



LORENA OLIVEIRA BARBOSA

**MODELAGEM BIOMÉTRICA E ECOFISIOLÓGICA EM
PLANTIOS DE *Pinus taeda* NO BRASIL E NOS ESTADOS
UNIDOS**

LAVRAS – MG

2022

LORENA OLIVEIRA BARBOSA

**MODELAGEM BIOMÉTRICA E ECOFISIOLÓGICA EM PLANTIOS DE *Pinus taeda*
NO BRASIL E NOS ESTADOS UNIDOS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, área de concentração em Manejo Florestal, para a obtenção do título de Doutora.

Prof. Dr. José Roberto Soares Scolforo
Orientador

Prof. Dr. Otávio Camargo Campoe
Coorientador

Dr. Henrique Ferraço Scolforo
Coorientador

**LAVRAS – MG
2022**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Barbosa, Lorena Oliveira.

Modelagem biométrica e ecofisiológica em plantios de *Pinus taeda* no Brasil e nos Estados Unidos / Lorena Oliveira Barbosa. - 2022.

136 p.

Orientador(a): José Roberto Soares Scolforo.

Coorientador(a): Otávio Camargo Campoe, Henrique Ferraço Scolforo.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2022.

Bibliografia.

1. Modelos baseados em processos. 2. Modelagem híbrida. 3. Competição. I. Scolforo, José Roberto Soares. II. Campoe, Otávio Camargo. III. Scolforo, Henrique Ferraço. IV. Título.

LORENA OLIVEIRA BARBOSA

**MODELAGEM BIOMÉTRICA E ECOFISIOLÓGICA EM PLANTIOS DE *Pinus taeda*
NO BRASIL E NOS ESTADOS UNIDOS**

**BIOMETRIC AND ECOPHYSIOLOGICAL MODELING IN *Pinus taeda*
PLANTATIONS IN BRAZIL AND THE UNITED STATES**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, área de concentração em Manejo Florestal, para a obtenção do título de Doutora.

APROVADA em 25 de agosto de 2022.

Dr. José Roberto Soares Scolforo (UFLA)

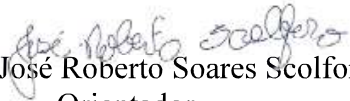
Dr. Otávio Camargo Campoe (UFLA)

Dr. Henrique Ferraço Scolforo (Suzano)

Dr. Samuel José Silva Soares da Rocha (UFLA)

Dra. Ximena Mendes Oliveira (UFRA)

Dra. Thiza Falqueto Altoé (UFLA)


Prof. Dr. José Roberto Soares Scolforo
Orientador

Prof. Dr. Otávio Camargo Campoe
Coorientador

Dr. Henrique Ferraço Scolforo
Coorientador

**LAVRAS – MG
2022**

*Aos meus amados pais, Leide e Roberto (in memoriam),
às minhas avós Paulina e Terezinha (in memoriam)
e meu irmão Rodolfo.
Dedico*

AGRADECIMENTOS

À Deus, pelo dom da vida e pela experiência maravilhosa da existência.

À minha mãe e minha família pelo incentivo e apoio incondicional.

À Universidade Federal de Lavras, especialmente ao Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, pelo aprendizado e oportunidade.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001 e do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pela bolsa de Doutorado Sanduíche - SWE (Bolsa no Exterior - Processo [200322/2021-4]).

À North Carolina State University e a Profa. Dra. Rachel Cook pelo acolhimento, conhecimento e oportunidade de usufruir da estrutura, cultura e atividades realizadas durante o doutorado sanduíche, e também aos amigos que fiz em Raleigh.

Ao meu orientador, Prof. Dr. José Roberto Soares Scolforo e meu coorientador, Dr. Henrique Ferraz Scolforo pela paciência, diálogo, ensinamento e disposição em ajudar. É uma grande honra tê-los como parceiros no desenvolvimento desta tese, exemplos de professor e profissionais.

Ao meu coorientador Otávio Camargo Campoe pela confiança depositada, orientação, ensinamentos, pelas palavras de incentivo, paciência, pela oportunidade de conhecer e trabalhar com os dados da FPC, exemplo de professor. Também é uma honra tê-lo como parceiro no desenvolvimento desta tese.

Aos diretores e parceiros da *Forest Productivity Cooperative* (FPC), ao Timothy Albaugh por toda atenção e disponibilidade, e todos os envolvidos no projeto RW20.

À Anny, Isaíra e Vitor que moraram comigo durante uma parte do doutorado, por terem sido além de colegas da pós-graduação, família e amigos em Lavras.

Aos colegas e amigos do Laboratório de Biometria e Manejo Florestal e Laboratório de Estudos em Manejo Florestal – LEMAF (Alexandre, Anny, Luciane, Thiza e Ximena). Aos colegas e amigos do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal da UFLA, em especial (Cassio, Celina, Daniel, Evandro, Fabrina, Laís, Jhuly, Josiana, Natielle, Luciano, Tales e Vanessa), pela implacável parceria, amizade e gentileza.

Aos docentes do Departamento de Ciências Florestais, Departamento de Fisiologia Vegetal Ciências Exatas e Departamento de Estatística da UFLA, pelo intenso aprendizado adquirido neste período.

A todas as pessoas especiais, que estiveram ao meu lado, presencialmente e/ou virtualmente, proporcionando apoio, conversas, risadas e conselhos.

MUITO OBRIGADA!

“Sejam fortes e corajosos. Não tenham medo nem fiquem apavorados por causa delas, pois o Senhor, o seu Deus, vai com vocês; nunca os deixará, nunca os abandonará”.
Deuteronômio 31:6

RESUMO GERAL

A estimativa segura da produtividade florestal incluindo o efeito de fatores edafoclimáticos e fisiológicos, além das variáveis do povoamento, tem sido reconhecida como uma ferramenta crucial para o planejamento do manejo florestal. Ao longo da tese três artigos foram desenvolvidos, a fim de auxiliar no manejo de *Pinus taeda* no Brasil e Estados Unidos. O primeiro artigo foi uma revisão literária e sistemática sobre a abordagem da competição em modelos de crescimento e produção estatísticos (*Growth and Yield Models* – G&YM) e baseados em processos (*Process based Models* - PBM) em plantios florestais de Eucalipto e Pinus. No segundo buscou-se entender a diferença de crescimento dos plantios de *P. taeda* de meia rotação entre Brasil e Estados Unidos, por meio das variáveis absorção (*Absorbed Photosynthetically Active Radiation* - APAR) e eficiência do uso da luz (*Light Use Efficiency* - LUE), utilizando o modelo ecofisiológico MAESTRA. O terceiro artigo apresentou uma alternativa de modelagem da APAR e LUE em função de variáveis do povoamento de *P. taeda*. A revisão mostrou que a competição na maioria dos artigos é tratada indiretamente usando área basal, número de árvores, densidade e competição por luz. O número de artigos com o gênero Pinus foi muito pequeno, não sendo observado a aplicação de PBM, ou seja, existe uma lacuna para que mais estudos com esse gênero sejam realizados no Brasil, principalmente com essa modalidade de modelo. Os resultados do segundo artigo mostraram que a eficiência do uso da luz dos genótipos de *P. taeda* é semelhante no Brasil e nos Estados Unidos, onde as árvores com maior espaço de crescimento possuem maior área foliar, maior absorção de luz e biomassa do fuste. Os genótipos clonais são mais eficientes no uso da luz nos espaçamentos fechados do que as variedades de polinização aberta no Brasil. Assim, a LUE explica as variações de crescimento entre os genótipos e espaçamentos, já a APAR foi melhor para diferenciar as taxas de WNPP (*Wood Net Primary Production*) entre os sítios. Por fim, no terceiro artigo o modelo de APAR incluiu no modelo monomolecular as variáveis área basal (G) e diâmetro quadrático médio (dg). No modelo de LUE foram selecionadas as variáveis número de árvores por hectare (N/ha), altura dominante (HD) e o índice de uniformidade PV50. Cenários foram simulados e mostram que o aumento da APAR ocorre com aumento de G e dg. A LUE aumenta com HD e N/ha e reduz com o PV50. A abordagem metodológica apresentada é a primeira que incluiu variáveis do inventário florestal em parâmetros que são utilizados na ecologia da produção e em modelos baseados em processos. Os resultados gerais mostraram que a APAR explica melhor a diferença de crescimento de *P. taeda* entre o Brasil e Estados Unidos e a abordagem de incluir variáveis do povoamento em parâmetros utilizados na ecologia da produção e em modelos baseados em processos, apresentando potencial de uso futuro e de aperfeiçoamento, sendo essa uma metodologia pioneira de integração entre G&YM e PMB.

Palavras-chave: modelos baseados em processos; modelagem híbrida; MAESTRA; competição.

GENERAL ABSTRACT

The reliable estimation of forest productivity, including the effect of edaphoclimatic and physiological factors, in addition to stand variables, has been recognized as a crucial tool for forest management planning. Throughout the thesis, three articles were developed to assist in the management of *Pinus taeda* in Brazil and the United States. The first article was a literary and systematic review of the approach to competition in statistical (Growth and Yield Models – G&YM) and process-based models (PBM) of growth and production in plantations of *Pinus* and *Eucalyptus*. In the second one, we sought to understand the difference in the growth of *Pinus taeda* plantations in half rotation-aged between Brazil and United State through the variables absorption (APAR) and light use efficiency (LUE), using the MAESTRA model. The third article presented an alternative for modeling APAR and LUE as a function of *P. taeda* stand variables. The review showed that competition in most articles is treated indirectly using basal area, number of trees, density and competition for light. The number of articles with the genus *Pinus* was very small, and the application of PBM was not observed, that is, there is a gap for more studies with this genus to be carried out in Brazil, especially with this modality of model. The results of the second article showed that the light use efficiency of *P. taeda* genotypes is similar in Brazil and the United States, where trees with greater growth space have greater leaf area, greater light absorption and wood biomass. Clonal genotypes are more efficient in the use of light in closed spacing than open-pollinated varieties in Brazil. Thus, LUE explains growth variations between genotypes and spacings, while APAR was better at differentiating WNPP (*Wood Net Primary Production*) rates between sites. Finally, in the third article, the APAR model included in the monomolecular model the variables basal area (G) and quadratic mean diameter (dg). In the LUE model, the variables number of trees per hectare (N/ha), dominant height (HD) and the PV50 uniformity index were selected. Scenarios were simulated and occurred that show the increase of APAR with the increase of G and G. LUE increases with HD and N/ha and decreases with PV50. The methodological approach presented is the first to include forest inventory variables in parameters that are used in production ecology and process-based models. The general results showed that APAR better explains the difference in *P. taeda* growth between Brazil and the United States and the approach of including stand variables in parameters used in production ecology and process-based models, showing potential for use in future and improvement, this being a pioneering methodology of integration between G&YM and PMB.

Keywords: process-based models; hybrid modeling; MAESTRA; competition.

SUMÁRIO

	PRIMEIRA PARTE	11
1	INTRODUÇÃO GERAL	12
2	REVISÃO DE LITERATURA	14
2.1	<i>Pinus taeda</i> L.	14
2.2	Fatores que influenciam no crescimento	17
2.2.1	Luminosidade e eficiência do uso da luz (LUE)	17
2.3	Modelos de crescimento e produção florestal	20
2.3.1	MAESTRA	22
3	CONSIDERAÇÕES GERAIS	24
	REFERÊNCIAS	25
	SEGUNDA PARTE – ARTIGOS	32
	ARTIGO 1. Competition in forest plantations: An approach considering growth and yield statistical and process-based models in pine and eucalyptus stands in Brazil	33
1	INTRODUCTION	34
2	DEFINITIONS OF COMPETITION	35
3	SYSTEMATIC REVIEW STRUCTURE AND METHODS	47
4	RESULTS AND DISCUSSION	49
5	FINAL CONSIDERATIONS	58
	REFERENCES	59
	ANEXO	70
	ARTIGO 2. Absorção ou eficiência do uso da luz: qual variável explica melhor a diferença de crescimento de plantios de meia rotação de <i>Pinus taeda</i> L. entre o Brasil e Estados Unidos?	80
1	INTRODUÇÃO	81
2	MATERIAL E MÉTODOS	82
3	RESULTADOS	93
4	DISCUSSÃO	101
5	CONCLUSÃO	106
	REFERÊNCIAS	106
	ARTIGO 3. Modelagem da absorção e eficiência do uso da luz de plantios de <i>Pinus taeda</i> L. com variáveis do povoamento	112
1	INTRODUÇÃO	112
2	MATERIAL E MÉTODOS	115

3	RESULTADOS	121
4	DISCUSSÃO	129
5	CONCLUSÃO	131
	REFERÊNCIAS.....	132

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO GERAL

As florestas desempenham um papel importante na mitigação das mudanças climáticas, atuando como depósitos naturais que absorvem e capturam o CO₂ da atmosfera, reduzindo sua presença no ar de carbono (C) e fornecendo uma variedade de outros serviços ecossistêmicos. A busca por sumidouros de carbono terrestre aprimorados e a transição em andamento para uma bioeconomia circular aumentaram a demanda por produção de biomassa em florestas em todo o mundo (AGGESTAM *et al.*, 2020).

Identificar quais fatores apresentam efeitos importantes sobre a produtividade é um pré-requisito para projetar com precisão o crescimento e a produtividade da floresta. A avaliação confiável da produtividade florestal, incluindo o efeito de fatores edafoclimáticos e ecofisiológicos, além de variáveis de povoamento, tem sido reconhecida como uma ferramenta crucial para o planejamento do manejo florestal. No entanto, as mudanças na produtividade florestal em uma determinada área não são o resultado da acumulação de um único fator, mas o resultado de múltiplos fatores. Portanto, é significativo explorar os efeitos interativos de fatores relacionados as interações entre as árvores, povoamento e do ambiente clima na produtividade florestal (WANG *et al.*, 2021).

Entre as variáveis do povoamento, a estrutura do povoamento afeta a produtividade florestal, pois pode levar a diferenças na aquisição de recursos e intensidade de competição (KWEON; COMEAU, 2019). Estudos anteriores descobriram que a estrutura complexa do povoamento aumentou o armazenamento e a produção de carbono florestal, aumentando a captura de luz (FORRESTER *et al.*, 2018). Descobriu-se que a interceptação de luz está fortemente ligada positivamente com o crescimento de árvores em nível individual nos trópicos (CAMPOY *et al.*, 2019; STAPE; BINKLEY, 2010).

Os modelos de crescimento e produção florestal podem ser divididos em dois grandes grupos: modelos estatísticos, também conhecidos como biométricos ou empíricos, e os modelos baseados em processos ou mecanísticos (SCOLFORO, 2006). Nos últimos anos existe uma tendência de combinar os modelos biométricos com modelos por processos, que são em algumas vezes chamados de modelos híbridos (CAMPOS; LEITE, 2013; MAESTRI *et al.*, 2013; SCOLFORO, 2006).

O crescimento e produtividade das árvores em alguns modelos baseados em processo é estimado pela produtividade primária bruta (*Gross Primary Production*, GPP), obtida em função da Eficiência no Uso da Luz (*Light Use Efficiency*, LUE) e APAR (*Absorbed Photosynthetically Active Radiation*, APAR) (COMINS; MCMURTRIE, 1993; LANDSBERG; WARING, 1997). As plantas utilizam a luz na fotossíntese chamada de curvas

de radiação fotossinteticamente ativa (*Photosynthetically Active Radiation*, PAR) nos comprimentos de onda azul e vermelho (400–500 nm e 600–700 nm), pois são os mais eficientes para a maquinaria fotossintética no espectro visível (380–720 nm) (WU *et al.*, 2019). A LUE fornece uma medida da produtividade da vegetação terrestre em relação PAR absorvida pelas folhas.

Algumas tentativas foram feitas para medir APAR do dossel florestal diretamente, com a confirmação de que à medida que as florestas crescem, a densidade da folhagem, bem como a quantidade, diminui, aumentando a fração de luz que penetra no dossel (BROWN; PARKER, 1994). Mais recentemente, sensores de luz, imagens de satélites e varredura de imagens de Lidar foram usadas para avaliar a estrutura tridimensional de diferentes tipos de florestas (CRISTIANO *et al.*, 2020; PARKER; LEFSKY; HARDING, 2001; RAUMONEN *et al.*, 2015). Essas abordagens, no entanto, não fornecem uma avaliação integrada no tempo ao longo de dias e meses. Para isso, são necessários modelos (WARING; LANDSBERG; LINDER, 2016).

O MAESTRA é um modelo ecofisiológico que estima a APAR do dossel em escala horária e diária por meio de simulações das estruturas das árvores e da floresta em uma matriz tridimensional, gerando informações individuais e para todo o povoamento (LE MAIRE *et al.*, 2013). O modelo considera a distribuição das folhas dentro copas das árvores individuais e o sombreamento das copas vizinhas (BINKLEY *et al.*, 2010). O MAESTRA já foi aplicado para florestas de Eucalipto no Brasil (LE MAIRE *et al.*, 2013), mas até o momento não foi encontrado trabalhos com a parametrização desse modelo para o gênero *Pinus*.

O *Pinus taeda* é uma espécie nativa dos estados do sul e sudeste dos Estados Unidos que é cultivada no Brasil desde 1960 e hoje apresenta uma das áreas de maior potencial de crescimento do mundo, localizadas na região do Planalto Catarinense no estado de Santa Catarina. Tal fato é decorrente das condições edafoclimáticas favoráveis do Brasil, de programas de melhoramento genético e dos avanços das práticas silviculturais (NEAVES *et al.*, 2017; SOUZA *et al.*, 2022). Aspectos silviculturais como material genético, espaçamento, adubação e controle da matocompetição afetam a APAR e a LUE, bem como a produtividade da floresta e a qualidade e propriedades da madeira (BLAZIER, *et al.*, 2021). Além disso, a localização geográfica e a qualidade do sítio também são fatores importantes que influenciam na produtividade (MOORE *et al.*, 2018).

Diante dos fatos levantados e da tendência global de avanços na produção de biomassa florestal, técnicas silviculturais para aumentar a produtividade com as alterações do clima três artigos foram desenvolvidos nesta tese. A primeira parte contém a introdução geral e a revisão de literatura. A segunda parte contém 3 artigos, sendo o artigo 1 uma revisão sobre a abordagem

da competição em modelos estatísticos e baseados em processos. No artigo 2 e 3 foram estudos o comportamento da APAR e LUE nos plantios de *P. taeda* no Brasil e Estados Unidos por meio do modelo baseado em processo MAESTRA e de uma abordagem pioneira de modelagem dessas variáveis com a inclusão de variáveis do povoamento e climática.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 *Pinus taeda* L

O *Pinus taeda* L. também conhecido como Pinheiros Loblolly ocorre naturalmente em regiões fisiogeográficas nos estados sul e do sudeste dos Estados Unidos concentrado nas latitudes 29° N a 38° N e longitudes 75° W a 95° W sob ampla variação de condições ambientais (BARRICHELO et al. 1977; SHIMIZU, 2008) (Figura 1). A altura média das árvores varia de 25 a 35 m, podendo alcançar 50 m, e diâmetro médio, entre 90 e 120 cm, chegando a 140 cm. No geral a região sul possui procedências com valores superiores de crescimento em altura e diâmetro quando comparado com as procedências da região norte (HARTMAN, 1982).

As áreas de exploração de madeira compreendem 67% das terras florestais nos Estados Unidos. A maioria (87%) da floresta é de origem natural e o restante é floresta plantadas, como plantios de *P. taeda*, de povoamentos naturais (por exemplo, plantar carvalhos), ou plantação para fins de restauração. O Pinheiro Loblolly é frequentemente plantado em toda a sua distribuição nativa, sendo a segunda espécie mais abundante em 22 bilhões de árvores, contribuindo com 2,1 bilhões de toneladas de biomassa.

Figura 1 – Regiões e a ocorrência natural de *Pinus taeda* nos Estados Unidos (EUA).

a) Mapa de regiões dos Estados Unidos



b) Distribuição de *Pinus taeda* nos EUA



Em que: Pacific Coast = Costa do Pacífico; Rocky Mountain = Montanha Rochosas; North = Norte; South = Sul; Southeast = Sudeste; South Central = Centro-Sul.

Fonte: Oswalt et al. (2019)

O gênero *Pinus* chegou ao Brasil pelo Serviço Florestal do Estado de São Paulo em 1936, com espécies europeias, como o *Pinus pinaster*. No período entre 1947 e 1948, foram introduzidas espécies de *Pinus* do continente americano, como o *Pinus elliottii* e o *Pinus taeda* dos Estados Unidos e o *Pinus radiata* do Chile (FUNDAJ, 2019).

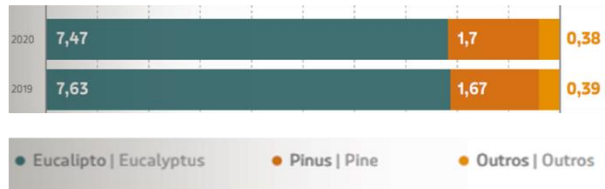
No Brasil na década de 50, entre os anos de 1955 e 1964, foram estabelecidos vários programas de incentivos ao reflorestamento com *Pinus taeda* e *Pinus elliotti* no estado de São Paulo. Depois, já na segunda metade da década 60 o incentivo fiscal para o reflorestamento de *Pinus* foi intensificado nos estados do sul, devido a adaptabilidade das espécies introduzidas (EMBRAPA-CNPQ, 1988; FUNDAJ, 2019).

Testes experimentais de procedências e progênies com *P. taeda* foram iniciados em meados de 1970 principalmente na região Sul do Brasil, com a finalidade de identificar as melhores procedências as condições edafoclimáticas do país (EMBRAPA, 2011). Scolforo *et al.* (2001) em um estudo de simulação e avaliação econômica de regimes de desbastes e desrama de *Pinus taeda* revelam que no sul Brasil, a exemplo da tendência mundial da época, instalaram-se indústrias objetivando a produção de madeira serrada de *Pinus* livre de nós, e hoje também conta com indústrias de celulose sendo a madeira de fibra longa, apropriada para fabricação de papel de alta resistência para embalagens, papel de imprensa e outros tipos de papéis.

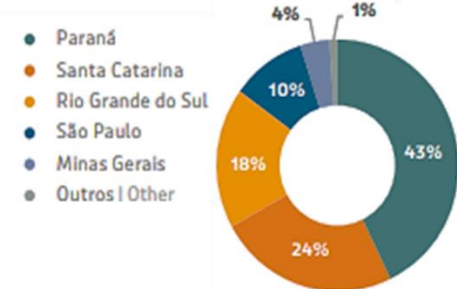
No Brasil, a área de florestas plantadas para fins industriais totalizou 9,55 milhões de hectares em 2020, um aumento de aproximadamente 0,10 milhões de hectares em relação ao ano de 2019 (Figura 2 a). Destes, os plantios com espécies do gênero *Eucalyptus* ocupam 7,47 milhões de hectares (78% do total) distribuídos na sua maioria no sudeste do país (Figura 2 b). Já os plantios de *Pinus* representam 1,7 milhão de hectares (18% do total) e cerca de 85% concentram-se na região Sul, sendo o Paraná o maior produtor (47%), seguido de Santa Catarina (24%) e Rio Grande do Sul (18%) (Figura 2 c) (IBÁ, 2021).

Figura 2 – Cenário dos plantios florestais do Brasil, no ano de 2018.

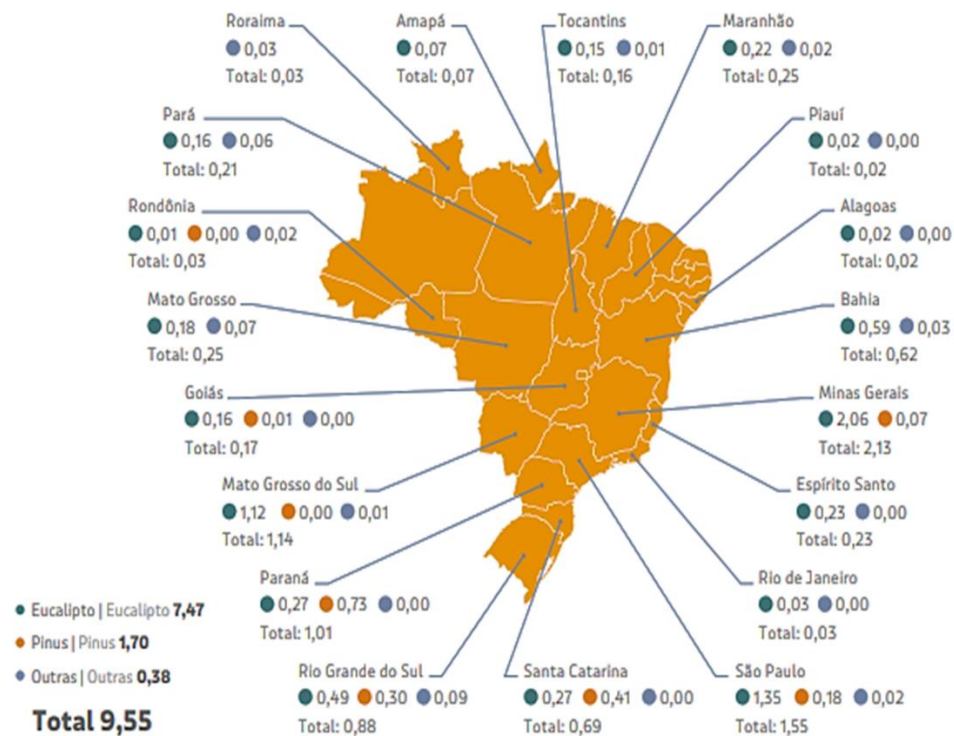
a) ÁREA DE ÁRVORES PLANTADAS, 2019 E 2020, (EM MILHÕES DE HECTARES).



c) DISTRIBUIÇÃO DA ÁREA COM PLANTIOS DE PINUS POR ESTADO, 2020



b) ÁREA DE ÁRVORES PLANTADAS NO BRASIL POR ESTADO E POR GÊNERO, 2020 (EM MILHÕES DE HECTARES)



Fonte: Adaptado IBÁ(2021)

Empresas florestais na região sul do Brasil vêm alcançando uma produtividade média de $30 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$, chegando a $45 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ com tecnologia de clonagem via embriogênese e enraizamento de miniestaquias. A praga de maior incidência no *P. taeda* é a vespa-da-madeira, e pode ser facilmente controlada, após o avanço das pesquisas com o uso do controle biológico e manejo florestal (EMBRAPA, 2011).

O gênero *Pinus* no Brasil possui elevada produtividade comparada a de outros países, devido às características edafoclimáticas do país, ao melhoramento genético e ao aprimoramento das práticas silviculturais (SANTOS, 2015). Verifica-se, porém, grande

variação dessa produtividade, que vai de 15 a 50 m³ por hectare ao ano, evidenciando o potencial de aumento em determinados sítios.

Dobner Jr., Nicoletti e Arce (2019) em estudo de impacto do manejo de povoamento na produtividade e qualidade de *P. taeda* em plantios de 10, 15, 20 e 30 anos, na região de Campo Belo do Sul em Santa Catarina, obteve diâmetro dominante de 30,0 cm, 35,6 cm, 40,3cm e 47,6 cm e altura média de 15,1 m, 21,1 m, 26,2 m e 34,4 m, respectivamente.

Muitos trabalhos têm sido desenvolvidos para avaliar implicações sobre nutrientes, clima, mato competição e sítio no crescimento e na produção de *Pinus* (DAVID *et al.*, 2018; FIORENTIN *et al.*, 2017; PELLENS *et al.*, 2018; WREGGE *et al.*, 2016). No entanto, pouca atenção tem sido dada ao potencial do efeito da competição e luminosidade na determinação de taxas de crescimento (SILVERTOWN; CHARLESWORTH 2009).

2.2 Fatores que influenciam no crescimento

O crescimento é o aumento em dimensão de uma ou mais árvores na floresta em um determinado período, o qual é influenciado pelas características do ambiente, (PRODAN *et al.* 1997). Muitos fatores bióticos e abióticos atuam sozinhos ou em conjunto na limitação do crescimento da árvore (FARRIOR *et al.*, 2015; VAN DER SLEEN *et al.*, 2015; PANDEY *et al.* 2017). São considerados abióticos aqueles decorrentes da ação dos fatores físicos ou químicos do ambiente, como disponibilidade de água e nutrientes do solo, pH do solo e luminosidade. Os fatores bióticos são decorrentes da ação dos seres vivos, como a competição, o comensalismo e predação (PITELLI; MARCHI, 1991).

Os recursos disponíveis são utilizados na fotossíntese para gerar carboidratos que serão utilizados para a produção de diferentes componentes (folhas, galhos, tronco, raízes etc.), sendo que a eficiência com que os recursos são utilizados é um dos fatores determinantes nas diferenças de produtividade entre árvores ou florestas (CAMPOE, 2012). O crescimento das árvores e povoamentos depende, em parte, da quantidade de luz absorvida pelas folhas, mas também da eficiência da conversão da luz absorvida em biomassa e da alocação dos fotoassimilados em vários tecidos (BINKLEY *et al.*, 2013).

2.2.1 Luminosidade e eficiência do uso da luz (LUE)

A luz é considerada um dos componentes mais importantes para sobrevivência, crescimento de plantas e o principal fator limitante de produtividade nas culturas agrícolas e florestais (FORRESTER, 2014; RANSOM; OELKE, 1982). A irradiância está diretamente

ligada à produção de biomassa, que regula o ganho de energia e o metabolismo dos carboidratos via fotossíntese (SHANKER; VENKATESWARLU, 2011).

As plantas absorvem energia de radiação principalmente através da clorofila, mas também através de pigmentos carotenoides contidos no tecido da planta. Uma variedade de abordagens existe para equilibrar a disponibilidade de luz e o uso efetivo da luz pelas plantas, que podem ser classificados em mecanismos que regulam a absorção de luz, afetando a radiação fotossinteticamente absorvida (APAR) e mecanismos que governam a dissipação de energia, já que a radiação foi absorvida no processo fotossintético (COOPS *et al.*, 2011; COOPS *et al.*, 2017).

Uma vez absorvida, a energia captada de luz pode ser direcionada principalmente ao longo de três vias concorrentes. A primeira via de energia, a *quenching* fotoquímica, refere-se à transferência de energia para o centro de reação do fotossistema II, fornecendo energia para a reação fotossintética escura. Alternativamente, a *quenching* não-fotoquímica, resulta da falta de recursos disponíveis para suportar a *quenching* fotoquímica. Durante a reação o pigmento xantofila convertidos em estruturas da anteraxia e da zeaxantina aceitam energia excessiva e a dissipam com segurança como calor, a fim de evitar danos ao aparelho fotossintético, processo chamado de fotoproteção (DEMMIG-ADAMS, 1990). Finalmente, a quantidade de energia temporariamente residente dentro do processo fotossintético, regula uma terceira via de energia, que descreve a remissão de fótons no espaço, também conhecida como fluorescência da clorofila. Não ativamente controlada através de mecanismos fisiológicos, a fluorescência pode fornecer alguma indicação da atividade fotossintética, embora o desemaranhamento da dissipação relacionada ao estresse e os aumentos reais na produtividade da vegetação não sejam diretos (PORCAR-CASTELL *et al.*, 2014).

Em geral, a interceptação de luz de um dossel de uma planta é influenciada pela quantidade e tipo de radiação, bem como pela quantidade e distribuição da área foliar. Quase todos os modelos mecanicistas usaram a lei de Beer-Lambert para calcular a quantidade de absorção de luz, enquanto outros modelos de processos fisiológicos mais detalhados usaram a aproximação de duas correntes (WEISKITTEL *et al.*, 2011). Esse modelo sido preferido na modelagem baseada em processos devido à sua facilidade de aplicação, já que a lei simplesmente prevê um decaimento exponencial da luz, e a taxa de decaimento depende da densidade do material (WEISKITTEL *et al.*, 2011).

A eficiência é definida como a razão entre alguma medida de produção de biomassa e uma medida de fornecimento ou uso de recursos. Nesse contexto, a eficiência do uso da Luz (LUE) é definida como a eficiência de conversão de luz em biomassa e é obtida a partir da

inclinação da relação linear entre biomassa e radiação fotossinteticamente ativa absorvida (APAR) (HILKER *et al.*, 2010b; LANDSBERG; WARING, 1997; SINCLAIR; MUCHOW, 1999) A PAR é a máxima de energia, que assumem que os pigmentos das folhas podem acessar para a fotossíntese (PAR; 400-700 nm) (COOPS, et al, 2017).

