrica y la altura total y la altura de copa viva mediante una regla graduada. A partir del DAP se estimó el área basal de cada árbol, y el volumen individual se calculó como el producto entre dicha área y la altura total, ajustado por un factor de forma de 0,4.

4.5 CONDICIONES CLIMATICAS

Tabla 1

Caracterización climática

	Febrero		
	Mediana 2014–2023	Feb-24	Variación (%)
Temperatura media (°C)	22.7	24.1	+6.1
Humedad relativa (%)	80	80.9	+1.1
Radiación solar (cal/cm ²)	506	441	-12.9
Min DPV (kPa)	0.066	0.071	+7.6
	Agosto		
	Mediana 2014–2023	Ago-24	Variación (%)
Temperatura media (°C)	12.6	12.3	-2.3
Humedad relativa (%)	87.0	85.8	-1.4
Radiación solar (cal/cm ²)	258.9	230.1	-11.2
Min DPV (kPa)	0.023	0.021	+9.5

Nota. Tomado de Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA, 2024).

Los datos climáticos fueron obtenidos del INIA GRAS, tomando como referencia la estación ubicada en el departamento de Treinta y Tres, la más próxima al sitio experimental. En el periodo previo a la medición estival (febrero de 2024), se registró un incremento moderado en la temperatura media respecto a la mediana de los últimos diez años (+6,1%), acompañado por una disminución notable en la radiación solar (-12,9%) y un aumento del déficit de presión de vapor (DPV mínimo, +76%).

En el periodo previo a la medición invernal (agosto de 2024), las condiciones se caracterizaron por temperaturas levemente más bajas (-2,3%) y una radiación también inferior a la media de los últimos diez años (-11,2%). Además, se observó un incremento en el DPV mínimo (+9,5%), lo que sugiere una atmósfera más seca para esta época del año.

4.6 ANÁLISIS DE DATOS

El procesamiento y análisis estadístico se realizó en el software InfoStat. Para los datos de transmisión de luz, proporción de copa viva y volumen por árbol, se aplicaron distintos enfoques según el tipo de variable y el objetivo de análisis.

4.6.1 Comparación de medias

Se utilizó análisis de varianza (ANOVA) para evaluar el efecto de las especies (*E. grandis*, *E. dunnii*), arreglos (fila simple o triple) y sus combinaciones sobre la proporción de copa viva (Figura 7), la transmitancia de luz (Figura 8) y el volumen por árbol (Figura 5). En el caso de la proporción de copa viva, los datos correspondientes a *E. dunnii* no cumplieron los supuestos de normalidad, por lo que se aplicó una prueba no paramétrica de Wilcoxon. Para los análisis paramétricos, se utilizó el test de comparaciones múltiples de Tukey ($p < 0,05$) para discriminar diferencias significativas entre tratamientos, asignando letras de significancia cuando correspondía.

4.6.2 Comparación de curvas de atenuación de luz

Para analizar las diferencias en la pendiente de atenuación de luz dentro del dosel, se ajustaron modelos exponenciales no lineales de la forma:

$$I / I_0 = a \cdot e^{-k \cdot x}$$

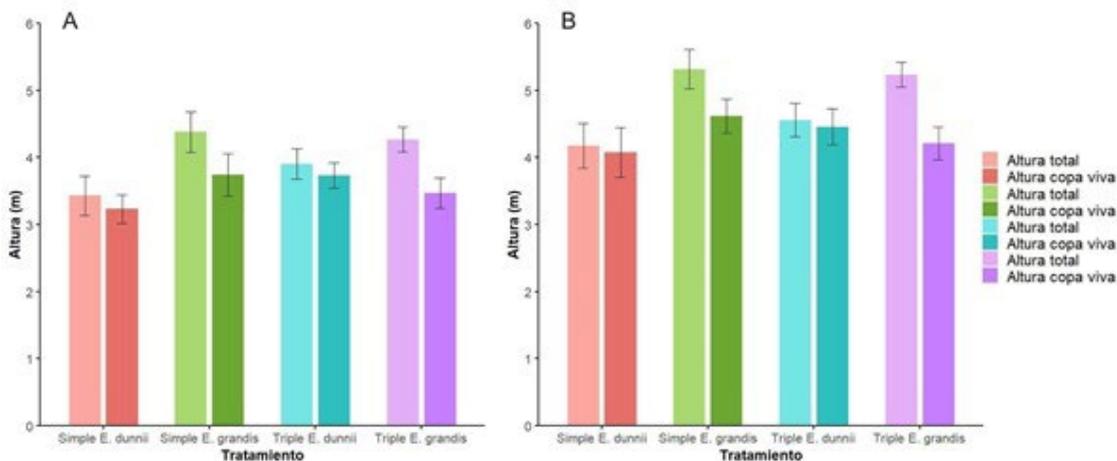
Donde $I(z)$ representa la intensidad de PAR a una profundidad z dentro del dosel, I_0 es la radiación incidente, y k es el coeficiente de extinción lumínica.

Se compararon curvas para combinaciones específicas de tratamientos mediante análisis de varianza para modelos no lineales. Para cada comparación se ajustaron dos modelos: uno con pendiente común (k compartido) y otro con pendientes diferenciadas por grupo. La significancia de las diferencias en k se evaluó mediante ANOVA no lineal, considerando $p < 0,05$ como umbral.

5 RESULTADOS

Figura 4

Altura total y altura de copa viva en función de arreglo y especie

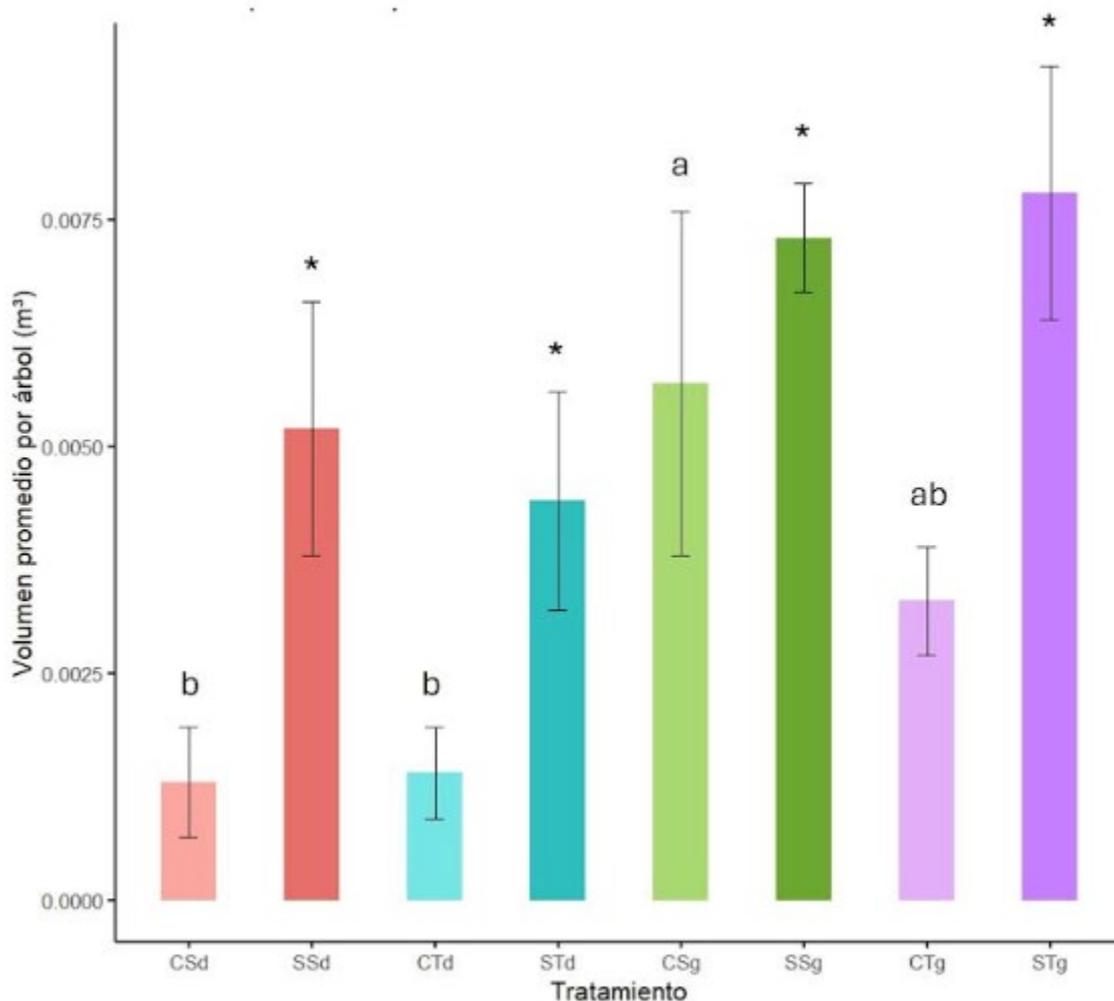


Nota. Arreglo en simple fila (Simple), Arreglo en triple fila (Triple). *Eucalyptus dunnii* (*E. dunnii*), *Eucalyptus grandis* (*E. grandis*). Las barras en negro representan el error estándar. (A) verano (febrero 2024) y (B) invierno (agosto 2024).

Los tratamientos de especies y arreglos mostraron diferencias en altura total y en la proporción de copa viva (Figura 6). En general, *E. grandis* alcanzó las mayores alturas totales, con incrementos de 0,8 m entre verano e invierno tanto en simple (4,4 →5,2 m) como en triple (4,3 →5,1 m), mientras que *E. dunnii* creció menos, especialmente en triple fila (solo + 0,5 m; 3,9 →4,4). Por otro lado, la proporción de copa viva aumentó más en *E. dunnii* en arreglo simple (+5,8% entre estaciones), frente a una variación mínima en *E. grandis* (+0,2% en simple y -1,0% en triple).

