

Caracterización del dosel forestal y del microambiente lumínico en rodales con diferente manejo, utilizando fotografía hemisférica

Characterization of forest canopy and light microenvironment in stands with management different, using hemispherical photography

D. CABRELLI¹; S. REBOTTARO¹ y D. EFFRON²

Recibido en diciembre de 2004; aceptado en noviembre de 2006

RESUMEN

La estructura del dosel y el microambiente lumínico de plantaciones de *Pinus elliottii* Engelm. fue caracterizado, utilizando la técnica de la fotografía hemisférica. El trabajo experimental se llevó a cabo en dos rodales adultos: una plantación sin manejo (SM) y otra sometida a un raleo comercial (CM). Los parámetros utilizados para caracterizar la cobertura forestal fueron el Índice de Área Foliar (IAF) y la Fracción de Apertura del Dosel (FAD). Para caracterizar el micro-ambiente lumínico se usaron el Factor de Sitio Indirecto (FSI), Factor de Sitio Directo (FSD), Factor de Sitio Global (FSG) y la Duración Promedio de Sunflecks (DPS). Los resultados indicaron que el raleo generó cambios en el dosel que se reflejaron en los parámetros estructurales y microambientales. El IAF varió entre 1,45 (CM) y 3,0 m² m⁻² (SM). El ingreso relativo de radiación solar en plantaciones SM fue del 15 %, mientras que en aquellas CM fue del 30 %. La distribución de frecuencia de duración de sunflecks mostró que el dosel cerrado presentó muchos claros pequeños y pocos claros grandes; en cambio, las perturbaciones propias de un bosque manejado generaron proporciones similares de claros grandes y pequeños. En SM existió una mayor asociación entre el IAF y el ingreso de radiación. Para ambos rodales, la radiación indirecta caracterizó mejor al microambiente lumínico. La duración promedio de sunflecks podría recomendarse para caracterizar rodales de pino estructuralmente distintos, pero no como indicador del ingreso de radiación solar en diferentes micrositos dentro de una misma población.

Palabras clave: *Pinus elliottii*, apertura de dosel, índice de área foliar, ingreso de radiación solar, flecos de luz, "sunflecks".

ABSTRACT

The canopy structure and light microenvironment in *Pinus elliottii* Engelm. plantations were characterized using hemispherical photography technique. The experimental work was carried out in two stands: one plantation without thinning (W) and other thinned from below (T). The parameters used to characterize the forest canopy were the Leaf Index Area (IAF) and Canopy Openness (CO). The microenvironmental parameters were Indirect Site Factor (ISF), Direct Site Factor (DSF), Global Site Factor (GSF) and mean duration of sunflecks (MDS). The results showed that the thinning produced changes in the canopy and microenvironment. The LAI varied from 1.45 (T) to 3.0 m² m⁻² (W). The income of solar radiation in stand without thinning was 15 %, while that in thinned stand was 30 %. Frequency distribution of the sunfleck duration showed that in closed canopy there are many small gaps and few big gaps. On the other hand, the thinning produced same proportion of small and large gaps. The W stand presented higher values of correlation between LAI and radiation income. In both stands, the indirect radiation was better index for characterizing the light environment. Our results showed that MDS could be recommended in order to describe pine stands with different canopy, but not be useful in order to show differences between microsites inside same population.

Key words: *Pinus elliottii*, canopy openness, leaf area index, solar radiation income, sunflecks.

¹ Cátedra de Dasonomía. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Av. San Martín 4453 (C.P. 1417), Buenos Aires, Argentina. E-mail: dcabrell@agro.uba.ar y rebottar@agro.uba.ar

² Cátedra de Química General e Inorgánica. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Av. San Martín 4453 (C.P. 1417), Buenos Aires, Argentina. E-mail: effron@agro.uba.ar