Existem dois pontos de vista contrastantes no comportamento temporal de LUE. O primeiro assume que a LUE é uma característica biofísica amplamente variável (KERGOAT *et al.*, 2008; TURNER *et al.*, 2003), e segundo há uma convergência funcional de que LUE na vegetação prevista pelo conceito de otimização da alocação limitada de recursos (FIELD *et al.*, 1995; GOETZ; PRINCE, 1999, RUIIMY *et al.*, 1999). Segundo le Maire *et al.* (2013) as mudanças na LUE com a idade são consequências das mudanças na APAR e na produtividade. Essas variações resultaram da variabilidade interanual no clima, bem como mudanças no funcionamento de uma árvore com a idade.

A interceptação e transmissão de luz por copas das árvores tem sido estudada por muitos anos, tanto experimentalmente quanto teoricamente (MONSI; SAEKI, 2005; NILSON, 1971; ROSS, 1981). Mais recentemente, esses estudos tornaram-se numéricos com árvores virtuais 3D baseadas em modelos funcionais de plantas estruturais (DA SILVA *et al.*, 2012; GREEN, 1994; SINOQUET *et al.*, 2001; WANG; JARVIS, 1990). Todos esses estudos fornecem algumas características úteis do dossel das árvores que afetam diretamente a interceptação e a transmissão de luz (BOURNEZ *et al.*, 2019). O crescimento é o aumento em dimensão de uma ou mais árvores na floresta em um determinado período de tempo, o qual é influenciado pelas características do ambiente de acordo com Prodan *et al.* (1997). Muitos fatores bióticos e abióticos atuam sozinhos ou em conjunto na limitação de crescimento de árvore (FARRIOR *et al.*, 2015; PANDEY *et al.* 2017; VAN DER SLEEN *et al.*, 2015). São considerados abióticos aqueles decorrentes da ação dos fatores físicos ou químicos do ambiente, como disponibilidade de água e nutrientes do solo, pH do solo e luminosidade. Os fatores bióticos são decorrentes da ação dos seres vivos, como a competição, o comensalismo e predação (PITELLI; MARCHI, 1991).

Os recursos disponíveis são utilizados na fotossíntese para gerar carboidratos que serão utilizados para a produção de diferentes componentes (folhas, galhos, tronco, raízes etc.), sendo que a eficiência com que os recursos são utilizados é um dos fatores determinantes nas diferenças de produtividade entre árvores ou florestas (CAMPOE, 2012). O crescimento das árvores e dos povoamentos depende, em parte, da quantidade de luz absorvida pelas folhas, mas também da eficiência da conversão da luz absorvida em biomassa e da alocação do fotoassimilados em vários tecidos (BINKLEY *et al.*, 2013).

2.3 Modelos de crescimento e produção florestal

O gerenciamento de florestas para uma infinidade de produtos e serviços ecossistêmicos exige modelos confiáveis de crescimento de árvores e da dinâmica de povoamento que incorporem uma gama de opções de silvicultura e utilização (WEISKITTEL *et al.*, 2011). Esses modelos de crescimento e produção variam em um grau de complexidade, aos dados utilizados, construção e resolução espacial / temporal.

Os modelos de crescimento e produção florestal podem ser divididos em dois grandes grupos: modelos descritivos ou biométrico, e os modelos baseados em processos ou modelos mecanísticos (SCOLFORO, 2006). Nos últimos anos, existe uma tendência de combinar os modelos biométricos com modelos baseado em processos, que são em algumas vezes chamados de modelos híbridos (CAMPOS; LEITE, 2013; MAESTRI *et al.*, 2013; SCOLFORO, 2006;).

Modelos biométricos são classificados em: modelos ao nível do povoamento (*whole-stand models*), de classe de tamanho ou diamétrica (*size-class models*) e em nível de árvore individual (*individual- tree models*) (BURKHART, TOMÉ, 2012; VANCLAY, 1994). Nos modelos em nível de povoamento o crescimento e a produção são estimados a partir das variáveis idade, área basal e sítio, sendo o povoamento a unidade básica para modelagem com informações específicas de manejo. Os modelos de distribuição diamétrica estimam a produção em classes de diâmetro e por unidade de produção. Nos modelos para árvore individual é simulado a interação entre o crescimento e a dinâmica estrutural do povoamento, sendo a árvore a unidade básica, com base no estabelecimento, crescimento e mortalidade (BURKHART; TOMÉ, 2012; RETSLAFF *et al.*, 2012; WEISKITTEL *et al.*, 2011).

A modelagem de crescimento florestal baseada em processos é uma técnica que examina o comportamento do ecossistema a partir de componentes funcionais físicos e biológicos individuais, interações entre estes processos e interações como ambiente, por meio de diversos procedimentos (GODFREY, 1983; BOSSEL, 1994; MÄKELÄ *et al.*, 2000; VACCHIANO *et al.*, 2012). Estes modelos descrevem os mecanismos que governam o crescimento das árvores e respondem as variáveis ambientais, permitem explorar as consequências de grandes condições externas àquelas para as quais dados e experiências empíricas estão disponíveis (LANDSBERG; SANDS, 2011).

Os modelos baseados em processos diferem dos modelos estatísticos na medida em que tentam representar mecanicamente processos fisiológicos que influenciam o crescimento, em vez de desenvolver modelos obtidos a partir de correlações. São frequentemente usados para responder o "por que" ou "como", em vez de perguntas do tipo "o que é" e "e se" (WEISKITTE

et al., 2011). Muitos modelos de crescimento florestal baseados em processos baseiam-se na relação entre produção primária bruta ou líquida e a quantidade de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) que é absorvida pela copa (APAR). Assim, estimativas adequadamente precisas de APAR são críticas para esses modelos (FORRESTER, 2014).

Modelos baseados em processos (PBM's) podem ser usados como ferramenta de pesquisa para esclarecer interações entre fatores ambientais, estrutura da planta e do dossel, fisiologia foliar e disponibilidade de água no solo e seus efeitos combinados no uso da água e absorção de carbono (DUURSMA; MEDLYN, 2012; WILLIAMS *et al.*, 2001b; LUO *et al.*, 2008). Com isso, os manejadores florestais podem acelerar o crescimento e melhorar a qualidade da madeira manipulando a APAR e a LUE usando tratamentos como o desbaste, a poda e a aplicação de fertilizantes (FORRESTER *et al.*, 2013).

Em geral, a interceptação de luz na maioria dos modelos baseados em processos foi calculada na escala de povoamento. Alguns modelos foram desenvolvidos para trabalhar em árvores individuais usando técnicas de *raytracing*, com alguns dos exemplos mais notáveis, incluindo o modelo MAESTRO (WANG; JARVIS, 1990).

Modelos biométricos e modelos baseados em processos apresentam vantagens e desvantagens, sendo os modelos híbridos uma tentativa de combinar os pontos fortes de cada modelo (WEISKITTEL *et al.*, 2011). O principal objetivo deste tipo de modelo é utilizar tanto quanto possível os princípios fisiológicos, ao mesmo tempo em que alometria e outras convenções de modelagem estatística aceita para o restante dos atributos de interesse (JOHNSEN *et al.*, 2001). Embora quase todos os modelos sejam hibridizados em algum grau, os modelos híbridos são distinguidos por dois ou mais submodelos que são executados em paralelo, com um dos componentes tendo um foco mecânico (WEISKITTEL *et al.*, 2011).

As principais vantagens dos modelos híbridos são: (1) aumentam a flexibilidade dos modelos estatísticos para abordar a variabilidade do clima e diferenças regionais; (2) simplificam as entradas necessárias associadas a modelos baseados em processos; e (3) representam mecanicamente influências de tratamentos silviculturais, como o desbaste e a fertilização (BURKHART; TOMÉ 2012).

No entanto, o índice do sítio é muitas vezes o único fator que expressa a produtividade potencial (SCOLFORO *et al.*, 2017). Modelos híbridos que dependem de equações estatísticas de crescimento contendo uma covariável derivada fisiologicamente tentam manter a robustez dos modelos estatísticos e aumentam a especificidade do sítio, incluindo a saída mecanicista de um modelo baseado em processo, como no trabalho de Baldwin *et al.* (2001), ou variáveis do

ambiente como nos trabalhos de Maestri *et al.* (2013) e Scolforo *et al.* (2017) que incluem variáveis climáticas.

2.3.1 MAESTRA

MAESTRO/MAESTRA é um modelo de absorção de radiação do dossel florestal e fotossíntese. O modelo tem uma longa história, remontando ao trabalho de Norman & Jarvis nas décadas de 1970 e 80. Ying Ping Wang melhorou e testou o modelo para sua tese de doutorado, e foi publicado em Wang & Jarvis (1990). Muitas outras pessoas trabalharam no modelo ao longo dos anos e, a partir de 1997, existiam várias versões do modelo, a maioria das quais era complicada e difícil de entender ou modificar. Belinda Medlyn revisou a versão do modelo MAESTRO no início de 1997 de Ying-Ping Wang (MEDLYN, 2004). O modelo revisado foi renomeado para MAESTRA. As principais revisões incluíram: (i) remoção de código redundante e 'espaguete'; (ii) modularização do código para tornar o programa mais fácil de entender e modificar; (iii) incorporação de formulações padrão de submódulos fisiológicos (Farquhar - von Caemmerer, Ball-Berry) (MEDLYN, 2004).

O MAESTRA é um modelo tridimensional baseado em processo que utiliza cálculos de transferência radiativa e fisiologia foliar para calcular a absorção da radiação, fotossíntese e transpiração das árvores, crescendo individualmente ou em uma população (MEDLYN, 2004; WANG; JARVIS, 1990a). O modelo tridimensional para calcular APAR foi baseado em Norman e Welles (1983) e é descrito em outros estudos por exemplo, Wang & Jarvis, (1990b), Medlyn, (1998) e Bauerle *et al.* (2004).

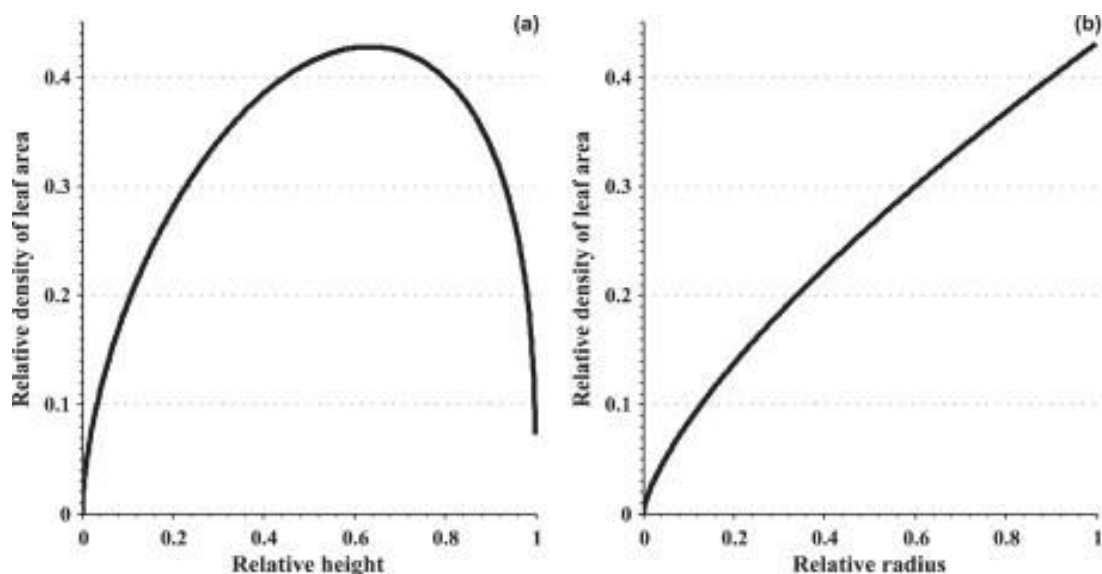
A APAR de árvores individuais é estimada ao calcular a penetração da radiação através da copa usando o modelo de transferência radiativa de Norman e Welles (1983) como um submodelo. Radiação direta e difusa são tratadas separadamente, com a transmissão, sendo a radiação difusa modelada usando o método de Norman (1979). As frações de radiação do feixe são calculadas de acordo com os ângulos zenital e azimutal do sol por hora. O modelo também explica a distribuição do ângulo da folha e da área foliar dentro do dossel.

O modelo MAESTRA possui uma longa história de desenvolvimento e tem sido usado para analisar diversos tipos de florestas e aplicado a uma ampla gama de ecossistemas. Seu código e manual do usuário estão disponíveis gratuitamente (<https://maespa.github.io/index.html>) e a comunidade de usuários está constantemente aprimorando o modelo (MEDLYN, 2004).

MAESTRA prevê a APAR de árvores individuais usando informações sobre a arquitetura da copa (largura e comprimento da copa, distribuição da área foliar e ângulo da folha), diferenças específicas nas propriedades ópticas foliares e distribuição da densidade foliar e responsável pelo sombreamento do dossel das árvores vizinhas como uma matriz de copas cujas posições são definidas por x e y coordenadas. A inclinação e o aspecto de um local são contabilizados em ambas as instruções x e y (FORRESTER *et al.*, 2017).

Para a distribuição da área foliar o modelo segue o conceito de Ibrom *et al.* (2006) e Wang *et al.* (1990) (FIGURA 3) que presumem que a distribuição da densidade de área foliar (DAF) é segundo uma função beta 3 parâmetros na direção horizontal e vertical. Vinculando arquitetura de povoamento com refletância de dossel para estimar padrões verticais de eficiência do uso da luz. Devido à heterogeneidade da distribuição foliar ao longo do comprimento de copa existe uma diferenciação da quantidade de luz interceptada pela copa e na morfologia das folhas de árvore mais jovens em relação às mais velhas (LANDSBERG; SANDS, 2011; SAMPSON; ALLEN, 1998;).

Figura 3 – Média da distribuição beta vertical (a) e horizontal (b) obtido por Charbonnier et al (2013) para *Erythrina poeppigiana* O.F. Cook.



A função de densidade do ângulo de inclinação da folha (DANF) é uma propriedade fundamental da estrutura da copa das plantas e é necessária para o cálculo das distribuições de irradiância foliar. Para estimar esse parâmetro o MAESTRA utiliza uma função de distribuição discreta ou elipsoidal (WANG; JARVIS, 1988), equações 2.1 e 2.2:

$$\bar{\alpha} = \frac{2}{\pi} \int_0^{\pi/2} g(\alpha, x) \alpha da \quad (2.1)$$

com

$$\int_0^{\pi/2} g(\alpha, x) \alpha da = 1 \quad (2.2)$$

Em que: $\bar{\alpha}$ =o ângulo de inclinação da folha; x = os eixos (raios) do elipsoide.

A transmitância da folha e informações de refletância de folha e solo fornecidas pelo usuário são usadas para calcular a absorção da luz no MAESTRA. Para fazer isso, usando o modelo de transferência radiativa de Norman e Welles (1983).

A validação da simulação da APAR é complexa, pois não se consegue medir facilmente essa absorção em um grande número de árvores/parcelas. Contudo, trabalhos como Charbonnier *et al.* (2013); Christina *et al.* (2015) e Le Maire *et al.* (2013) utilizam outra variável simulada variável intermediária, muito importante na simulação de APAR: as frações gap (GF) em função dos ângulos de visão.

O MAESTRA é amplamente utilizado em pesquisas ecofisiológicas para investigar a resposta da fotossíntese e transpiração à seca (HANSON *et al.*, 2004), sombreamento (Le MAIRE *et al.*, 2013) ou aumento de CO₂ atmosférico (JANSSENS *et al.*, 2005). O MAESTRA também já foi parametrizado para simular a APAR de *Pinus taeda* sob efeitos de fertilização e da irrigação (CAMPOE *et al.*, 2013), em plantações de *Eucalyptus sp.* para avaliar o efeito de dominância (BINKLEY *et al.*, 2010) e para avaliar o efeito da arquitetura de copa na absorção de luz de florestas mista e homogêneas de *Fagus sylvatica* e *Pinus sylvestris* (FORRESTER *et al.*, 2017).

O modelo MAESTRA é continuamente aprimorado pela comunidade científica, e quando acoplado a um modelo de balanço hídrico do solo e hidráulico da planta que é baseado no modelo SPA de Mathew Williams (WILLIAMS *et al.*, 1996), é denominado de MAESPA um modelo de absorção de radiação do dossel, fotossíntese e balanço hídrico (DUURSMA; MEDLYN 2012).

3 CONSIDERAÇÕES GERAIS

Os tópicos da revisão de literatura apresentada trazem uma abordagem sobre a origem do *P. taeda* e atualizações sobre os plantios dessa espécie, fatores que afetam o crescimento e produtividade de povoamentos florestais, modelos de crescimento e produção florestal

biométricos e empíricos, além disso, descreve o modelo ecofisiológico MAESTRA. Esses tópicos contextualizam os artigos apresentados na Parte 2 desta Tese que foi idealizada para apoiar decisões de manejo em florestas de *Pinus taeda* no Brasil e nos Estados Unidos utilizando dados experimentais igualmente conduzidos nos dois países com duas variedades dessa espécie plantadas em dois espaçamentos.

O primeiro artigo é uma revisão literária e sistemática sobre a abordagem da competição nos modelos de crescimento e produção estatísticos e ecofisiológicos em plantios de Eucaliptos e *Pinus* no Brasil entre 1999 e 2021. A base de dados de publicações foi obtida pelo método PRISMA.

No segundo artigo foi realizado uma simulação com o modelo ecofisiológico MAESTRA para obter os valores de APAR e para calcular a LUE para as variedades de *P. taeda* em estudo nos dois espaçamentos. O terceiro artigo apresenta uma proposta de modelagem da APAR e LUE em função de variáveis do povoamento.

Diante desses estudos, espera-se obter descobertas importantes que apoiem discussões sobre o manejo sustentável, sobretudo oferecendo subsídios para tomadas de decisões silviculturas e no planejamento de povoamentos de *Pinus taeda*.

REFERÊNCIAS

- AGGESTAM, F. *et al.* Can nature conservation and wood production be reconciled in managed forests? A review of driving factors for integrated forest management in Europe. **Journal of Environmental Management**, London, v. 268, p. 110670, 2020.
- ALBAUGH, T. J. *et al.* A common garden experiment examining light use efficiency and heat sum to explain growth differences in native and exotic *Pinus taeda*. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 425, n. March, p. 35–44, 2018.
- BARRICHELO, L. E. G. *et al.* Estudos de procedências de *Pinus taeda* visando seu aproveitamento industrial. **IPEF**, Piracicaba, SP, n. 15, p. 1-14, 1977.
- BAUERLE W.L. *et al.* Modeling intra-crown and intra-canopy interactions in red maple: assessment of light transfer on carbon dioxide and water vapor exchange. **Tree Physiology**, Oxford, v. 24, p. 589-597. 2004.
- BINKLEY D. *et al.* Explaining growth of individual trees: light interception and efficiency of light use by Eucalyptus at four sites in Brazil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 259, p. 1704-1713. 2010.
- BINKLEY, D. *et al.* Light absorption and use efficiency in forests: why patterns differ for trees and stands. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam v. 288, p. 5-13, 2013.

BLAZIER, M. A. *et al.* Long-term effects of stand density management and genotype on wood properties of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) in the mid-South USA. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 491, p. 119176, 2021.

BOSSEL, H. **Modeling and simulation**. AK Peters/CRC Press, 1994.

BROWN, M. J.; PARKER, G. G. Canopy light transmittance in a chronosequence of mixed-species deciduous forests. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 24, n. 8, p. 1694–1703, 1994.

BURKHART, H. E.; TOMÉ, Margarida. **Modeling forest trees and stands**. Springer Science & Business Media, 2012.

CAMPOE, O. C. **Ecologia da produção e da competição intra-específica do *Eucalyptus grandis* ao longo de um gradiente de produtividade no Estado de São Paulo**. Tese. (Doutorado em Ciências Florestais) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba, 2012.

CAMPOE, O. C. *et al.* Stem production, light absorption and light use efficiency between dominant and non-dominant trees of *Eucalyptus grandis* across a productivity gradient in Brazil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 288, p. 14-20. 2013.

CAMPOS, J.; LEITE, H. **Mensuração florestal: perguntas e respostas**. Viçosa, 2013.

CAMPOY, J. *et al.* Water use efficiency and light use efficiency in garlic using a remote sensing-based approach. **Agricultural Water Management**, Amsterdam, v. 219, p. 40–48, 2019.

CHARBONNIER, F. *et al.* Competition for light in heterogeneous canopies: Application of MAESTRA to a coffee (*Coffea arabica* L.) agroforestry system. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 181, p. 152-169, 2013.

CHRISTINA, M. *et al.* Measured and modeled interactive effects of potassium deficiency and water deficit on gross primary productivity and light-use efficiency in *Eucalyptus grandis* plantations. **Global change biology**, Hoboken, v. 21, n.5, p. 2022-2039. 2015

COOPS, N. C. *et al.* Linking stand architecture with canopy reflectance to estimate vertical patterns of light-use efficiency. **Remote sensing of environment**, New York, v. 194, p. 322-330, 2017.

CRISTIANO, P. M. *et al.* Carbon assimilation, water consumption and water use efficiency under different land use types in subtropical ecosystems: from native forests to pine plantations. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 291, n. May, p. 108094, 2020.

DAVID, H. *et al.* Intensive Management For Optimizing The Production Of High-Value Logs Of Pine Forests In Southern Brazil. **Ciência Florestal.**, Santa Maria, v. 28, n. 3, p. 1303-1316, 2018

DEMMIG-ADAMS, B. Carotenoids and photoprotection in plants: a role for the *Xanthophyll zeaxanthin*. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics**, Amsterdam, v. 1020, n. 1, p. 1-24, 1990.

DOBNER, M.; NICOLETTI, M. F.; ARCE, J. E. Influence of crown thinning on radial growth pattern of *Pinus taeda* in southern Brazil. **New Forests**, Dordrecht, v. 50, n. 3, p. 437-454, 2019.

DUURSMA, R. A.; MEDLYN, B. E. **MAESPA: a model to study interactions between water limitation, environmental drivers and vegetation function at tree and stand levels, with an example application to [CO₂] \times drought interactions**. Gottingen, v. 5, n. 4, p. 919-940, 2012.

EMBRAPA. **Solos do Estado de Santa Catarina**. Apoio: Embrapa Solos. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento; n. 46. Rio de Janeiro, 2004.

EMBRAPA-CNPQ. **Zoneamento ecológico para plantios florestais no Estado de Santa Catarina**. Documentos, 21. Curitiba-PR.1988.

FARRIOR, C. E. *et al.* Decreased water limitation under elevated CO₂ amplifies potential for forest carbon sinks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 112, n. 23, p. 7213-7218, 2015.

FORRESTER, D. I. A stand-level light interception model for horizontally and vertically heterogeneous canopies. **Ecological modelling**, Amsterdam, v. 276, p. 14-22, 2014.

FORRESTER, D. I. *et al.* Effect of thinning, pruning and nitrogen fertiliser application on light interception and light-use efficiency in a young *Eucalyptus nitens* plantation. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 288, p. 21-30, 2013.

FORRESTER, D. I. *et al.* Effects of crown architecture and stand structure on light absorption in mixed and monospecific *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests along a productivity and climate gradient through Europe. **Journal of Ecology**, Hoboken, v. 106, n. 2, p.746-760, 2017.

FUNDAJ. **A cultura do pinus: uma perspectiva e uma preocupação**. Disponível em:<<http://www.fundaj.gov.br>>. Acessado em jun. de 2019.

GODFREY, Keith. **Compartmental models and their application**. In: *Compartmental models and their application*. Academic Press, 1983.

HANSON, P.J. *et al.* Oak Forest carbon and water simulations: Model intercomparisons and evaluations against independent data. **Ecological Monographs**. Hoboken, v. 74, p. 443-489. 2004.

HARTMAN, K. A. National register of big trees. **American Forests**, Washington, v. 88, n. 4, p.17- 31/ 34-48, 1982.

HILKER, T. *et al.* Remote sensing of photosynthetic light-use efficiency across two forested biomes: Spatial scaling. **Remote sensing of environment**, New York, v. 114, n. 12, p. 2863-2874, 2010.

IBÁ - Indústria Brasileira de produtores de Árvores. **Relatório IBÁ 2021 ano base 2020. Brasília: 2021**. 100 p. Disponível em:< <http://iba.org/pt/biblioteca-iba/publicacoes>>. Acesso em: 12 mai. 2022.

IBROM, A. *et al.* A comparative analysis of simulated and observed photosynthetic CO₂ uptake in two coniferous forest canopies **Tree physiology**, Oxford, v. 26, n. 7, p. 845-864, 2006.

JANSSENS I. A. *et al.* Carbon budget of *Pinus sylvestris* saplings after four years of exposure to elevated atmospheric carbon dioxide concentration. **Tree physiology**, Oxford, v. 25, p.325-337, 2005.

KWEON, D.; COMEAU, P. G. Relationships between tree survival, stand structure and age in trembling aspen dominated stands. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 438, p. 114–122, 2019.

LANDSBERG, J. *et al.* **Physiological ecology of forest production: principles, processes and models**. London: Elsevier/Academic Press, 2011.

LANDSBERG, J. J.; WARING, R. H. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 95, n. 3, p. 209-228, 1997.

LE MAIRE, G. *et al.* 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**, Amsterdam, v. 288, p. 31-42, 2013.

LUO, Y., *et al.*: Modeled interactive Keough, C., Beier, C., Ciais, P., and Cramer, W.: Modeled interactive effects of precipitation, temperature, and [CO₂] on ecosystem carbon and water dynamics in different climatic zones. **Global Change Biology**, Hoboken, v. 14, p. 1986–1999, 2008.

MAESTRA. Disponível em: < <https://maespa.github.io/index.html>>. Acesso em: 18 mai. 2019.

MAESTRI, R. *et al.* Modelagem Do Crescimento Florestal Considerando Variáveis Do Ambiente, **Scientia Agraria**, Curitiba, v. 1125, n. 3, p. 103–110, 2013.

MONSI, M., SAEKI, T. On the factor light in plant communities and its importance for matter production. **Annals Botany**, Oxford, v. 95, p. 549–567, 2005.

MOORE, J. R. *et al.* Quantifying the influence of seedlot and stand density on growth, wood properties and the economics of growing Radiata Pine. **Forestry**, Oxford, v. 91, n. 3, p. 327–340, 2018.

NEAVES, C. M. *et al.* Loblolly pine (*Pinus taeda* L.) productivity 23 years after wet site harvesting and site preparation in the lower Atlantic coastal plain. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 401, p. 207–214, 2017.

NORMAN J.M., WELLES J.M. Radiative transfer in an array of canopies. **Agronomy Journal**, Hoboken, v. 75, p. 481-488, 1983.

NORMAN, J. M.; CAMPBELL, G. S. **Canopy structure**. In: Plant physiological ecology. Springer, Dordrecht, p. 301-325. 1989.

OSWALT, S. N. *et al.* **Forest Resources of the United States, 2017**. 2019. Disponível em: <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/57903>.

PANDEY, P. *et al.* Impact of combined abiotic and biotic stresses on plant growth and avenues for crop improvement by exploiting physio-morphological traits. **Frontiers in plant science**, Lausanne, v. 8, p. 537, 2017.

PARKER, G. G.; LEFSKY, M. A.; HARDING, D. J. Light transmittance in forest canopies determined using airborne laser altimetry and in-canopy quantum measurements. **Remote Sensing of Environment**, New York, v. 76, n. 3, p. 298–309, 2001.

PELLENS, G. C. *et al.* Influence of weed competition in young stands of *Pinus taeda* L. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 28, n. 2, p. 495-504, 2018.

PITELLI, R. A.; MARCHI, S. R. Interferência das plantas invasoras nas áreas de reflorestamento. In: Seminário técnico sobre plantas daninhas e o uso de herbicidas em reflorestamento, 3., 1991, Belo Horizonte. Anais. Belo Horizonte, p. 1-11. 1991.

PORCAR-CASTELL, A. *et al.* Linking chlorophyll a fluorescence to photosynthesis for remote sensing applications: mechanisms and challenges. **Journal of experimental botany**, Oxford, v. 65, n. 15, p. 4065-4095, 2014.

PRODAN, M. *et al.* **Mensuração florestal**. San José, Costa Rica: IICA, 1997. 586p

RANSOM, J. K.; OELKE, E. A. Common waterplantain (*Alisma triviale*) interference with wild rice (*Zizania palustris*). **Weed Science**, New York, v. 30, n. 1, p. 10-14, 1982.

RAUMONEN, P. *et al.* Massive-Scale Tree Modelling From Tls Data. **ISPRS Annals of Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences**, v. II-3/W4, n. March, p. 189–196, 2015.

RETSLAFF, F. A. DE S. *et al.* Prognose do crescimento e da produção em classes de diâmetro para povoamentos desbastados de *Eucalyptus grandis* no sul do Brasil. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 36, n. 4, p. 719–732, 2012.

RUSSELL, M. B. *et al.* Biomass partitioning in a miniature-scale loblolly pine spacing trial. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 39, n. 2, p. 320–329. 2009.

SAMPSON, D.A.; ALLEN, H. L. Light attenuation in a 14-year-old loblolly pine stand as influenced by fertilization and irrigation. **Tress**, Berlin, v.13. p. 80-87. 1998.

SANTOS, R. M. M. dos. **Planejamento e otimização de plantios de *Pinus taeda* L. na região oeste do Estado de Santa Catarina, Brasil**. Dissertação. (Mestrado em Ciências Florestais) – Universidade Estadual do Centro-Oeste, Irati, 2015.

SCOLFORO, H. F. *et al.* Incorporating rainfall data to better plan eucalyptus clones deployment in eastern Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 391, p. 145-153, 2017.

SCOLFORO, J. R. S. **Biometria florestal: modelos de crescimento e produção florestal**. Lavras: UFLA/FAEPE, 2006.

SCOLFORO, J. R. S.; JUNIOR, F. W. A.; OLIVEIRA, A. D.; MAESTRI, R. Simulação e avaliação econômica de regimes de desbastes e desrama para obter madeira de *Pinus taeda* livre de nós. **Ciência Florestal**. Santa Maria - RS, v.11, n.1, p.121-139. 2001.

SHANKER A.K. B., VENKATESWARLU. Abiotic Stress in Plants-Mechanisms and Adaptations. **InTechc**, Research Triangle, p.428, 2011.

SHIMIZU, J. Y. *Pínus na silvicultura brasileira*. Colombo: Embrapa Florestas, 2008.

SILVERTOWN, J.; CHARLESWORTH, D. **Introduction to plant population biology**. John Wiley & Sons, 2009.

SINCLAIR, T. R.; M. R. C. **Radiation use efficiency**. In: Advances in agronomy. Academic Press, 1999. p. 215-265.

SOUZA, B. M. *et al.* Effects of previous land use on genotype-by-environment interactions in two loblolly pine progeny tests. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 503, p. 119762, 2022.

STAPE, J. L.; BINKLEY, D. Insights from full-rotation nelder spacing trials with eucalyptus in São Paulo, Brazil. **Southern Forests – A Journal of Forest Science**, Oxon, v. 72, n. 2, p. 91–98, 2010.

TOMÉ, M.; BURKHART, H. E. Distance-dependent competition measures for predicting growth of individual trees. **Forest Science**, Cary, v. 35, n. 3, p. 816-831, 1989.

VACCHIANO, G.; *et al.* Modeling Italian forests: state of the art and future challenges. **iForest-Biogeosciences and Forestry**, Potenza, v. 5, n. 3, p. 113, 2012.

VAN DER SLEEN, Peter *et al.* No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO₂ fertilization but water-use efficiency increased. **Nature geoscience**, Berlin, v. 8, n. 1, p. 24, 2015.

VANCLAY, J. K. *et al.* Spatially explicit competition in a mixed planting of *Araucaria cunninghamii* and *Flindersia brayleyana*. **Annals of Forest Science**, Champenoux, v. 70, n. 6, p. 611–619, 2013.

WANG Y. P, JARVIS P. G. Influence of crown structural properties on PAR absorption, photosynthesis, and transpiration in *Sitka spruce* “application of a model (MAESTRO). **Tree Physiology**, Oxford, v.7, p. 297-316. 1990.