Figura 5

Volumen promedio por árbol en función de cada tratamiento



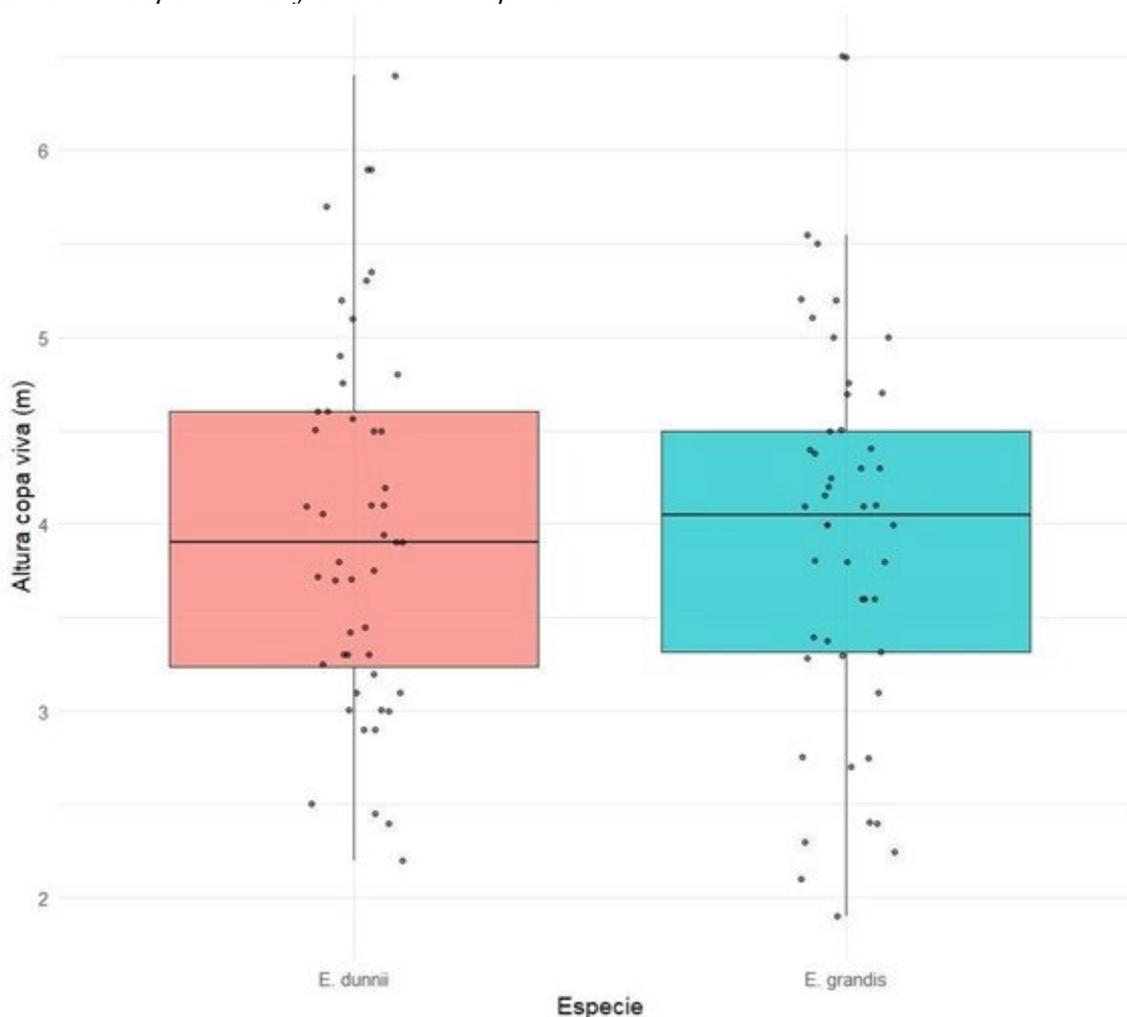
Nota. Clones en simple fila *E. dunnii* (CSd), semilla en simple fila *E. dunnii* (SSd), clones en triple fila *E. dunnii* (CTd), Semilla en triple fila *E. dunnii* (STd), clones en simple fila *E. grandis* (CSg), semilla en simple fila *E. grandis* (SSg), clones en triple fila *E. grandis* (CTg), semilla en triple fila *E. grandis* (STg). Las barras en negro representan el error estándar. Las letras evidencian diferencias significativas con p-valor < 0,05.

El ensayo clonal mostró diferencias significativas entre sus tratamientos, en contraste con el ensayo de semillas, en los resultados de volumen promedio por árbol para cada tratamiento representado en la figura 5. Los tratamientos con *E. grandis* (CSg, CTg, SSg, STg) presentaron mayores volúmenes promedios que los de *E. dunnii* (CSd, CTd, SSd, STd) siendo los tratamientos con la especie *grandis* un 47,5 % mayor a la especie *dunnii*. Dentro del ensayo clonal, se observó que los tratamientos con la especie *dunnii* presentan volúmenes significativamente menores que los tratamientos con

grandis, siendo estos un 35,4 % menores. Estos resultados reflejan un comportamiento diferencial entre clones, con una marcada influencia de la especie y el arreglo en el crecimiento volumétrico.

Figura 6

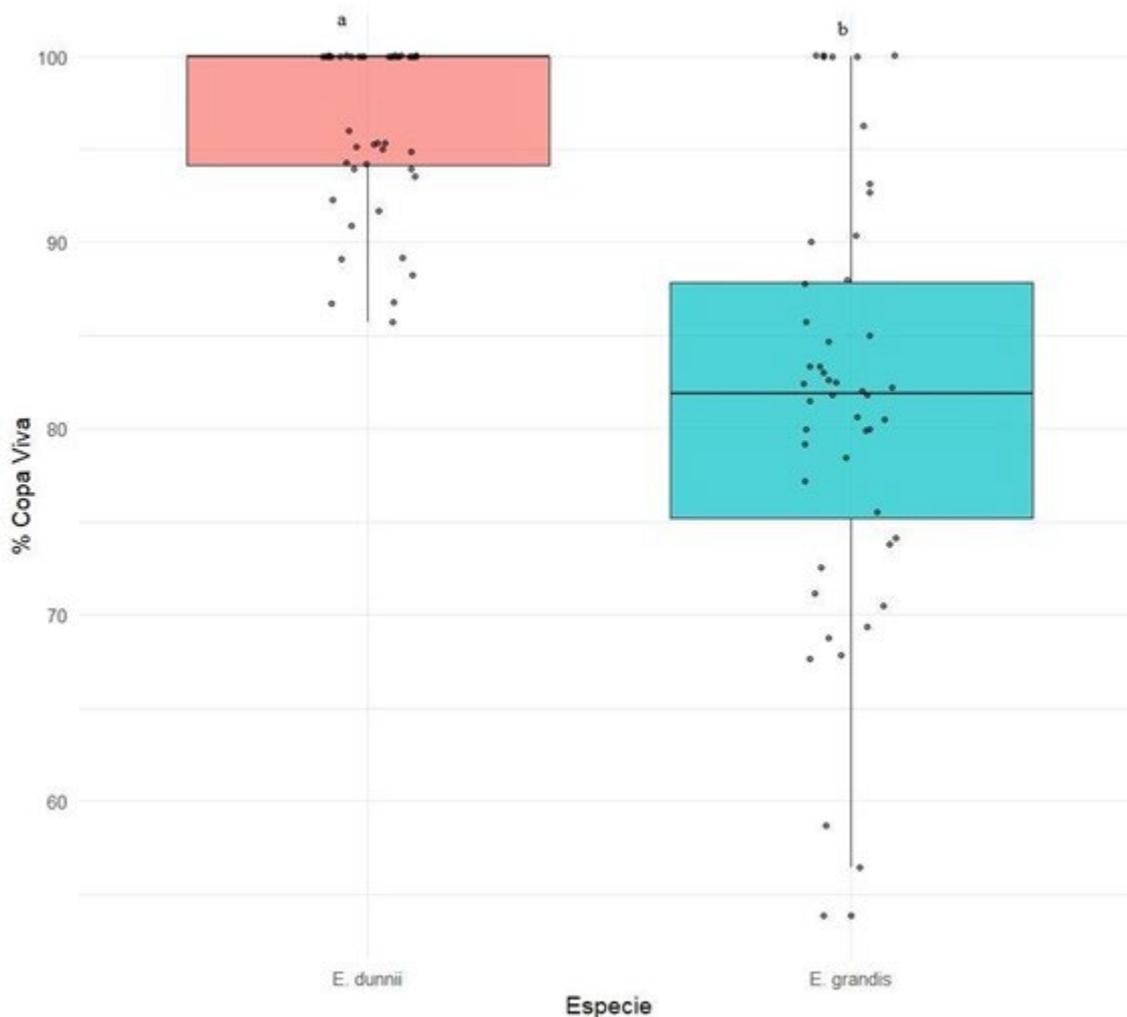
Altura de copa viva en función de la especie



Nota. *Eucalyptus dunnii* (*E. dunnii*) y *Eucalyptus grandis* (*E. grandis*). La línea horizontal de cada caja indica la mediana (percentil 50) de las alturas de copa viva en metros, mientras que los bordes inferior y superior representan el primer cuartil (Q1, percentil 25) y el tercer cuartil (Q3, percentil 75), respectivamente.

Figura 7

Porcentaje de copa viva en función de la especie



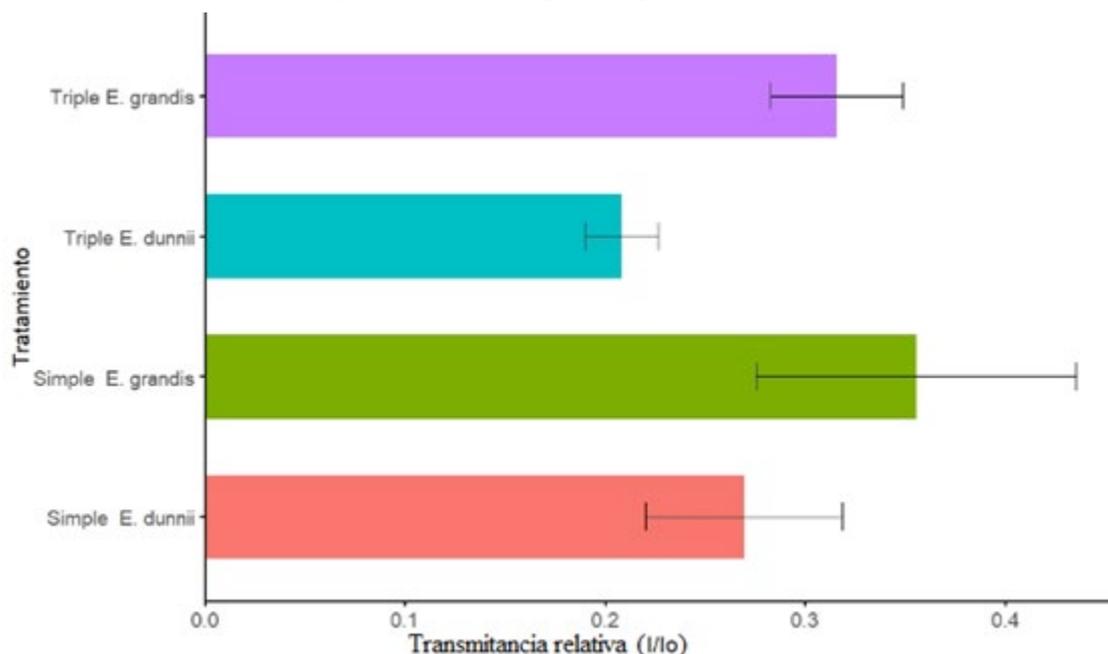
Nota. *Eucalyptus dunnii* (*E. dunnii*), *Eucalyptus grandis* (*E. grandis*). La línea horizontal central de cada caja indica la mediana (percentil 50) de los porcentajes de copa viva, mientras que los bordes inferior y superior representan el primer cuartil (Q1, percentil 25) y el tercer cuartil (Q3, percentil 75), respectivamente. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

No se encontraron diferencias en el largo de copa viva entre especies (figura 6). En *E. dunnii*, el 70% de los árboles concentró su copa viva entre los 3 y 5 metros y un 20% superó los 5 metros, sin registros bajo los 2 metros. En cambio, *E. grandis* presentó el 65% de sus individuos entre los 3 y 5 metros, un 15% entre 5 y 6,5 metros y un 20% con copa viva reducida (2-3 m e incluso < 2 m). Estas diferencias en la distribución no resultaron significativas (*Wilcoxon*, $p < 0,05$). Sin embargo, cuando analizamos la proporción de copa viva si encontramos diferencias significativas (figura

7). El 80% de los datos de *E. dunnii* se ubicó entre 90 - 100% de copa viva, frente a sólo el 15% en *E. grandis*. Además, *E. grandis* mostró mayor dispersión, con valores mínimos por debajo de 60%, mientras que los *E. dunnii*, no descendieron del 85%. Estos resultados indican que *E. dunnii* mantiene una mayor proporción de copa viva que *E. grandis*.