1. INTRODUCCION

Los ecosistemas boscosos, tanto nativos como cultivados, poseen una estructura foliar denominada “dosel”, conformada por el conjunto de copas de los árboles que lo componen. Dicha estructura varía para cada tipo de bosque tanto en el plano horizontal como vertical. Las características que contribuyen a definir dicha estructura son: composición específica, densidad, distribución espacial de los árboles, tipo de copa, estado fenológico de las especies, edad y manejo (Lieberman *et al.*, 1989; Reifsnnyder, 1989; Pukkala *et al.*, 1991; Smith *et al.*, 1992). En general, el dosel forestal atenúa significativamente la cantidad de Radiación Fotosintéticamente Activa (RAFA) que llega al piso forestal (Ross *et al.*, 1986; Pukkala *et al.*, 1991). Por otro lado, es ampliamente reconocido que bajo el dosel de un bosque se genera un microclima que se halla fuertemente regulado por la cantidad y calidad de radiación solar que ingresa al mismo (Hutchison y Matt, 1977; Chazdon y Fetcher, 1984; Kellomaki *et al.*, 1985; Poulson y Platt, 1989; Canham *et al.*, 1990), presentando a nivel del suelo una alta variabilidad espacial y temporal (Pukkala *et al.*, 1991, Hardy *et al.*, 2004).

La RAFA además de su contribución directa al proceso de fotosíntesis en las plantas del sotobosque, regula indirectamente las características microclimáticas bajo dosel. Algunas de dichas características son: temperatura del aire, humedad relativa, temperatura y contenido hídrico del suelo, que a su vez influyen sobre la actividad microbiana y la disponibilidad de nutrientes. La descripción de la estructura del dosel mediante parámetros relacionados directamente con la misma, o indirectamente a través de los factores microambientales que ella genera, representan herramientas valiosas para caracterizar a los distintos tipos de bosques (Roxburgh y Kelly, 1995).

Dentro de los parámetros vinculados con la estructura del follaje se pueden mencionar la fracción de apertura del dosel (FAD) y el índice de área foliar (IAF). Con respecto al microambiente lumínico, puede caracterizarse por medio de la radiación directa, indirecta y total. Finalmente, existe un parámetro microambiental basado en el concepto de flecos de luz o “sunflecks” (Chazdon, 1988). Los flecos de luz son ingresos de radiación directa de corta duración, a través de pequeños claros presentes en el dosel. La evaluación de los sunflecks es importante ya que ellos aportan más de la mitad del total de radiación directa que llega al piso forestal (Messier y Puttonen, 1995).

Uno de los problemas más difíciles de resolver en este tipo de estudios es la metodología para la realización de las mediciones a campo. La estimación de parámetros estructurales y microambientales mediante mediciones directas puede resultar difícil y demandar mucho tiempo (Hutchison y Matt, 1977). La técnica de la fotografía hemisférica propuesta por Anderson (1964a, 1964b, 1966), y perfeccionada por otros autores (Chazdon y Field, 1987; Rich, 1990), representa un mecanismo relativamente rápido y preciso para desarrollar estudios de esta naturaleza (Roxburgh y Kelly, 1995).

El objetivo del trabajo consistió en caracterizar y comparar la estructura y el microambiente lumínico bajo dos doseles forestales (sin raleo y con raleo) de *Pinus elliottii* Engelm., utilizando parámetros estimados a través de fotografía hemisférica.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

El trabajo de campo se llevó a cabo en la Estación Experimental Agropecuaria (EEA), Yuquerí del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Concordia, Entre Ríos, Argentina (31° 22' Lat. S, 58° 07' Long. O y 47 msnm). La región posee un clima templado a subtropical húmedo de llanura, con una temperatura media anual de 18,5 °C y una precipitación media anual de 1274 mm, distribuida uniformemente a lo largo del año. La temperatura media del mes más frío (julio) es de 12° C y la del mes más cálido (enero) es de 25° C. Las plantaciones utilizadas para el presente trabajo se encuentran establecidas sobre suelos

correspondientes a las series Yuquerí Chico (Udifluvente óxico), de textura superficial areno franca y Puerto Yerúa (Haplumbrepte fluvéntico), de textura superficial franco arenosa que puede variar hacia areno franca (INTA, 1993). En general, son suelos bien drenados, de baja fertilidad química y bajo contenido de materia orgánica. Las mediciones se llevaron a cabo en dos rodales de *P. elliottii* de aproximadamente 2 ha cada uno, cuyas características al momento del presente estudio se encuentran en la Tabla 1. Ambos rodales se iniciaron con la misma densidad de plantación (3x3 m). El rodal con manejo fue seleccionado para caracterizar a una población comercial, mientras que el rodal sin manejo fue elegido a los fines de asegurarse la existencia de un dosel cerrado con niveles de área foliar máximo.

Tabla 1. Características de las dos plantaciones de *Pinus elliottii* donde se llevó a cabo la evaluación del dosel y del microambiente lumínico.