WANG Y. P, JARVIS P. G. Mean leaf angles for the ellipsoidal inclination angle distribution. **Agricultural and Forest Meteorology**. v.43, p. 319-321. 1988.

WANG, T. *et al.* Climate WNA—high-resolution spatial climate data for western North America. **Journal of Applied Meteorology and Climatology**, Boston, v. 51, n. 1, p. 16-29, 2012.

WANG, Y. P., JARVIS, P. G., and Benson, M. L.: Two-dimensional needle-area density distribution within the crowns of *Pinus radiata*, **Forest Ecology Management**, Amsterdam, v. 32, p. 217–237, 1990.

WANG, Y. P.; JARVIS, P. G. Description and validation of an array model—MAESTRO. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 51, n. 3-4, p. 257-280, 1990.

WANG, Z. *et al.* Disentangling the effects of stand and climatic variables on forest productivity of Chinese fir plantations in subtropical China using a random forest algorithm. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 304–305, p. 108412, 2021.

WARING, R.; LANDSBERG, J.; LINDER, S. Tamm Review: Insights gained from light use and leaf growth efficiency indices. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 379, p. 232–242, 2016.

WEISKITTEL, A. *et al.* **Forest growth and yield modeling**. 1. ed. Oxford: John Wiley & Sons, 2011.

WILLIAMS, M. *et al.* Use of a simulation model and ecosystem flux data to examine carbon-water interactions in ponderosa pine, **Tree Physiology**, Oxford, 21,287–298, 2001.

WILLIAMS *et al.* Modelling the soil-plant-atmosphere continuum in a Quercus-Acer stand at Harvard Forest: the regulation of stomatal conductance by light, nitrogen and soil/plant hydraulic properties. **Plant Cell Environment**, Hoboken, v. 19, p. 911-927, 1996.

WREGGE, M.S. *et al.* Plantios com pinus no Paraná e cenários de mudanças climáticas. **Rev. Inst. Flor.** v. 28 n. 2 p. 159-175 dez. 2016. WU, B.-S. *et al.* Re-interpreting the photosynthetically action radiation (PAR) curve in plants. **Plant Science**, County Clare, v. 289, p. 110272, 2019.

SEGUNDA PARTE – ARTIGOS

Os artigos foram redigidos conforme às normas dos periódicos científicos alvo de submissão

ARTIGO 1

Submetido à *Ecological Modelling*

Competition in forest plantations: An approach considering growth and yield statistical and process-based models in pine and eucalyptus stands in Brazil

Highlights

- Competition between trees is evaluated most often indirectly in growth and yield models
- In growth and production models, basal area and number of trees are the most used variables to indicate competition.
- In process-based models, competition is assessed by light interception by the canopy.
- Competition indices can also be used in process-based
- There are more studies on *Eucalyptus* than *Pinus* in Brazil

Abstract

Competition for resources among trees in forest plantations is an important factor that directly interferes with the growth and production of forests. Understanding the ways in which trees compete for resources during their development helps in more accurate estimates of growth and production models, consequently in forest planning. Growth and production models are classified as statistical and based on physiological, for both competitions are included directly as a quantified or indirectly as an indicator variable. The first part of this article is a contextualization of how competition is embedded in statistical (G&YM) and process-based (PBM) growth and production models. The second part is a systematic review between the years 1999-2021 that seeks to answer the question “What is the pattern of studies on competition through G&YM and PBM in *Pinus* and *Eucalyptus* plantations in Brazil?” The largest number of articles published during the period studied was in *Eucalyptus* plantations, this is because these plantations are larger in Brazil compared to *Pinus* plantations. The review showed that competition in most articles is treated indirectly using basal area, number of trees, density, and competition for light. Competition is still very difficult to assess, but it is not neglected, on the contrary, studies have advanced and shown direct ways to quantify by incorporating the study of indices in G&YM and PBM.

Keywords: Systematic review, tree competition, growth and yield models, individual tree, modelling

1 INTRODUCTION

General ecological theory typically divides competition into resource competition and interference competition. Resource competition, also called exploitation competition, occurs when two species compete for space, light, water, and nutrients so that one neighbor's consumption of a resource depletes it and makes it unavailable to other plants. Interference competition occurs when there is direct interference by a neighbor, preventing the other, weaker individual from having access to a vital resource, either through physical aggression or the production of toxic substances, which may cause the competitor's extinction. It is safe to argue that, with plants, most of the competition is resource competition, but there may be certain cases of interference competition through chemical interactions or physical contact (Keddy, 2017). Water, light, and nutrients are the three main classes of resources limiting plant growth and are considered resources for which individual plants compete. The study of resource competition in all its forms is complex due to the unique characteristics of each resource (Craine and Dybzinski, 2013).

The complexity of competition requires different perspectives for explaining this process, and it is examined by its intensity, importance, effect, response, and outcome, clearly depending on the objective (Connolly et al., 2001; Gibson et al., 1999). The intensity of competition is defined as the amount that competition reduces the condition of an individual from the ideal, while the importance of competition is the degree to which competition contributes to the overall decrease in fitness relative to other processes that affect plant growth (Keddy, 2017; Weigelt and Jolliffe, 2003).

However, what ecologists typically observe are actually the effects of competition, i.e., reduced plant growth due to the stress of sharing limited resources in its vicinity (Begon et al., 2006). In general, it is understood that competition is competition between neighboring individuals for environmental resources (light, water, nutrients) and the efficiency with which these resources are used to support growth (Binkley et al., 2010; Fernández-Tschieder and Binkley, 2018a; Harper, 1982; Schwinning and Weiner, 1998; Tilman, 1989; Vospernik et al., 2015).

Despite the importance of understanding competition in planted forests, most studies address competition in general, examining nonspecial measures (tree density, basal area) and intraspecific competition in monoculture plantations (e.g., Cao et al., 2021; Fadrique et al., 2021; Vanclay et al., 2013; Wallraf and Wagner, 2019).

Growth and yield models are essential for improving forest management decision-making. These models are classified as statistical and based on physiological processes (e.g.,

photosynthesis, transpiration, and respiration), for both competitions are included directly as a quantified or indirectly as an indicator variable.

Brazil stands out on the international scene for its extensive native tropical forests and the planting of homogeneous forests with exotic species. The use of good management practices, genetic improvement, and soil and climate conditions in the country led to a worldwide recognition of Brazil's high productivity, concerning other countries, considering the volume of wood produced per area per year and for one of the shortest cycles between planting and reap in the world. In 2020, Brazil had average productivity of 36.8 m³/ha per year in eucalyptus plantations, while in pine plantations, there was an increase in productivity to 31.9 m³/ha (IBÁ, 2021).

This review analyzes how competition is evaluated in pine and eucalypt forest stands in Brazil and focuses on the quantification of competition in two classes of growth and yield models: statistical and process-based models. First, we present an overview of the concept and definition of competition and then describe its use in forest growth and yield models. Next, we analyze the major studies between 1999 and 2021 that have used the concepts of competition and quantified it in Brazil for pine and eucalypt plantations.

2 DEFINITIONS OF COMPETITION

Although many physiological mechanisms are involved in resource capture, they are not directly considered in the understanding of resource competition. Thus, competition is often defined in terms of the effects caused on plants and not of the physiological mechanisms that lead plants to experience competition (Grime, 1979), since knowledge of the latter is not always clear. As an example, a tree shows reduced growth because it suffers crown shading caused by a neighboring tree. Other, genetic, and physiological, characteristics certainly contribute to this reduction but are not addressed as direct results of competition.

When evaluating the effect of competition on plant development, three main processes need to be considered: competition, competitive reduction, and facilitation (Kelty, 1992; Vandermeer, 1989). Competition occurs when two or more plants or populations interact to impair the growth or cause the death of the other (Vandermeer, 1989). Competitive reduction, also known as complementarity, occurs when the interspecific competition in mixed populations is less than the intraspecific competition in monocultures (Kelty and Cameron, 1995; Vandermeer, 1989), i.e., when species experience less interspecific than intraspecific competition. Facilitation occurs when a species has a positive effect on another in a mixed-species environment (Vandermeer, 1989), and it can occur at the same time as competition (Perry et al., 2008).

The definitions of competition in Table 1 help to understand the processes that influence tree growth, resource sharing, and forest stand productivity. Tree growth is the result of different competition situations, so caution must be exercised when relating competition to tree size and growth (Fernández-Tschieder and Binkley, 2018a).

Table 1 Definition of competition ranking in the field of forest science.

Term	Definition	Example	Autor
Asymmetrical or one-sided competition	Larger individuals have an advantage in capturing all available resources.	The crown of a large tree intercepts light, preventing it from supplying a smaller tree shaded by it, with little or no influence from the smaller tree capturing light on the larger tree.	(del Río et al., 2014; Forrester, 2019; Schwinning and Weiner, 1998; Weiner, 1990)
Symmetrical or bilateral competition	All individuals capture the same amount of resources, regardless of their size.	Equal use of water and nutrients in the soil, as the roots of smaller plants can occupy the same amount of resources per unit of surface.	(Caplat et al., 2008; del Río et al., 2014; Schwinning and Weiner, 1998).
Intraspecific competition	It describes a shared demand for limited resources within the same population of species.	Competition in the monoculture of <i>Pinus taeda</i> .	(Begon et al., 2006; Blazier et al., 2021; Calama et al., 2018; Liu and Burkhart, 1994; Piotto, 2008).
Interspecific competition	It describes a shared demand for limited resources between two different species.	Competition in a mixed-species plantation.	(Grossiord et al., 2014; Jiang et al., 2018; Liu and Burkhart, 1994; Piotto, 2008)
Intragenotypic competition	It describes a shared demand for resources among individuals with the same genotype.	Clonal monocultures of <i>Eucalyptus</i> sp or clonal tests.	(Boyden et al., 2008; Resende et al., 2016)
Intergenotypic competition	It describes a shared demand for resources among different genotype individuals.	Clonal experiments with progeny tests.	(Boyden et al., 2008; Resende et al., 2018)

2.1 USE OF COMPETITION IN GROWTH AND YIELD MODELING

Studies on competition in Brazil began with researchers' concern with studying the numerous influences of ecology and silvicultural treatments on forest development, with the objective of promoting an increase in quantitative and qualitative forest stand yield. Many of these studies have focused on the relationships between environmental factors and silvicultural treatments, especially those that affect stand density, growth, and yield (Schneider et al., 1992). The market demand for biological products has expanded eucalyptus plantations to dry regions, where changes in silvicultural regimes, such as reducing the number of trees planted per hectare, can reduce tree mortality, mitigating the competition for water resources (Hakamada et al., 2017; Henrique Ferraco Scolforo et al., 2019a).

Forest productivity is estimated by forest growth and yield models, where competition is represented by equations or indices. These models are grouped into four categories: statistical models, process-based models, hybrid models, and gap models. The main objective of statistical models is to predict the state of forest development and yield over time. Process-based models represent essential physiological processes (e.g., light interception, photosynthesis), usually to understand and explore the system, which are then combined to characterize tree and stand development. Hybrid models merge resources from statistical and process-based models and are used for both understanding and prediction. Gap models are designed to explore long-term ecological processes, usually to understand the interactions that control forest species succession (Weiskittel et al., 2011).

The models are also classified according to spatial resolution into stand-level or individual tree-level. For some process-based models, the spatial resolution can be even more detailed, going down to the level of an individual leaf within a tree crown (Figure 1). In statistical models, the fitting can also be performed by size class or diameter (Burkhardt and Tomé, 2012).

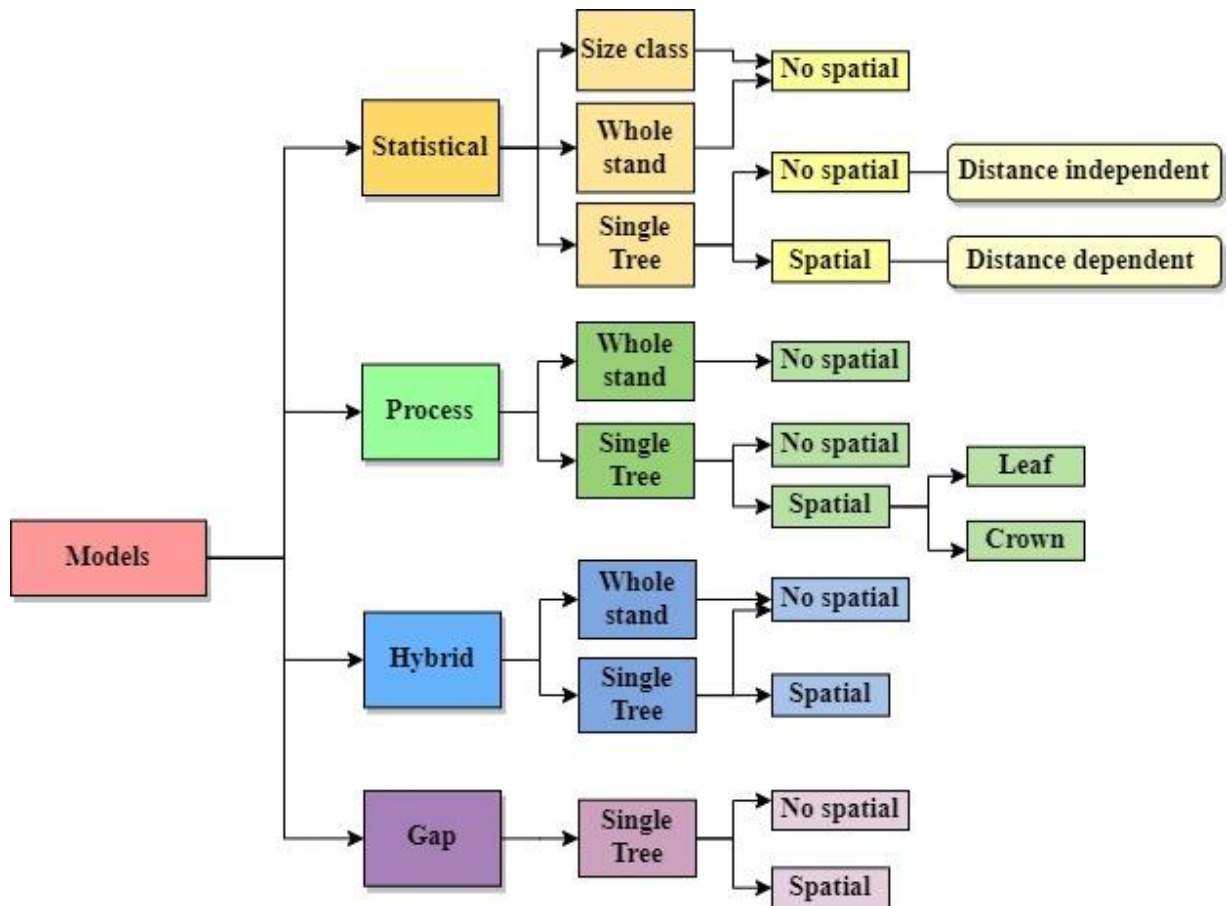


Fig. 1. Growth and yield models. Adapted (Weiskittel et al., 2011).

In addition, to produce accurate estimates for maximizing forest profitability, there is a hybrid forecasting system (combining individual tree and stand-level estimates) that adds a stand-wide survival equation that is essential for modeling forest diameter distributions (Cao, 2014; Zhao et al., 2007).

2.1.1 STATISTICAL GROWTH AND YIELD MODELS (G&YM)

Measures such as forest density are directly related to competition, providing a basis for the management of tree plantations, since forest density includes the area used by the trees. Forest density can be expressed in absolute or relative terms, such as in basal area ($d\pi/4$) or number of individuals per unit area (n/hectare or acre), the most used in growth and yield models (Vanclay et al., 2013).

Early studies in Brazil on the growth and yield of pine and eucalypt forests were conducted using statistical models and expressed the effects of competition indirectly with the inclusion of the basal area and the number of trees (Campos, 1980; Oliveira et al., 1991), that is, at a stand-

scale resolution. These studies did not focus on quantifying or discussing the effects of competition; they only included density variables to better explain and estimate growth and yield.

The individual growing area of a tree is defined, mainly in monocultures, by the ideal growing space. Therefore, at the beginning of silviculture in Brazil, many tests were performed to determine the best planting spacing (e.g.: Berenhouse, 1971; Rensi Coelho et al., 1970). The best spacing is that which is ideal to control the competition for water, light, and nutrients between the trees, maximizing the growth, wood density, and individual production of each tree. Studies on stand density have become increasingly necessary and justified to accompany the remarkable evolution in forest management techniques in recent times.

Another way to represent forest density is indices that relate different dendrometric variables in equations, such as the stand density index (SDI) (Reineke, 1933), relative spacing index (S%) (Burkhart 2013), and Yoda's self-thinning rule (Yoda et al., 1963). These indices can identify when competition arises in the forest, for thinning to be performed.

The SDI expresses the stand density using the quadratic mean diameter (dg) and the number of trees per hectare (N) (that have a diameter of at least 10.4 inches (25.4 cm). In stands with complete density (high competition and onset of natural mortality) without treatment, the relationship between dg and N is linear on a logarithmic scale with a constant slope (-1.605), regardless of the age, site quality, or forest species evaluated (Reineke, 1933).

Yang and Burkhart, 2017 define the maximum size density ratio as a limit or maximum trade-off between the number of trees per unit area and the average size of trees that can be sustained in each stand. To obtain this information authors using the Reineke density model, the competition rule and Kira density and Nilson index. These measures were also used to locate maximum implicit areas of the stand.

Kira's density rule is a logistical form that describes tree competition and thinning behavior (Kira et al., 1953; Shinozaki and Kira, 1956; Tadaki T., 1963). At a given height of dominant tree, the root mean square diameter (dg) increases with decreasing number of trees per unit area. The Nilson index concentrates on the mean distance between trees, with a linear relationship between the sparseness of the stand (L) and the mean square diameter (dg) (Yang and Burkhart, 2017).

Hart-Becking relative spacing index (S% or RS) is based on the theory that a tree of a given size should have enough space for the development of its crown diameter (Becking, 1953; Hart, 1928). This index is calculated as the ratio between the mean space of the trees and the dominant stand height (Assmann, 1970): $S\% = MS/hd \times 100$, where S% = relative spacing index; MS = mean spacing between trees in meters; and hd = Assmann dominant height in meters.

RS has been incorporated into stands growth and production models to be and is useful in programming thinning development projects. Yang and Burkhart, 2017 evaluated two approaches to estimate basal area with RS. The first was estimated directly by a non-linear model of the basal area with RS as an independent variable and in the second S% was defined as the ratio between the distance between the trees and d (D), with RSD being a function of stand age. The RS-Stand base area model offers a simple and safe way to estimate booth occupancy. RSD were positively correlated while dispersion and points, both S% and RSD decreased with booth development. Therefore, in new stands the S% estimated by the RSD would be less accurate than for older stands. However, as stands develop and approach the lower asymptote, the RSD becomes a more reliable measure of S% than stands.

The self-thinning rule, defined by Yoda et al. (1963) and propagated by Tang et al. (1994) determines the average tree weight over the number of surviving trees of a mean diameter (logarithmic scale), which results in a linear relationship with a common power of $-3/2$. When self-thinning occurs, the equation is $W = KN^{-3/2}$, where W is the mean tree size (weight, volume, height, basal area, etc.), N the number of trees per hectare, and K a constant considered a measure of the rate required to sustain the established crown area, which varies with the crown condition (Yoda et al. 1963).

The SDI and the self-thinning rule are usually not incorporated into growth and yield models because they offer rules for evaluating the state of the forest for management interventions. Competition indices, which also relate dendrometric variables, are included in growth models at the individual-tree level to quantify the competitive status of the forest.

Competition indices are incorporated into growth and yield models at the individual-tree level through relatively simple mathematical expressions that capture the primary effects of competition on tree development (Kuehne et al., 2020). The effect that a neighbor can have on the individual growth of a tree is expressed by the extent to which each tree is affected by its neighbors (Burkhart and Tomé, 2012).

Competition indices are classified into three classes: distance-dependent, distance-independent, and semi-distance-independent (Ledermann, 2010; Stage and Ledermann, 2008). The distance-independent class is characterized by using only information on tree size, related to a stand density factor. The distance-dependent indices incorporate the relative locations of neighboring trees (Ishihara et al., 2016; Ledermann, 2010; Moreno et al., 2017). Semi-distance-dependent indices were proposed by Stage and Lerdman (2008) and were developed for circular plots. They make it possible to use the basal area factor of the Bitterlich sampling but are restricted

to a smaller set of neighboring trees, i.e., only those near each other, rather than all trees in the sampling unit (Hui et al., 2018; Martins et al., 2011).

Among the predictors of competition between individual trees, the four most important are the density of competitors, the sizes of competitors, the distances between the target tree and competitors, and the relative locations of competitors (Pukkala, 1989; Radtke et al., 2003). To date, more than 50 types of competition indices have been developed based on those four aspects (Weigelt and Jolliffe, 2003), but most of the indices used in growth and yield models are intensity indices, i.e., they quantify the competition that reduces the condition of an individual tree below the ideal. Table 2 shows some competition indices in the literature.

Table 2 Example of competition indices.

Distance-independent		
Equation	Variable	Autor
$CI = \sum_{j=1}^n g_i$	basal area larger	Stage (1973)
$CI = \sum_{j=1}^n [(CP_{ij} \cdot dbh_j)/(CD_i \cdot dbh_i)]$	crown projection area, crown diameter	Bella (1971)
$CI = dbh_i/q$	diameter, quadratic diameter	Stage (1973)
$CI = dbh_i^2 \cdot n / \left(\sum_j dbh_j^2 \right)$	diameter	Daniels et al. (1986)
$CI = ht_i/h t_j$	Height	Glover and Hool (1979)
$CI = \sum_{j=1}^n (dbh_j^2/dbh_i^2)$	diameter	Corona and Ferrara (1989)
$CI = \left(\sum_{j=1}^n dbh_j \right) / dbh_i$	diameter	Lorimer (1983)
$CI = \left(\sum_{j=1}^n dbh_j / dbh_i \right) / n$	diameter, tree number	Mugasha (1989)
$CI = dbh_i / dbh_{\max}$	diameter, maximum diameter	Tome and Burkhart (1989)
Distance-dependent		
$CI = dbh_i^2 / d_{ji}^2$	diameter, distance	Glover and Hool (1979)

$CI = \sum_{j=1}^n [dbh_i / (dbh_j \cdot d_{ij})]$	diameter, distance	Hegy (1974)
$CI = \sum_{j=1}^n (dbh_j / d_{ij})$	diameter, distance	Rouvinen and Kuuluvainen (1997)
$CI = \sum_{j=1}^n [h_i / (h_j \cdot d_{ij})]$	height, distance	Pukkala and Kolström, (1987)
$CI = \sum_{j=1}^n [dbh_i / (dbh_j \cdot d_{ij}^2)]$	diameter, distance	Rouvinen and Kuuluvainen (1997)
Semi-distance-independent		
$CI = dbh_i^2 / d_{jN}$	diameter, distance	Glover and Hool (1979)
$CI = dbh_i * N_{repj} + \sum_{\substack{i=1 \\ i \neq j}}^n dbh_i * N_{repi} \left(\frac{a_{ij}}{a_j} \right)$	diameter, tree number, area of tree circle around	Ledermann (2010)

where ht= total height, dbh= diameter at breast height, g= basal area, n= competition tree number, d= distance between trees, j= objective tree, i= competition tree, CP= crown projection area from target tree i and from competitor trees j (m²), CD= crown diameter of target tree i and competitor tree j (m²), N= number of competitors in a specific area, N_{repj} and N_{repi} = per hectare expansion factor of subject tree j and competitor i, respectively; a_j = area of tree circle around subject tree j for sampling purposes; a_{ij} = area of overlap of tree circles around subject tree j and competitor i for sampling purposes.

Forest biometricians continue to develop simple and effective indices of competition that affect mortality in forested areas (Sharma et al., 2002; VanderSchaaf and Burkhart, 2007; Vanderschaaf and Burkhart, 2007; Zeide, 2005). The individual-tree model, although seldom used in Brazil (Martins et al. 2011), has often been used in Europe, the United States, Canada, Africa, and Australia (González et al., 2006; Mabvurira and Miina, 2002; Monty et al., 2008; Vospernik, 2021). The rarer use of these models in Brazil is related to variables, the distance and crown variables are not commonly measured in inventories.

The GINI Index, which originated in production ecology and ecological literature, has been used to assess size hierarchy and asymmetric competition in forests. However, this index is not included in the classification of competition indices (distance-dependent, independent, and semi-dependent). The Gini index applied to forests can be graphically very simple areas. It is equal to twice the area between the curve representing a cumulative basal area as a function of the cumulative relative value number (called the Lorenz curve) and the straight line. The greater the size inequality between individuals, the more concave is the Lorenz curvature and the greater the Gini index (Cordonnier and Kunstler, 2015; Fernández-Tschieder and Binkley, 2018b). This index

(1) is continuous, restricted within the interval [0; 1], that is, 0 when plants in a forest have exactly the same basal area, and approaches at most 1 as the population moves toward a large tree. Another fact is that its value does not change when the basal area of each tree is multiplied by the same scalar property (homogeneity property) (Cordonnier and Kunstler, 2015; Fernández-Tschieder and Binkley, 2018).

$$GINI = 2 \frac{\sum_{i=1}^n ig_i}{nG} - \frac{n+1}{n} \quad (1)$$

where ig_i = objective tree basal area, n = trees number, G = basal area sum.

2.1.2 PROCESS-BASED MODELS (PBM)

Process-based models (PBMs) differ from statistical models because they aim to represent physiological processes that influence growth rather than developing statistical models that may not have a cause-and-effect relationship. They are therefore often used to evaluate the effect of changing environmental conditions on forest growth (Pretzsch, 2014; Weiskittel et al., 2011).

Their use and application have increased in recent years due to the need to consider productivity under climate change, becoming an important tool to support adaptive forest management and planning (Garcia-Gonzalo et al., 2014). These growth and yield models vary in their degree of complexity, data used, construction, and spatial/temporal resolution. Process-based to project reliable estimates of forest growth, the model parameters need to be calibrated and the estimates need to be validated against observed data, using both physical drivers (soil and climate) and tree growth measurements (Palma et al., 2018; Restrepo et al., 2022).

The main physiological processes considered in process-based models are light interception, photosynthesis, stomatal conductance, respiration, carbon allocation, mortality, and water and nutrient dynamics in the soil. Like statistical models, there are a variety of process-based models, including Forest-Bio-Geo-Chemical (FOREST-BGC) (Running and Coughlan 1991), Physiological Principles Predicting Growth (3-PG) (Landsberg and Waring, 1997), MAESPA (Medlyn 2004; Wang and Jarvis 1990a), and Generic Decomposition and Yield (G'DAY) (Comins and McMurtrie, 1993; Corbeels et al., 2005a, 2005b; Marsden et al., 2013).

Competition in process-based models is represented in different ways, and few of these models have the direct objective of evaluating or representing competition. In most models at the stand scale, competition is addressed as in statistical models, including a density factor such as basal area and number of trees per hectare (Weiskittel et al., 2010). However, competition is also represented in the reduction in net photosynthesis as the leaf area index (LAI) increases, based on

a statistical relationship with the canopy, though this does not fully explain the competitive position of the tree within the stand, where light interception is mediated by the crown attributes of an individual tree. Therefore, in process-based models, light interception is estimated by applying the Beer-Lambert law after accounting for the effects of incomplete canopy closure on the sunlit and shaded portions (Weiskittel et al. 2010).

According to the Beer-Lambert law (2), vertical transmittance through the forest canopy can be written as:

$$\tau_i = \exp(-\kappa PAI_i) \quad (2)$$

where PAI_i is the cumulative PAI until the i^{th} canopy layer and κ is the attenuation coefficient. In the case of a spherical leaf angle distribution, for a solar zenith angle (θ), we have: $\kappa = \frac{1}{2\cos\theta}$.

FOREST-BGC was one of the first ecophysiological models used to understand the biogeochemical cycles of carbon, water, and nitrogen at the stand level (Running and Coughlan 1988). Over time, the model has undergone modifications and is currently used to estimate individual tree growth (TREE-BGC; Korol et al., 1991) in several biomes worldwide (BIOME-BGC; White et al. 2000). The introduction of the individual-tree scale in the FOREST-BGC model occurred with the inclusion of competition (Korol et al., 1995). The proposal was to determine the gross primary productivity at the stand level using the FOREST-BGC approach and then allocate this total to individual trees based on the competition-between-trees algorithm. The competition algorithm incorporates both the light intensity under which the tree grows and the ability of the leaves to photosynthesize due to the light intensity. Direct and diffuse photosynthetically active radiation (PAR) is initially simulated and then allocated to groups of trees with similar heights, leading to a significant improvement in the proportional allocation based on the leaf area of the trees (Korol et al., 1995).

3-PG is a type of model that integrates empirical forest measurement data from conventional growth and yield models with carbon balance models based on physiological processes (Sands and Landsberg, 2002). Therefore, it is often classified as a hybrid model (Weiskittel et al., 2011). Since the initial publication of 3-PG (Landsberg and Waring, 1997), several modifications have been made, and the way in which the relationships between the parameters are represented has evolved to make the parameters more intuitively significant (Sands and Landsberg, 2002). The 3-PG model does not address competition with other tree species, shrubs, or grasses. It also does not consider physical factors, such as wind, ice, snow, or unstable soils; biotic factors such as insects, diseases, or animals; or soil factors, since arboreal species may

differ in their responses to nutritional deficiencies and drought (Xie et al., 2017). Rather, competition is indirectly represented in the 3-PG mortality submodel, which is density-dependent, using the $-3/2$ self-thinning rule (Bryars et al., 2013; Drew and Flewelling, 1977; Sands and Landsberg, 2002). For this purpose, the stand basal area is included, which is calculated from the diameter at breast height and tree density (Gupta and Sharma, 2019).

Because the 3-PG model was designed for single-species stands, its original formulation does not allow estimations of interspecific competition with understory plants (Wei et al., 2014). However, in studies in northern California, USA, some new resources were applied through 3-PG to evaluate competition between woody shrubs and young *Pinus ponderosa* stands. To simulate the impact of competition of these woody shrubs on tree growth, the growth dynamics of the shrubs and, subsequently, the interaction between shrubs and pines were determined. With this, two new functions were added to 3-PG to estimate the LAI of shrubs (L_S), adding only three new parameters to the model. The first function estimates the amount of light that passes through the canopy without limitation, where L_S is a fixed ratio (K_L), and the second is the phase in which the light becomes a limiting factor, estimated by Beer's law (Wei et al., 2014).

Recent studies combine empirical growth tables or models and PBMs to explore the strengths of empirical models; that is, predictive ability and parsimony in the calibration data; and PBMs, i.e. sensitivity to changes in environmental conditions, in a unified hybrid modeling approach (Fontes et al., 2011). The study using the PBM 4C (Lasch-Born et al., 2020), which illustrated the benefits of this hybrid approach to evaluate future biomass stocks and different management strategies in Europe. In Brazil, Almeida et al. (2003) demonstrated the possibility of integrating the process-based model 3-PG with the empirical growth model called E-GROW ARCEL. The two models have been linked to allow the prediction of forest productivity and wood products under different environmental conditions. The link is based on the MAI at age 6 years (MAI6). There is a robust relationship between MAI6 and SI (stand indice) – defined to be the mean dominant height at age 5 years – derived from E-GROW ARCEL. Once 3-PG has provided the MAI6 values, this empirical relationship estimates the SI that is applied in E-GROW ARCEL to predict growth and yield at stand structure and product profile levels (Almeida et al., 2003).

Simple models such as 3-PG have no objective of examining long-term trends in carbon and water fluxes, unlike models such as G'DAY, which aims at understanding the spatial and temporal controls of ecosystem production in response to water and nitrogen limitation (Comins and McMurtrie, 1993; Medlyn et al., 2000).

G'DAY simulates the main carbon, water, and nitrogen fluxes between the atmosphere, soil, and plant. The main ecophysiological processes are represented by simple submodels of C

assimilation, water and N uptake, plant respiration, C and N allocation to the growth of different plant compartments, litterfall, soil organic matter decomposition, and evapotranspiration (Halliday et al., 2003; Kirschbaum et al., 2001). G'DAY, like 3-PG, has no specific formula to quantify competition but rather addresses competition indirectly by predicting tree growth above and below ground. Based on the model of McMurtrie and Wolf (1983), G'DAY considers the competition for light, water, and other nutrients between a canopy of trees and grass species (Corbeels et al., 2005a, Corbeels et al., 2005b).