Figura 8

Transmitancia relativa en función de arreglo y especie

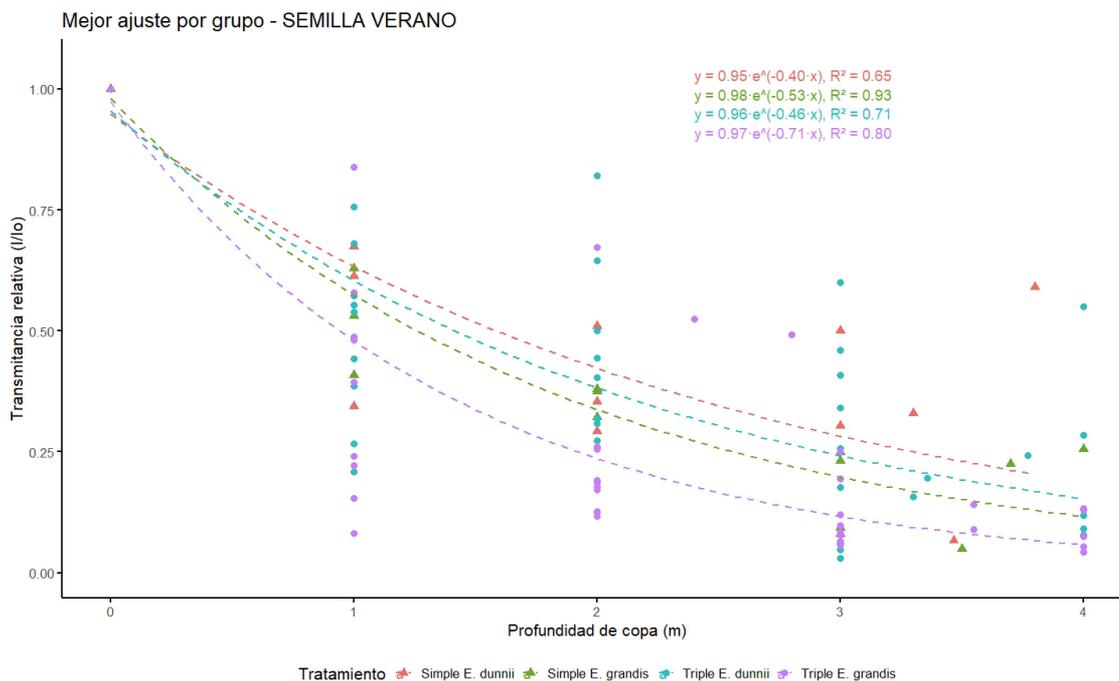


Nota. Arreglo en simple fila (Simple), Arreglo en triple fila (Triple). *Eucalyptus dunnii* (*E. dunnii*), *Eucalyptus grandis* (*E. grandis*). Transmitancia (I/I₀). Las barras en negro representan el error estándar.

El tratamiento simple *E. grandis* es el que presenta la mayor transmitancia relativa, siendo un 15% mayor que el tratamiento triple *E. grandis* (figura 8). Los tratamientos con especie *E. grandis* representan una mayor transmitancia que los tratamientos con la especie *dunnii*, siendo un 28% mayor en comparación al *E. dunnii*. El tratamiento triple *E. dunnii* presenta valores 26% menores que el simple *E. dunnii*, siendo triple *E. dunnii* el tratamiento con menor transmitancia relativa. El tratamiento con mayor error estándar es el arreglo simple *E. grandis*, lo cual refleja una mayor dispersión de las réplicas.

Figura 9

Transmitancia relativa en función de profundidad de copa en el ensayo de semillas en verano

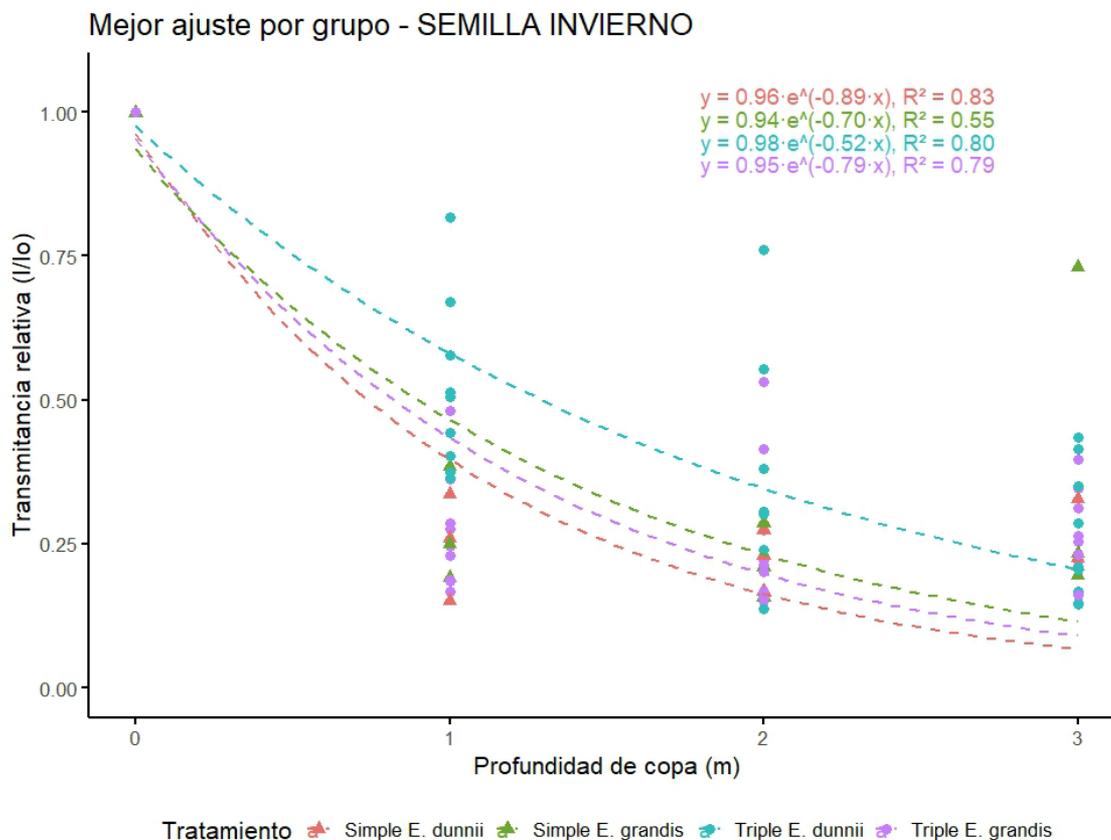


Nota. Arreglo en simple fila (Simple), Arreglo en triple fila (Triple). *Eucalyptus dunnii* (*E. dunnii*), *Eucalyptus grandis* (*E. grandis*).

Cuando analizamos la transmitancia relativa en función de la profundidad de copa encontramos diferencias significativas (figura 9). Los tratamientos con *E. dunnii* presentaron un menor decrecimiento en sus curvas, debido a su menor coeficiente de extinción (k), que representa cuanto decae la transmitancia por unidad de profundidad de copa. En comparación con *E. grandis*, los k de *E. dunnii* son 21% menores. El tratamiento triple *E. grandis* presenta el mayor decrecimiento en su curva debido a su mayor k , siendo este significativamente mayor en comparación con el triple *E. dunnii* (p -valor = 0,011.). A una profundidad de copa de 1 metro, el tratamiento triple con *E. grandis* mostro la mayor variabilidad en la transmitancia relativa (rango: 0,15-0,85). En contraste, a los 4 metros de profundidad, la mayor dispersión se registro en *E. dunnii* bajo arreglo triple (rango: 0,10-0,55), lo que indica un comportamiento diferencial en la atenuación lumínica según especie y estrato del dosel.

Figura 10

Transmitancia relativa en función de profundidad de copa en el ensayo de semillas en invierno

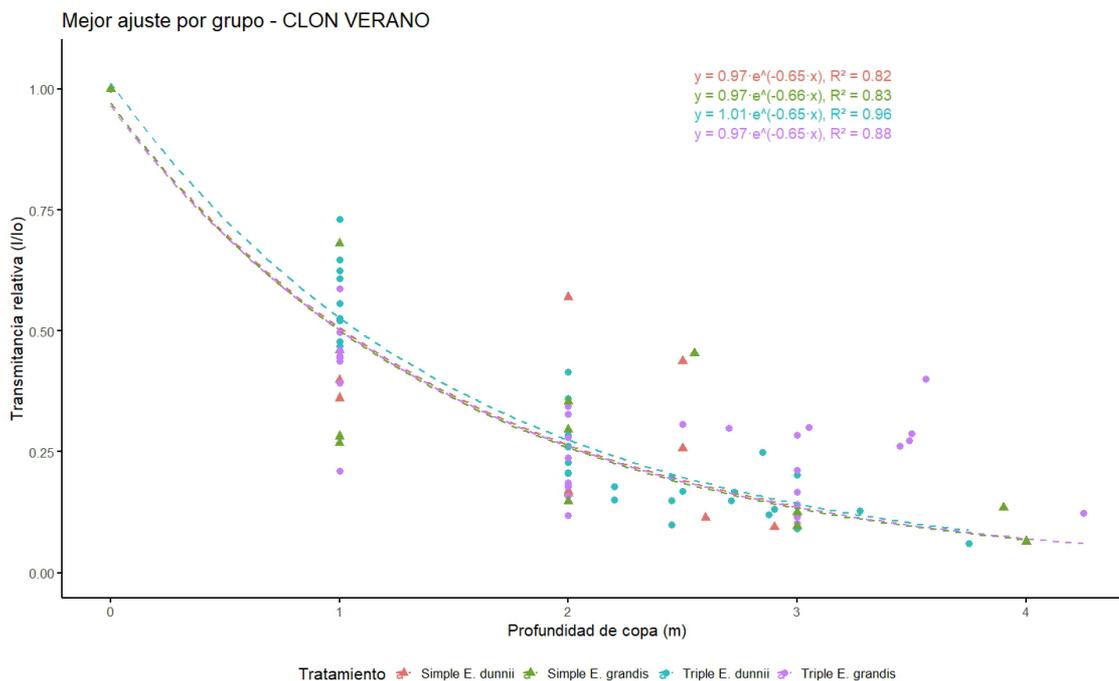


Nota. Arreglo en simple fila (Simple), Arreglo en triple fila (Triple). Eucalyptus dunnii (E. dunnii), Eucalyptus grandis (E. grandis).

A diferencia con la figura anterior, en invierno se observó que el tratamiento triple *E. dunnii* presentó el menor decrecimiento en su curva debido a su menor valor de k . Se encontraron diferencias significativas entre las curvas a los efectos de la especie y del arreglo. Siendo el triple *E. dunnii* significativamente menor que el simple *E. dunnii* (p -valor = 0,0294). Además, el triple *E. dunnii* también presenta diferencias significativas con el tratamiento triple *E. grandis* (p -valor = 0,0099). En comparación con el gráfico de los tratamientos de semilla en verano (figura 9), este gráfico presenta valores mayores de k para cada uno de los tratamientos, siendo estos valores 27,5% mayores. Lo que se traduce en un decrecimiento mayor de todas sus curvas en función del aumento de profundidad de la copa.