Tratamiento	Edad (años)	Densidad (N/ha)	d.a.p. (cm)	Altura (m)	Observaciones
Sin Manejo (SM)	29	900	26	28	Presenta mortandad por competencia (autoraleo)
Con Manejo (CM)	19	586	28	21	Con raleo comercial por lo bajo a los 15 años

En cada rodal se tomaron 10 fotografías hemisféricas del dosel, a una altura de 1,20 m sobre el nivel del suelo. El equipo de campo consistió en una lente hemisférica "Fisheye" Nikkor 8 mm F/2.8 con filtro rojo, una cámara Nikon FM2 y un Data Back Nikon MF-16. El film utilizado fue de 35 mm blanco y negro de 400 ASA (T-Max 400). El instrumental fue montado sobre un auto-nivelador, que permitía mantener el equipo en forma horizontal. Las fotografías fueron tomadas bajo condiciones de cielo completamente cubierto, a los fines de optimizar el contraste entre el follaje y el cielo. Luego del revelado, cada fotografía fue digitalizada usando un Coolscan Nikon LS-1000 y analizada mediante el Software HemiView 2.1 (Delta-T, Devices 1999). Los parámetros estimados a través del programa fueron el Índice de Área Foliar (IAF), Fracción de Apertura del Dosel (FAD), Factor de Sitio Directo (FSD), Factor de Sitio Indirecto (FSI), Factor de Sitio Global (FSG) y Duración Promedio de Sunfleck (DPS). Los parámetros FSD, FSI y FSG son utilizados como expresión de la contribución relativa de RAFA directa, indirecta y total bajo dosel respecto al valor sobre el dosel (Anderson, 1964b). Se efectuaron comparaciones entre los rodales para los parámetros descriptos anteriormente, aplicando la prueba no paramétrica de Wilcoxon. También se analizó el grado de asociación entre los parámetros dentro de cada tratamiento, utilizando el coeficiente de correlación de Spearman. Los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el programa Statistical Analysis Systems (SAS, 2002).

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Comparación entre doseles

Los valores medios de los parámetros estudiados y las respectivas comparaciones entre los dos rodales (SM y CM) se presentan en la Tabla 2.

El análisis estadístico demostró que la aplicación del raleo generó cambios en el dosel que se reflejaron en los parámetros estructurales y microambientales. Esto también fue demostrado por Hale (2003), cuando analizó el efecto de diferentes intensidades de raleo sobre el ingreso de

radiación, y por Hardy *et al.* (2004), al evaluar la transmisión de la radiación solar a través del dosel de coníferas.

Tabla 2. Media (desviación estandar) de los parámetros estructurales y microambientales en dos plantaciones de *Pinus elliottii*: sin manejo (SM) y con manejo (CM). En ambos tratamientos n= 10. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos al nivel de 0,05%, usando la prueba no paramétrica de Wilcoxon.

	SM	CM
FAD (%)	9,49 (2,00) a	23,97 (4,19) b
IAF (m ² m ⁻²)	3,01 (0,39) a	1,45 (0,35) b
FSI (%)	14,79 (2,87) a	31,00 (4,44) b
FSD (%)	14,76 (3,57) a	29,53 (6,48) b
FSG (%)	14,73 (3,56) a	29,71 (6,23) b
DPS (minutos)	5,25 (0,46) a	6,43 (0,52) b

FAD = Fracción de Apertura del Dosel; IAF = Índice de Area Foliar;
FSI = Factor de Sitio Indirecto; FSD = Factor de Sitio Directo;
FSG = Factor de Sitio Global; DPS = Duración Promedio de Sunfleck.

El rodal manejado presentó valores de apertura (FAD) significativamente superiores respecto al rodal no manejado. Esto se explica porque la remoción de árboles a través del raleo elimina copas originando una mayor superficie libre de follaje. Esto se vio reflejado en el índice de área foliar (IAF), que presentó un valor significativamente inferior en el rodal raleado. La menor cantidad de follaje disminuye la cantidad de radiación solar interceptada por el dosel, con lo cual aumenta la radiación que llega al piso del bosque. Por ello los valores de FSI, FSD y FSG resultaron superiores en el rodal raleado. Sin embargo, los valores de ingreso de radiación, aún en el bosque bajo manejo fueron de alrededor del 30 %, lo cual refleja la fuerte atenuación de la misma que produce un dosel forestal, como fuera indicado por Ross *et al.* (1986) y por Pukkala *et al.* (1991). Por otro lado, se encontró una menor variabilidad espacial respecto a la reportada por Pukkala *et al.* (1993), cuando evaluaron el microambiente lumínico bajo el dosel de *Pinus sylvestris*.