Architectural models and three-dimensional models are widely used to evaluate competition for light. The MAESTRA model is a three-dimensional process-based model that uses calculations of radiation transfer and leaf physiology to calculate radiation absorption, photosynthesis, and transpiration by trees growing individually or in a population (Medlyn 2004; Wang and Jarvis 1990a). This model is continuously improved by the scientific community, and when coupled with a soil water balance and plant hydraulic model that is based on the SPA model of Mathew Williams (Williams et al., 1996), a model of canopy radiation absorption, photosynthesis, and water balance called MAESPA results (Duursma and Medlyn 2012).

MAESTRA evaluates intra- or interspecific competition for light. The model calculates the absorbed PAR individually as a function of the position of the tree in the stand, analyzing the limitations imposed by the shading or not by neighboring trees. Thus, the 3D approach and the geometric representation of the model are important to calculate and simulate light interception, and it also takes into account the crown size and position, leaf area density distribution, leaf angle distribution, and the differences in these variables between plants.

Process-based resource use efficiency approaches provide dynamic estimates of resource availability at the stand and individual levels, as well as a structure for their use based on tree physiology. This is important to obtain consistency between resource availability at the stand level and the success of an individual tree in resource competition (Weiskittel et al. 2010).

The growth of individual trees depends on the efficiency with which resources (water, light, and nutrients) are used to fix carbon for biomass production, and competition is explained by the division of these resources between individuals. Some models, such as MAESPA, BALANCE, and CABALA, can simulate the air temperature, PAR, rainfall, tree phenology, and photosynthesis of a stand or individual trees (Pretzsch et al., 2015).

Purves et al., 2007 and (Ogle and Pacala, 2009), also addressing the question of the scalability of competition between trees in a process-based structure, recently demonstrated the usefulness of assuming perfect plasticity of tree crowns in the stand canopy. (Fourcaud et al.,

2007) highlighted the growing importance of vegetation structure and plant architecture in modeling plant growth.

3 SYSTEMATIC REVIEW STRUCTURE AND METHODS

We conducted a literature search following the Preferred Reporting Items for Systematic reviews and Meta-Analyses (PRISMA) guidelines for systematic (Moher et al., 2009). PRISMA statement which consists of: (a) identification of records; (b) record screening; (c) article assessment for eligibility; and (d) inclusion of the eligible studies (Figure 2). This process was accomplished utilizing the software Mendeley Desktop 1.19.4 and Publish or Perish (PoP) software (<https://harzing.com/resources/publish-or-perish>) (Harzing, 2007). Initially focusing on studies that reported competition in pine and eucalypt plantations in Brazil. Because ‘competition’ is a generic term used in several fields, we limited the search to statistical and process-based growth and yield models. This part of the article aims to answer the following question: “What is the pattern of studies on competition through G&YM and PBM in *Pinus* and *Eucalyptus* plantations in Brazil”?

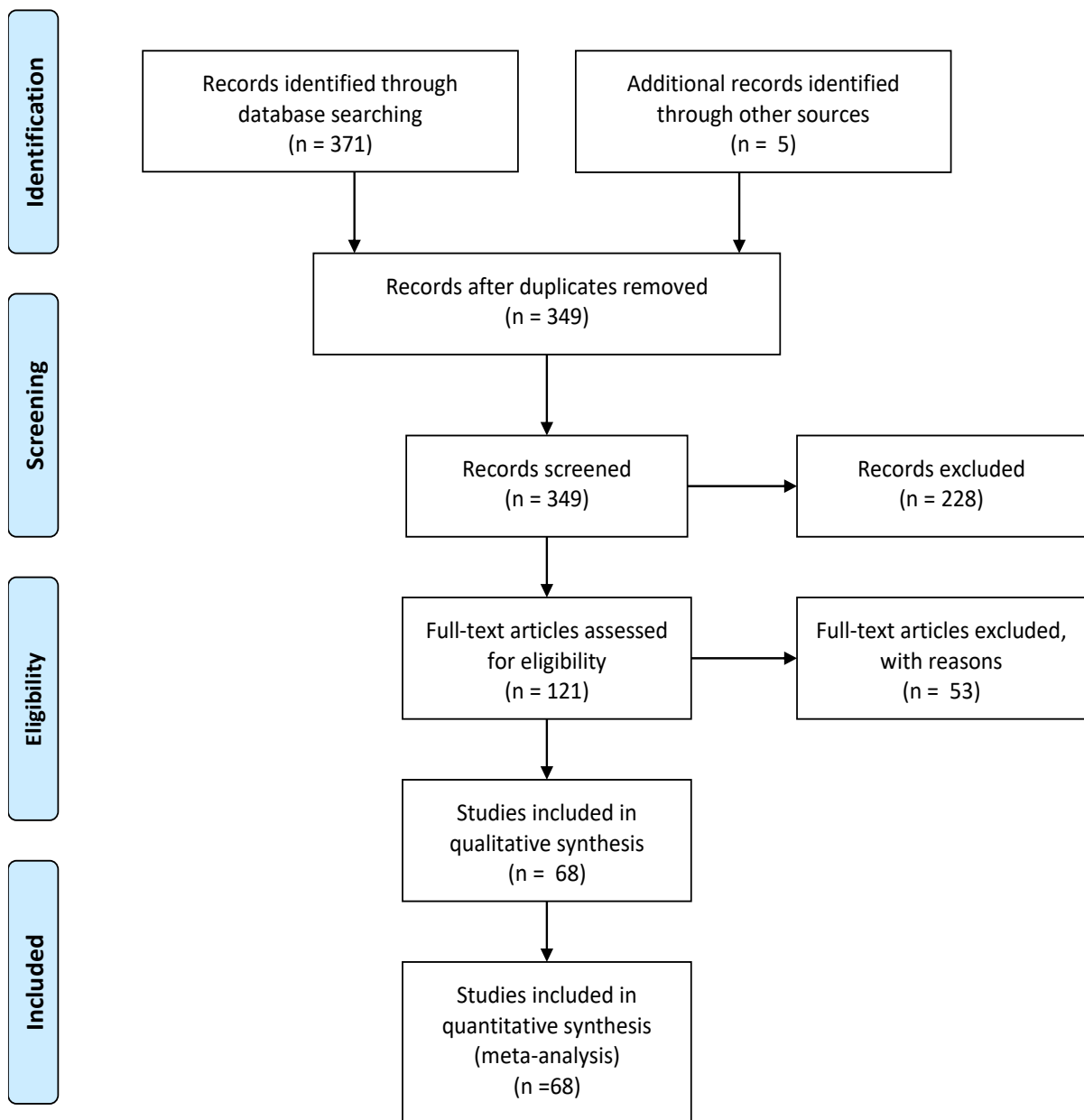


Fig. 2. PRISMA Flow Diagram, workflow display of the systematic review process.

We searched for peer-reviewed articles published between 1999 and 2021 in the Web of Science, Scopus, and Science Direct databases using the following keywords: TITLE-ABS-KEY ("competition") AND ("pinus" OR "eucalyptus") AND (process-based OR ecophysiological OR growth and yield) AND ("Brazil" OR "Brasil") AND NOT ("pastures" OR "animal"); with the exception of the search in the Scopus database, in which we removed the words AND ("Brazil" OR "Brasil") because no results were returned and used the filter LIMIT-TO (AFFILCOUNTRY, "Brazil").

We only included articles published in journals indexed in Journal Citation Reports in 2021 and excluded reviews, theses, institutional dossiers, and technical reports. The first search resulted in 371 publications, in addition, five relevant articles recommended by an expert in this area was added. Which dropped to 121 after filtering out irrelevant studies (screening process), that is, those that did not fall under the focus of the review but that contained the keywords by coincidence. The selected articles were read in full, and 53 articles that did not meet the following inclusion criteria were excluded (eligibility): (1) contained variables that directly or indirectly related to competition; (2) presented growth and yield modeling; and (3) used statistical or process-based models. The studies included are in Supplementary materials.

For keywords co-occurrences network analysis, we used the RIS file extracted from Mendeley and imported it into the VOS Viewer 1.6.9 software. VOSviewer is a free software tool which is used for creating maps based on network data. It also helps in visualising and exploring these maps.

4 RESULTS AND DISCUSSION

To answer the objective question of this part of the study, this section is organized into two subsections, described as follows: In subsection 4.1, the quantitative results of the search are addressed, with an overview of the studies that were included in the analysis. Subsection 4.2 presents a content analysis based on the results and discussions of the studies, relating to how competition was addressed in growth and yield models statistical (G&YM) and process-based (PBM) in *Pinus* and *Eucalyptus* stands in Brazil.

4.1 OVERVIEW OF STUDIES

The literature search included 68 studies, 60 on the genus *Eucalyptus* and 8 on *Pinus*. Figure 1 shows the number of studies found on the topic in the 1999-2021 period. According to this database, the number of studies per year for *Eucalyptus* since 2006 showed an annually increasing frequency. For the genus *Pinus*, we observed the publication of studies only in the second decade and without increasing frequency, and the latter pattern was similar to the pattern of *Eucalyptus* studies in 1999-2005.

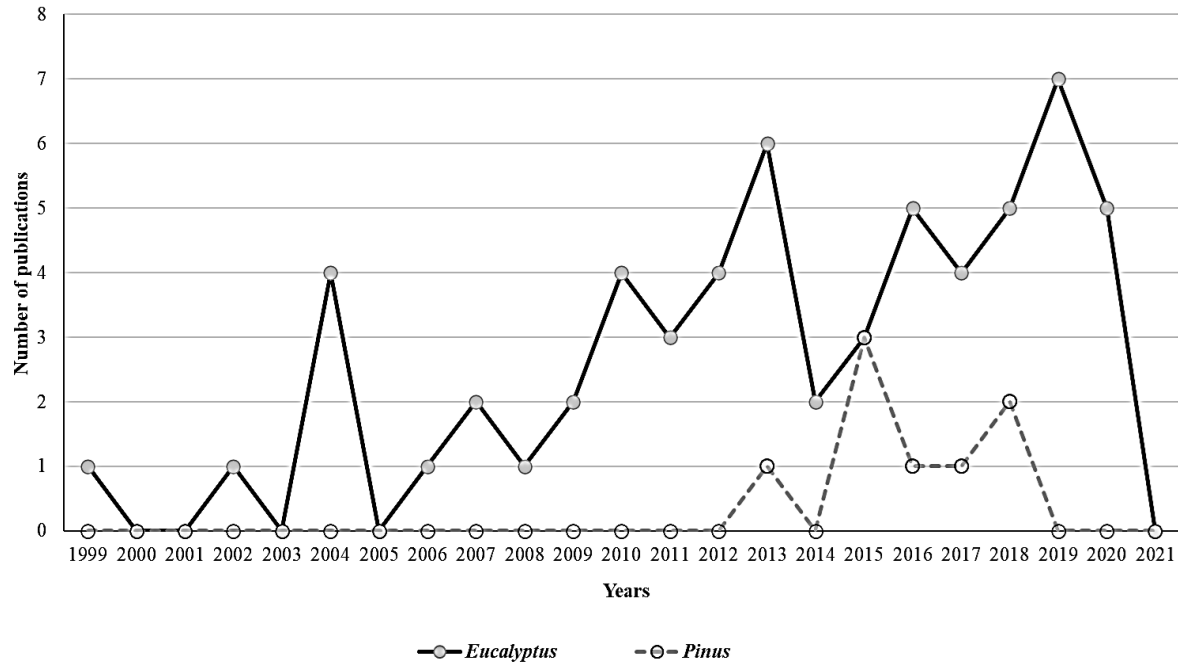


Fig. 3. Number of publications on the subject competition in growth and yield model statistical and process-based in the period 1999-2021.

The classification of studies by model class and spatial resolution (Table 3) showed that for *Eucalyptus*, there was a small predominance of studies with process-based models (46%) overgrowth and yield models (41%). Among growth and yield models, studies that used stand-level models predominated (23%), followed by the models by diameter class (8.2%) and at the individual-tree level (4.9%). In the process-based model group, there was a balance in the number of studies that used models at the stand level (23%) and individual-tree level (23%).

Of the total, studies on the genus *Pinus* made up 12%. More specifically, 10% used growth and yield models in pine, 9% at the stand level and 2% at the individual-tree level. The remainder of studies in pine were studies with process-based models at the stand level (2%).

Table 3 Absolute numbers and percentage of published articles on the subject competition in growth and yield model statistical and process-based in *Eucalyptus* and *Pinus* plantations in Brazil between 2009-2019 years.

Class	Spatial Resolution	Eucalyptus		Pinus	
		Number absolut	%	Number absolut	%
G&YM	Stand-Level	15	22	6	9
	Size class	7	10	-	-

	Individual-Tree	5	7	1	2
	Stand-Level and Individual-Tree	2	3	-	-
	Stand-Level and Size class	1	2	-	-
	Total	30	44	7	10
PBM	Stand-Level	16	23	1	2
	Individual-Tree	14	21	-	-
	Total	30	44	1	2
Total Articles		60	88	8	12

The reasons for the difference in the number of studies between the genera are due, for example, to the edaphoclimatic requirements of each species and consequently to the larger planted area in Brazil of *Eucalyptus* (7,47 million hectares) than *Pinus* (1.7 million hectares), numbers in 2020 (IBÁ, 2021). Advances in the genetic improvement of *Eucalyptus* species in recent years have enabled the availability of specific clones for each climate zone of the country. The improvement of *Pinus taeda*, a species belonging to the most planted genus in the country, increased the yield levels of forests that today reach 32 m³ ha⁻¹ year⁻¹, but this yield can only be found in the southern region of Brazil, where the climatic and soil conditions are favorable. Another reason is the longer rotation time of *Pinus*, which is approximately 12 to 15 years, while that of *Eucalyptus* is approximately 7 years (IBÁ, 2021). These aspects contribute to the greater demand for studies on *Eucalyptus* than *Pinus*.

Figure 4 shows the keywords cooccurrence network determined by the number of articles available in the selected databases (Web of Science, Scopus and Science Direct) (van Eck and Waltman, 2014). Each color represents a cluster, the larger circles indicate the frequency of occurrence of a keyword, and the line between the keywords represents the relationship between them; the bolder the line is the closer the proximity between them.

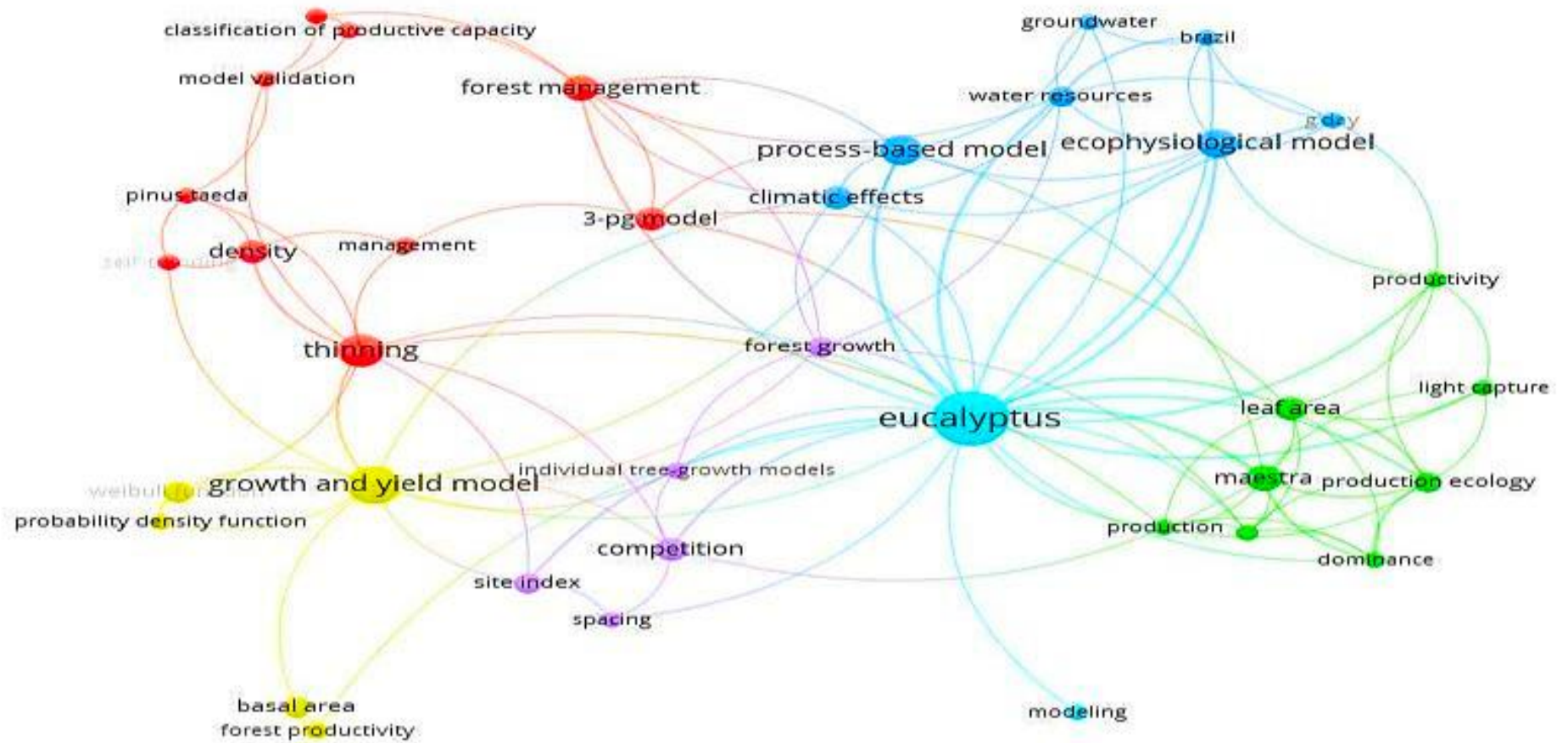


Fig. 4. Keywords cooccurrence clustering network map, which occurred in the different publications on the subject competition in growth and yield model statistical and process-based in Eucalyptus and Pinus plantations in Brazil between 1999-2021 years.

The mapping of the cooccurrence of the keywords identified the common and relevant terms, highlighted in five clusters: (i) the first cluster, in red, is characterized by terms related to stand-level growth and yield models and process-based models; (ii) the second cluster, in green, contains terms associated with process-based models and with variables found in the parameterization of the MAESTRA model, such as “light capture” and “leaf area”; (iii) the third cluster, in blue, also contains ecophysiology topics, but related to water use and climate; (iv) the fourth cluster, in yellow, concentrates the main study term, “competition”, which was generally found in studies related to “site index”, “spacing”, “individual tree growth models”, “forest growth”, and the genus *Eucalyptus*; (v) the last cluster, in purple, includes the term “growth and yield model” and relates it to forest productivity, as suggested in density probability models and basal area.

4.2 APPROACH TO COMPETITION

The selected studies had different methods and addressed competition directly and indirectly. The studies applying statistical growth and yield models to *Pinus* and *Eucalyptus* (Figure 5) tested different modeling methods to calculate forest productivity, such as Clutter’s and Buckman’s growth models and differential equations, but without the objective of analyzing competition.

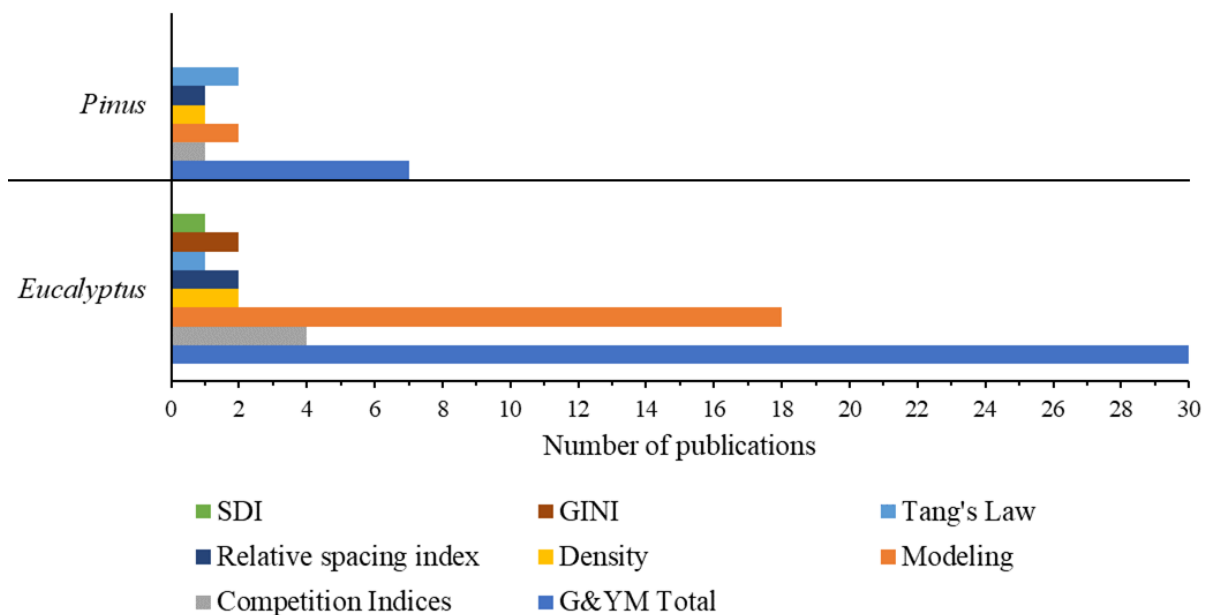


Fig. 5. Number of publications with different methods of applying statistical growth and yield models (G&YM) to *Eucalyptus* and *Pinus* plantations in Brazil between 1999-2021 years.

Competition indices, widely applied in statistical growth and yield models at the individual-tree level, were used less frequently for both genera, and the basal area index of Stage (1973) (BAI) was used in all such studies. We observed that distance-independent competition indices were the most used, as they are less laborious since they do not take distance into account, information that is often neglected in forest inventories. However, in forest plantations with standardized spacing, this information can be obtained without the need for field measurement.

Competition indices were also included for modeling *Pinus* mortality, but only in one study. In that study, the inclusion of three basal area indices was tested: The BAI of Stage (1973) and the index of Tomé and Burkhart (1989) were tested in two logistic models, one exponential model, and Buchman's model. The results showed that the exponential model with the inclusion of the BAI was the most appropriate to estimate the regular mortality of the studied population, as it showed the lowest error in the three evaluated sites.

The relative spacing index (S%) was used in a single study with *Pinus* specie to control the established thinning regime, characterize the volumetric stock level, and help determine the time of occurrence of self-thinning and in the preparation of a management diagram. A relative spacing index of 36% was obtained at the young age of 5 years for *Pinus taeda*, with a dominant height of 8.5 m and a large availability of living space. An S% value of 17.1% indicated the onset of competition in the population and was found in adulthood at 20 years of age, with a dominant height of 21.9 m (Schneider et al., 2016). The Finger and Schneider (1999) study that used the relative space index in *Eucalyptus* was the earliest in the selected database and used it to evaluate different thinning intensities and dominant heights according to stand development.

In modeling growth and production clonal stands of *Eucalyptus* in Brazil, Scolforo et al. (2019) incorporated the S% index and the variable water deficit in a set of equations for prediction and projection of the basal area, this index being an attribute of the stand that explains much of the environmental impact on basal area growth over time. As discussed by Scolforo et al. (2018), eucalypt plantations in Brazil are distributed in a climatic and hydric gradient, so some works are incorporating climatic variables in growth and production models.

Competition was also addressed indirectly through density variables of the total stand. Estimates for *Pinus* used the variables basal area and increment in different spacings, and it was observed that the maximum cross-sectional area production (g) in 1 m² spacing occurred when competition was high, at 7.8 years (age of technical rotation according to basal area in Brazil). However, the maximum biomass production (volume) had not yet been reached but was predicted to occur later (Pacheco et al., 2015). In the study with the genus *Eucalyptus*, mortality was used

through the number of trees per hectare, and higher mortality was found in stands with high densities, which can be attributed to the greater competition experienced by the trees at these densities (Ferraz Filho et al., 2018).

Tang's law was observed in three studies with *Pinus* and in only one with *Eucalyptus*, to estimate the density of the total stand with different spacings. This method allowed the authors to understand intraspecific competition, which is an important factor affecting the mean plant size in a population and therefore has been studied to describe the relationship between plant size and population density, as well as its evolution in trees over time (Schneider et al., 2015).

GINI index were observed two in studies of *Eucalyptus* Soares et al. (2017) used mixed models with the GINI coefficient as the response variable to model the development of heterogeneity in *Eucalyptus* stands subjected to different thinning intensities. The decrease in the level of heterogeneity as well as in their development through time was greater the more intense the thinning. Higher density, as related to more intense competition, has been shown to intensify asymmetric competition in the direction of a greater disproportional growth of the largest trees. The modeling of the GINI index showed that the more intense the thinning, the less heterogeneous the resulting stands will be, since more small trees were removed. Growth dominance was very close to zero at the beginning of each growth period. This is consistent with the open environment created by thinning and with trees with little competition, allowing them to grow very proportionately to their size.

In the study by Soares et al. (2020) a mixed growth dominance model was constructed to investigate the effects of stand age, accumulated soil water deficit and stand structural heterogeneity at the beginning of the growing season (lagged Gini coefficient) on growth dominance in stands of eucalypt distributed in a climatic gradient in Brazil. The negative growth dominance value of very young stands may result if smaller trees partition a greater proportion of their aboveground biomass to build their crowns or gain a competitive position within the canopy, while larger but still young trees partition a greater proportion of biomass to the roots. The structural heterogeneity of the stand, in terms of the Gini coefficient, decreased until about 25 months, and then slowly increased with age.

The SDI (Reineke index), and GINI index were observed only in studies of *Eucalyptus*. The SDI and Yoda model were evaluated as density models along with the Tang model in the same study. In that study, the authors noted that analyzing the number of trees per hectare by the mean diameter showed a decreasing density gradient the mean diameter increased. In the initial development stage of a stand, when the trees are still small, the available living space is abundant and even excessive, which decreases with the growth of the trees. This causes an increase in

competition between individuals in the population until the population reaches a developmental stage with high competition, when the natural mortality of individuals begins, characterizing self-thinning (Schneider et al., 2015).

Figure 6 shows the studies that used process-based models. Among these, only one study was in the genus *Pinus*. It compared the growth of different genetic materials of *Pinus taeda* from the USA and Brazil at different planting densities. Although the objective was not to study competition, competition was indirectly incorporated through the light use efficiency and crown structure of the genetic materials at different planting densities. The authors observed that the increase in the number of trees per hectare increased the volumetric growth per unit of absorbed light and that genetic materials with broad canopies competed aggressively for resources (Albaugh et al., 2018).

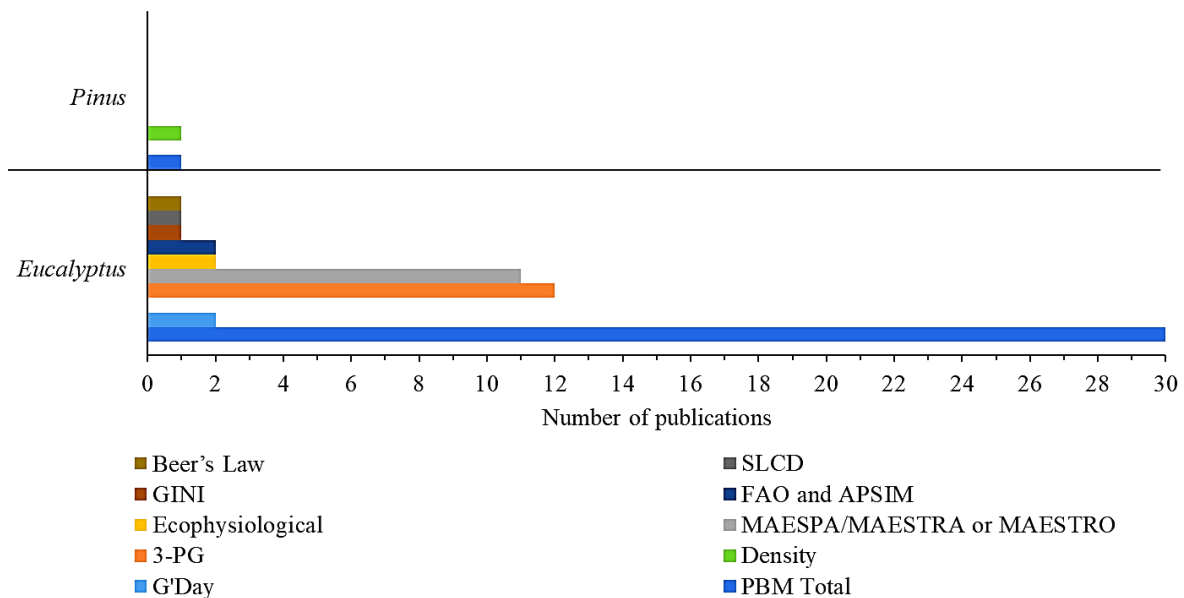


Fig. 6. Number of publications with different methods of applying growth and yield models process-based (PBM) to *Eucalyptus* and *Pinus* plantations in Brazil between 1999-2021 years.

The studies that applied process-based models to *Eucalyptus* most often used the 3-PG model and the MAESPA, MAESTRA, or MAESTRO model. 3-PG incorporates competition indirectly, so the focus of the studies that used this model was to simulate the potential productivity in terms of forest volume in current production areas and in new lands and to quantify the effects of environmental factors and environmental management actions on forest productivity.

In contrast, the MAESTRA model evaluates competition for light and its relationship with the growth of trees by estimating and simulating the absorbed PAR by the crowns of the individual trees, considering the influence of the shading by the leaves within a crown and those of

neighboring crowns. In the studies by Campoe et al. (2013) and le Maire et al. (2019) in eucalypt plantations, the authors use MAESTRA model simulations as a tool to evaluate tree absorbed light (APAR) at different spacings, on trees with different crown architectures, pruning, fertilization, and the effect of sun position on sloping and flat terrain. The value of MAESPA, which incorporates MAESTRA and SPA (model focused on water availability), comes from its ability to simulate and address the effects of climate change on the development of forest ecosystems in order to contribute to future planning of management practices (Vezy et al., 2018).

le Maire et al. (2019) comparing Maestra's simulations with LAI 200 measurements in 90 ha of eucalypt plantation located in southeastern Brazil (São Paulo State), concluded that the Maestra model successfully predicted angular gap fractions (GF) as a function of view angles for all genotypes, i.e., it reproduced the absolute value of GF in the zenith direction (mostly linked to LAI - Leaf Area Index, $m^2_{leafm^{-2}soil}$) as well as the decrease in GF with angular view (mostly linked to leaf angle and directional clustering). Christina et al. (2016) used a metamodel approach to evaluate the sensitivity of tree-scale MAESPA model outputs to variability in intertree competition within a stand and to meteorological, physiological, and morphological factors in the same area of le Maire et al. (2019) study. The authors included a parameter to describe the competition of all neighboring trees by calculating the Hegyi competition index. This study showed that a competition index can be used in metamodels to replace and (or) describe some commonly used light competition processes in PBMs. Carbon and water fluxes in this study were highly sensitive to Hegyi's CI (Hegyi 1974). The smallest trees in a stand are generally associated with a high competition index, as observed in our eucalypt plantations (described in eq. S3 in supplemental material2). This dependence on the competition index emphasizes the importance of taking surrounding trees into account to predict carbon and water fluxes at the tree scale, even in relatively uniform clonal eucalypt plantations.

The G'DAY model, a population-level model like 3-PG, incorporates competition indirectly and was used in two studies (Figure 6). The G'DAY model results of Marsden et al. (2013) showed that the water retention capacity was specific to each site, so there were differences in productivity between stands in the same region. In the study by (Attia et al., 2019), G'DAY was used to simulate seasonal variations in growth and carbon and water exchange between the ecosystem and atmosphere during commercial rotations of eucalyptus plantations.

The study by Boyden et al. (2008) incorporated a neighborhood effect index in aboveground woody biomass growth models to quantify the effect of competition by the surrounding trees around the focal tree. This index was based on the distance-dependent competition index of Bella (1971), and the shape, or importance, of the size and distance effects

were controlled by the parameters α and β . This study was the only one that presented information from a competition index in growth models based on the theory of production ecology or resource partitioning.