Figura 11

Transmitancia relativa en función de profundidad de copa en el ensayo de clones en verano



Nota. Arreglo en simple fila (Simple), Arreglo en triple fila (Triple). *Eucalyptus dunnii* (*E. dunnii*), *Eucalyptus grandis* (*E. grandis*).

No se encontraron diferencias significativas entre las curvas clonales decrecientes en verano ($p > 0,05$) (figura 11). El tratamiento triple *E. grandis* presenta una mayor amplitud en la distribución de sus datos cuando la profundidad de la copa es de 1 metro (0,20 - 0,65). Esta amplitud disminuye a medida que aumenta la profundidad de la copa, incluso sobrepasando los 4 metros de profundidad. Esta homogeneidad en las curvas en comparación con la figura 9 y 10 puede deberse al material genético utilizado para este ensayo, ya que los clones disminuyen la variabilidad, mientras que los anteriores gráficos son de semillas.

6 DISCUSIÓN

Si bien las diferencias de crecimiento entre los ensayos y tratamientos pueden atribuirse al arreglo de plantación y al material genético, también se debe de considerar la calidad del sitio como un factor determinante, ya que, si bien se encuentran a una distancia de 3000 metros, difieren en sus características edáficas. Según Stape et al. (2010), la productividad en plantaciones de *Eucalyptus* está fuertemente condicionada por las características edáficas del sitio, como la profundidad efectiva, la capacidad de retención de agua y la fertilidad.

En todas las combinaciones, *E. grandis* produjo volúmenes individuales mayores que *E. dunnii* (Figura 4 y 5), concordando con Resquin et al. (2019), quienes documentaron un incremento medio anual (IMA) de hasta 35 m³. ha. año para *E. grandis* frente a 25 m³. ha. año para *E. dunnii* en plantaciones del norte de Uruguay. Esta diferencia podría explicarse, en parte, por una mejor adaptación de *E. grandis* a suelos de textura franca y buen drenaje, condiciones típicas de la región noreste del país. Además, Balmelli y Resquin (2006) observaron que *E. grandis* presentó una mayor productividad a largo plazo en suelos de areniscas, lo que resalta la importancia de considerar las características del sitio en la elección del material forestal. Las diferencias en la arquitectura del dosel observadas entre *E. grandis* y *E. dunnii* responden en parte a su adaptación a condiciones contrastantes de sitio, siendo *E. dunnii* más tolerante a heladas y suelos restrictivos, con copas más persistentes, mientras que *E. grandis* maximiza el crecimiento en sitios de calidad (Martino et al., 1997). Si bien no se han realizado estudios del suelo en este experimento, asociamos la superioridad de los árboles en el ensayo de semillas en comparación al ensayo clonal con las diferencias en los sitios.

Las leves diferencias en altura promedio entre arreglos en *E. grandis* (4,8m en simple fila y 4,7m en triple fila) podrían estar reflejando un efecto positivo de la menor competencia lateral sobre el desarrollo individual.

En cuanto a volumen por árbol, se observó que los tratamientos con *E. grandis* (tanto semillas como clones) presentaron un volumen promedio un 47,5% mayor que los tratamientos con *E. dunnii*. Al analizar únicamente los ensayos clonales, los tratamientos con *E. dunnii* mostraron volúmenes significativamente menores, siendo en promedio un 35,4% menores a los *E. grandis*. Estos resultados refuerzan la superioridad

en crecimiento de *E. grandis* bajo las condiciones evaluadas, posiblemente asociadas a un mayor vigor y mejor adaptación al sitio, además de las características intrínsecas y fisiológicas de la especie en etapas iniciales del sistema.

La proporción de copa viva, más que la longitud absoluta de copa viva, explican las diferencias entre las dos especies. Para el porcentaje de copa viva, se observó que el *E. dunnii* crece menos en volumen, pero mantiene más de 95% de copa viva, mientras que el *E. grandis* crece más en volumen y altura, pero mantiene menores porcentajes de copa viva (figura 7). Igualmente, si observamos las diferencias en metros de copa viva (Figura 6) no se diferencian significativamente las especies, teniendo una mediana de 3,9 metros en *E. dunnii* y 4,1 metros en *E. grandis*. Estas diferencias podrían atribuirse al mayor desrame natural que presenta *E. grandis*, asociado a su fuerte dominancia apical y arquitectura de copa más estrecha, lo cual ha sido reportado en estudios previos (Aguirre-Salado et al., 2011). Esta característica estructural podría intensificarse bajo condiciones de competencia intraespecífica, reduciendo el desarrollo de ramas laterales activas y, por ende, el porcentaje de copa viva. A medida que la especie *E. grandis* crece, suele perder sus ramas inferiores de forma natural, lo que resulta en una menor proporción de copa viva en comparación con *E. dunnii*, que conserva una copa más densa y compacta. Este proceso de desrame natural está influenciado por factores como la cantidad y calidad de luz que llega a las ramas inferiores, ya que la baja disponibilidad luz PAR en esos estratos disminuye la actividad fotosintética y favorece la senescencia y muerte de las ramas (Percy, 1990). Asimismo, el sombreado prolongado puede inducir la autoselección de ramas según su eficiencia para contribuir al balance de carbono del árbol (Percy et al., 1997).

En ambos ensayos, para la especie *E. grandis*, los árboles plantados en simple fila presentaron una mayor altura y porcentaje de copa viva en comparación a los que fueron plantados en triple fila. Estas diferencias podrían explicarse ya que, al aumentar la densidad de plantación, aumentamos la competencia intraespecífica y por lo tanto se limitan los recursos para cada individuo, lo que afecta negativamente su desarrollo vertical y el desarrollo de la copa. Diversos estudios han mostrado que en plantaciones más densas se observa una mayor supresión de ramas bajas y una reducción del volumen de copa viva debido a la escasa penetración de luz en los estratos inferiores (Le Maire et al., 2013). Por lo tanto, el menor porcentaje de copa viva en *E. grandis* bajo arreglo de triple fila estaría en línea con estas observaciones.

Los resultados obtenidos nos permiten discutir cómo la transmitancia a lo largo del perfil vertical de la copa funciona como un indicador indirecto de su estructura, la cual presentó diferencias según la especie y el arreglo. La mayor transmitancia observada en *E. grandis*, especialmente bajo arreglos de simple fila, sugiere una estructura de copa más abierta y menos densa, coherente con una menor intercepción de luz en comparación con *E. dunnii* (Figura 8). Esta menor intercepción no impidió un buen desempeño en crecimiento, ya que *E. grandis* en simple fila fue el segundo tratamiento con mayor volumen promedio por árbol. Esto podría estar relacionado con una mayor eficiencia en el uso de la luz, entendida como la capacidad de convertir la radiación interceptada en biomasa (Lambers et al., 2008). Esta diferencia se intensifica cuando la disposición espacial reduce la competencia intraespecífica, permitiendo una mayor penetración lumínica en el dosel. En contraste, la especie *E. dunnii* presenta valores menores en ambos arreglos, siendo el menor valor en triple fila, lo cual nos plantea una copa más densa que intercepta mayor proporción de la radiación. Este comportamiento puede explicarse por diferencias intrínsecas en la arquitectura de la copa entre las especies. El *E. grandis* se describe como una especie con una copa ramificada y con menor densidad (Pfausch et al., 2013), lo cual, en disposición más abierta, nos indica que permite un mayor paso de luz. Por lo contrario, el *E. dunnii* presenta una copa con mayor densidad foliar, produciendo un mayor sombreado interno.

En este estudio, se observaron contrastes marcados en la arquitectura del dosel entre *E. grandis* y *E. dunnii*, con implicancias claras sobre la penetración de la luz. Los resultados obtenidos para *E. grandis* sugieren una mayor penetración de luz, posiblemente explicadas por características arquitectónicas como un mayor ángulo foliar, menor densidad de copa y una ubicación más alta de las primeras ramas vivas ya que en promedio están a 0,93 m, mientras que las de *dunnii* se encuentran a 0,35 m. Esta estructura favorece la llegada de luz al estrato inferior. Sin embargo, es importante considerar que la medición con el ceptómetro instantánea puede estar atada a sesgos asociados al momento del día en que se realizan las mediciones, especialmente en sistemas en hileras donde la orientación de las filas y el ángulo cenital solar generan distintos patrones de sombra y de intercepción de la luz a lo largo del día (Salter et al., 2018). Igualmente, estas observaciones son coherentes con Resquin et al. (2018), quienes reportan una mayor transmisividad en plantaciones de *E. grandis* respecto a *E. dunnii* en sistemas silvopastoriles de Uruguay.

En todos los tratamientos, tanto de semilla como de clon, se observó un patrón exponencial decreciente de la transmitancia relativa en función de la profundidad de copa durante el verano y se registraron coeficientes de extinción de luz (k) en rangos entre 0,40 y 0,89. Este comportamiento es característico de copas parcialmente densas y ha sido ampliamente documentado en plantaciones de *Eucalyptus* bajo condiciones reales. Por ejemplo, De Mattos et al. (2020) registraron coeficientes de extinción de luz (k) entre 0,47 y 0,56 en *Eucalyptus* en plantaciones brasileñas, confirmando la atenuación exponencial decreciente de la radiación PAR en copas parcialmente densas. Asimismo, Resquin et al. (2018), trabajando con *E. dunnii* y *E. grandis* en Uruguay, reportaron patrones análogos de disminución exponencial de la luz con la profundidad de copa en plantaciones de alta densidad. A su vez, se destacan pendientes significativamente distintas entre tratamientos: en particular entre triple *E. dunnii* y triple *E. grandis*. Inferimos que los mayores coeficientes de extinción de luz (k) en *E. dunnii* podrían deberse a una mayor densidad de área foliar en las capas superiores de la copa, ya que esta especie concentra más del 60% del área foliar en el tercio superior del dosel (Le Maire et al., 2013), según estudios sobre estratificación y captura de luz en plantaciones mixtas de *Eucalyptus* y *Acacia*. Además, *E. grandis* parecía presentar una menor densidad foliar en la base del dosel, posiblemente como resultado del proceso natural de desramado, pudiendo haber ingresado más luz desde los laterales y afectando la estimación del coeficiente de extinción lumínica (k).

Durante el invierno en el experimento de semillas (figura 10), se repite el patrón de decaimiento de la transmitancia con la profundidad de la copa, con diferencias entre tratamientos más marcadas. Estos resultados sugieren que el arreglo de plantación tiene un efecto importante sobre la distribución vertical de la luz, incluso dentro de una misma especie. En el caso de *E. dunnii*, el cambio del arreglo de simple a triple fila parece generar una mayor atenuación de la luz a lo largo de la copa, lo que podría estar relacionado con una mayor densidad foliar y mayor intercepción en los niveles superiores. Por otro lado, en la comparación entre especies, *E. dunnii* en triple fila mostró una atenuación más marcada que *E. grandis* en el mismo arreglo, lo cual podría deberse a diferencias en la arquitectura de copa y en la distribución del follaje. Estudios han documentado que características de arquitectura de copa, como la densidad foliar vertical y distribución del área foliar, modulan la absorción dentro del dosel arbóreo (Binkley et al., 2012). Estas diferencias morfológicas podrían reflejar estrategias

adaptativas para optimizar la captación de luz difusa en condiciones de baja radiación invernal (Le Maire et al., 2013).