Aunque en este estudio los valores promedios de FSI y de FSD dentro de un mismo rodal resultaron parecidos, no siempre sucede esto ya que dichos valores tienen un origen distinto. Así, la contribución de la radiación indirecta depende del área hemisférica total libre de follaje (Figura 1). En cambio, el ingreso de radiación directa está restringido al sector del hemisferio libre de follaje que se superpone con las trayectorias solares a lo largo del año (Figura 1).

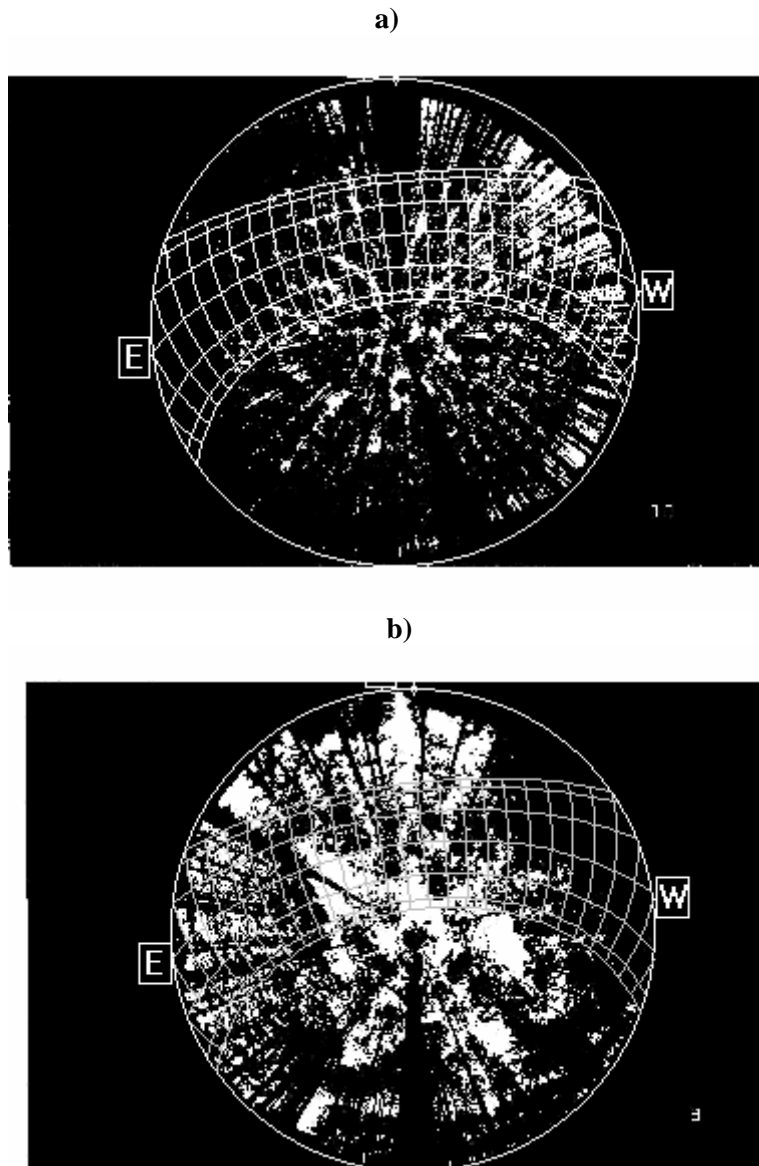


Figura 1. Fotografía hemisférica del dosel de *Pinus elliottii*: **a)** sin manejo, **b)** con raleo. En la foto puede observarse el mapa solar con las trayectorias solares mensuales. Cada sector del retículo está delimitado por dos trayectorias solares separadas por un período de 30 días, y dentro de una trayectoria solar por un período de 30 minutos.