5 FINAL CONSIDERATIONS

Generally, competition in growth and production models is mostly adopted indirectly (basal area, number of trees per hectare, Beer-Lambert law) and shows the complexity of its study and quantification. Thus, in order not to ignore its effect on the growth of trees, several strategies are being created for their incorporation into statistical and process-based models. Furthermore, competition indices are simple to describe, easy to interpret, and can be incorporated into both statistical and process-based models.

In *Eucalyptus* and *Pinus* plantations 3-PG and Maespa, Maestra or Maestro are the most used models in the articles and with climate change, advances in technology, and parameterization studies, we foresee an increase in the application of future-based process models, especially the Maespa and G`day model.

The number of articles published on competition in the growth and production of eucalypt forests incorporating ecophysiological modeling and process-based models was higher, even though these are more complex models with greater parameterization. However, the application of these models in the genus *Pinus* in Brazil are still scarce. Therefore, there is a gap for more studies on growth and production to be carried out with the *Pinus* genus in Brazil, whether statistical modeling, but mainly with PBMs and ecophysiological modeling since this is the one with the highest productivity of *Pinus taeda* in the world.

Although not addressed in this study, tools such as remote sensing and Lidar can help in the assessment of competition, as they can monitor canopy dynamics and the structure of the individual tree. This information is important to know the degree of canopy closure, tree dominance, and growth. The metrics extracted from these tools can also be incorporated into static and process-based growth and production models. Machine learning techniques are also being used to assess the competition between individual trees using a methodology that uses advanced concepts of predictive analysis based on the structured representation of complex tree competition networks.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are particularly grateful to the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES - Brazil) for the scholarship provided to conduct the research (Finance Code 001) and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq – Brazil).

REFERENCES

- Albaugh, T.J., Fox, T.R., Maier, C.A., Campoe, O.C., Rubilar, R.A., Cook, R.L., Raymond, J.E., Alvares, C.A., Stape, J.L., 2018. A common garden experiment examining light use efficiency and heat sum to explain growth differences in native and exotic *Pinus taeda*. *Forest Ecology and Management* 425, 35–44. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.033>
- Almeida, A.C., Maestri, R., Landsberg, J.J., Scolforo, J.R.S., 2003. Linking Process-based and Empirical Models, in: *Modelling Forest Systems*. pp. 63–74.
- Assmann, E., 1970. *The Principles of Forest Yield Study - 1st Edition*.
- Attia, A., Nouvellon, Y., Cuadra, S., Cabral, O., Laclau, J., Guillemot, J., Campoe, O., Stape, J.-L., Galdos, M., Lamparelli, R., le Maire, G., 2019. Modelling carbon and water balance of Eucalyptus plantations at regional scale: Effect of climate, soil and genotypes. *Forest Ecology and Management* 449, 117460. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117460>
- Becking, J.H., 1953. Einige Gesichtspunkte für die Durchführung von vergleichenden Durchforstungswersuchen in gleichaltrigen Beständen., in: *Proc. IUFRO Congress. Roma*.
- Begon, Michael., Townsend, C.R., Harper, J.L., 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems* /.
- Bella, I., 1971. A new competition model for individual trees. *Forest Science* 364–372.
- Berenhause, H., 1971. Espaçamento nos plantios de *Pinus elliotti* e *taeda*. *Floresta* 3, 21–27.
- Binkley, D., Stape, J.L., Bauerle, W.L., Ryan, M.G., 2010. Explaining growth of individual trees: Light interception and efficiency of light use by Eucalyptus at four sites in Brazil. *Forest Ecology and Management* 259, 1704–1713. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.05.037>
- Blazier, M.A., Hennessey, T., Schimleck, L., Abbey, S., Holbrook, R., Dahlen, J., 2021. Long-term effects of stand density management and genotype on wood properties of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) in the mid-South USA. *Forest Ecology and Management* 491, 119176. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119176>
- Boyden, S., Binkley, D., Stape, J.L.J.L., 2008. Competition among eucalyptus trees depends on genetic variation and resource supply. *Ecology* 89, 2850–2859. <https://doi.org/10.1890/07-1733.1>
- Bryars, C., Maier, C., Zhao, D., Kane, M., Borders, B., Will, R., Teskey, R., 2013. Fixed physiological parameters in the 3-PG model produced accurate estimates of loblolly pine growth on sites in different geographic regions. *Forest Ecology and Management* 289, 501–514. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.09.031>

- Burkhart, H.E., Tomé, M., 2012. Growth and Yield Models for Uneven-Aged Stands, in: *Modeling Forest Trees and Stands*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 339–361. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3170-9_15
- Calama, R., Conde, M., De-Dios-García, J., Madrigal, G., Vázquez-Piqué, J., Gordo, F.J., Pardos, M., 2018. Linking climate, annual growth and competition in a Mediterranean forest: *Pinus pinea* in the Spanish Northern Plateau. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.10.017>
- Campoe, O.C., Stape, J.L., Albaugh, T.J., Lee Allen, H., Fox, T.R., Rubilar, R., Binkley, D., 2013. Fertilization and irrigation effects on tree level aboveground net primary production, light interception and light use efficiency in a loblolly pine plantation. *Forest Ecology and Management* 288, 43–48. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.05.026>
- Campos, J.C.C., 1980. Análise de crescimento e produção em plantações desbastadas. *Revista Árvore* 4, 157–169.
- Cao, J., Liu, H., Zhao, B., Li, Z., Liang, B., Shi, L., Wu, L., Cressey, E.L., Quine, T.A., 2021. High forest stand density exacerbates growth decline of conifers driven by warming but not broad-leaved trees in temperate mixed forest in northeast Asia. *Science of The Total Environment* 795, 148875. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2021.148875>
- Cao, Q. v., 2014. Linking individual-tree and whole-stand models for forest growth and yield prediction. *Forest Ecosystems* 1, 1–8. <https://doi.org/10.1186/S40663-014-0018-Z/TABLES/3>
- Caplat, P., Anand, M., Bauch, C., 2008. Symmetric competition causes population oscillations in an individual-based model of forest dynamics. *Ecological Modelling* 211, 491–500. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.10.002>
- Christina, M., Nouvellon, Y., Laclau, J.P.P.P., Stape, J.L.L.L., Campoe, O.C.C.C., le Maire, G., 2016. Sensitivity and uncertainty analysis of the carbon and water fluxes at the tree scale in Eucalyptus plantations using a metamodeling approach. *Canadian Journal of Forest Research* 46, 297–309. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0173>
- Comins, H.N., McMurtrie, R.E., 1993. Long-Term Response of Nutrient-Limited Forests to CO₂ Enrichment; Equilibrium Behavior of Plant-Soil Models. *Ecological Applications* 3, 666–681. <https://doi.org/10.2307/1942099>
- Connolly, J., Wayne, P., Bazzaz, F.A., 2001. Interspecific competition in plants: How well do current methods answer fundamental questions? *American Naturalist* 157, 107–125. <https://doi.org/10.1086/318631/ASSET/IMAGES/LARGE/FG5.JPEG>
- Corbeels, M., McMurtrie, R.E., Pepper, D.A., O'Connell, A.M., 2005a. A process-based model of nitrogen cycling in forest plantations. Part II. Simulating growth and nitrogen mineralisation of Eucalyptus globulus plantations in south-western Australia. *Ecological Modelling* 187, 449–474. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.07.004>
- Corbeels, M., McMurtrie, R.E., Pepper, D.A., O'Connell, A.M., 2005b. A process-based model of nitrogen cycling in forest plantations Part I. Structure, calibration and analysis of the decomposition model. *Ecological Modelling* 187, 426–448. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.09.005>

- Cordonnier, T., Kunstler, G., 2015. The Gini index brings asymmetric competition to light. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17, 107–115. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.01.001>
- Corona, P., Ferrara, A., 1989. Individual Competition Indices for Conifer Plantations. *Agricultural Ecology and Environment* 429–437. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-88610-1.50039-5>
- Craine, J.M., Dybzinski, R., 2013. Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Functional Ecology* 27, 833–840. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12081>
- Daniels, R.F., Burkhardt, H.E., Clason, T.R., 1986. A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees. *Canadian Journal of Forest Research* 16, 1230–1237. <https://doi.org/10.1139/X86-218>
- del Río, M., Schütze, G., Pretzsch, H., 2014. Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biology* 16, 166–176. <https://doi.org/10.1111/plb.12029>
- Drew, T.J., Flewelling, J.W., 1977. Some recent Japanese theories of yield-density relationships and their application to Monterey pine plantations. *Forest Science* 23, 517–534.
- Duursma, R.A., Medlyn, B.E., 2012. MAESPA: A model to study interactions between water limitation, environmental drivers and vegetation function at tree and stand levels, with an example application to [CO₂] × drought interactions. *Geoscientific Model Development* 5, 919–940. <https://doi.org/10.5194/gmd-5-919-2012>
- Fadrique, B., Santos-Andrade, P., Farfan-Rios, W., Salinas, N., Silman, M., Feeley, K.J., 2021. Reduced tree density and basal area in Andean forests are associated with bamboo dominance. *Forest Ecology and Management* 480, 118648. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118648>
- Fernández-Tschieder, E., Binkley, D., 2018a. Linking competition with Growth Dominance and production ecology. *Forest Ecology and Management* 414, 99–107. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.052>
- Fernández-Tschieder, E., Binkley, D., 2018b. Linking competition with Growth Dominance and production ecology. *Forest Ecology and Management* 414, 99–107. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.052>
- Ferraz Filho, A.C., Mola-Yudego, B., González-Olabarria, J.R., Scolforo, J.R.S., 2018. Thinning regimes and initial spacing for Eucalyptus plantations in Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 90, 255–265. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201720150453>
- Finger, C.A.G., Schneider, P.R., 1999. Determination of thinning intensity for stands of *Eucalyptus grandis*, hill ex maiden, on the basis of relative spacing index. *Ciência Florestal* 9, 79. <https://doi.org/10.5902/19805098368>
- Fontes, L., Bontemps, J.-D., Bugmann, H., van Oijen, M., Gracia, C., Kramer, K., Lindner, M., Rötzer, T., Skovsgaard, J.P., 2011. Models for supporting forest management in a changing environment. *Forest Systems* 3, 8. <https://doi.org/10.5424/fs/201019S-9315>

- Forrester, D.I., 2019. Linking forest growth with stand structure: Tree size inequality, tree growth or resource partitioning and the asymmetry of competition. *Forest Ecology and Management* 447, 139–157. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.053>
- Fourcaud, T., Zhang, X., Stokes, A., Lambers, H., Korner, C., 2007. Plant Growth Modelling and Applications: The Increasing Importance of Plant Architecture in Growth Models. *Annals of Botany* 101, 1053–1063. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn050>
- Garcia-Gonzalo, J., Borges, J.G., Palma, J.H.N., Zubizarreta-Gerendiain, A., 2014. A decision support system for management planning of Eucalyptus plantations facing climate change. *Annals of Forest Science* 71, 187–199. <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0337-1>
- Gibson, D.J., Connolly, J., Hartnett, D.C., Weidenhamer, J.D., 1999. Designs for greenhouse studies of interactions between plants. *Journal of Ecology* 87, 1–16. <https://doi.org/10.1046/J.1365-2745.1999.00321.X>
- Glover, G.R., Hool, J.N., 1979. A Basal Area Ratio Predictor of Loblolly Pine Plantation Mortality. *Forest Science* 25, 275–282. <https://doi.org/10.1093/FORRESTSCIENCE/25.2.275>
- González, M.S., Río, M. del, Cañellas, I., Montero, G., 2006. Distance independent tree diameter growth model for cork oak stands. *Forest Ecology and Management* 225, 262–270.
- Grime, J.P., 1979. Plant strategies and vegetation processes. *Plant strategies and vegetation processes*.
- Grossiord, C., Gessler, A., Granier, A., Pollastrini, M., Bussotti, F., Bonal, D., 2014. Interspecific competition influences the response of oak transpiration to increasing drought stress in a mixed Mediterranean forest. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.01.004>
- Gupta, R., Sharma, L.K., 2019. The process-based forest growth model 3-PG for use in forest management: A review. *Ecological Modelling*. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.01.007>
- Hakamada, R., Hubbard, R.M., Ferraz, S., Stape, J.L., Lemos, C., 2017. Biomass production and potential water stress increase with planting density in four highly productive clonal Eucalyptus genotypes 79, 251–257. <https://doi.org/10.2989/20702620.2016.1256041>
- Halliday, J.C., Tate, K.R., McMurtrie, R.E., Scott, N.A., 2003. Mechanisms for changes in soil carbon storage with pasture to *Pinus radiata* land-use change. *Global Change Biology* 9, 1294–1308. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00659.x>
- Harper, J.L., 1982. After description, in: Oxford: Blackwell. (Ed.), *The Plant Community as a Working Mechanism*. Special Publication of the British Ecological Society 1., After description, pp. 11–25.
- Hart, H.M.J., 1928. *Stamtal en dunning*. Proefstation, Proefstation. ed. Boschwesen, Batavia, Mededelingen 21.
- Harzing, A.W., 2007. Publish or Perish. URL <http://www.harzing.com/pop.htm> (accessed

5.7.22).

- Hui, G., Wang, Y., Zhang, G., Zhao, Z., Bai, C., Liu, W., 2018. A novel approach for assessing the neighborhood competition in two different aged forests. *Forest Ecology and Management* 422, 49–58. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.03.045>
- IBÁ, 2019. Relatório Anual 2019. Indústria Brasileira de Árvores – IBÁ. URL <https://iba.org/datafiles/publicacoes/relatorios/iba-relatorioanual2019.pdf> (accessed 5.4.22).
- Ishihara, M.I., Konno, Y., Umeki, K., Ohno, Y., Kikuzawa, K., 2016. A new model for size-dependent tree growth in forests. *PLoS ONE* 11, e0152219. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152219>
- Jiang, X., Huang, J.-G., Cheng, J., Dawson, A., Stadt, K.J., Comeau, P.G., Chen, H.Y.H., 2018. Interspecific variation in growth responses to tree size, competition and climate of western Canadian boreal mixed forests. *Science of the Total Environment* 631, 1070–1078. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.099>
- Keddy, P., 2017. *Plant ecology*, Cambridge University Press. ed.
- Kelty, M.J., 1992. Comparative productivity of monocultures and mixed-species stands. pp. 125–141. https://doi.org/10.1007/978-94-015-8052-6_8
- Kelty, M.J., Cameron, I.R., 1995. Plot Designs for the Analysis of Species Interactions in Mixed Stands. *the Commonwealth Forestry Review* 74, 322–332.
- Kira, T., Ogawa, H., Sakazaki, N., 1953. Intraspecific competition among higher plants I. Competition-yield-density interrelationship in regularly dispersed populations. *Jour Inst Polytech Osaka City Univ Ser D Biol* 4, 1–16.
- Kirschbaum et al., 2001. Brief Description Of Several Models For Simulating Net Ecosystem Exchange In Australia, in: M. Kirschbaum, R.M. (Ed.), *NEE WORKSHOP PROCEEDINGS*. Cooperative Research Centre for Greenhouse Accounting, pp. 18–20.
- Korol, R.L., Running, S.W., Milner, K.S., 1995. Incorporating intertree competition into an ecosystem model. *Canadian Journal of Forest Research* 25, 413–424. <https://doi.org/10.1139/x95-046>
- Korol, R.L., Running, S.W., Milner, K.S., Hunt Jr., E.R., 1991. Testing a mechanistic carbon balance model against observed tree growth. *Canadian Journal of Forest Research* 21, 1098–1105. <https://doi.org/10.1139/x91-151>
- Kuehne, C., Russell, M.B., Weiskittel, A.R., Kershaw, J.A., 2020. Comparing strategies for representing individual-tree secondary growth in mixed-species stands in the Acadian Forest region. *Forest Ecology and Management* 459, 117823. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117823>
- 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, 209–228. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00026-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00026-1)

- Lasch-Born, P., Suckow, F., Reyer, C.P.O., Gutsch, M., Kollas, C., Badeck, F.-W., Bugmann, H.K.M., Grote, R., Fürstenau, C., Lindner, M., Schaber, J., 2020. Description and evaluation of the process-based forest model 4C v2.2 at four European forest sites. *Geoscientific Model Development* 13, 5311–5343. <https://doi.org/10.5194/gmd-13-5311-2020>
- le Maire, G., Guillemot, J.J., Campoe, O.C., Stape, J.-L.J.-L.J.-L.L., Laclau, J.-P.P., Nouvellon, Y., Maire, G. [le, 2019. Light absorption, light use efficiency and productivity of 16 contrasted genotypes of several Eucalyptus species along a 6-year rotation in Brazil. *Forest Ecology and Management* 449, 117443. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.06.040>
- Ledermann, T., 2010. Evaluating the performance of semi-distance-independent competition indices in predicting the basal area growth of individual trees. *Canadian Journal of Forest Research* 40, 796–805. <https://doi.org/10.1139/X10-026>
- Liu, J., Burkhart, H.E., 1994. Modelling Inter- and Intra-specific Competition in Loblolly Pine (*Pinus taeda* L.) Plantations on Cutover, Site-prepared Lands. *Annals of Botany* 73, 429–435. <https://doi.org/10.1006/anbo.1994.1053>
- Lorimer, C.G., 1983. Tests of age-independent competition indices for individual trees in natural hardwood stands. *Forest Ecology and Management* 6, 343–360.
- Mabvurira, D., Miina, J., 2002. Individual-tree growth and mortality models for *Eucalyptus grandis* (Hill) Maiden plantations in Zimbabwe. *Forest Ecology and Management* 161, 231–245. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00494-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00494-7)
- Marsden, C., Nouvellon, Y., Laclau, J.-P., Corbeels, M., McMurtrie, R.E., Stape, J.L., Epron, D., le Maire, G., 2013. Modifying the G'DAY process-based model to simulate the spatial variability of Eucalyptus plantation growth on deep tropical soils. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* 301, 112–128. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.039>
- Martins, F.B., Boechat Soares, C.P., Leite, H.G., de Souza, A.L., Oliveira Castro, R.V., 2011. Competition indexes for individual eucalyptus trees. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 46, 1089–1098. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2011000900017>
- Medlyn, B.E., McMurtrie, R.E., Dewar, R.C., Jeffreys, M.P., 2000. Soil processes dominate the long-term response of forest net primary productivity to increased temperature and atmospheric CO₂ concentration. *Canadian Journal of Forest Research* 30, 873–888.
- Moher, D., Liberati, A., Tetzlaff, J., Altman, D.G., 2009. Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses: The PRISMA Statement. *PLoS Medicine* 6, e1000097. <https://doi.org/10.1371/journal.pmed.1000097>
- Monty, A., Lejeune, P., Rondeux, J., 2008. Individual distance-independent girth increment model for *Douglas-fir* in southern Belgium. *Ecological Modelling* 212, 472–479. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.10.041>
- Moreno, P., Palmas, S., Escobedo, F., Cropper, W., Gezan, S., 2017. Individual-Tree Diameter Growth Models for Mixed *Nothofagus* Second Growth Forests in Southern Chile. *Forests* 8, 506. <https://doi.org/10.3390/f8120506>
- Mugasha, A.G., 1989. Evaluation of simple competition indices for the prediction of volume

- increment of young jack pine and trembling aspen trees. *Forest Ecology and Management* 26, 227–235. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(89\)90123-0](https://doi.org/10.1016/0378-1127(89)90123-0)
- Ogle, K., Pacala, S.W., 2009. A modeling framework for inferring tree growth and allocation from physiological, morphological and allometric traits. *Tree Physiology* 29, 587–605. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpn051>
- Oliveira, E.B. de, Oliveira, Y. maria M. de, Hafley, W.L., 1991. Um software para predição do crescimento e da produção de *Pinus elliottii* e *Pinus taeda* sob manejo no sul do Brasil. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 26, 149–151.
- Pacheco, J.M., Figueiredo Filho, A., Dias, A.N., Machado, S. do A., Lima, R., 2015. Effects of the initial density on *Pinus taeda* L. growth in the central southern region of Parana. *Scientia Forestalis* 43, 353–365.
- Palma, J.H.N., Cardoso, R.M., Soares, P.M.M., Oliveira, T.S., Tomé, M., 2018. Using high-resolution simulated climate projections in forest process-based modelling. *Agricultural and Forest Meteorology* 263, 100–106. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.08.008>
- Perry, D.A., Ram Oren, Hart Stephen C., 2008. *Forest ecosystems*, 2nd ed. JHU press.
- Pigatto Schneider, P.S., Longhi, S.J., Schneider, P.R., Meyer, E.A., Mendes, J.O., 2016. Use of the slenderness index in the stand density management diagram of *Pinus taeda* L. *Scientia Forestalis* 44, 425–434. <https://doi.org/10.18671/scifor.v44n110.15>
- Piotto, D., 2008. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Ecology and Management* 255, 781–786. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.065>
- Pretzsch, H., 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management*. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.04.027>
- Pretzsch, H., Forrester, D.I., Rötzer, T., 2015. Representation of species mixing in forest growth models: A review and perspective. *Ecological Modelling* 313, 276–292. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.06.044>
- Pukkala, T., 1989. Methods to describe the competition process in a tree stand. *Scandinavian Journal of Forest Research* 4, 187–202. <https://doi.org/10.1080/02827588909382557>
- Pukkala, T., Kolström, T., 1987. Competition indices and the prediction of radial growth in Scots pine. *Silva Fennica* 21, 55–67. <https://doi.org/https://doi.org/10.14214/sf.a15463>
- Purves, D.W., Lichstein, J.W., Pacala, S.W., 2007. Crown plasticity and competition for canopy space: A new spatially implicit model parameterized for 250 North American tree species. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000870>
- Radtke, P.J., Westfall, J.A., Burkhardt, H.E., 2003. Conditioning a distance-dependent competition index to indicate the onset of inter-tree competition. *Forest Ecology and Management* 175, 17–30. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00118-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00118-4)
- Reineke, L.H., 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *Journal of*

- Agricultural Research 46, 627–638.
- Rensi Coelho, A.S., Mello, H.A., Simões, J.W., 1970. COMPORTAMENTO DE ESPÉCIES DE EUCALIPTOS FACE AO ESPAÇAMENTO.
- Resende, R.T., Marcatti, G.E., Pinto, D.S., Takahashi, E.K., Cruz, C.D., Resende, M.D.V., 2016. Intra-genotypic competition of Eucalyptus clones generated by environmental heterogeneity can optimize productivity in forest stands. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* 380, 50–58. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.041>
- Resende, R.T., Soares, A.A.V.V. v, Forrester, D.I., Marcatti, G.E., dos Santos, A.R., Takahashi, E.K., e Silva, F.F., Grattapaglia, D., Resende, M.D. v., Leite, H.G., 2018. Environmental uniformity, site quality and tree competition interact to determine stand productivity of clonal Eucalyptus. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* 410, 76–83. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.12.038>
- Restrepo, H.I., Montes, C.R., Bullock, B.P., Mei, B., 2022. The effect of climate variability factors on potential net primary productivity uncertainty: An analysis with a stochastic spatial 3-PG model. *Agricultural and Forest Meteorology* 315, 108812. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.108812>
- Rouvinen, S., Kuuluvainen, T., 1997. Structure and asymmetry of tree crowns in relation to local competition in a natural mature scots pine forest. *Canadian Journal of Forest Research* 27, 890–902. https://doi.org/10.1139/X97-012/ASSET/X97-012.FP.PNG_V03
- Sands, P.J., Landsberg, J.J., 2002. Parameterisation of 3-PG for plantation grown Eucalyptus globulus. *Forest Ecology and Management* 163, 273–292. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00586-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00586-2)
- Schneider, P.R., Finger, C.A.G., Hoppe, J.M., 1992. Produção da *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. Na Região Do Planalto Médio Do Estado Do Rio Grande Do Sul. *Ciência Florestal* 2, 99–118.
- Schneider, P.R., Finger, C.A.G., Schneider, P.S.P., Fleig, F.D., Cunha, T.A. da, 2015. Influência do espaçamento no autodesbaste de povoamento monoclonal de Eucalyptus saligna Smith. *Ciencia Florestal* 25, 119–126. <https://doi.org/10.1590/1980-509820152505119>
- Schwinning, S., Weiner, J., 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s004420050397>
- Scolforo, Henrique Ferraco, McTague, J.P., Burkhart, H., Roise, J., Campoe, O., Stape, J.L., 2019a. Yield pattern of eucalypt clones across tropical Brazil: An approach to clonal grouping. *Forest Ecology and Management* 432, 30–39. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2018.08.051>
- Scolforo, H F, McTague, J.P., Burkhart, H., Roise, J., Campoe, O., Stape, J.L., 2019. Yield pattern of eucalypt clones across tropical Brazil: An approach to clonal grouping. *Forest Ecology and Management* 432, 30–39. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.051>
- Scolforo, Henrique Ferraco, McTague, J.P., Burkhart, H., Roise, J., Campoe, O., Stape, J.L., 2019b. Yield pattern of eucalypt clones across tropical Brazil: An approach to clonal

- grouping. *Forest Ecology and Management* 432, 30–39.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.051>
- Scolforo, H.F., McTague, J.P., Raimundo, M.R., Weiskittel, A., Carrero, O., Scolforo, J.R.S., 2018. Comparison of taper functions applied to eucalypts of varying genetics in Brazil: Application and evaluation of the penalized mixed spline approach. *Canadian Journal of Forest Research* 48, 568–580. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2017-0366>
- Sharma, M., Burkhart, H.E., Amateis, R.L., 2002. Modeling the effect of density on the growth of loblolly pine trees. *Southern Journal of Applied Forestry* 26, 124–133.
- Shinozaki, K., Kira, T., 1956. Intraspecific Competition among Higher Plants. VII. Logistic Theory of the C-D Effect. *Journal of the Institute of Polytechnics: Series D* 12, 69–82.
- Soares, A.A. v, Leite, H.G., Cruz, J.P., Forrester, D.I., 2017. Development of stand structural heterogeneity and growth dominance in thinned Eucalyptus stands in Brazil. *Forest Ecology and Management* 384, 339–346.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.11.010>
- Soares, A.A. v, Scolforo, H.F., Forrester, D.I., Carneiro, R.L., Campoe, O.C., 2020. Exploring the relationship between stand growth, structure and growth dominance in Eucalyptus monoclonal plantations across a continent-wide environmental gradient in Brazil. *Forest Ecology and Management* 474, 118340.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118340>
- Stage, A.R., 1973. Prognosis model for stand development /, USDA Fores. ed, Prognosis model for stand development /. Intermountain Forest & Range Experiment Station, Forest Service, U.S. Dept. of Agriculture, Ogden, Utah : <https://doi.org/10.5962/bhl.title.69018>
- Stage, A.R., Ledermann, T., 2008. Effects of competitor spacing in a new class of individual-tree indices of competition: semi-distance-independent indices computed for Bitterlich versus fixed-area plots. *Canadian Journal of Forest Research* 38, 890–898.
<https://doi.org/10.1139/X07-192>
- Tadaki T., 1963. The pre-estimating of stem yield based on the competition density effect., *Bulletin Government. ed. Forest Experiment Station Tokyo.*
- Tang, S., Meng, C.H., Meng, F.R., 1994. A growth and self-thinning model for pure even-aged stands: theory and applications. *Forest Ecology and Management* 70, 67–73.
- Tilman, D., 1989. Competition, Nutrient Reduction and the Competitive Neighbourhood of a Bunchgrass. *British Ecological Society* 3, 215–219.
- Tome, M., Burkhart, H.E., 1989. Distance-dependent competition measures for predicting growth of individual trees. *Forest Science* 35, 816–831.
<https://doi.org/10.1093/forestscience/35.3.816>
- van Eck, N.J., Waltman, L., 2014. Visualizing bibliometric networks, in: *Measuring Scholarly Impact: Methods and Practice.* pp. 285–320.
- Vanclay, J.K., Lamb, D., Erskine, P.D., Cameron, D.M., 2013. Spatially explicit competition in a mixed planting of *Araucaria cunninghamii* and *Flindersia brayleyana*. *Annals of Forest*

- Science 70, 611–619. <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0304-x>
- Vandermeer, J.H., 1989. *The Ecology of Intercropping*, Experimental Agriculture. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511623523>
- VanderSchaaf, C.L., Burkhardt, H.E., 2007. Comparison of Methods to Estimate Reineke's Maximum Size-Density Relationship Species Boundary Line Slope. *Forest Science* 53, 435–442. <https://doi.org/10.1093/FORRESTSCIENCE/53.3.435>
- Vanderschaaf, C.L., Burkhardt, H.E., 2007. Relationship Between Maximum Basal Area Carrying Capacity and Maximum Size-density Relationships. *Modern Applied Science* 1, 3–6.
- Vezy, R., Christina, M., Roupsard, O., Nouvellon, Y., Duursma, R., Medlyn, B., Soma, M., Charbonnier, F., Blitz-Frayret, C., Stape, J.-L., Laclau, J.-P., Virginio Filho, E. de M., Bonnefond, J.-M., Rapidel, B., Do, F.C., Rocheteau, A., Picart, D., Borgonovo, C., Loustau, D., le Maire, G., 2018. Measuring and modelling energy partitioning in canopies of varying complexity using MAESPA model. *AGRICULTURAL AND FOREST METEOROLOGY* 253, 203–217. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.02.005>
- Vospernik, S., 2021. Basal area increment models accounting for climate and mixture for Austrian tree species. *Forest Ecology and Management* 480, 118725. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2020.118725>
- Vospernik, S., Monserud, R.A., Sterba, H., 2015. Comparing individual-tree growth models using principles of stand growth for Norway spruce, Scots pine, and European beech. *Canadian Journal of Forest Research* 45, 1006–1018. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0394>
- Wallraf, A., Wagner, S., 2019. Effects of initial plant density, interspecific competition, tending and age on the survival and quality of oak (*Quercus robur* L.) in young mixed stands in European Russia. *Forest Ecology and Management* 446, 272–284. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.037>
- Wei, L., Marshall, J.D., Zhang, J., Zhou, H., Powers, R.F., 2014. 3-PG simulations of young ponderosa pine plantations under varied management intensity: Why do they grow so differently? *Forest Ecology and Management* 313, 69–82. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.10.035>
- Weigelt, A., Jolliffe, P., 2003. Indices of plant competition. *Journal of Ecology* 91, 707–720. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00805.x>
- Weiner, J., 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology & Evolution* 5, 360–364. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90095-U](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90095-U)
- Weiskittel, A.R., Hann, D.W., Kershaw, J. a., Vanclay, J.K., 2011. *Forest Growth and Yield Modeling*, 1st ed, School of Environment, Science and Engineering Papers. John Wiley & Sons, Oxford.
- Weiskittel, A.R., Maguire, D.A., Monserud, R.A., Johnson, G.P., 2010. A hybrid model for intensively managed Douglas-fir plantations in the Pacific Northwest, USA. *European Journal of Forest Research* 129, 325–338. <https://doi.org/10.1007/s10342-009-0339-6>

- Williams, M.; Rastetter, E. B.; Fernandes, D. N.; Goulden, M. L.; Wofsy, S. C.; Shaver, G. R.; Melillo, J. M.; Munger, J. W.; Fan, S.-M.; Nadelhoffer, K. J. 1996. Modelling the soil-plant-atmosphere continuum in a *Quercus-Acer* stand at Harvard Forest: the regulation of stomatal conductance by light, nitrogen and soil/plant hydraulic properties. *Plant, Cell And Environment*, v. 19, n. 8, p. 911-927. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1996.tb00456.x>
- Xie, Y., Wang, H., Lei, X., 2017. Application of the 3-PG model to predict growth of *Larix olgensis* plantations in northeastern China. *Forest Ecology and Management* 406, 208–218. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2017.10.018>
- Yang, S.-I., Burkhardt, H.E., 2017. Estimation of carrying capacity in loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Forest Ecology and Management* 385, 167–176. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.11.001>
- Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H., Hozumi, K., 1963. Self-thinning in over rowed pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology* 14, 107–129.
- Zeide, B., 2005. How to measure stand density? *Trees* 19, 1–14.
- Zhao, D., Borders, B., Wang, M., Kane, M., 2007. Modeling mortality of second-rotation loblolly pine plantations in the Piedmont/Upper Coastal Plain and Lower Coastal Plain of the southern United States. *Forest Ecology and Management* 252, 132–143. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.030>

ANEXO

*(Supplementary material)**Table 1* Articles selected of review systematic.