Cabe destacar que no se han encontrado estudios específicos que comparen directamente la distribución vertical de la transmitancia relativa de luz en distintas estaciones entre *E. grandis* y *E. dunnii* en Uruguay. Sin embargo, suponemos que las diferencias entre los comportamientos observados están asociados a características morfológicas propias, como mayor ángulo foliar y menor porosidad en la copa de *E. dunnii*, que tienden a acentuarse con la edad y la densidad del rodal (Pfausch et al., 2013).

En contraste con lo observado en el ensayo de semillas, las curvas de transmitancia para clones no evidenciaron diferencias significativas en la comparación entre sus tratamientos. Este resultado nos indica una mayor homogeneidad estructural entre los tratamientos clonales, independientemente de la especie y del arreglo. Una posible explicación a las diferencias entre los ensayos radica en el control genético inherente al uso de clones, los cuales fueron seleccionados, posiblemente, por características morfológicas y de crecimiento similares. Esta mayor homogeneidad en las curvas clonales podría reflejar una arquitectura de la copa más uniforme y con mínimas diferencias de ángulos foliares entre los individuos. En contraposición, los individuos provenientes del ensayo de semillas, reflejan la variación genética natural, lo cual amplía las diferencias entre tratamientos y especies, como se observó en los anteriores gráficos. Estos resultados coinciden con lo reportado por Stape et al. (2010), quienes documentaron que la selección de clones en *E. grandis* tuvo como resultado rodales más homogéneos en cuanto al área foliar específica, la densidad foliar y la forma de la copa comparados con individuos de semillas. Además, Binkley y Fisher (2013) señalaron que usando materiales clonales se reduce la variabilidad en intercepción de luz dentro del rodal. En cuanto a las diferencias entre tratamientos, en general, este ensayo tiene árboles de menor tamaño. Esto podría explicar que aún no se expresen tanto las diferencias en comparación con el ensayo de semillas.

La comparación entre las mediciones de verano e invierno evidencia un claro efecto estacional sobre la distribución de la luz en el dosel. En invierno, la menor elevación solar podría explicar una mayor variabilidad en los valores registrados, especialmente en las especies de mayor crecimiento, donde la proximidad de arboles

vecinos puede actuar como un obstáculo al pasaje de la radiación, modificando la intercepción y alterando la distribución vertical de la luz. Este efecto, además, es esperable que se intensifique a medida que aumenta la edad de las plantaciones y la cobertura de copa se vuelve más densa.

La arquitectura de copa y el arreglo de la plantación no solo modifican la distribución de luz en el componente forestal, sino que también influyen en la disponibilidad de recursos para el estrato herbáceo. Esta alteración puede afectar otros factores como el poder evaporativo en SSP, la velocidad del viento y el déficit de presión de vapor, con impactos esperables sobre la evapotranspiración y la disponibilidad de agua en el suelo.

Los resultados obtenidos en su conjunto, permiten comprender cómo la interacción de la especie, el origen genético y el arreglo de la plantación influyen sobre la estructura de la copa y la dinámica de la intercepción de la luz en SSP con plantaciones de *Eucalyptus*. En este estudio, los árboles evaluados corresponden a un sistema joven, en sus etapas iniciales de desarrollo, por lo que los resultados pueden diferir de lo reportado en la bibliografía para sistemas más maduros. Las diferencias observadas en cuanto a la transmitancia relativa, el desarrollo y el porcentaje de copa viva reflejan las diferencias morfológicas entre ambas especies de *Eucalyptus* utilizadas en el proyecto y además la importancia del control genético en la homogeneidad de la estructura del dosel. En este contexto, es esperable que, a medida que avance el crecimiento y la expansión de las copas, la distribución de luz dentro de la canopia se modifique, respondiendo a la dinámica particular de cada especie y a las interacciones propias del SSP.

7 CONCLUSIÓN

Este estudio logró cumplir con los objetivos planteados, al caracterizar la distribución vertical de la luz en el dosel de *Eucalyptus grandis* y *Eucalyptus dunnii*, permitiendo comprender cómo varía la disponibilidad de radiación fotosintéticamente activa (PAR) a lo largo del perfil vertical de la copa en un sistema silvopastoril (SSP). Así como la determinación de los coeficientes de extinción lumínica para ambas especies, bajos sus respectivos arreglos de plantación.

E. grandis se destacó como la especie más prometedora en este contexto, exhibiendo un mayor crecimiento en altura y volumen, además de presentar una altura de copa más alta y una mayor transmitancia promedio, asociado a valores de coeficiente de extinción (k) más bajos en verano, lo que podría favorecer al desarrollo del estrato herbáceo. Sin embargo, *E. dunnii* mostró un mayor porcentaje de copa viva y una menor transmitancia relativa promedio. Estas diferencias podrían estar asociadas principalmente a características morfológicas y arquitectónicas propias de cada especie, así como su interacción con el sitio y arreglos evaluados.

Cabe destacar que los resultados reflejan un estado inicial del sistema y por lo tanto, es probable que los efectos derivados del tipo de arreglo se acentúan conforme avance el desarrollo del sistema y se incremente la competencia entre los árboles. Además, el estudio no se realizó en el mismo sitio por falta de superficie homogénea para establecer ambos ensayos.

Este análisis comparativo entre *E. grandis* y *E. dunnii* en condiciones de SSP permitió establecer diferencias relevantes en su desempeño durante las etapas iniciales de crecimiento, aportando elementos clave para la selección de especies según el contexto productivo.

Evaluar el desempeño de las especies en distintos arreglos aporta información fundamental para la planificación y efectividad de los SSP. El arreglo puede influir en la intensidad de competencia entre los estratos arbóreo y herbáceo, incidiendo directamente sobre las condiciones de desarrollo tanto de los árboles como de las pasturas.

8 BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre-Salado, C. A., Valdez-Lazalde, J. R., Ángeles-Pérez, G., de los Santos-Posadas, H. M., & Aguirre-Salado, A. I. (2011). Mapeo del índice de área foliar y cobertura arbórea mediante fotografía hemisférica y datos SPOT 5 HRG: Regresión y k-NN. *Agrociencia*, 45(1), 105-119. <https://agrociencia-colpos.org/index.php/agrociencia/article/view/863>
- Alcorn, P. J., Forrester, D. I., Smith, R. G. B., Thomas, D. S., James, R. N., Nicotra, A. B., & Bauhus, J. (2013). Crown structure and vertical foliage distribution in 4-year-old plantation-grown *Eucalyptus pilularis* and *Eucalyptus cloeziana*. *Trees*, 27(3), 555-566. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0809-1>
- Allen, C. D. (2009). Muerte regresiva del bosque inducida por el clima: ¿Un fenómeno mundial en aumento? *Unasylva: Revista Internacional de Silvicultura e Industrias Forestales*, 60(231-232), 43–49. <https://www.fao.org/4/i0670s/i0670s10.pdf>
- Almeida, A. C., Landsberg, J. J., & Sands, P. J. (2004). Parameterisation of 3-PG model for fast-growing *Eucalyptus grandis* plantations. *Forest Ecology and Management*, 193(1-2), 179-195. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.01.029>
- Anhuf, D., & Rollenbeck, R. (2001). Canopy structure of the Rio Surumoni rain forest (Venezuela) and its influence on microclimate. *Ecotropica*, 7(1-2), 21–32. https://www.soctropecol.eu/publications/pdf/7-1-2/Anhuf%20D,%20Rollenbeck%20R%202001,%20Ecotropica%207_21-32.pdf
- Atangana, A., Khasa, D., Chang, S., & Degrande, A. (2014). *Tropical agroforestry*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-7723-1>
- Balmelli, G., & Resquin, F. (2000). *Evaluación de especies de Eucalyptus al quinto año*. INIA. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/2857/1/111219240807140431.pdf>
- Balmelli, G., & Resquin, F. (2006). Productividad de diferentes especies de *Eucalyptus* sobre areniscas de Tacuarembó–Rivera. En M. Bemhaja & O. Pittaluga (Eds.), *30 años de investigación en suelos de areniscas INIA Tacuarembó* (pp. 305-312). INIA. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/7774/1/ST-159-305-312.pdf>
- Barclay, H. J., Trofymow, J. A., & Leach, R. I. (2000). Assessing bias from boles in calculating leaf area index in immature Douglas fir with the LI-COR canopy analyzer. *Agricultural and Forest Meteorology*, 100(2-3), 255-260. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(99\)00091-X](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(99)00091-X)
- Barthélémy, D., & Caraglio, Y. (2007). Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*, 99(3), 375-407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>

- Belesky, D. P. (2005). Growth of *Dactylis glomerata* along a light gradient in the central Appalachian region of the eastern USA: I. Dry matter production and partitioning. *Agroforestry Systems*, 65(2), 81-90. <https://doi.org/10.1007/s10457-004-5725-y>
- Binkley, D., Campoe, O. C., Gspaltl, M., & Forrester, D. I. (2012). Light absorption and use efficiency in forests: Why patterns differ for trees and stands. *Forest Ecology and Management*, 288, 5-13. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.002>
- Binkley, D., & Fisher, R. F. (2013). *Ecology and management of forest soils* (4th ed.). Wiley.
- Boland, D. J., Brooker, M. I. H., Chippendale, G. M., Hall, N., Hyland, B. P. M., Johnston, R. D., Kleinig, D. A., & Turner, J. D. (1984). *Forest trees of Australia*. CSIRO.
- Boragno, L. (2025). *Boletín estadístico 2025: Sector forestal de Uruguay: Extracción, producción, exportaciones, importaciones, consumo y mano de obra*. MGAP. <https://descargas.mgap.gub.uy/Documentos%20compartidos/Boletin%20Estadistico%20DGF%202025.pdf>
- Bosi, C., Pezzopane, J. R. M., & Sentelhas, P. C. (2020a). Silvopastoral system with eucalyptus as a strategy for mitigating the effects of climate change on Brazilian pasturelands. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 92, Artículo e20180425. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202020180425>
- Bosi, C., Pezzopane, J. R. M., & Sentelhas, P. C. (2020b). Soil water availability in a full sun pasture and in a silvopastoral system with eucalyptus. *Agroforestry Systems*, 94, 429-440. <https://doi.org/10.1007/s10457-019-00402-7>
- Bréda, N. J. J. (2003). Ground-based measurements of leaf area index: A review of methods, instruments, and current controversies. *Journal of Experimental Botany*, 54(392), 2403-2417. <https://doi.org/10.1093/jxb/erg263>
- Brussa, C. (1994). *Eucalyptus: Especies de cultivo más frecuente en Uruguay y regiones de clima templado*. Hemisferio Sur.
- Campbell, G. S. (1986). Extinction coefficients for radiation in plant canopies calculated using an ellipsoidal inclination angle distribution. *Agricultural and Forest Meteorology*, 36(4), 317-321. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(86\)90010-9](https://doi.org/10.1016/0168-1923(86)90010-9)
- Campbell, G. S., & Norman, J. M. (1998). *An introduction to environmental biophysics* (2nd ed.). Springer.