Un análisis más profundo del ingreso de radiación directa dentro del bosque se puede hacer evaluando la DPS (Smith *et al.*, 1992). Así, puede verse que la operación de raleo, al generar algunos claros grandes en el dosel aumenta el valor de DPS, el cual fue significativamente superior en el rodal CM respecto al rodal SM (Tabla 2). El análisis de la distribución de frecuencias por clase de duración de “sunflecks” (Figura 2), permite una mayor comprensión de la estructura del dosel. Los resultados obtenidos mostraron que el rodal sin manejo presentó una distribución asimétrica positiva, mientras que en el rodal manejado la distribución resultó más uniforme. Esto puede ser interpretado estructuralmente como que un dosel cerrado de coníferas presenta muchos claros pequeños y pocos claros grandes, tratándose de una cobertura del tipo uniforme o continua (Hardy *et al.*, 2004). En cambio, las pequeñas perturbaciones propias de un bosque manejado generan una cobertura caracterizada por presentar proporciones similares de claros grandes y pequeños, tratándose entonces de un dosel del tipo discontinuo.

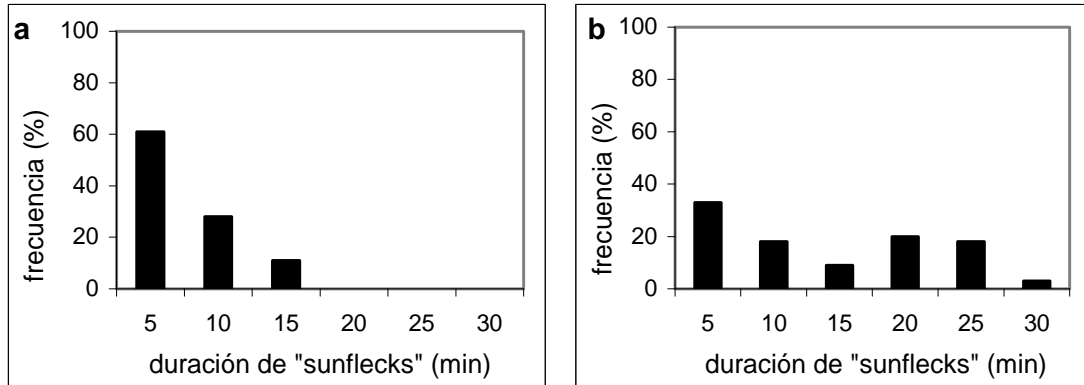


Figura 2. Frecuencia relativa de clases de duración de flecos de luz (sunflecks) en dos plantaciones de *Pinus elliottii*: a) sin manejo b) con raleo.

Los resultados indican que la plantación sin raleo además de presentar un menor ingreso de radiación solar, la misma se distribuye en un mayor número de pulsos de radiación directa de corta duración. Debido a la respuesta diferencial entre especies tolerantes e intolerantes a los bajos niveles de radiación, este fenómeno juega un papel muy importante en la regeneración natural de las especies leñosas. Es conocida la importancia que tiene el tamaño y forma de los claros sobre la dinámica de la vegetación que se establece bajo dosel (Canham 1984, 1988; Chazdon y Fetcher, 1984; Diarci, 2004; Uriarte *et al.*, 2005). Así, la estructura particular de un determinado bosque puede condicionar la composición y el crecimiento de la regeneración natural de las distintas especies dentro del mismo. Por ejemplo, en nuestro país se encontró que la regeneración natural de *P. elliottii* bajo un dosel cerrado no sobrepasa el estado de plántula (Cabrelli *et al.*, 1997), y que la sobrevivencia de las mismas es la resultante de la interacción entre el nivel de radiación solar y la disponibilidad de agua (Cabrelli *et al.*, 2002).

Correlación entre parámetros dentro de cada rodal

En las tablas 3 y 4 se presentan los resultados de las correlaciones entre los distintos parámetros para los dos tipos de dosel evaluados. Dentro de cada tratamiento existió una fuerte asociación negativa entre el grado de apertura del dosel (FAD) y el área foliar (IAF). Es decir, que en ambos tipos de cobertura (SM y CM), el aumento en el nivel de apertura está relacionado con una menor cantidad de follaje.

Tanto el IAF como el FAD tuvieron una alta correlación con las medidas de ingreso de radiación solar bajo el dosel (FSI, FSD y FSG). Pero para ambos parámetros de la estructura las correlaciones más altas se registraron con la radiación indirecta (FSI). La causa de este resultado podría estar vinculada a la característica ya comentada en párrafos anteriores, con relación a la alta asociación entre el ingreso de luz indirecta en un punto del terreno al aumentar el hemisferio libre de material vegetal. Por otro lado, las menores correlaciones con el FSD podrían vincularse con las variaciones anuales de la radiación directa causadas por la nubosidad. En tal sentido, Messier y Puttonen (1995), encontraron que la radiación indirecta caracterizaba mejor el microambiente lumínico que la radiación directa, cuando se pretendía predecir el crecimiento de brinzales de coníferas.