Title	Authors	Species Genus	Class	Spatial resolution classification	Methodology	Year	DOI
Determination of thinning intensity for stands of <i>Eucalyptus grandis</i> , Hill ex Maiden, on the basis of relative spacing index	Finger et al (1999)	<i>Eucalyptus</i>	G&YM	Stand-Level	Relative spacing index	1999	10.5902/19805098368
Age-related decline in forest ecosystem growth: An individual-tree, stand-structure hypothesis	Binkley et al (2002)	<i>Eucalyptus</i>	PBM	Individual-Tree	MAESTRO	2002	10.1007/s10021-001-0055-7
Testing the utility of the 3-PG model for growth of <i>Eucalyptus grandis</i> X <i>urophylla</i> with natural and manipulated supplies of water and nutrients	Stape et al (2004)	<i>Eucalyptus</i>	PBM	Stand-Level	3-PG	2004	10.1016/j.foreco.2004.01.031
Parameterisation of 3-PG model for fast-growing <i>Eucalyptus grandis</i> plantations	Almeida et al (2004)	<i>Eucalyptus</i>	PBM	Stand-Level	3-PG	2004	10.1016/j.foreco.2004.01.029
Needs and opportunities for using a process-based productivity model as a practical tool in <i>Eucalyptus</i> plantations	Almeida et al (2004)	<i>Eucalyptus</i>	PBM	Stand-Level	3-PG	2004	10.1016/j.foreco.2004.01.044
Specifying a model of forest growth and yield	Soares et al (2004)	<i>Eucalyptus</i>	G&YM	Stand-Level	Modeling	2004	10.1016/j.foreco.2004.01.044

Growth and yield prediction using the modified buckman model	Silva et al (2006)	Eucalyptus	G&YM	Stand-Level	Modeling	2006	10.1590/S0100-67622006000500012
Use data from permanent sampling points in growth and yield modeling	Pereira et al (2007)	Eucalyptus	G&YM	Stand-Level	Modeling	2007	10.1590/S0100-67622007000100008
Yield trend in thinned stands of eucalyptus	Gorgens et al (2007)	Eucalyptus	G&YM	Stand-Level	Modeling	2007	10.1590/s0100-67622007000500012
Competition among eucalyptus trees depends on genetic variation and resource supply	Boyden et al (2008)	Eucalyptus	PBM	Individual-Tree	Ecophysiological	2008	10.1890/07-1733.1
Modeling and prognosis in nonthinned stands of eucalyptus clones	Oliveira et al (2009)	Eucalyptus	G&YM	Stand-Level	Modeling	2009	10.1590/S0100-67622009000500007
Eucalyptus camaldulensis Dehnh. Yield projection using Johnson S-B distribution	Silva et al (2009)	Eucalyptus	G&YM	Size class	Modeling	2009	-
Using the Weibull function for prognosis of yield by diameter class in Eucalyptus urophylla stands	Miguel et al (2010)	Eucalyptus	G&YM	Size class	Modeling	2010	10.1590/S0104-77602010000100011
The impact of climatic changes on Eucalyptus productivity in northern Espirito Santo and Southern Bahia	Baesso et al (2010)	Eucalyptus	PBM	Stand-Level	3-PG	2010	-
Mapping the effect of spatial and temporal variation in climate and soils on Eucalyptus plantation production with	Almeida et al (2010)	Eucalyptus	PBM	Stand-Level	3-PG	2010	10.1016/j.foreco.2009.10.008

3-PG, a process-based growth model								
Explaining growth of individual trees: Light interception and efficiency of light use by Eucalyptus at four sites in Brazil	Binkley et al (2010)	Eucalyptus	PBM	Individual-Tree	MAESTRA	2010	10.1016/j.foreco.2009.05.037	
Competition indexes for individual eucalyptus trees	Martins et al (2011)	Eucalyptus	G&YM	Individual-Tree	Competition Indices	2011	10.1590/S0100-204X2011000900017	
Projection of yield and distribution diametrical of eucalyptus stands with different forms of Weibull function	Soares et al (2011)	Eucalyptus	G&YM	Size class	Modeling	2011	10.1590/S0100-67622011000600008	
Diameter by basal area ratio and competition zones in Eucalyptus saligna monoclonal stand	Schneider et al (2011)	Eucalyptus	G&YM	Stand-Level	Lei de Tang	2011	-	
Parameterization of the 3-PG model for eucalypt in the region of Cerrado in Minas Gerais state	Borges et al (2012)	Eucalyptus	PBM	Stand-Level	3-PG	2012	-	
Clutter model in modeling growth and yield of eucalyptus in crop-livestock-forest integration systems	Salles et al (2012)	Eucalyptus	G&YM	Stand-Level	Modeling	2012	10.1590/s0100-204x2012000200014	
Growth and yield prognosis in diameter classes for thinning Eucalyptus grandis stands in Brazil south	Retslaff et al (2012)	Eucalyptus	G&YM	Size class	Modeling	2012	10.1590/S0100-67622012000400013	
Production and carbon allocation in monocultures and mixed-species	Nouvellon (2012)	Eucalyptus and Acacia	PBM	Individual-Tree	MAESTRA	2012	10.1093/treephys/tps041	

plantations of <i>Eucalyptus grandis</i> and <i>Acacia mangium</i> in Brazil							
Growth and yield of commercial plantations of eucalyptus estimated by two categories of models	Castro et al (2013)	Eucalyptus	G&YM	Stand-Level and Individual-Tree	Modeling	2013	10.1590/S0100-204X2013000300007
Water balance model and eucalyptus growth simulation in the rio doce basin, Brazil	Silva et al (2013)	Eucalyptus	PBM	Stand-Level	3-PG	2013	10.4025/actasciagron.v35i4.16955
Modifying the G'DAY process-based model to simulate the spatial variability of <i>Eucalyptus</i> plantation growth on deep tropical soils	Marsden et al (2013)	Eucalyptus	PBM	Stand-Level	G'Day	2013	10.1016/j.foreco.2012.10.039
Stem production, light absorption and light use efficiency between dominant and non-dominant trees of <i>Eucalyptus grandis</i> across a productivity gradient in Brazil	Campoe et al (2013)	Eucalyptus	PBM	Individual-Tree	MAESTRA	2013	10.1016/j.foreco.2012.07.035
Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single- and mixed-species <i>Eucalyptus grandis</i> and <i>Acacia mangium</i> plantations	Le Maire (2013)	Eucalyptus and Acacia	PBM	Individual-Tree	MAESTRA	2013	10.1016/j.foreco.2012.03.005
Diameter: the basal area ratio relation with the self-thinning in <i>Pinus taeda</i> L. even-aged stand	Schneider et al (2013)	Pinus	G&YM	Stand-Level	Lei de Tang	2013	-

Neighborhood uniformity increases growth of individual Eucalyptus trees	Luu et al.(2013)	Eucalyptus	G&YM	Individual-Tree	Competition Indices	2013	10.1016/j.foreco.2012.09.033
A new probabilistic canopy dynamics model (SLCD) that is suitable for evergreen and deciduous forest ecosystems	Sainte-Marie et al (2014)	Eucalyptus	PBM	Individual-Tree	SLCD	2014	10.1016/j.ecolmodel.2014.01.026
Individual tree growth models for Eucalyptus in northern brazil	Martins et al (2014)	Eucalyptus	G&YM	Individual-Tree	Competition Indices	2014	10.1590/S0103-90162014000300006
A system for Pinus taeda growth and yield in the north of Santa Catarina	Nascimento et al (2015)	Pinus	G&YM	Stand-Level	Modeling	2015	10.1590/01047760201521021494
Influence of spacing on self-thinning of a monoclonal stand of Eucalyptus saligna Smith	Schneider et al (2015)	Eucalyptus	G&YM	Stand-Level	SDI	2015	10.1590/1980-509820152505119
Measured and modeled interactive effects of potassium deficiency and water deficit on gross primary productivity and light-use efficiency in Eucalyptus grandis plantations	Christina et al (2015)	Eucalyptus	PBM	Individual-Tree	MAESTRA	2015	10.1111/gcb.12817
Modeling growth and yield of loblolly pine stands under intensive management	Ferraz Filho et al (2015)	Pinus	G&YM	Stand-Level	Modeling	2015	10.1590/S0100-204X2015000800009
Growth and production modeling for a Eucalyptus population by the use of two methods for the	Castro et al (2015)	Eucalyptus	G&YM	Stand-Level	Modeling	2015	-

quantification of the site index								
Effects of the initial density on <i>Pinus taeda</i> L. growth in the central southern region of Parana	Pacheco et al (2015)	Pinus	G&YM	Stand-Level	Density	2015	-	
Sensitivity and uncertainty analysis of the carbon and water fluxes at the tree scale in Eucalyptus plantations using a metamodeling approach	Christina et al (2016)	Eucalyptus	PBM	Individual-Tree	MAESPA	2016	10.1139/cjfr-2015-0173	
Modeling of growth and yield of eucalyptus stands in level of diameter distribution using site index	Castro et al (2016)	Eucalyptus	G&YM	Size class	Modeling	2016	10.1590/0100-67622016000100012	
Modeling and simulation of relief influence on eucalyptus forests: interaction between solar irradiance and productivity	Rody et al (2016)	Eucalyptus	PBM	Stand-Level	3-PG	2016	10.1590/0100-67622016000200014	
Modeling production by stand and diameter distribution in eucalyptus plantations	Azevedo et al (2016)	Eucalyptus	G&YM	Stand-Level and Size class	Modeling	2016	10.18671/scifor.v44n110.11	
Clutter's growth and yield model with latent component to predictions of volume in a plantation of <i>Eucalyptus urograndis</i> with data Sapatially correlated	Pereira et al (2016)	Eucalyptus	G&YM	Stand-Level	Modeling	2016	10.18671/scifor.v44n110.12	
Use of the slenderness index in the stand density	Schneider et al (2016)	Pinus	G&YM	Stand-Level	Relative spacing index	2016	10.18671/scifor.v44n110.15	

management diagram of <i>Pinus taeda</i> L.							
Importance of deep water uptake in tropical eucalypt forest	Christina et al (2017)	Eucalyptus	PBM	Individual-Tree	MAESPA	2017	10.1111/1365-2435.12727
Development of stand structural heterogeneity and growth dominance in thinned Eucalyptus stands in Brazil	Soares et al (2017)	Eucalyptus	G&YM	Individual-Tree	GINI	2017	10.1016/j.foreco.2016.11.010
Influence of climate variables in forest production via 3-PG model in the northern of Minas Gerais State	Oliveira et al (2017)	Eucalyptus	PBM	Stand-Level	3-PG	2017	10.18671/scifor.v45n114.16
Growth and yield models for eucalyptus stands obtained by differential equations	Mendonça et al (2017)	Eucalyptus	G&YM	Stand-Level	Modeling	2017	10.1590/1678-992x-2016-0035
Modelling mortality in <i>Pinus taeda</i> L. stands	Miranda et al (2017)	Pinus	G&YM	Individual-Tree	Competition Indices	2017	10.18671/scifor.v45n115.02
Measuring and modelling energy partitioning in canopies of varying complexity using MAESPA model	Vezy et al (2018)	Eucalyptus	PBM	Individual-Tree	MAESPA	2018	10.1016/j.agrformet.2018.02.005
Thinning regimes and initial spacing for Eucalyptus plantations in Brazil	Feraz Filho et al (2018)	Eucalyptus	G&YM	Stand-Level	Density	2018	10.1590/0001-3765201720150453
3-PG model in predicting the productive potential areas for commercial stands of Eucalyptus spp	Oliveira et al (2018)	Eucalyptus	PBM	Stand-Level	3-PG	2018	10.5902/1980509831580

Bio-economic trajectory of the management regimes in <i>Pinus taeda</i> L. stands	Schneider et al (2018)	Pinus	G&YM	Stand-Level	Lei de Tang	2018	10.5902/1980509833357
A common garden experiment examining light use efficiency and heat sum to explain growth differences in native and exotic <i>Pinus taeda</i>	Albaugh et al (2018)	Pinus	PBM	Stand-Level	Density	2018	10.1016/j.foreco.2018.05.033
Simulating the effects of different potassium and water supply regimes on soil water content and water table depth over a rotation of a tropical <i>Eucalyptus grandis</i> plantation	Christina et al (2018)	Eucalyptus	PBM	Individual-Tree	MAESPA	2018	10.1016/j.foreco.2017.12.048
Ecophysiological analysis of <i>Eucalyptus camaldulensis</i> (Dehnh) submitted to attack from <i>Thaumastocoris peregrinus</i> (Carpintero & Dellape)	Almeida et al (2018)	Eucalyptus	PBM	Individual-Tree	Ecophysiological	2018	10.1590/1806-90882018000100020
Assessing the growth gaps of <i>Eucalyptus</i> plantations in Brazil - Magnitudes causes and possible mitigation strategies	Elli et al (2019)	Eucalyptus	PBM	Stand-Level	FAO, APSIM and 3PG	2019	10.1016/j.foreco.2019.117464
Modelling carbon and water balance of <i>Eucalyptus</i> plantations at regional scale: Effect of climate, soil and genotypes	Attia et al (2019)	Eucalyptus	PBM	Stand-Level	G'Day	2019	10.1016/j.foreco.2019.117460

Intercomparison of structural features and performance of Eucalyptus simulation models and their ensemble for yield estimations	Elli et al (2019)	Eucalyptus	PBM	Stand-Level	FAO, APSIM and 3PG	2019	10.1016/j.foreco.2019.117493
Stand-level growth and yield model system for clonal eucalypt plantations in Brazil that accounts for water availability	Scolforo et al (2019)	Eucalyptus	G&YM	Stand-Level	Relative spacing index	2019	10.1016/j.foreco.2019.06.006
Light absorption, light use efficiency and productivity of 16 contrasted genotypes of several Eucalyptus species along a 6-year rotation in Brazil	Le Maire et al (2019)	Eucalyptus	PBM	Individual-Tree	MAESTRA and GINI	2019	10.1016/j.foreco.2019.06.040
Eucalyptus growth and yield system: Linking individual-tree and stand-level growth models in clonal Eucalypt plantations in Brazil	Scolforo et al (2019)	Eucalyptus	G&YM	Stand-Level and Individual-tree	Modeling	2019	10.1016/j.foreco.2018.08.045
Modeling whole-stand survival in clonal eucalypt stands in Brazil as a function of water availability	Scolforo et al (2019)	Eucalyptus	G&YM	Stand-Level	Modeling	2019	10.1590/S0100-67622009000500007
Biomass and potential energy yield of perennial woody energy crops under reduced planting spacing	Schwerz et al (2020)	Eucalyptus	PBM	Stand-Level	Beer's Law	2020	10.1016/j.renene.2020.02.074
Influence of stand density on growth and water use	Hakamada et al (2020)	Eucalyptus	G&YM	Individual-Tree	Density	2020	10.1016/j.foreco.2020.118125

efficiency in Eucalyptus clones							
Exploring the relationship between stand growth, structure and growth dominance in Eucalyptus monoclonal plantations across a continent-wide environmental gradient in Brazil	Soares et al (2020)	Eucalyptus	G&YM	Individual-Tree	GINI	2020	10.1016/j.foreco.2020.118340
Gauging the effects of climate variability on Eucalyptus plantations productivity across Brazil: A process-based modelling approach	Elli et al (2020)	Eucalyptus	PBM	Stand-Level	APSIM	2020	10.1016/j.ecolind.2020.106325
The growth and production modeling of individual trees of Eucalyptus urophylla plantations	Carrijo (2020)	Eucalyptus	G&YM	Individual-Tree	Competition Indices	2020	10.1007/s11676-019-00920-1

ARTIGO 2

Manuscrito adaptado à revista *Environmental Modelling & Software*

Absorção ou eficiência do uso da luz: qual variável explica melhor a diferença de crescimento de plantios de meia rotação de *Pinus taeda* L. entre o Brasil e Estados Unidos?

RESUMO: O crescimento das florestas aumenta linearmente com a Eficiência do Uso da Luz (LUE) e a Radiação Fotossinteticamente Ativa Absorvida (APAR). Porém ao considerar uma abordagem a nível de árvore individual, em locais com diferentes densidades e genéticas, esta relação pode não ser observada devido à variação na forma da copa, composição de espécies da vizinhança e estrutura do povoamento principalmente em espécies coníferas. O *Pinus taeda* é uma espécie nativa das regiões sul e sudeste dos EUA, porém os plantios com as maiores produtividade se encontram na região sul do Brasil. Deste modo, o objetivo do estudo é avaliar a eficiência do uso da luz para produção de biomassa do fuste de genótipos de *P. taeda* em espaçamentos contrastantes, como suporte a estratégias de manejo para a espécie no Brasil e Estados Unidos. A base de dados utilizada foi proveniente de dois sítios experimentais, os quais foram instalados em 2011 no município de Rio Negrinho, SC (BRA) e em 2009 na Carolina do Norte (EUA). O experimento foi delineado em parcelas sub-subdivididas com 81 árvores no BRA e 63 nos EUA, dois genótipos de *P. taeda*, (clone C3, polinização aberta OP) plantados em dois espaçamentos (2,4 x 6,8 m; e 2,4 x 2,2 m). Para o cálculo da LUE nos dois locais, primeiro calculou-se o incremento corrente anual do fuste (WNPPi), o qual foi posteriormente dividido pela (APAR) estimada pelo modelo baseado em processos em nível de árvore individual, o MAESTRA. A parametrização desse modelo incluiu dados de inventário florestal, meteorológicos, copa (raios, altura, diâmetro e área foliar), distribuição da densidade da área foliar, transmitância das folhas e refletância das folhas e do solo. No sítio BRA as árvores de *P. taeda* apresentaram maior área foliar, crescimento em biomassa do fuste e absorveram mais luz do que as árvores nos EUA. Entre os genótipos, o C3 foi mais eficiente no uso da luz no BRA e EUA, e OP apenas no BRA. Os diferentes níveis de fechamento do dossel entre os espaçamentos resultaram em valores de LUE até mesmo superiores no espaçamento fechado. A eficiência do uso da luz explica as variações de crescimento entre os genótipos e espaçamentos, já a APAR foi melhor para diferenciar as taxas de WNPP entre os sítios.

Palavras-chave: Modelos baseados em processos. MAESTRA. Ecologia da produção. Produtividade primária líquida.

1 INTRODUÇÃO

A ecologia da produção, nos últimos quarenta anos, tem avançado na quantificação de biomassa (reservas de carbono) para prever as taxas de crescimento atuais e futuras em resposta às mudanças climáticas e em diferentes condições ambientais (Waring et al., 2016). O desenvolvimento do índice de Eficiência do Uso da Luz (*Light Use Efficiency* - LUE) é uma ferramenta importante nesse avanço, definida pela razão entre a produtividade primária líquida da madeira (*Wood Net Primary Production* - WNPP) e a radiação fotossinteticamente ativa absorvida (*Absorbed Photosynthetically Active Radiation* - APAR). Consequentemente, expressa a eficiência com que as copas das árvores convertem a energia do sol na energia química armazenada nos produtos da fotossíntese, principalmente carboidratos, medidos pela biomassa (Fréchette et al., 2016; Waring et al., 2016).

A saber, o crescimento das florestas aumenta linearmente com a LUE e a APAR, porém ao se considerar uma abordagem a nível de árvore individual esta relação pode não ser observada devido à variação na forma da copa, distribuição da área foliar na copa, composição de espécies da vizinhança e estrutura do povoamento (Binkley et al., 2013; Ishii and Asano, 2010; Yáñez et al., 2015). Neste contexto, em povoamentos de *Pinus taeda* L. a densidade e genótipo afetam diretamente a APAR e LUE de povoamentos (Albaugh et al., 2018). No entanto, existe a necessidade de mais estudos e a incorporação de modelagem mais detalhada para entender diferenças no crescimento dessa espécie (Albaugh et al., 2018).

Pinus taeda (pinheiro loblolly) é nativo da região sudeste dos Estados Unidos, sendo uma das espécies madeireira mais comercializada nessa região, mas também é amplamente utilizada para silvicultura no sul do Brasil (Oswalt et al., 2019; Souza et al., 2022). O crescimento das plantações de *P. taeda* tende a ser maior no sul do Brasil do que em seu habitat original, tal fato é decorrente das condições edafoclimáticas favoráveis do Brasil, do avanço de programas de melhoramento genético e das práticas silviculturais (Albaugh et al., 2018; Neves et al., 2017; Souza et al., 2022).

A exemplo, os modelos de crescimento baseados em processos ou ecofisiológicos fornecem um meio de estimar a produtividade máxima de uma espécie que cresce dentro ou fora de sua faixa nativa e ajudam a identificar restrições na produção em diferentes ambientes (Waring et al., 2016). O MAESTRA é um modelo dessa categoria que emprega uma matriz de copas de árvores para calcular a APAR difusa e dispersa das folhas, considerando a irradiância do feixe direto (Pretzsch et al., 2015). O MAESTRA já foi utilizado para estimar a APAR em *Picea abies* (L.) Karst. sob diferentes regimes de desbastes e idades (Gspaltl et al., 2013), assim

como em florestas naturais e plantadas (Forrester et al., 2018; le Maire et al., 2013). Até esse presente estudo, o modelo MAESTRA não foi utilizado em plantios de *P. taeda* no Brasil.

A nível de árvore individual, o modelo MAESTRA, possui como vantagem a capacidade de estimar a APAR na dinâmica das copas árvore a árvore dentro do povoamento levando em consideração o espaço entre elas e o sombreamento pelas copas vizinhas (Pretzsch et al., 2015). Conhecer os padrões de eficiência do uso da luz das árvores individualmente, permite inferir sobre a real quantidade de APAR que é efetivamente convertida em produção de madeira. Nesse aspecto, o aperfeiçoamento de técnicas silviculturais e de manejo, como adubação, desbastes e densidades diferentes de plantio, induzem maior absorção de luz, produção e crescimento de copas (Yao et al., 2017; Binkley et al., 2013 (Campoe et al., 2013a).

No entanto, a maior absorção de luz nem sempre irá indicar uma maior eficiência na utilização desse recurso (Binkley et al., 2013). Deste modo, compreender como a LUE e a APAR são influenciadas pelo espaço de crescimento de copa e o pelos fatores genéticos ajudam suprir as demandas atuais de informações sobre os elementos que atuam diretamente na produtividade de plantios de *Pinus taeda* destinados a diferentes produtos no ambiente nativo e exótico. Na literatura, são escassos os trabalhos que avaliam a absorção e eficiência de uso da luz com interação entre questões genéticas entre as espécies e diferentes espaçamentos.

A APAR e LUE expandiram-se de ferramentas de pesquisa para formas práticas de avaliar opções silviculturais no manejo de florestas, assim como para medir e prever tendências globais na produtividade florestal. Por exemplo, o maior crescimento das árvores em função do ganho de biomassa foi resultado principalmente da maior eficiência do uso da luz em resposta da LUE a irrigação e adubação em plantios de *P. taeda* nos Estados Unidos (Campoe et al., 2013a). Diante disso, o objetivo desta pesquisa é avaliar a absorção e eficiência do uso da luz na produção de biomassa do fuste de genótipos *P. taeda* em espaçamentos contrastantes, como suporte a estratégias de manejo para essa espécie no Brasil e Estados Unidos. Para atingi-lo as seguintes hipóteses foram levantadas: (i) O incremento de biomassa do fuste aumenta com a absorção da radiação fotossinteticamente ativa; (ii) árvores distribuídas em espaçamentos abertos possuem maior absorção de radiação fotossinteticamente ativa; (iii) a eficiência do uso da luz é maior em espaçamentos abertos e (iv) genótipos de *Pinus taeda* com copas diferentes apresentam diferentes padrões de distribuição de eficiência do uso da luz.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Local de estudo

As áreas de estudo fazem parte do projeto “Impacto do espaçamento e silvicultura em materiais genéticos de *Pinus taeda* com distintas arquiteturas de copa”, conhecido como RW20 que faz parte da rede de experimentos da FPC (*Forest Productivity Cooperative*, <https://forestproductivitycoop.net/>). Esse experimento foi replicado em dois sítios, sendo um na região nativa de *P. taeda* no sudeste dos Estados Unidos (EUA) na Floresta Estadual de *Bladen Lakes*, Carolina do Norte (NC) ($34,83133^\circ$, $- 78,5873^\circ$), e o outro no extremo superior da produtividade do *P. taeda* exótico no mundo que fica localizado no Brasil na cidade de Rio Negrinho, no estado de Santa Catarina (SC) ($- 26.1904805^\circ$, $- 49.49631^\circ$) (Fig. 1).

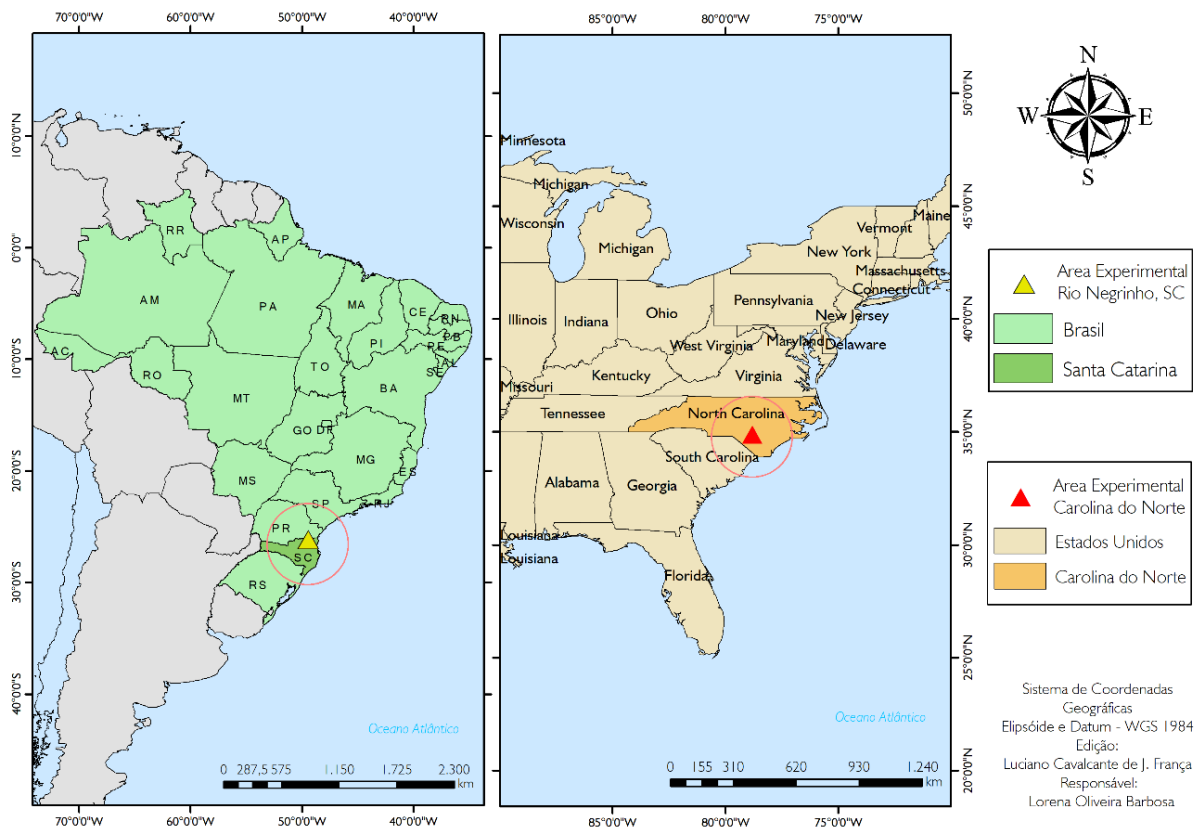


Fig 1. Localização da área experimental nos sítios do Brasil e Estados Unidos.

O clima no BRA segundo Koppen é Cfb - Mesotérmico subtropical úmido e no EUA, na planície costeira atlântica da Carolina do Norte, o clima predominante Cfa – Clima subtropical úmido. As temperaturas médias para esses locais são de $16,8^\circ\text{C}$ e $16,5^\circ\text{C}$ com precipitações médias anuais de 1.625 mm e 1.144mm, respectivamente (Albaugh et al., 2018; Alvares et al., 2013).

De acordo com a classificação americana, no sítio BRA os solos são bem drenados, Típicos Inceptisols e Hapludults. No sítio EUA, os solos são Ultisols pouco drenados Típicos

Paleaquilts de argila fina, siliciosa, semiactiva e térmica (Albaugh et al., 2018). Na classificação brasileira de solos essas são características dos Cambissolos de textura argilosa e de solos Argissolos e mal drenados, respectivamente (RBCS, 2018).

2.2 Experimento e base de dados

O experimento é um delineamento *split-split-plot* (parcelas sub-subdivididas), com dois níveis de tratamentos silviculturais, operacionais ou normal (SN - práticas silviculturais, preparo químico e o controle de ervas daninhas) e intensivos (SI - SN + controle de ervas daninhas até o fechamento do dossel e adubação c/ 150 kg/ha de superfosfato triplo durante o primeiro ano após plantio). Cada parcela de tratamento conta com seis subparcelas que incluem seis genótipos de *P. taeda*, plantados em dois espaçamentos: aberto (A) (BRA - 2,4 x 6,8 m, 613 árv/ha; EUA - 3,66 x 4,42 m, 618 árv/ha) e fechado (B) (BRA - 2,4 x 2,2 m, 1894 árv/ha; EUA 3,66 x 1,47 m, 1853 árv/ha) (Fig. 2), os quais foram instalados em 2011 no sítio BRA e em 2009 nos EUA (Fig. 2).

		Genótipo C3		Genótipo OP	
Tratamento Silvicultural Sistema Normal (SN)	Repetição 1	A	F	A	F
	Repetição 2	A	F	A	F
	Repetição 3	A	F	A	F
Tratamento Silvicultural Sistema Intensivo (SI)	Repetição 1	A	F	A	F
	Repetição 2	A	F	A	F
	Repetição 3	A	F	A	F

Fig. 2 Croqui ilustrativo das parcelas do experimento que foram utilizadas no estudo no sítio BRA e EUA.

Em que: A = Espaçamento aberto, B = Espaçamento fechado

Os genótipos foram classificados quanto ao tipo de copa, sendo selecionada uma variedade clonal (C3, copa estreita) e uma família de polinização cruzada (*Open Pollinated* - OP, copa ampla) (Fig. 3), pois representavam os extremos no comprimento e largura da copa entre todas as entradas genéticas com base em medições anuais de todas as árvores. Para avaliar

a competição efetiva entre as árvores foram utilizados apenas os dados do tratamento silvicultural intensivo, excluindo assim, a competição com plantas daninhas.



Fig. 3 Exemplo de árvores no espaçamento aberto A) e espaçamento fechado B) no sítio BRA

No sítio BRA cada parcela dos tratamentos possui 81 árvores (9 linhas x 9 pontos de plantio) e nos EUA são 63 árvores (7 linhas x 9 pontos de plantios). Dentro de cada parcela existe outra parcela de medição com 25 árvores (5 x 5) sem influência das árvores adjacentes das parcelas de borda, usadas para amostragem destrutiva.

O controle mecânico e químico da matocompetição foi aplicado conforme necessário para manter as árvores livres de vegetação concorrente em todos os locais. O fertilizante foi aplicado conforme necessário com base na concentração foliar de nutrientes e no desenvolvimento da área foliar com o objetivo de manter as árvores livres de limitações de nutrientes.

2.3 Cálculo da Eficiência do Uso da Luz (LUE)

A eficiência do uso de luz (LUE, g / MJ) foi calculada para cada sítio por meio da divisão do incremento corrente anual do fuste (WNPPi, g árv⁻¹ período⁻¹), aos seis anos (BRA) e oito anos de idade (EUA) pela soma acumulada da APAR diária (MJ árv⁻¹ período⁻¹), nas respectivas idades. A APAR foi modelada após a parametrização do MAESTRA, para cada árvore do experimento de cada sítio. As etapas para obtenção da LUE estão descritas nos itens a seguir e os processos resumidos na Fig. 4.