- Carvalho, R. P., Heid, D. M., Davide, L. M. C., Piletti, L. M. M. da S., de Jesus, F. L. F., & Viegas Neto, A. L. (2020). Microclimate and thermal comfort indices in silvopastoral systems under different planting directions and seasons. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 24(4), 266-273.
<https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v24n4p266-273>
- Castaño, M. A. M., Chica, R. H. A., Obando, B. D., & Riaño, H. N. M. (2013). Arquitectura del dosel e interceptación de la radiación solar por tres especies forestales nativas en Colombia. *Cenicafé*, 64(1), 19-30.
[https://biblioteca.cenicafe.org/bitstream/10778/523/1/arc064\(01\)19-30.pdf](https://biblioteca.cenicafe.org/bitstream/10778/523/1/arc064(01)19-30.pdf)
- Chason, J., Baldocchi, D., & Huston, M. (1991). A comparison of direct and indirect methods for estimating forest leaf area. *Agricultural and Forest Meteorology*, 57(1-3), 107-128. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(91\)90081-Z](https://doi.org/10.1016/0168-1923(91)90081-Z)
- Chen, J. M., & Cihlar, J. (1995). *Plant canopy gap-size analysis theory for improving optical measurements of leaf-area index*. *Applied Optics*, 34(27), 6211-6222.
<https://doi.org/10.1364/AO.34.006211>
- Cohrs, C. W., Cook, R. L., Gray, J. M., & Albaugh, T. J. (2020). Sentinel-2 leaf area index estimation for pine plantations in the Southeastern United States. *Remote Sensing*, 12(9), Artículo e1406. <https://doi.org/10.3390/rs12091406>
- Davi, H., Baret, R., & Dufrêne, E. (2008). Effect of thinning on LAI variance in heterogeneous forests. *Forest Ecology and Management*, 256(5), 890-899.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.05.047>
- De las Rivas, J. (2008a). La luz y el aparato fotosintético. En J. Azcón-Bieto & M. Talón (Coords.), *Fundamentos de fisiología vegetal* (2ª ed., pp. 165-190). McGraw-Hill.
- De las Rivas, J. (2008b). Utilización de la energía luminosa en la fotosíntesis. En J. Azcón-Bieto & M. Talón (Eds.), *Fundamentos de la fisiología vegetal* (2ª ed., pp. 191-210). McGraw-Hill.
- De Mattos, E. M., Binkley, D., Campoe, O. C., Alvares, C. A., & Stape, J. L. (2020). Variation in canopy structure, leaf area, light interception and light use efficiency among *Eucalyptus* clones. *Forest Ecology and Management*, 463, Artículo e118038. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118038>
- Devkota, N. R., Wall, A. J., Kemp, P. D., & Hodgson, J. (2001, 11-21 de febrero). *Relationship between canopy closure and pasture production in deciduous tree-based temperate silvopastoral systems* [Contribución]. XIX International Grasslands Congress, Brasil.
<https://uknowledge.uky.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=4460&context=igc>

- Dirección General de Recursos Naturales. (2020). *Descripción de los Grupos CO.N.E.A.T.* MGAP. https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2020-03/Descripci%C3%B3n%20de%20Grupos%20de%20suelos%20CONEAT_0.pdf
- Djimde, M., Torres, F., & Migongo-Bake, W. (1989). Climate, animal and agroforestry. En W. S. Reifsnnyder & T. O. Damhofer (Eds.), *Meteorology and agroforestry: Proceedings of an International Workshop on the Application of Meteorology to Agroforestry Systems Planning and Management* (pp. 463-470). ICRAF.
- Dodd, M. B., McGowan, A. W., Power, I. L., & Thorrold, B. S. (2005). Effects of variation in shade level, shade duration and light quality on perennial pastures. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 48(4), 531-543. <https://doi.org/10.1080/00288233.2005.9513686>
- Dogliotti, G., Rizzo, I., Baietto, A., Posse, J. P., Aubet, N., & González-Talice, J. (2023). Crown segmentation using Airborne Laser Scanning data in a silvopastoral system with *Eucalyptus grandis*. *Agrociencia Uruguay*, 27(NE2), Artículo e1311. <https://doi.org/10.31285/AGRO.27.1311>
- Dovey, S. B., & Du Toit, B. (2006). Calibration of LAI-2000 canopy analyser with leaf area index in a young eucalypt stand. *Trees*, 20(3), 273-277. <https://doi.org/10.1007/s00468-005-0038-y>
- Dulormne, M., Sierra, J., Bonhomme, R., & Cabidoche, Y. M. (2004). Seasonal changes in tree-grass complementarity and competition for water in a subhumid tropical silvopastoral system. *European Journal of Agronomy*, 21(3), 311-322. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2003.10.003>
- Duursma, R. A., Marshall, J. D., & Robinson, A. P. (2003). Leaf area index inferred from solar beam transmission in mixed conifer forests on complex terrain. *Agricultural and Forest Meteorology*, 118(3-4), 221-236. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(03\)00109-6](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(03)00109-6)
- Fauset, S., Gloor, M. U., Aidar, M. P. M., Freitas, H. C., Fyllas, N. M., Marabesi, M. A., Rochelle, A. L. C., Shenkin, A., Vieira, S. A., & Joly, C. A. (2017). Tropical forest light regimes in a human-modified landscape. *Ecosphere*, 8(11), Artículo e02002. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2002>
- Favarin, J. L., Neto, D. D., García, A. G., Nova, N. A.V., & Favarin, M. G. G. V. (2002). Equações para a estimativa do índice de área foliar do cafeeiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 37(6), 769-773. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2002000600005>

- Fedrigo, J. K., Benítez, V., Santa Cruz, R., Posse, J. P., Barro, R. S., Hernández, J., Mantero, C., Morales Olmos, V., Silveira, E. D., & Viñoles, C. (2018). Oportunidades y desafíos para los sistemas silvopastoriles en Uruguay. *Veterinaria (Montevideo)*, 54(209), 20-30. <https://doi.org/10.29155/vet.54.209.4>
- Gartner, B. L., North, E. M., Johnson, G. R., & Singleton, R. (2002). Effects of live crown on vertical patterns of wood density and growth in Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(3), 439–447. <https://doi.org/10.1139/x01-218>
- Geremia, E. V., Crestani, S., Mascheroni, J. D. C., Carnevalli, R. A., Mourão, G. B., & da Silva, S. C. (2018). Sward structure and herbage intake of *Brachiaria brizantha* cv. Piatã in a crop–livestock–forestry integration area. *Livestock Science*, 212, 83-92. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2018.03.020>
- Gillison, A. N. (1981). Toward a functional vegetation classification. En A. N. Gillison & D. J. Anderson (Eds.), *Vegetation classification in Australia* (pp. 30-41). CSIRO.
- Givnish, T. J. (2020). The adaptive geometry of trees. *The American Naturalist*, 195(6), 935-947. <https://doi.org/10.1086/708498>
- Gomes, F. J., Pedreira, B. C., Santos, P. M., Bosi, C., Lulu, J., & Pedreira, C. G. S. (2020). Microclimate effects on canopy characteristics of shaded palisadegrass pastures in a silvopastoral system in the Amazon biome of Central Brazil. *European Journal of Agronomy*, 115, Artículo e126029. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126029>
- Gomes, F. J., Pedreira, C. G. S., Bosi, C., Cavalli, J., Holschuch, S. G., Mourão, G. B., Pereira, D. H., & Pedreira, B. C. (2019). Shading effects on Marandu palisadegrass in a silvopastoral system: Plant morphological and physiological responses. *Agronomy Journal*, 111(5), 2332-2340. <https://doi.org/10.2134/agronj2019.01.0052>
- Gower, S. T., & Norman, J. M. (1991). Rapid estimation of leaf area index in conifer and broad-leaf plantations. *Ecology*, 72(5), 1896-1900. <https://doi.org/10.2307/1940988>
- Granier, A., Biron, P., & Lemoine, D. (2000). Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 100(4), 291-308. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(00\)00110-4](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(00)00110-4)
- Gu, L., Baldocchi, D. D., Verma, S. B., Black, T. A., Vesala, T., Falge, E., & Dowty, P. R. (2002). Advantages of diffuse radiation for terrestrial ecosystem productivity. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 107(D6), ACL 2-1–ACL 2-23. <https://doi.org/10.1029/2001JD001242>

- Hall, N., Johnston, R. D., & Chippendale, G. M. (1975). *Forest trees of Australia*. Australian Government Publishing Service.
- Henskens, F. L., Battaglia, M., Cherry, M. L., & Beadle, C. L. (2001). Physiological basis of spacing effects on tree growth and form in *Eucalyptus globulus*. *Trees*, *15*(6), 365-377. <https://doi.org/10.1007/s004680100114>
- Hernández Ramos, J., Reyes-Hernández, V. J., & Beltrán-Rodríguez, L. L. (2022). La copa como indicador fotosintético relevante en el manejo forestal de bosques templados. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, *13*(74), 4-33. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v13i74.1267>
- Hess, A. F., Loiola, T., Arruda de Souza, S., & Nascimento, B. (2016). Morfometría de la copa de *Araucaria angustifolia* en sitios naturales en el sur de Brasil. *Bosque*, *37*(3), 603-611. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002016000300017>
- Hirata, R., Hirano, T., Saigusa, N., Fujinuma, Y., Inukai, K., Kitamori, Y., Takahashi, Y., & Yamamoto, S. (2007). Seasonal and interannual variations in carbon dioxide exchange of a temperate larch forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, *147*(3-4), 110-124. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2007.07.005>
- Hirigoyen, A., Acosta-Muñoz, C., Ariza Salamanca, A. J., Varo-Martínez, M. Á., Rachid-Casnati, C., Franco, J., & Navarro-Cerrillo, R. (2021). A machine learning approach to model leaf area index in *Eucalyptus* plantations using high-resolution satellite imagery and airborne laser scanner data. *Annals of Forest Research*, *64*(2), 165-183. <https://doi.org/10.15287/afr.2021.2073>
- Holst, T., Hauser, S., Kirchgaßner, A., Matzarakis, A., Mayer, H., & Schindler, D. (2004). Measuring and modelling plant area index in beech stands. *International Journal of Biometeorology*, *48*(4), 192-201. <https://doi.org/10.1007/s00484-004-0201-y>
- Ibrahim, M. A., & Pezo Quevedo, D. (1998). *Sistemas silvopastoriles*. CATIE. <https://repositorio.catie.ac.cr/handle/11554/4024>
- Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. (2024). *Banco de datos agroclimáticos*. <https://www.inia.uy/gras/Clima/Banco-datos-agroclimatico>
- International Council for Research in Agroforestry. (1984). *Annual Report of the International Council for Research in Agroforestry*. <http://www.worldagroforestry.org/downloads/Publications/PDFS/RP14346.pdf>
- Jonckheere, I., Fleck, S., Nackaerts, K., Muys, B., Coppin, P., Weiss, M., & Baret, F. (2004). Review of methods for in situ leaf area index determination: Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, *121*(1-2), 19-35. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2003.08.027>