Tabla 3. Coeficientes de correlación de Spearman entre parámetros estructurales y microambientales en una plantación de *P. elliottii* sin manejo (SM). Entre paréntesis se presenta el nivel de significancia del coeficiente.

	FAD	IAF	FSI	FSD	FSG	DPS
FAD (%)	1,00000	-0,87797 (0,0008)	0,97842 (0,0001)	0,88155 (0,0007)	0,89881 (0,0004)	0,26073 (0,4669)
IAF (m ² m ⁻²)	–	1,00000	-0,82042 (0,0036)	-0,70522 (0,0227)	-0,72299 (0,0181)	-0,00869 (0,9810)
FSI (%)	–	–	1,00000	0,93257 (0,0001)	0,94663 (0,0001)	0,37331 (0,2880)
FSD (%)	–	–	–	1,00000	0,99911 (0,0001)	0,47247 (0,1679)
FSG (%)	–	–	–	–	1,00000	0,46104 (0,1799)
DPS (minutos)	–	–	–	–	–	1,00000

FAD = Fracción de Apertura del Dosel; IAF = Índice de Área Foliar;
FSI = Factor de Sitio Indirecto; FSD = Factor de Sitio Directo;
FSG = Factor de Sitio Global; DPS = Duración Promedio de Sunfleck.

Tabla 4. Coeficientes de correlación de Spearman entre parámetros estructurales y microambientales en una plantación de *P. elliottii* con manejo (CM). Entre paréntesis se presenta el nivel de significancia del coeficiente.

	FAD	IAF	FSI	FSD	FSG	DPS
FAD (%)	1,00000	-0,83502 (0,0026)	0,92577 (0,0001)	0,89845 (0,0004)	0,90418 (0,0003)	0,18574 (0,6074)
IAF (m ² m ⁻²)	–	1,00000	-0,63734 (0,0475)	-0,60312 (0,0649)	-0,60792 (0,0622)	-0,49578 (0,1450)
FSI (%)	–	–	1,00000	0,96672 (0,0001)	0,97299 (0,0001)	0,10335 (0,7763)
FSD (%)	–	–	–	1,00000	0,99965 (0,0001)	0,07764 (0,8312)
FSG (%)	–	–	–	–	1,00000	0,07896 (0,8283)
DPS (minutos)	–	–	–	–	–	1,00000

FAD = Fracción de Apertura del Dosel; IAF = Índice de Área Foliar;
FSI = Factor de Sitio Indirecto; FSD = Factor de Sitio Directo;
FSG = Factor de Sitio Global; DPS = Duración Promedio de Sunfleck.

Una diferencia a destacar entre ambos rodales es la mayor asociación entre el IAF y el ingreso de radiación para el dosel sin raleo, medido por los valores del coeficiente de correlación y/o por el grado de significancia del mismo. Dado que en un rodal raleado la densidad de follaje es menos uniforme o más discontinua, una menor cantidad de cobertura en un punto del terreno no necesariamente implica mayor ingreso de radiación directa y total.

Finalmente, para los dos rodales la DPS no estuvo asociada con ningún parámetro, tanto estructural como microambiental. Este resultado tendría implicancias metodológicas, ya que indicaría que la DPS puede ser utilizada para caracterizar rodales de pino estructuralmente distintos, pero no como indicador del ingreso de radiación en diferentes micrositios dentro de una misma población.

4. CONCLUSIONES

A partir de la evaluación de la estructura del dosel y del microambiente en plantaciones de *P. elliottii* se puede concluir que:

1. El rodal manejado con raleo presentó un IAF significativamente inferior respecto al rodal no manejado, mientras que el ingreso de radiación fue significativamente superior en el rodal intervenido.
2. Estructuralmente, el dosel cerrado presentó muchos claros pequeños y pocos claros grandes. En cambio, las perturbaciones pequeñas, propias de un bosque manejado, generaron un dosel con proporciones similares de claros grandes y pequeños.
3. La plantación no manejada presentó una alta asociación entre el IAF y el ingreso de radiación solar.
4. Independientemente del tipo de dosel, la radiación indirecta se correlacionó mejor con los cambios estructurales que la radiación directa.
5. De acuerdo a los resultados de este estudio la duración promedio de “sunflecks” podría ser utilizada para caracterizar y diferenciar rodales de pino estructuralmente distintos. Pero dicho parámetro no resulta un buen indicador para diferenciar el ingreso de radiación en diferentes micrositios dentro de una misma población.
6. Finalmente, se sugiere evaluar la aplicación de ésta técnica a otras especies forestales, con el fin de contrastar los resultados obtenidos en el presente trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los Ing. Martín Marcó, Diana Díaz, Martín Sánchez Acosta, Graciela Rembado y Federico Larocca del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). El estudio fue financiado por los proyectos UBACyT G005 (Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad de Buenos Aires) y PIA 34/98 (Proyecto Forestal de Desarrollo, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación, Argentina).

5. BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, M. C. 1964a. Light relations of terrestrial plant communities and their measurement. *Biological Reviews* 39: 425-486.
- Anderson, M. C. 1964b. Studies of the woodland light climate. I. The photographic computation of light conditions. *Journal of Ecology* 52: 27-41.
- Anderson, M. C. 1966. Some problems of the simple characterization of the light climate in plant communities. In Evans, G.C. (Editor). *Light as an ecological factor*, p 77-90. British Ecological Society Symposium, Blackwell Scientific Publications, Oxford, U. K.
- Cabrelli, D., S. Rebottaro and C. Winckler. 1997. Dynamic of naturally regenerated young populations of *Pinus elliottii* Emgelm. in the Argentina humid subtropics. In: XI World Forestry Congress. Antalya, Turkey. 13-22/10/1997.

- Cabrelli, D., S. Rebottaro and C. Rezzano. 2002. Interaction between water and light level: effect on the seedling survival of slash pine (*Pinus elliottii* Engelm. var. *elliottii*). In Popular Summaries Fourth International Conference on Forest Vegetation Management. Ed. H. Frochot, C. Collet, P. Balandier. INRA-CEMAGREF, France. 302-304.
- Canham, C. D., J. S. Denslow, W. J. Platt, J. R. Runkle, T. A. Spies and P. S. White. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 620- 631.
- Chazdon, R. L. 1988. Sunfleck and their importance to forest understory plants. *Adv. Ecology Research* 18: 1-63.
- Chazdon, R. L. and N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- Chazdon, R. L. and C. B. Field. 1987. Photographic estimation of photosynthetically active radiation: evaluation of a computerized technique. *Oecología* 73: 525- 532
- Diaci J. 2002. Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management* 161: 27-38.
- HemiView. 1999. HemiView User Manual Versión 2.1. Delta- T Devices, Ltd. Cambridge, UK.
- Hardy, J. P., R. Melloh, G. Koenig, D. Marks, A. Winstrall, J.W. Pomeroy and T. Link. 2004. Solar radiation transmission through conifer canopies. *Agricultural and Forest Meteorology* 126: 257-270.
- Hale, S. E. 2003. The effect of thinning intensity on the below-canopy light environment in a Sitka spruce plantation. *Forest Ecology and Management* 179: 341-349.
- Hutchison, B. A. and D. R. Matt. 1977. The distribution of solar radiation within a deciduous forest. *Ecology Monographs* 47: 47: 185-207.
- Kellomaki, S, P. Oker-Blom and T. Kuuluvainen. 1985. The effect of crown and canopy structure on light interception and distribution in a tree stand. In P.M.A. Tigerstedt, P. Puttonen, V. Koski (eds). *Crop Physiology of forest trees*. p 107- 115. Helsinki University Press. Helsinki.
- Lieberman, M., D. Lieberman and R. Peralta. 1989. Forests are not just swisscheese: canopy stereogeometry of non-gaps in Tropical forests. *Ecology* 70: 550-552.
- Messier, Ch. and P. Puttonen. 1995. Spatial and temporal variation in the light environment of developing Scots pine stands: the basis for a quick and efficient method of characterizing light. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 343-354.
- Poulson, P. L. and W. J. Platt. 1989. Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology* 70: 553-555.
- Pukkala, T., P. Becker, T. Kuuluvainen and P. Oker-Blom. 1991. Predicting spatial distribution of direct radiation below forest canopies. *Agricultural and Forest Meteorology* 55: 295- 307.