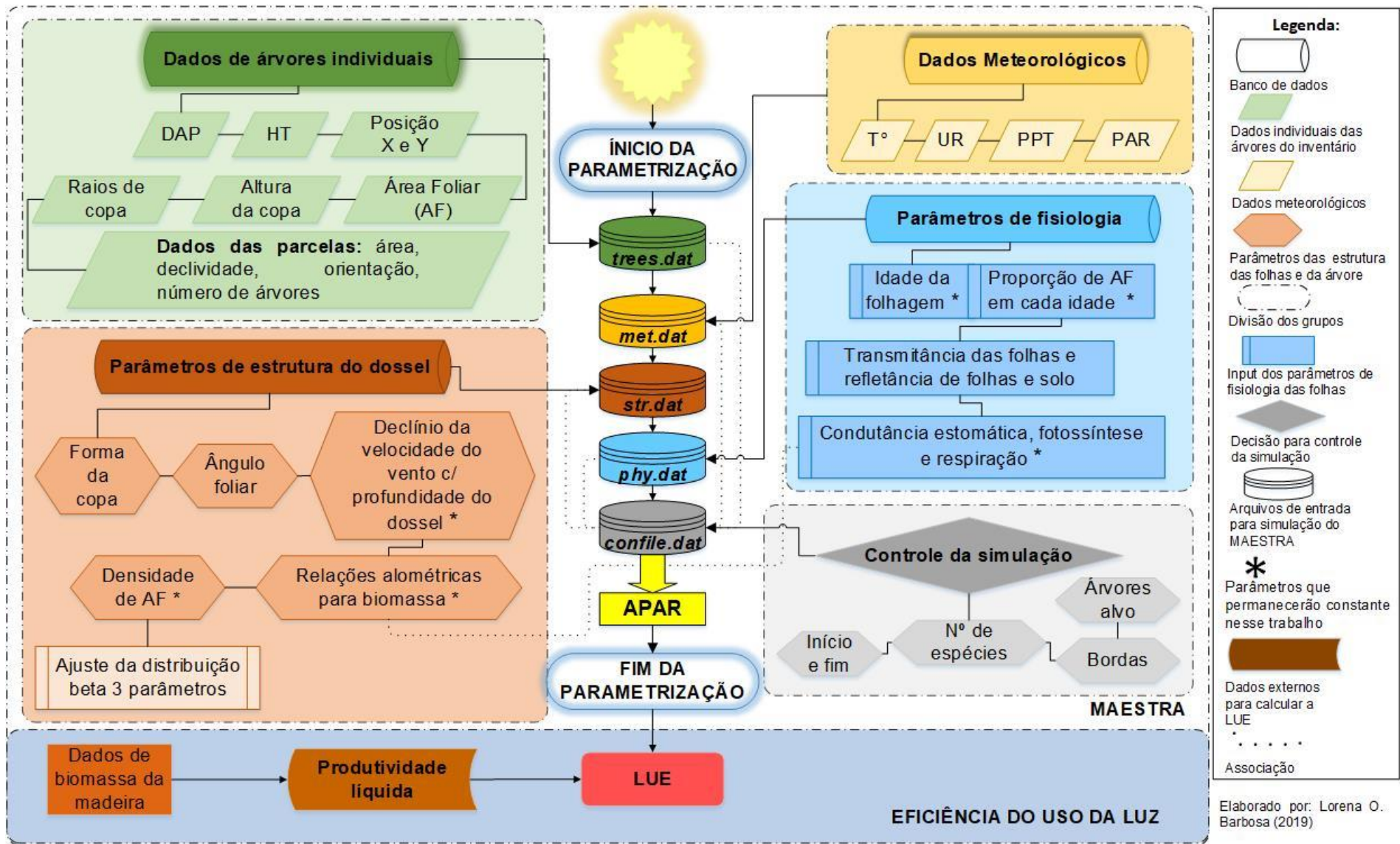


Fig. 4 - Fluxograma com os passos utilizados para parametrização do modelo MAESTRA e cálculo da eficiência do uso da luz (LUE).

2.4 Estimativa APAR utilizando o modelo MAESTRA

A estimativa e simulação da absorção de radiação (APAR) em nível de árvore individual foi realizada com o modelo MAESTRA (Medlyn et al., 2004; Wang and Jarvis, 1990), um modelo ecofisiológico tridimensional. O modelo foi desenvolvido para estimar a absorção de radiação, fotossíntese e transpiração no nível da árvore individual, considerando a influência do autosombreamento das acículas dentro de uma copa e das copas de árvores vizinhas. O foco do estudo é o nível de absorção de luz, portanto os parâmetros fotossíntese foliar, condutância estomática e respiração permaneceram constantes durante as simulações.

Os arquivos de entrada consistem em (i) dados detalhados de árvores individuais (*tress.dat*): como coordenadas xy, dois raios da copa (rc) medidos na linha e entre linhas, altura total da árvore (ht), altura de copa (hc), diâmetros à 1,30 m de altura (dap) e área foliar (AF); (ii) características das parcelas: latitude, longitude, declividade e direção geográfica; e (iii) informações meteorológicas (*met.dat*). Além disso, cada copa da árvore foi (iv) estruturada (*str.dat*) pela: distribuição da densidade da área foliar (DAF), ângulo foliar (ANF) e forma geométrica, para calcular APAR foram necessários dados de transmitância foliar e reflectância da folha e do solo (*phy.dat*) e, por fim (v) o arquivo para controlar início, fim e grau de detalhamento da simulação (*confile.dat*) (Fig. 4).

2.5 Inventário: variáveis dendrométricas e biomassa

As variáveis diâmetro à altura de 1,3 m (dap) e altura total de todas as árvores foram medidas em cada parcela (Tabela 1), bem como as alturas da base da copa e da copa viva (altura do ramo mais baixo com a folhagem viva), diâmetro da copa (distâncias da linha e entrelinha), além de avaliações de mortalidade, danos e doenças. Entretanto, para o BRA foram ajustadas duas equações alométricas, uma para cada raio de copa em função do dap , $rc_i = f(dap)$, a partir de dados do inventário de 2, 3 e 4 anos, e dados de raio de copa oriundos de amostragem destrutiva de biomassa aos 6 anos no BRA e de dados de 5 a 9 anos dos EUA (Equação 1, $R_{aj}^2=0,80$, $RMSE=0,31$). A diferença entre os sítios foi avaliada por meio de variável dummy, onde os dados oriundos dos BRA e do EUA corresponderam, respectivamente, a variável dummy 0 e 1.

$$rc_1 = 0.0168 * (0.008686 * Z) + 0.1130 * dap + \varepsilon \quad (1.1)$$

$$rc_2 = 0.2165 * (0.007175 * Z) + 0.1022 * dap + \varepsilon \quad (1.2)$$

Em que: rc_i = raio de copa estimado para as árvores no sítio BRA; dap = diâmetro à 1,3 m de altura, $Z= 0$ sítio BRA ou $Z = 1$ sítio EUA.

Tabela 1

Valores médios de variáveis dendrométricas dos genótipos C3 e OP sítios Brasil (BRA) e Estados Unidos (EUA) utilizados na parametrização do MAESTRA e cálculo da LUE.

Sítio	Genótipo e Espaçamento	dap (cm)	ht (m)	hc (m)	AF (m ² área)	RCM (m)
BRA	C3 - aberto	18,18	8,39	7,13	38,28	2,07
	C3 - fechado	15,31	8,75	5,40	24,11	1,76
	OP - aberto	17,95	8,99	6,27	39,61	2,04
	OP - fechado	19,65	8,68	7,22	49,36	2,23
EUA	C3 - aberto	17,43	9,39	8,25	25,89	1,79
	C3 - fechado	14,64	10,21	7,36	17,14	1,52
	OP - aberto	18,25	8,55	7,34	32,63	2,30
	OP - fechado	15,71	9,77	6,78	23,35	1,87

Em que: RCM = Raio de Copa Médio.

A amostragem destrutiva para quantificação da biomassa foi realizada para ambos os genótipos nos dois espaçamentos. As árvores foram divididas em três categorias de tamanho com base no dap (pequeno, médio e grande) para cobrir a faixa de diâmetro e altura no local no momento da amostragem. As árvores foram selecionadas aleatoriamente em cada grupo de tamanho, considerando que não foram danificadas e tinham um complemento total de vizinhos vivos. Todos os tecidos (galhos, folhagem e seções dos fustes) foram secos em estufa a 65°C até um peso constante para obtenção de massa seca da parte aérea, denominada de biomassa. Mais detalhe dessa amostragem pode ser encontrado em Aguiar (2018).

As equações alométricas de biomassa para as áreas experimentais (Equações 2) foram ajustadas (Tabela 2) por Albaugh et al. (2018) seguindo a metodologia de Zhao et al. (2015).

$$B_f = b_1 * dap^{b_2} * ht^{b_3} + \varepsilon \quad (2.1)$$

$$B_{foliar} = b_1 * dap^{b_2} * ht^{b_3} + \varepsilon \quad (2.2)$$

$$B_{galhos} = b_1 * dap^{b_2} * ht^{b_3} * hc^{b_4} + \varepsilon \quad (2.3)$$

Em que: B_f = biomassa do fuste; B_{foliar} = biomassa foliar; B_{galhos} = galhos; b_i = coeficientes. Os demais foram descritos anteriormente.

Tabela 2

Coefficientes e erro dos modelos de biomassa do fuste, biomassa foliar e biomassa dos galhos para os sítios Brasil (BRA) e Estados Unidos (EUA)

Sítio	Genótipo	Biomassa	Coeficientes				RMSE
			b ₁	b ₂	b ₃	b ₄	
BRA	C3	Fuste	0,0416	1,7979	0,7435	-	2,99

	OP	Fuste	0,0399				
EUA	C3	Fuste	0,0452				
	OP	Fuste	0,0435				
BRA	C3	Foliar		2,5539			
	OP	Foliar		2,5959			
EUA	C3	Foliar	0,0404	2,5959	-1,0254	-	0,91
	OP	Foliar		2,5959			
BRA	C3	Galhos A			-1,8896		
	C4	Galhos B			-1,8323		
BRA	OP	Galhos A			-1,8896		
	OP	Galhos B	0,0109	3,1288	-1,8323	1,2318	3,32
EUA	C3	Galhos A			-1,8896		
	C4	Galhos B			-1,8323		
EUA	OP	Galhos A			-1,8896		
	OP	Galhos B			-1,8323		

Em que: A= espaçamento aberto; B= espaçamento fechado; RMSE= Raíz quadrada do erro médio.

As árvores foram cortadas na base, o diâmetro dos galhos e a DFT (distância do topo da árvore) foram medidos em todos os galhos vivos. No total, seis galhos por árvore de cada grupo de tamanho foram selecionados e a folhagem separados da madeira, o que gerou 144 amostras de galhos e 144 amostras de folhagem, que foram secas até atingir peso constante a 65 °C. Para análise específica da área foliar uma subamostra de 25 fascículos foram retirados antes da secagem. Todos os galhos restantes foram cortados o mais próximo possível do caule em seções menores e seu peso fresco registrado.

Dessa forma, desenvolveu-se a relação para estimar a área foliar específica entre a área foliar dos dados coletados dos seis galhos não danificados de cada árvore e a biomassa foliar. A estimação da área foliar como produto da biomassa foliar e área foliar específica média entre as parcelas de cada espaçamento (Equação 3).

$$AFE = \frac{AF}{B_{fasciculo} * 1000} \quad (3.1)$$

$$AF = AFE * B_{foliar} \quad (3.2)$$

Em que: AFE = área foliar específica (m² kg⁻¹); $B_{fasciculo}$ = biomassa do fascículo com base na matéria seca. Os demais símbolos foram explicados anteriormente.

2.6 Dados meteorológicos e de copa

Os dados meteorológicos de temperatura do ar, umidade relativa, precipitação e PAR (*Photosynthetically Active Radiation*) foram obtidos da estação do Instituto Nacional de

Meteorologia (INMET) Rio Negrinho A862 e na estação *Turnbull Creek, North Carolina* (NTUR), com entradas horárias.

O modelo MAESTRA considera a forma da copa para o cálculo da absorção de luz e representação 3D das árvores. Para esse estudo será considerado que o *P. taeda* possui a copa cônica (Albaugh et al., 2020; Costa et al., 2016). Medições de distribuição de densidade da área foliar e do ângulo foliar não foram realizadas durante o período do estudo. Por isso usou-se de suposições de distribuição homogênea da área foliar da árvore nas direções vertical e horizontal (Medlyn et al., 2005), e esférica para o ângulo da folha, conforme aplicado anteriormente com sucesso em florestas de pinheiros (Campoe et al., 2013a). Os valores de refletância do solo, das acículas e transmitância foram extraídos de Campoe et al. (2013a), sendo esses 0,0217, 0,084 e 0,020, respectivamente.

2.7 Simulação

A visualização do posicionamento e tamanho das árvores após a caracterização e estruturação do dossel foi realizado pelo pacote *Maeswrap* do software R (R CORE TEAM, 2022). O pacote gera uma representação esquemática da parcela (Fig. 5).

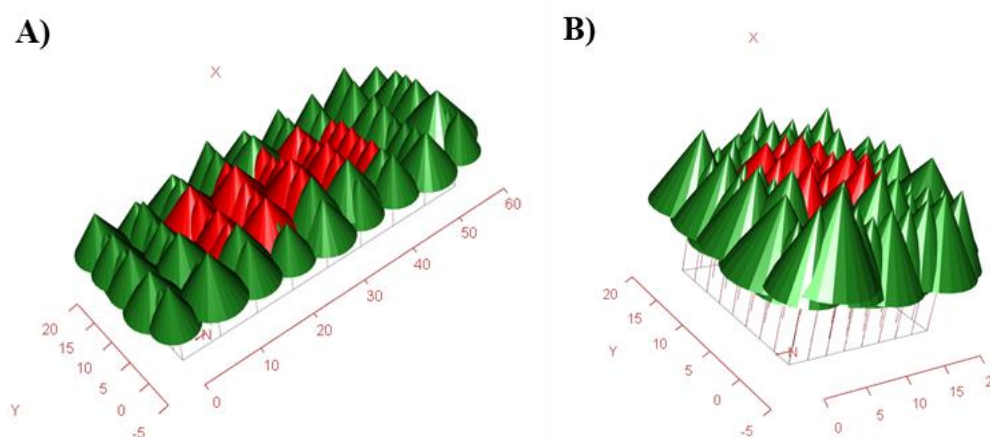


Fig. 5 Desenho representativo das copas e dos espaçamentos aberto (A) e fechado (B) do pacote *Maeswrap* do programa R. Vermelho árvores alvo; verde: árvores da borda: x e y = posição das árvores.

As simulações para cada sítio (BRA, EUA) foram realizadas separadamente, considerando como alvo 25 árvores de cada uma das 12 parcelas (um total de 300 árvores), com duas linhas de borda para contabilizar o efeito do sombreamento das árvores vizinhas. O modelo calculou a APAR diária para cada metro quadrado de folhas presente na copa de cada árvore.

A dispersão da radiação, proporção de energia radiante direta e difusa e a posição do sol foi contabilizada aplicando o submodelo de Norman e Welles (1983). Assim, os valores de APAR obtidos diariamente para cada árvore foram extrapolados para o período de análise de cada sítio.

2.8 Eficiência do uso da luz

O incremento da biomassa do fuste produzida nos anos de estudo é denominado como produtividade primária líquida da madeira/fuste, termo em inglês *Wood Net Primary Production – WNPP* (Kondo et al., 2015; Li et al., 2018). A estimativa da WNPP foi calculada para os sítios aos seis no BRA e aos oito anos nos EUA, conforme a Eq 4.

$$WNPP_i = Bf - Bi \quad (4)$$

Em que: $WNPP_i$ = produtividade primária líquida do fuste ou incremento em biomassa do fuste ($\text{g } \text{árv}^{-1} \text{ meses}^{-1}$); i = período da simulação do MAESTRA para cada sítio; Bf = biomassa estocada do fuste no final da simulação do MAESTRA (kg); Bi = biomassa no início da simulação do MAESTRA.

Com isso, calculou-se a eficiência de uso da luz (LUE, g MJ^{-1}) por meio da razão entre produtividade primária líquida do fuste ($WNPP_i$) e radiação fotossinteticamente ativa absorvida ($APAR_i$, MJ período^{-1}) estimada pelo MAESTRA para os sítios BRA e EUA.

$$APAR_i = \sum APAR_m \quad (5)$$

Em que: $APAR_i$ = radiação fotossinteticamente ativa absorvida ($\text{MJ } \text{árv}^{-1} \text{ período}^{-1}$) na idade i ; $APAR$ = radiação fotossinteticamente ativa absorvida ($\text{MJ } \text{árv}^{-1} \text{ diária}$) estimada pelo MAESTRA acumulada; m = idade de referência i .

$$LUE_i = \frac{WNPP_i}{APAR_i} \quad (6)$$

Em que: LUE_i = eficiência do uso da luz (g MJ^{-1}) para cada sítio i ; $WNPP_i$ = produção primária líquida de fuste ($\text{g } \text{árv}^{-1} \text{ período}^{-1}$); $APAR_i$ = radiação fotossinteticamente ativa absorvida ($\text{GJ } \text{árv}^{-1} \text{ período}^{-1}$) estimada pelo MAESTRA; i = período da simulação do MAESTRA para cada sítio.

2.9 Análises da competição e da ecologia da produção

Nesse estudo, combinamos uma análise micro separando as variáveis por sítio, genótipo e espaçamento com uma análise macro agrupando os dados em gráficos de densidade para avaliar competição por luz e a eficiência do uso de luz. A avaliação da influência dos genótipos de *P. taeda* e espaçamentos em relação a LUE nos dois sítios foi realizada uma análise expiratória para verificar o comportamento de linearidade entre as variáveis dos resultados das

simulações em escala de árvore do MAESTRA e as variáveis: área foliar, WNPP, APAR e LUE, considerando os valores do coeficiente de determinação (R^2) e o valor de significância (p).

Uma análise de variância (ANOVA) foi utilizada para avaliar a influência dos genótipos de *P. taeda* e espaçamentos em relação a APAR e LUE nos dois sítios. O coeficiente de GINI foi calculado para comparar a competição dentro das parcelas dos experimentos. A Curva de Lorenz expressa a distribuição de frequência acumulada da variável mensurada em função da frequência do número de ocorrências (Farris, 2010). O coeficiente de Gini tem um valor mínimo de 0, quando todas as plantas em uma população têm exatamente a mesma biomassa, e se aproxima de um máximo de 1 à medida que a população se move para árvores muito pequenas com uma árvore grande. Quanto maior o índice, mais competição entre as árvores. Ele é baseado na curva de Lorenz e provou ser eficiente na quantificação de diferenças nas estruturas dos povoamentos entre diversos sistemas de manejo florestal (Cordonnier et al., 2019; Fernández-Tschieder and Binkley, 2018a). O pacote REAT e a função gini foram utilizados para calcular o índice de competição e para criação do gráfico da Curva de Lorenz. O software R (R CORE TEAM, 2019) foi utilizado para criação dos gráficos e análises.

3 RESULTADOS

A área foliar dos genótipos plantados no BRA e EUA aumenta proporcionalmente a absorção de luz pelas árvores (Fig. 6), sendo os maiores valores observados no espaçamento aberto. As árvores no sítio BRA apresentam maior absorção de luz e produção de folhas por unidade de área em comparação com os Estados Unidos, mesmo sendo dois anos mais jovem. Entre os genótipos, OP possui maior área foliar, contudo C3 apresenta menor dispersão dos dados.

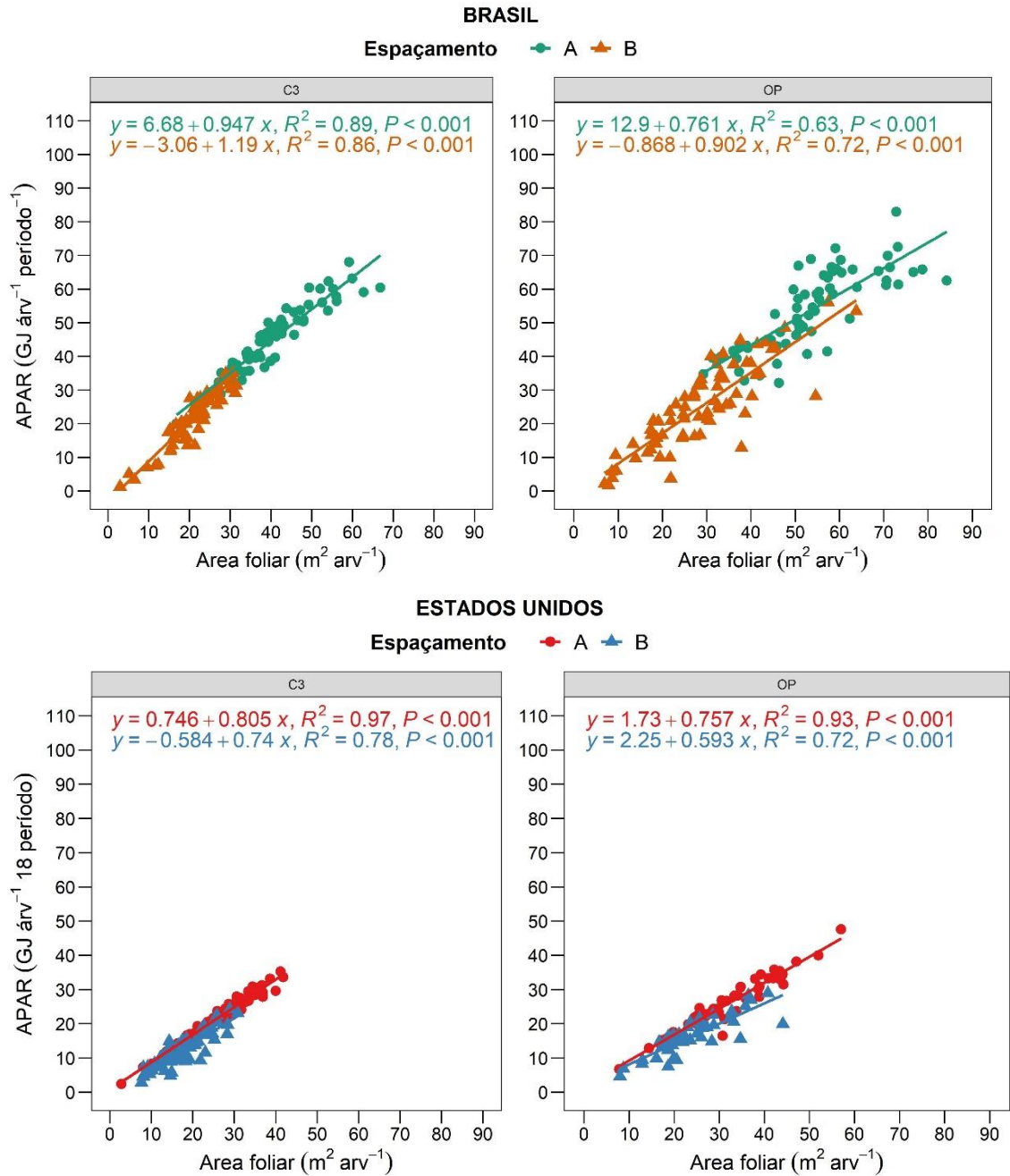


Fig. 6 Distribuição da área foliar em função da radiação fotossinteticamente ativa absorvida (APAR) para os genótipos C3 e OP no espaçamento aberto (A) e fechado (B) nos dois sítios.

As diferenças nas características dos genótipos no Brasil também são observadas na relação da WNPP e APAR (Fig. 7). Assim como a área foliar, o crescimento do genótipo C3 foi linearmente correlacionado com a absorção de luz e com o aumento do espaçamento. No entanto, o genótipo OP possui as maiores taxas de WNPP com visível desaceleração do crescimento em biomassa do fuste à medida que se aumenta a absorção de luz no espaçamento aberto.

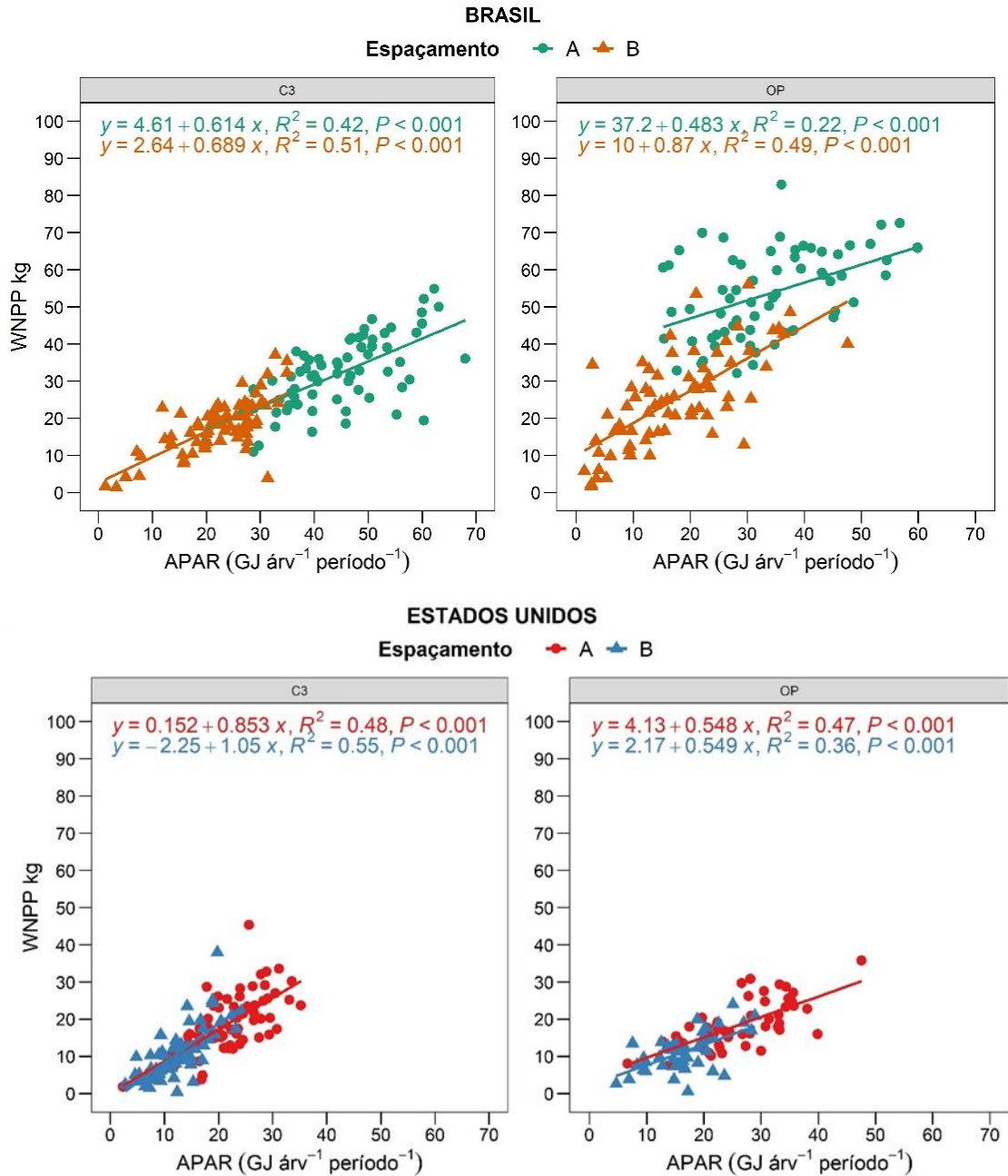


Fig. 7 Produção primária líquida do fuste (WNPP) em função da radiação fotossinteticamente ativa absorvida (APAR) para os genótipos C3 e OP no espaçamento aberto (A) e fechado (B) nos dois sítios.

Para os EUA, observou-se a mesma tendência linear entre WNPP e APAR em ambos os genótipos e espaçamentos, já no BRA nota-se o aumento do incremento em biomassa por quantidade de luz absorvida. Esses resultados confirmam duas hipóteses, (i) de que a o incremento de biomassa do fuste aumenta com a absorção da radiação fotossinteticamente ativa e a (ii) de que árvores distribuídas em espaçamentos abertos possuem maior absorção de radiação fotossinteticamente ativa.

A relação entre WNPP e LUE para os dois genótipos no BRA e EUA apresentou comportamento distinto em função dos espaçamentos, sendo observado maiores correlações no espaçamento aberto (Fig. 8), exceto para OP nos EUA. Apesar das árvores plantadas nesse espaçamento exibirem maior incremento comparado ao espaçamento fechado, as mesmas possuem eficiência do uso da luz semelhante.

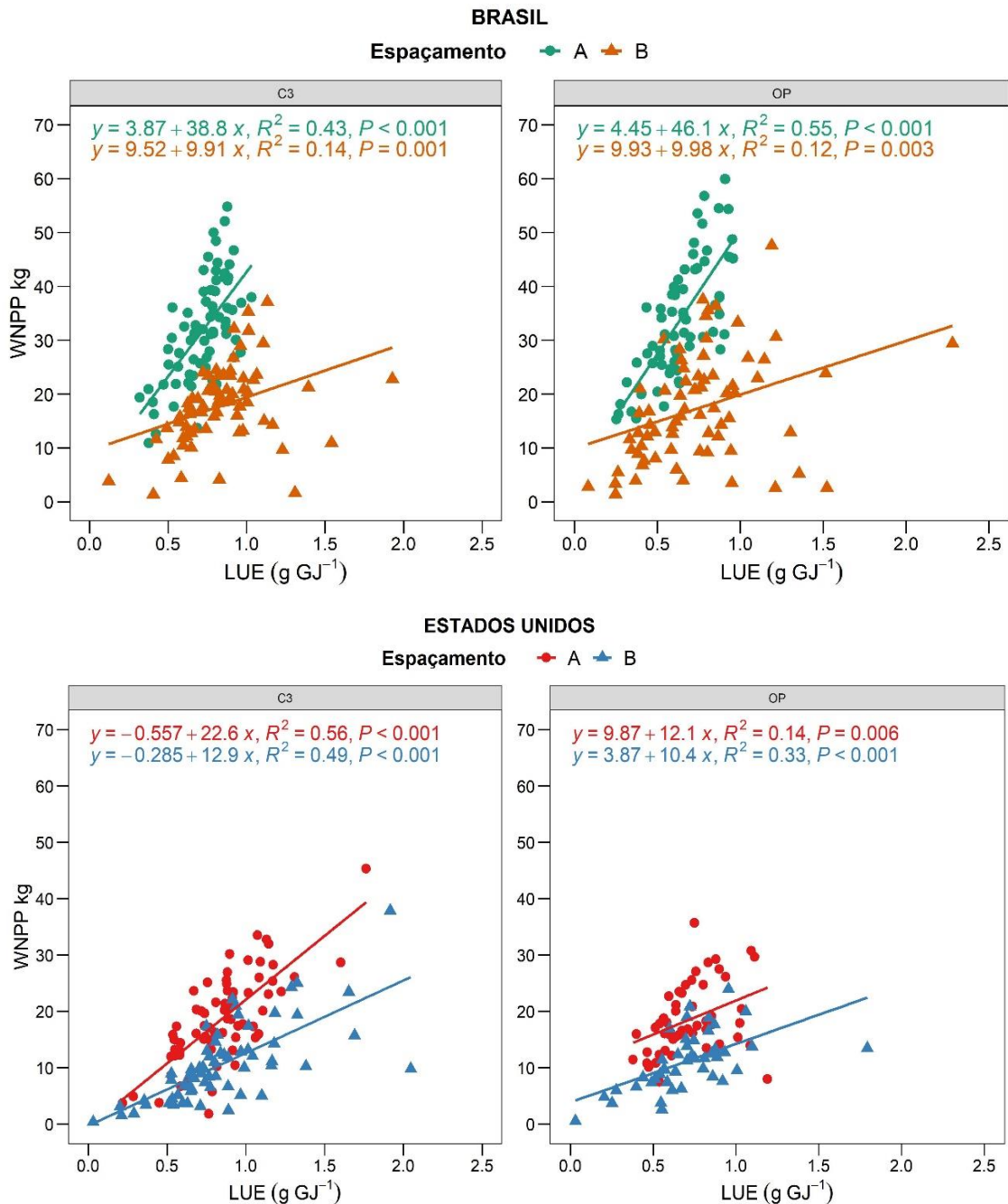


Fig. 8 Produção primária líquida do fuste (WNPP) em função da eficiência do uso da luz (LUE) dos genótipos C3 e OP para os espaçamentos aberto (A) e fechado (B) nos dois sítios.