- Jones, H. G. (1992). *Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology* (2nd ed.). Cambridge University Press.
- Jose, S., Walter, D., & Kumar, B. M. (2019). Ecological considerations in sustainable silvopasture design and management. *Agroforestry Systems*, 93(1), 317-331. <https://doi.org/10.1007/s10457-016-0065-2>
- Kallarackal, J., & Somen, C. K. (1997). Water use by *Eucalyptus tereticornis* stands of differing density in southern India. *Tree Physiology*, 17(3), 195-203. <https://doi.org/10.1093/treephys/17.3.195>
- Kaptein, N. D., Everson, C. S., Clulow, A. D., Toucher, M. L., & Germishuizen, I. (2023). Transpiration rates from mature *Eucalyptus grandis* × *E. nitens* clonal hybrid and *Pinus elliottii* plantations near the Two Streams Research Catchment, South Africa. *Hydrology and Earth System Sciences*, 27(24), 4467-4484. <https://doi.org/10.5194/hess-27-4467-2023>
- Lambers, H., Chapin, F. S., & Pons, T. L. (2008). *Plant physiological ecology* (2nd ed.). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-78341-3>
- Landsberg, J. J., & Waring, R. H. (1997). A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *Forest Ecology and Management*, 95(3), 209-228. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(97\)00026-1](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(97)00026-1)
- Le Maire, G., Nouvellon, Y., Christina, M., Ponzoni, F. J., Gonçalves, J. L. M., Bouillet, J. P., & Laclau, J. P. (2013). Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single-and mixed-species *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* plantations. *Forest Ecology and Management*, 288, 31-42. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.005>
- Lewis, J. D., Phillips, N. G., Logan, B. A., Hricko, C. R., & Tissue, D. T. (2011). Leaf photosynthesis, respiration and stomatal conductance in six *Eucalyptus* species native to mesic and xeric environments growing in a common garden. *Tree Physiology*, 31(9), 997-1006. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr087>
- LI-COR. (1992). *LAI-2000 plant canopy analyser: Instruction manual*. https://www.mv.helsinki.fi/home/kminkkin/LAI-2000_Manual.pdf
- Linder, S. (1985). Potential and actual production in Australian forest stands. En J. J. Landsberg & W. Parsons (Eds.), *Research for forest management* (pp. 11-35). CSIRO.
- Lopes, D. A., Soares, C. P. B., & Finger, C. A. G. (2016). Método indireto de estimativa da área foliar em povoamentos de *Eucalyptus* spp. e *Pinus taeda*. *Ciência Florestal*, 26(1), 135-145. <https://doi.org/10.5902/1980509811103>

- Maass, J. M., Vose, J. M., Swank, W. T., & Martinez-Yrizar, A. (1995). Seasonal changes of leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in west Mexico. *Forest Ecology and Management*, 74(1-3), 171-180. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)03485-F](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)03485-F)
- Macfarlane, C., Grigg, A., & Evangelista, C. (2007). Estimating forest leaf area using cover and fullframe fisheye photography: Thinking inside the circle. *Agricultural and Forest Meteorology*, 146(1-2), 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2007.05.001>
- Macfarlane, C., Hoffman, M., Eamus, D., Kerp, N., Higginson, S., McMurtrie, R., & Adams, M. A. (2007). Estimation of leaf area index in eucalypt forest using digital photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, 143(3-4), 176-188. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.10.013>
- Maguire, D. A., & Kanaskie, A. (2002). The ratio of live crown length to sapwood area as a measure of crown sparseness. *Forest Science*, 48(1), 93-100. <https://doi.org/10.1093/forestscience/48.1.93>
- Martino, D. L., Bennadji, Z., Fossati, A., Pagliano, D., & van Hoff, E. (1997). *La forestación con eucaliptos en Uruguay: Su impacto sobre los recursos naturales y el ambiente*. INIA.
- McCall, D. G., & Bishop-Hurley, G. J. (2003). A pasture growth model for use in a whole-farm dairy production model. *Agricultural Systems*, 76(3), 1183-1205. [https://doi.org/10.1016/S0308-521X\(02\)00104-X](https://doi.org/10.1016/S0308-521X(02)00104-X)
- Mercado, L. M., Bellouin, N., Sitch, S., Boucher, O., Huntingford, C., Wild, M., & Cox, P. M. (2009). Impact of changes in diffuse radiation on the global land carbon sink. *Nature*, 458(7241), 1014-1017. <https://doi.org/10.1038/nature07949>
- Monte, M. A., Reis, M. G. F., Reis, G. G., Leite, H. G., & Stocks, J. J. (2007). Métodos indiretos de estimação da cobertura de dossel em povoamentos de clone de eucalipto. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 42(6), 769-775. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2007000600002>
- Monteith, J. L. (1977). Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 281(980), 277-294. <https://doi.org/10.1098/rstb.1977.0140>
- Moreira, J. L. K. (2003). Sombra de prédios e torres em cidades e de montanhas na região rural. *Revista Brasileira de Ensino de Física*, 25(1), 62-73. <https://doi.org/10.1590/S1806-11172003000100008>

- Nakamura, A., Kitching, R. L., Cao, M., Creedy, T. J., Fayle, T. M., Freiberg, M., Hewitt, C. N., Itioka, T., Koh, L. P., Ma, K., Malhi, Y., Mitchell, A., Novotny, V., Ozanne, C. M. P., Song, L., Wang, H., & Ashton, L. A. (2017). Forests and their canopies: Achievements and horizons in canopy science. *Trends in Ecology & Evolution*, 32(6), 438-451. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.02.020>
- Navas, A. (2010). Importancia de los sistemas silvopastoriles en la reducción del estrés calórico en sistemas de producción ganadera tropical. *Revista de Medicina Veterinaria*, (19), 113-122. <http://www.scielo.org.co/pdf/rmv/n19/n19a10.pdf>
- Nicodemo, M. L. F., Muller, M. D., Porfírio-da-Silva, V., Carpanezzi, A. A., Pezzopane, J. R. M., & Barioni Júnior, W. (2016). Growth of native trees in two agroforestry systems. *Revista Árvore*, 40(4), 639-648. <https://doi.org/10.1590/0100-67622016000400007>
- Norman, J. M., & Campbell, G. S. (1989). Canopy structure. En R. W. Pearcy, J. R. Ehleringer, H. A. Mooney, & P. W. Rundel (Eds.), *Plant physiological ecology: Field methods and instrumentation* (pp. 301-325). Chapman and Hall.
- Nouvellon, Y., Laclau, J.-P., Epron, D., Kinana, A., Mabilia, A., Roupsard, O., Bonnefond, J.-M., le Maire, G. I., Marsden, C., Bontemps, J.-D., & Saint-André, L. (2010). Within-stand and seasonal variations of specific leaf area in a clonal *Eucalyptus* plantation in the Republic of Congo. *Forest Ecology and Management*, 259(9), 1796-1807. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.05.023>
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2022). *Anuario estadístico agropecuario 2022*. MGAP. https://descargas.mgap.gub.uy/DIEA/Anuarios/Anuario2022/O_MGAP_Anuario_estad%C3%ADstico_%202022-DIGITAL.pdf
- Paciullo, D. S. C., Gomide, C. A. M., Castro, C. R. T., Maurício, R. M., Fernandes, P. B., & Morenz, M. J. F. (2017). Morphogenesis, biomass and nutritive value of *Panicum maximum* under different shade levels and fertilizer nitrogen rates. *Grass and Forage Science*, 72(4), 590-600. <https://doi.org/10.1111/gfs.12294>
- Papamija-Muñoz, D., & García-Solórzano, C. (2012). Estimación del índice de área foliar en plantaciones de *Eucalyptus grandis* W.Hill. *Colombia Forestal*, 15(2), 261-271. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2012.2.a09>
- Parker, G. G. (1995). Structure and microclimate of forest canopies. En M. D. Lowman & N. M. Nadkarni (Eds.), *Forest canopies* (pp. 73-106). Academic Press.
- Paula, R. R., Reis, G. G., Reis, M. G. F., Oliveira Neto, S. N., Leite, H. G., Melido, R. C. N., Lopes, H. N. S., & Souza, F. C. (2013). Eucalypt growth in monoculture and silvopastoral systems with varied tree initial densities and spatial arrangements. *Agroforestry Systems*, 87(6), 1295-1307. <https://doi.org/10.1007/s10457-013-9638-5>

- Pearcy, R. W. (1990). Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 41, 421-453. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.41.060190.002225>
- Pearcy, R. W., Gross, L. J., & He, D. (1997). An improved dynamic model of photosynthesis for estimation of carbon gain in sunfleck light regimes. *Plant, Cell & Environment*, 20(4), 411-424. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1997.d01-88.x>
- Pearcy, R. W., Muraoka, H., & Valladares, F. (2005). Crown architecture in sun and shade environments: Assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. *New Phytologist*, 166(3), 791-800. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01328.x>
- Percival, N. S., & Knowles, R. L. (1988). Relationship between radiata pine and understorey pasture production. En P. Maclaren (Ed.), *Proceedings of the Agroforestry Symposium, Rotorua, 24-27 November 1986* (pp. 152-164). Ministry of Forestry; Forest Research Institute.
- Pereira, J. S., Linder, S., Araújo, M. C., Pereira, H., Ericsson, T., Borralho, N., & Leal, L. C. (1989). Optimization of biomass production in *Eucalyptus globulus* plantations: A case study. En J. S. Pereira & J. J. Landsberg (Eds.), *Biomass production by fast-growing trees* (pp. 101-122). Kluwer Academic Publishing.
- Peri, P. L., Lucas, R. J., & Moot, D. J. (2007). Dry matter production, morphology and nutritive value of *Dactylis glomerata* growing under different light regimes. *Agroforestry Systems*, 70(1), 63-79. <https://doi.org/10.1007/s10457-007-9029-x>
- Pezzopane, J. R. M., Bosi, C., Nicodemo, M. L. F., Santos, P. M., da Cruz, P. G., & Parmejiani, R. S. (2015). Microclimate and soil moisture in a silvopastoral system in southeastern Brazil. *Bragantia*, 74(1), 110-119. <https://doi.org/10.1590/1678-4499.0334>
- Pfautsch, S., Aspinwall, M. J., Drake, J. E., Chacon-Doria, L., Langelaan, R. J. A., Tissue, D. T., Tjoelker, M. G., & Lens, F. (2018). Traits and trade-offs in whole-tree hydraulic architecture along the vertical axis of *Eucalyptus grandis*. *Annals of Botany*, 121(1), 129-141. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx137>
- Pfautsch, S., Aspinwall, M. J., Drake, J. E., Choat, B., Tissue, D., Burykin, T., & Tjoelker, M. (2013). Putting the puzzle together: Investigating hydraulic functioning and water transport at high spatial resolution in tall trees. *Acta Horticulturae*, (991), 245-251. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2013.991.30>
- Pierce, L. L., & Running, S. W. (1988). Rapid estimation of coniferous forest leaf area index using a portable integrating radiometer. *Ecology*, 69(6), 1762-1767. <https://doi.org/10.2307/1941154>

- Pryor, L. D., & Johnson, L. A. S. (1981). Eucalyptus, the universal Australian. En A. Keast (Ed.), *Ecological biogeography of Australia* (pp. 499-536). W. Junk.
- Quero, G., Bonnacarrère, V., Fernández, S., Silva, P., Simondi, S., & Borsani, O. (2019). Light-use efficiency and energy partitioning in rice is cultivar dependent. *Photosynthesis Research*, *140*(1), 51-63.
<https://doi.org/10.1007/s11120-018-0605-x>
- Resquin, F., Navarro-Cerrillo, R. M., Carrasco-Letelier, L., & Rachid-Casnati, C. (2019). Influence of contrasting stocking densities on the dynamics of above-ground biomass and wood density of *Eucalyptus benthamii*, *E. dunnii* and *E. grandis* for bioenergy in Uruguay. *Forest Ecology and Management*, *438*, 63-74. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.02.007>
- Resquin, F., Navarro-Cerrillo, R. M., Rachid-Casnati, C. R., Hirigoyen, A., Carrasco-Letelier, L., & Duque-Lazo, J. (2018). Allometry, growth and survival of three *Eucalyptus* species (*E. benthamii*, *E. dunnii* y *E. grandis*) in high-density plantations in Uruguay. *Forests*, *9*, Artículo e745. <https://doi.org/10.3390/f9120745>
- Reynolds, S. G. (1995). *Pasture-cattle-coconut systems*. FAO.
<https://www.fao.org/4/af298e/af298e00.htm>
- Rundel, P. W., & Gibson, A. C. (1996). Adaptations of Mojave Desert plants. En W. L. Wauer & D. H. Riskind (Eds.), *Ecological communities and processes in a Mojave Desert ecosystem: Rock Valley, Nevada* (pp. 55-83). Cambridge University Press.
- Saigusa, N., Yamamoto, S., Murayama, S., & Kondo, H. (2005). Inter-annual variability of carbon budget components in an AsiaFlux forest site estimated by long-term flux measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, *134*(1-4), 4-16.
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2005.08.016>
- Saigusa, N., Yamamoto, S., Murayama, S., Kondo, H., & Nishimura, S. (2002). Gross primary production and net ecosystem exchange of a cool-temperate deciduous forest estimated by the eddy covariance method. *Agricultural and Forest Meteorology*, *112*(3-4), 203-215. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(02\)00082-5](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(02)00082-5)
- Saldaña, A., & Lusk, C. H. (2003). Influencia de las especies del dosel en la disponibilidad de recursos y regeneración avanzada en un bosque templado lluvioso del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, *76*(4), 639-650.
<https://doi.org/10.4067/S0716-078X2003000400008>
- Salter, W. T., Gilbert, M. E., & Buckley, T. N. (2018). Time-dependent bias in instantaneous ceptomtry caused by row orientation. *The Plant Phenome Journal*, *1*(1), Artículo e180004. <https://doi.org/10.2135/tppj2018.07.0004>

- Salton, J. C., Mercante, F. M., Tomazi, M., Zanatta, J. A., Concenço, G., Silva, W. M., & Retore, M. (2014). Integrated crop-livestock system in tropical Brazil: Toward a sustainable production system. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 190, 70-79. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.09.023>
- Sancho, L., Arocena, I., & Ordeig, L. (2021). *Definición, caracterización y cuantificación del área bajo sistemas silvopastoriles, para el seguimiento de las contribuciones establecidas en la Contribución Determinada a nivel Nacional de Uruguay: Informe final*. Ministerio de Ambiente; MGAP; GEF; PNUD. https://www.gub.uy/ministerio-ambiente/sites/ministerio-ambiente/files/documentos/noticias/informe_final.pdf
- Santos, D. C., Guimarães Júnior, R., Vilela, L., Pulrolnik, K., Bufon, V. B., & França, A. F. S. (2016). Forage dry mass accumulation and structural characteristics of Piatã grass in silvopastoral systems in the Brazilian savannah. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 233, 16-24. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.08.026>
- Sector forestal uruguayo alcanzó máximos históricos en producción, empleo y exportaciones. (2025, 5 de junio). *Revista Verde*. <https://revistaverde.com.uy/actualidad/sector-forestal-uruguayo-alcanzo-maximos-historicos-en-produccion-empleo-y-exportaciones/#:~:text=El%20comercio%20exterior%20marc%C3%B3%20un,u n%20incremento%20interanual%20del%2027%25>
- Smith, N. J., & Clark, D. R. (1990). Estimating salal leaf area index and leaf biomass from diffuse light attenuation. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(9), 1265-1270. <https://doi.org/10.1139/x90-168>
- Solís-Silvan, R., Sánchez-Gutiérrez, F., Islas-Jesús, R. E., Gerónimo-Torres, J., Pozo-Santiago, C. O., & Sánchez-Díaz, B. (2022). Estimation of the leaf area index from Sentinel images in *Eucalyptus grandis* W. Hill plantations. *Tecnología en Marcha*, 35(2), 39-47. <https://doi.org/10.18845/tm.v35i2.5535>
- Soust, P. (2012). A 25 años de la aprobación de la Ley N.º 15.939 (Ley Forestal). En *Anuario OPYPA 2012* (pp. 167-175). MGAP.
- Stape, J. L., Binkley, D., Ryan, M. G., Fonseca, S., Loos, R. A., Takahashi, E. N., Silva, C. R., Silva, S. R., Hakamada, R. E., Ferreira, J. M. de A., Lima, A. M. N., Gava, J. L., Leite, F. P., Andrade, H. B., Alves, J. M., Silva, G. G. C., & Azevedo, M. R. (2010). The Brazil Eucalyptus: Potential Productivity Project: Influence of water, nutrients and stand uniformity on wood production. *Forest Ecology and Management*, 259(9), 1684-1694. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.01.012>
- Stenberg, P., Nilson, T., Smolander, S., & Voipio, P. (2003). Gap fraction based estimation of LAI in Scots pine stands subjected to experimental removal of branches and stems. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 29(3), 363-370. <https://doi.org/10.5589/m03-007>

- Sutton, T., Dassau, O., Sutton, M., Nsibandé, L., & Mthombeni, S. (2023). *QGIS* (versión 3.28.12) [Software]. QGIS Development Team. <https://qgis.org/es/site/forusers/download.html>
- Thomas, S. C., & Winner, W. E. (2002). Photosynthetic differences between saplings and adult trees: An integration of field results by meta-analysis. *Tree Physiology*, 22(2–3), 117-127. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.2-3.117>
- Urban, J., Tatarinov, F., Nadezhdina, N., Čermák, J., & Ceulemans, E. (2009). Crown structure and leaf area of the understorey species *Prunus serotina*. *Trees*, 23, 391-399. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0327-7>
- Uruguay XXI. (2024). *Informe sector ganadero – 2024*. <https://www.uruguayxxi.gub.uy/es/centro-informacion/articulo/informe-sector-ganadero-2024/>
- Varella, A. C. (2012). Características do ambiente luminoso em sistemas silvipastoris e Recomendações para o manejo do componente forrageiro nas condições do sul do Brasil. En *Congreso Florestal Estadual do Rio Grande do Sul, Florestas e a sustentabilidade: Anais*. EMBRAPA. <http://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/67036/1/7-ALEXANDRE-COSTA-VARELLA-PAINEL.pdf>
- Vargas-Silva, G. (2019). Biomecánica de los árboles: Crecimiento, anatomía y morfología. *Madera y Bosques*, 25(3), Artículo e2531712. <https://doi.org/10.21829/myb.2019.2531712>
- Velikova, V., Loreto, F., Brilli, F., Stefanov, D., & Yordanov, I. (2008). Characterization of juvenile and adult leaves of *Eucalyptus globulus* showing distinct heteroblastic development: Photosynthesis and volatile isoprenoids. *Plant Biology*, 10(1), 55-64. <https://doi.org/10.1055/s-2007-964964>
- Vidal, A., Benítez, J. Y., Rodríguez, J., Carlos, R., & Gra, H. (2004). Estimación de la biomasa de copa para árboles en pie de *Pinus caribaea* var. *caribaea* en la E.F.I. La Palma de la provincia de Pinar del Río, Cuba. *Quebracho*, (11), 60-66. <https://fcf.unse.edu.ar/archivo>
- Vieira Junior, N. A., Evers, J., Vianna, M. dos S., Pedreira, B. C., Pezzopane, J. R. M., & Marin, F. R. (2022). Understanding the arrangement of Eucalyptus-Marandu palisade grass silvopastoral systems in Brazil. *Agricultural Systems*, 196, Artículo e103316. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2021.103316>
- Vieira Junior, N. A., Silva, M. A. de A., Caramori, P. H., Nitsche, P. R., Corrêa, K. A. B., & Alves, D. S. (2019). Temperature, thermal comfort, and animal ingestion behavior in a silvopastoral system. *Semina: Ciências Agrárias*, 40(1), 403-416. <https://doi.org/10.5433/1679-0359.2019v40n1p403>

- Vose, J. M., & Swank, T. W. (1990). Assessing seasonal leaf area dynamics and vertical leaf area distribution in eastern white pine (*Pinus strobus* L.) with a portable light meter. *Tree Physiology*, 7(1-4), 125-134.
<https://doi.org/10.1093/treephys/7.1-2-3-4.125>
- Wang, Q., Tenhunen, J., Granier, A., Reichstein, M., Bouriaud, O., Nguyen, D., & Breda, N. (2004). Long-term variations in leaf area index and light extinction in a *Fagus sylvatica* stand as estimated from global radiation profiles. *Theoretical and Applied Climatology*, 79(3-4), 225-238.
<https://link.springer.com/article/10.1007/s00704-004-0074-3>
- Waring, R. H. (1983). Estimating forest growth and efficiency in relation to canopy leaf area. En E. D. Ford, D. R. Malcolm, & J. Atkinson (Eds.), *Advances in ecological research* (Vol. 13, pp. 327–354). Academic Press.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(03\)01011-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(03)01011-7)
- 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(1), 41-76.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083148>
- West, P. W., & Smith, R. G. B. (2020). Effects of tree spacing on branch-size development during early growth of an experimental plantation of *Eucalyptus pilularis* in subtropical Australia. *Australian Forestry*, 83(1), 39-45.
<https://doi.org/10.1080/00049158.2020.1715016>
- Whitehead, D., & Beadle, C. L. (2004). Physiological regulation of productivity and water use in *Eucalyptus*: A review. *Forest Ecology and Management*, 193(1-2), 113-140. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.01.026>
- Wilson, J. R., & Ludlow, M. M. (1991). The environment and potential growth of pastures under plantations. En H. M. Shelton & W. W. Stür (Eds.), *Forages for plantation crops* (pp. 10-24). ACIAR.
- Wilson, K. B., Hanson, P. J., Mulholland, P. J., Baldocchi, D. D., & Wullschleger, S. D. (2001). A comparison of methods for determining forest evapotranspiration and its components: Sap-flow, soil water budget, eddy covariance, and catchment water balance. *Agricultural and Forest Meteorology*, 106(2), 153-168.
[https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(00\)00199-4](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(00)00199-4)
- Xavier, A. C., Soares, J. V., & Almeida, A. C. de. (2002). Variação do índice de área foliar em clones de eucalipto ao longo de seu ciclo de crescimento. *Revista Árvore*, 6(4), 421-427. <https://www.scielo.br/j/rarv/a/txXfJwPcMvsJTcyTDW>
[Gjn/?format=pdf&lang=pt](https://www.scielo.br/j/rarv/a/txXfJwPcMvsJTcyTDW/Gjn/?format=pdf&lang=pt)

- Xu, M., & Harrington, T. B. (1998). Foliage biomass distribution of loblolly pine as affected by tree dominance, crown size, and stand characteristics. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(6), 887-892. <https://doi.org/10.1139/x98-060>
- Zavafer, A., Cheah, M., Hillier, W., Chow, W., & Takahashi, S. (2015). Photodamage to the oxygen evolving complex of photosystem II by visible light. *Scientific Reports*, 5(1), Artículo e16363. <https://doi.org/10.1038/srep16363>