As árvores plantadas no espaçamento aberto acumularam mais biomassa, chegando a valores acima de 50 kg no genótipo C3 e acima de 70 kg no genótipo OP no Brasil (Fig. 9). Entretanto, no sítio EUA a dispersão nos dados apresentou resultado distinto, não sendo possível verificar a influência dos espaçamentos na biomassa em relação a eficiência do uso da luz.

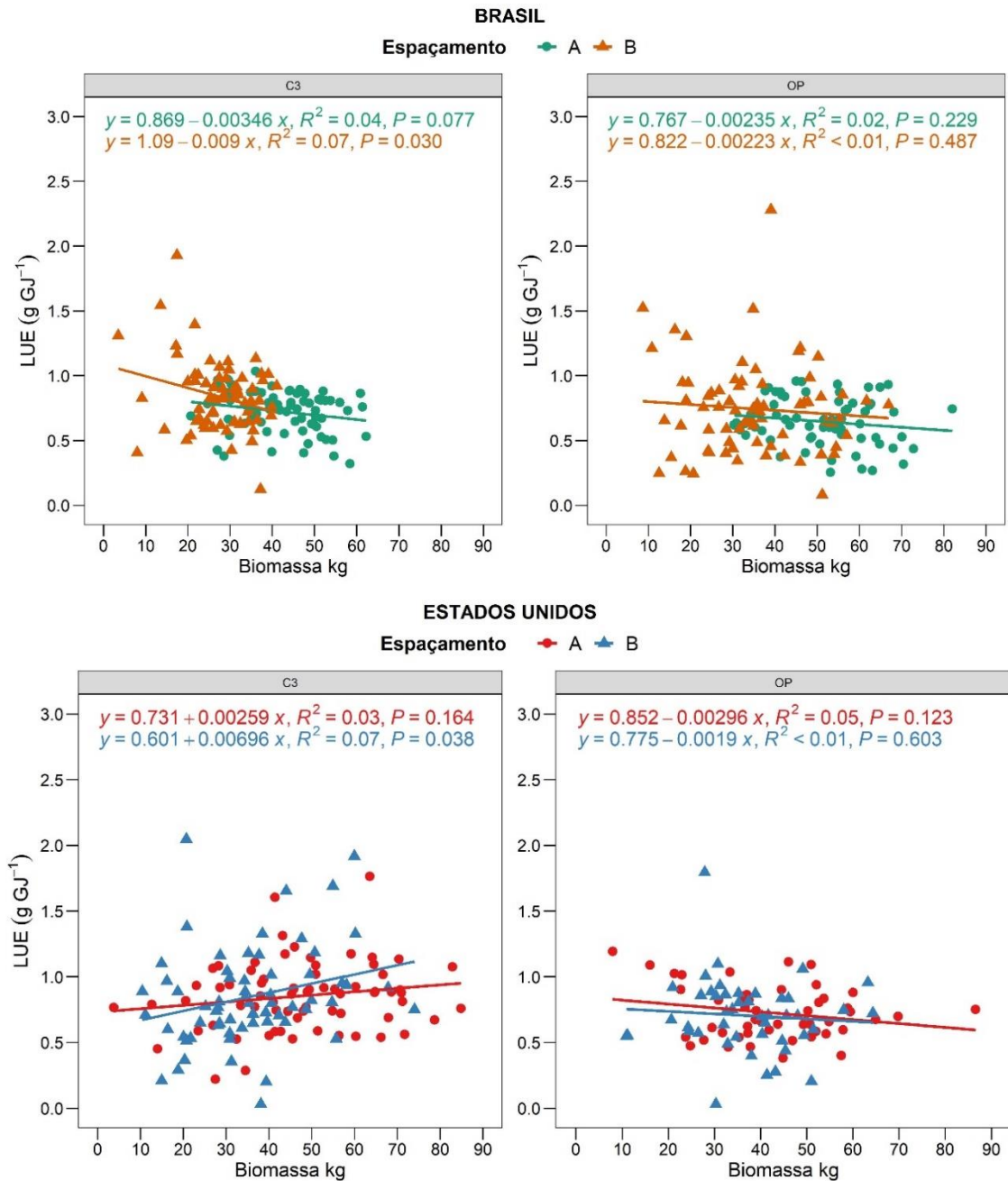
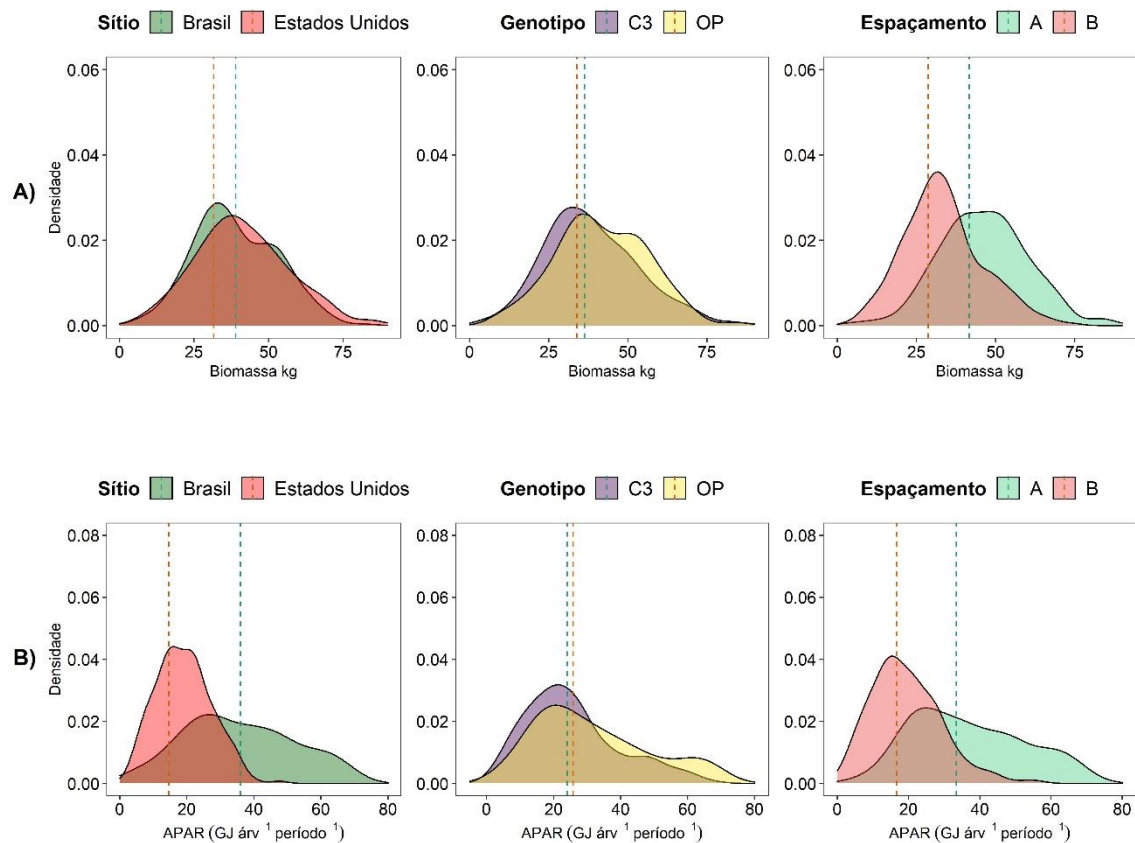


Fig.9 Eficiência do uso da luz (LUE) em função dada biomassa do fuste (Biomassa) no nível da árvore individual dos genótipos C3 e OP no espaçamento aberto (A) e fechado (B) nos dois sítios.

A biomassa do fuste e eficiência do uso da luz não foram correlacionadas, ou seja, somente essa variável não consegue explicar as diferenças no estoque de biomassa das árvores para os genótipos C3 e OP em ambos os espaçamentos no Brasil e EUA.

A amplitude de biomassa, APAR, WNPP e LUE entre as árvores em relação aos sítios, espaçamento e genótipos ficaram mais claras na análise macro de distribuição de densidade (Fig. 10). Os sítios BRA e EUA apresentaram sobreposição das distribuições de densidade de biomassa do fuste (Fig. 10A), o que indica maior variação de biomassa intrassítio do que entre os sítios, sendo o sítio BRA o mais eficiente segundo o valor médio. O mesmo comportamento foi observado nas curvas de densidade entre os genótipos, onde a biomassa das árvores foi distribuída de forma semelhante entre os genótipos. Já as distribuições entre os espaçamentos mostraram maior produção de biomassa do fuste no espaçamento aberto e com achatamento da curva em comparação ao espaçamento fechado.



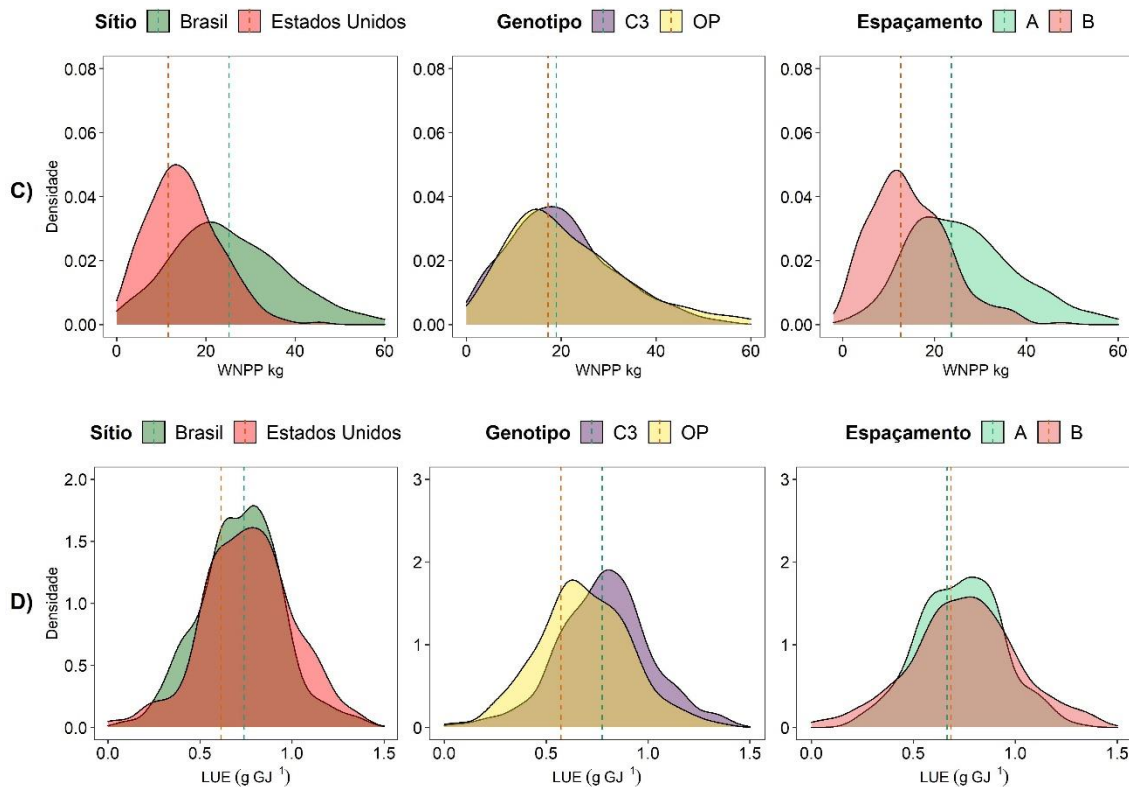


Fig. 10 Radiação fotossinteticamente ativa absorvida (APAR) e eficiência do uso da luz (LUE) em função da produção primária líquida do fuste (WNPP) no nível da árvore individual dos genótipos C3 e OP no espaçamento aberto (A) e fechado (B) nos dois sítios.

Visualmente, pode-se verificar que o aspecto das distribuições de WNPP seguiram a mesma tendência de distribuição da APAR, sendo observada diferença aparente das curvas apenas entre os sítios (Figura 10B e 10C). A APAR e a WNPP das árvores foram distribuídas de forma semelhante entre os genótipos e entre os espaçamentos mostraram maior produção de APAR e WNPP no espaçamento aberto e com achatamento da curva em comparação ao espaçamento fechado.

No BRA as árvores possuem maior incremento e absorção de luz com maior amplitude de valores entre árvores, sendo o inverso nos EUA, onde as distribuições de WNPP e APAR foram altas (afuniladas), concentradas, ou seja, com platô próximo da média e menor variação entre as árvores.

Diferente das demais variáveis, a distribuição da LUE (Fig. 10D) apresentou grande parte das curvas sobrepostas, com maior variação de eficiência do uso da luz entre árvores do que entre sítios, genótipos e espaçamento. Em média, as árvores foram mais eficientes no sítio BRA, e entre os genótipos, C3 apresentou maiores LUE, já com relação aos espaçamentos, foi observado uma pequena superioridade de eficiência das árvores no espaçamento fechado. Esses

resultados mostram que eficiência do uso da luz é maior em espaçamentos fechados e que os genótipos apresentam diferentes padrões de eficiência do uso da luz, rejeitando a (iii) e (iv) hipóteses levantadas por esse estudo.

A proporção do estoque de biomassa acima do solo entre fuste e parte área (galhos + folhas) (Tabela 3) mostra que os genótipos no BRA e EUA produzem mais biomassa no fuste no espaçamento fechado quando comparado ao espaçamento aberto. Em relação aos genótipos, OP acumula mais biomassa no fuste, cerca de 70% da biomassa total acima do solo no BRA.

Tabela 3

Valores médios de biomassa total acima do solo (B_{ti}), biomassa do fuste (B_i), biomassa da parte área (B_{ai}), produção primária líquida do fuste (WNPP), radiação fotossinteticamente ativa absorvida (APAR), eficiência do uso da luz (LUE) e área foliar (AF) dos genótipos C3 e OP plantados nos espaçamentos aberto e fechado Brasil (BRA) e Estados Unidos (EUA).

Sítio	Genótipo e Espaçamento	B_{ti} kg	B_i kg	B_{ai} Kg	APAR GJ árv^{-1} período ⁻¹	WNPP kg	LUE $\frac{\text{g}}{\text{MJ}^{-1}}$	AF $\text{m}^2 \text{árv}^{-1}$	N árv
BRA	C3 Aberto	74,9	42,5 57%	32,4 43%	44,4	31,9	0,7	39,5	73
	C3 Fechado	39,4	27,5 70%	11,9 30%	21,8	17,9	0,9	21,7	74
	OP Aberto	93,4	52,5 56%	41,0 44%	55,9	35,5	0,6	53,9	72
	OP Fechado	50,5	35,5 70%	15,0 30%	26,4	17,7	0,8	29,8	75
EUA	C3 Aberto	72,8	46,6 64%	26,2 36%	21,2	18,3	0,8	25,9	72
	C3 Fechado	47,5	33,9 71%	13,7 29%	11,6	10,2	0,8	17,1	67
	OP Aberto	71,3	42,6 60%	28,7 40%	26,4	18,6	0,6	32,6	51
	OP Fechado	53,1	36,2 68%	16,9 32%	16,0	10,9	0,5	23,3	46

Entre os sítios, foi observado que o genótipo C3 no espaçamento aberto estoca mais carbono no fuste (64%) do que na parte área quando plantado nos EUA. Ressalta-se que nesse mesmo sítio e espaçamento ocorreu o maior número de mortalidade das árvores, sendo as parcelas do genótipo OP as que apresentaram o maior número de árvores mortas. No geral, as árvores no espaçamento aberto apresentam maior produção de biomassa total acima do solo, do fuste e da parte área.

A eficiência do uso da luz não apresentou diferença significativa na interação entre os genótipos e espaçamentos na análise de variância em ambos os sítios. Entretanto, foi verificada a significância com espaçamento no sítio BRA ($F = 7,19$, $p = 0,0279$) e com genótipo no sítio EUA ($F = 14,58$, $p = 0,0051$). A absorção de luz mostrou significância da interação entre genótipo e espaçamento no sítio BRA ($F = 7,69$, $p = 0,0242$), mas apenas com o espaçamento no sítio EUA ($F = 40,99$, $p = 0,0002$).

De maneira geral, o índice GINI indicou que para todas as parcelas o nível de competição é baixo ($\text{GINI} < 0,22$) (Fig. 11), sendo os menores valores observados nos espaçamentos abertos no BRA, 0,1317 e 0,1519, em ambos os genótipos. O maior valor desse índice foi observado para o genótipo OP quando plantado em espaçamento fechado, onde a curva se mostra mais afastada da curva de Lorenz.

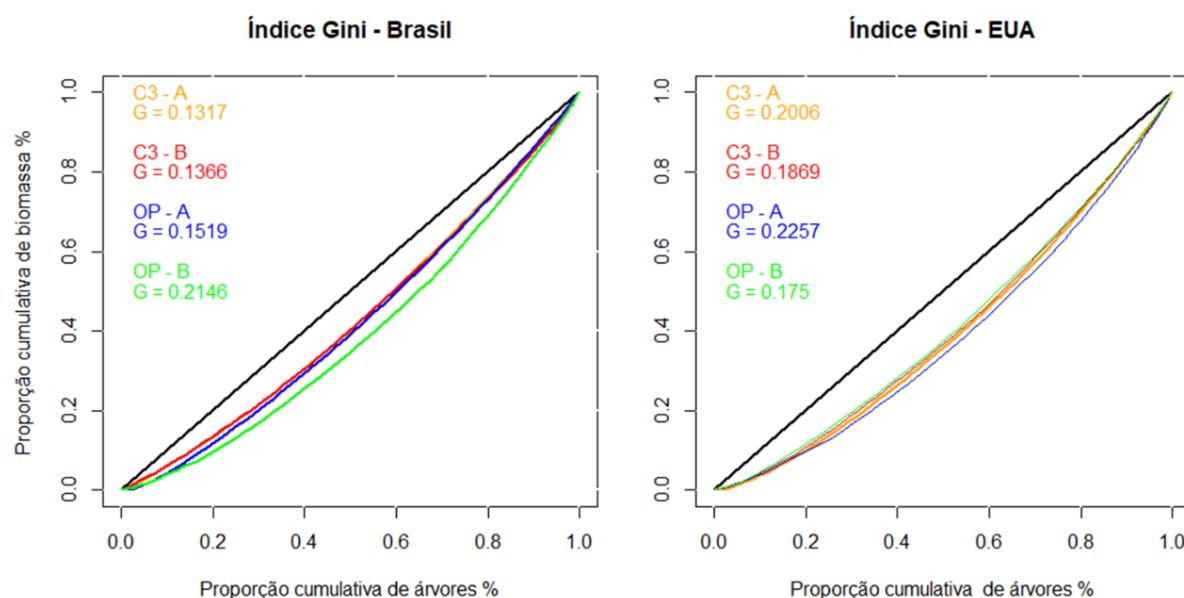


Fig. 11 Índice GINI (G) para os genótipos C3 e OP no espaçamento aberto (A) e fechado (B) no Brasil e Estados Unidos (EUA)

Nos EUA, os maiores valores do índice GINI estão nos maiores espaçamentos, locais onde a mortalidade foi menor em relação ao espaçamento fechado. Assim, a mortalidade nos primeiros anos do plantio, proporcionaram maior espaço para o crescimento das árvores remanescentes.

4 DISCUSSÃO

O arranjo e distribuição das árvores na parcela, além das características estruturais do dossel influenciam significativamente a capacidade de absorção de luz e crescimento das

plantas (Mao et al., 2014; Yao et al., 2017). No geral, as árvores plantadas em espaçamentos abertos produziram mais biomassa e contaram com maior área foliar, fato que as levam a absorver mais luz. Padrões lineares entre absorção de luz, biomassa e área foliar (Fig. 5 e Fig. 6), utilizando simulações de APAR com o modelo MAESTRA, também foram encontrados em plantios de *P. taeda* sob efeito de fertilização e irrigação na Carolina do Norte (EUA) e para *Pinus sylvestris* e *Picea abies* (L.) Karst. na Suíça em condições edafoclimáticas distintas (Campoe et al., 2013; Forrester, 2021).

O maior espaçamento entre as árvores possibilita maior crescimento em diâmetro, maior área basal, fornecendo madeira do fuste para serraria, ou seja, para fins mais nobres e com maior valor agregado (Dobner and Campoe, 2019). Já os menores espaçamentos resultam em maior densidade populacional e, conseqüentemente, maior acúmulo de biomassa total do povoamento, no entanto, aumentam a competição entre os indivíduos por água, luz e nutrientes, reduzindo o seu crescimento.

A exemplo, no sítio BRA as árvores de *P. taeda* possuem maior crescimento em biomassa do fuste e absorvem mais luz quando comparado as árvores nos EUA, o que também foi observado por Albaugh et al. (2018), nesse mesmo experimento. Embora os sítios no BRA e EUA estivessem crescendo a taxas diferentes, os mesmos se encontram no mesmo estágio de desenvolvimento e provavelmente chegariam ao fechamento do dossel no mesmo ano (Albaugh et al., 2020). Os autores também encontram que o sítio e o genótipo influenciaram a relação incremento e área foliar, BRA e EUA, apresentando maior eficiência individual de crescimento de árvores para C3 e OP, respectivamente.

O genótipo C3 é um clone que foi desenvolvido nos EUA e se mostrou eficiente em uso da luz quando plantado no Brasil com valores próximos aos plantados no sítio dos EUA e maior WNPP (Tabela 3), ou seja, o aumento de produtividade desse clone está associado a maior absorção de luz. Outros fatores também estão ligados para que o Brasil tenha maior crescimento de *P. taeda* em relação a outros países, dentre eles condições climáticas favoráveis (Campoe et al., 2016), invernos chuvosos, períodos mais frios (Dobner and Campoe, 2019), fertilidade, textura do solo e atividades silviculturais (Díaz Villa et al., 2022; Horst-Heinen et al., 2021).

Comportamento diferente ocorreu com o genótipo OP com altas taxas de mortalidade nos EUA, mas com maior WNPP no sítio BRA em relação genótipo C3. Essa mortalidade é justificada pela forma como as mudas foram plantadas, OP eram mudas de raiz nua nos EUA e C3 eram mudas containerizadas em ambos os sítios (Albaugh et al., 2020). Diferente de clones, os genótipos de polinização possuem o crescimento mais irregular e menos adaptável a condições adversas. Embora a fisiologia do nível da folha tenha pouca variação dentro da

espécie, pequenas diferenças podem conferir alguma vantagem quando o material clonal é plantado (Yáñez et al., 2017).

Os genótipos e sítios apresentaram comportamentos semelhantes na distribuição da eficiência do uso da luz, mas a APAR foi a variável com maior influência no incremento em biomassa (Fig. 9). Outros estudos também encontraram grande importância da absorção de luz, bem como o efeito significativo da soma de calor, de tal forma que houve maior crescimento por unidade de horas de calor para *P. taeda* no Brasil do que na Carolina do Norte (Albaugh et al. 2018). A APAR e LUE são variáveis importantes para entender os fatores que influenciam no crescimento de povoamentos florestais e naturais (Forrester et al., 2019; le Maire et al., 2019).

O aumento linear na eficiência do uso da luz com o incremento em biomassa do fuste e espaçamento (Fig. 7) evidência a competição simétrica (absorção de luz aumentou proporcionalmente com o tamanho da árvore) (del Río et al., 2014; Forrester, 2019). A qual pode ser atenuada dependendo do espaçamento entre árvores, pois as árvores apresentam áreas foliares diferentes dentro do povoamento, o que leva ao sombreamento entre as copas, diminuindo a luz incidente que atinge algumas camadas de folhas. Em alguns casos a arquitetura da copa também pode ser alterada (Binkley et al., 2013; Forrester et al., 2012). Em outros termos, a produção de folhas e a dimensão das copas estão ligadas à distância entre as árvores e no quanto isso irá proporcionar um aumento ou redução da competição por luz.

Os genótipos de *P. taeda* apresentaram igual ou maior eficiência do uso da luz em espaçamentos fechados (Tabela 3), consistindo em árvores que produzem proporcionalmente maior porcentagem de biomassa do fuste do que de galhos e folhas. Em trabalhos realizados nas mesmas áreas experimentais desse estudo, (Yáñez et al., 2015) encontraram no espaçamento fechado uma redução de 11,5% da amplitude da copa e aumento de 20% na altura das árvores. Hincapie (2020) destaca que no Brasil as árvores de *P. taeda* desse experimento aos 7,2 anos apresentaram porcentagens elevadas de distribuição da produtividade primária bruta (GPP) para a produção de raízes grossas e finas (17%), destacando que independentemente do genótipo a prioridade da distribuição de GPP é maior para componentes abaixo do solo, comparativamente a componentes acima do solo, desconsiderando a respiração autotrófica.

Nos espaçamentos abertos as árvores possuem copas maiores e maior área foliar, devido a maior quantidade de radiação solar que penetra no interior do dossel fazendo com que seus galhos basais continuem vivos e crescendo por um determinado tempo. Além disso, também existe maior acúmulo de folhas velhas na parte inferior da copa que pouco contribuem para a

fixação de carbono (Ferrere et al. 2015). Esse comportamento é responsável pela menor LUE nos espaçamentos abertos, onde a realização do processo de desrama removendo as acículas e galhos velhos pode ajudar a estimular maior biomassa no fuste do que parte área.

Um outro ponto que está relacionado com a maior eficiência das árvores em espaçamentos fechado é o alto nível de fechamento do dossel que ocorre quando as árvores estão mais próximas, aumentando a competição. De acordo com Nelson et al (2016) as diferenciações na eficiência do uso da luz são importantes à medida que as árvores interagem após o fechamento do dossel, resultando na diferenciação das classes de tamanho. Especialmente no espaçamento aberto as árvores ainda não atingiram o fechamento da copa, sendo capazes de continuar sua expansão e aumentar a captura de luz através da área foliar disponível. Por esse ser um estudo pioneiro em comparações genéticas e de espaçamentos de plantios, não foi encontrado outros trabalhos com dados semelhantes para demais comparações.

A eficiência do uso de recursos de árvores em povoamentos de baixa e alta densidade pode diferir, embora os padrões muitas vezes variem pelo tamanho das árvores examinadas (Gyenge and Fernández, 2014). Alguns estudos encontraram incremento da LUE com tamanho das árvores (Binkley et al., 2010), mas poucos deles estudaram as relações genótipo e espaçamento. Padrões na utilização de recursos pelas árvores podem não ser observado quando se envolve questões genéticas entre as espécies (le Maire *et al.*, 2019). Gspaltl et al. (2013) encontraram uma ligeira diminuição na LUE com o aumento do tamanho das árvores para *Picea abies* jovem na Noruega. Os autores atribuíram esses resultados às condições abertas do dossel e à falta de limitação de recursos nesses povoamentos em função dos baixos níveis de competição. No estudo com florestas naturais e monoculturas de *Picea glauca* (Moench) Voss, além da diminuição os autores também encontraram valores constantes de LUE quando o dossel ainda estava aberto (Nelson et al., 2016). Os mecanismos que conduzem o declínio observado na eficiência do uso da luz com o tamanho das árvores permanecem evasivos (Fernández-Tschieder et al., 2020).

As espécies de crescimento lento como *P. taeda* podem apresentar padrões diferentes de eficiência do uso da luz, por isso algumas tendências que são comumente observadas em plantios de eucalipto não podem ser verificadas em plantios de Pinus. Tanto árvores grandes de Eucaliptos quanto de Pinus interceptam mais luz do que as árvores pequenas, mas as diferenças na eficiência do uso da luz entre árvores grandes e pequenas são maiores em povoamentos de eucalipto (Binkley et al., 2010; Campoe et al., 2013). A exemplo, quando a competição se inverte em plantio de *Pinus ponderosa* Douglas ex C. Lawson no estado do Colorado nos Estados Unidos, ou seja, as árvores menores crescem mais que árvores maiores (o aumento a

taxa de crescimento é menos que proporcional ao tamanho das árvores) as árvores grandes capturam proporcionalmente menos luz do que árvores pequenas (Fernández-Tschieder et al., 2020).

Árvores menores também podem reduzir a eficiência de árvores maiores em povoamentos heterogêneos em 10-15%, independente da APAR (Ryan et al., 2010). Plantios para criar árvores uniformes e espaçadas reduz a concorrência por recursos entre as árvores para menos de 5% (Luu et al., 2013), mesmo em povoamentos onde as árvores são de tamanho semelhante e mesma área foliar, a disponibilidade de nutrientes pode causar a diferença de até três vezes na eficiência de crescimento (GE) (Binkley, 2004).

Le Maire et al. (2019) estudando a absorção de luz, eficiência do uso luz e produtividade de 16 genótipos em diferentes espécies de eucalipto ao longo de uma rotação de seis anos no Brasil indicaram que a diferenças no tamanho da folha, área de folhagem por árvore, distribuição espacial da área da folha dentro do dossel e dimensões da copa foram observadas entre os genótipos, resultando em diferentes capacidades de absorção de luz. Os mesmos autores encontram diferenças grandes de produtividade e LUE entre os genótipos durante toda a rotação.

Diferenças nas estruturas e tipos de copa são constantemente utilizados para reconhecer padrões consistentes da influência da competição nas copas de povoamentos florestais (Barbosa et al., 2021; Resende et al., 2018; Uria-Diez and Pommerening, 2017). As copas estreitas das árvores, como no caso do genótipo C3 sofrem menos competição do que as árvores com copas largas, genótipo OP. No entanto, a mortalidade quando já instalada faz com que as árvores sobreviventes tenham mais espaço para crescerem, como observado nos baixos índices de competição de Gini do genótipo OP nas parcelas dos EUA. Por isso, é mais interessante avaliar a competição antes que a mortalidade se instale, principalmente em espécies de crescimento lento (Cordonnier and Kunstler, 2015). A competição entre as árvores dentro das parcelas é resultado tanto das diferenças no desenvolvimento das árvores quanto da heterogeneidade espacial criada pela mortalidade de algumas árvores (Fernández-Tschieder and Binkley, 2018b). Os genótipos com copa ampla fecham o dossel primeiro que os genótipos de copa estreita, permitindo menor entrada de luz para desenvolvimento de plantas daninhas, o que reduz a aplicação de procedimentos de controle de mato competição com produtos químicos ou mecanizados, principalmente em regiões com relevo desuniforme, como acontece na região do sítio BRA.

Na ecologia da produção a LUE apresenta diferentes padrões em função do aumento do tamanho das árvores dentro das parcelas (Binkley et al., 2010). Nesse estudo, o primeiro padrão

verificado foi do crescimento de biomassa do fuste aumentando (com o aumento do tamanho da árvore dentro das parcelas) menos do que o aumento do APAR, resultando em um LUE em declínio. O segundo foi o aumento do crescimento combinado em 1:1 com aumento no APAR, com uma LUE constante (Binkley et al., 2010). Por fim, os aumentos no crescimento do fuste são mais expressivos do que a APAR ou a LUE, de modo que ambos os fatores contribuem para o maior crescimento por árvores maiores.

A representação da estrutura 3D de copas do MAESTRA foi flexível aos diferentes tipos de copa e representou as diferenças da área foliar explicando grande parte da variação na APAR para os genótipos em cada sítio. Outros estudos apontaram o mesmo resultado avaliando genótipos diferentes e recomendaram as simulações com esse modelo por representar vários tipos de copas de árvores e por ser rápido o suficiente para simular APAR sobre rotações inteiras (Charbonnier et al., 2013; Gspaltl et al., 2013; le Maire et al., 2019).

As informações desse estudo estão vinculadas a meia rotação de *P. taeda* no Brasil e EUA, os resultados obtidos podem auxiliar nas simulações de desbaste de povoamentos, na aplicação de desrama e nas escolhas de espaçamentos e materiais genéticos. Além disso, contribuem no entendimento do crescimento de plantios de *P. taeda* e nas tomadas de decisões em relação as mudanças climáticas. Interações complexas entre efeitos genéticos e ambientais podem ter um impacto significativo nos ganhos operacionais e de produtividade esperados para cada interação silvicultural.

5 CONCLUSÃO

A eficiência do uso da luz dos genótipos de *Pinus taeda* é semelhante no Brasil e nos Estados Unidos, em que as árvores com maior espaço de crescimento possuem maior área foliar, maior absorção de luz e biomassa do fuste. Os genótipos clonais são mais eficientes no uso da luz nos espaçamentos fechados do que as variedades de polinização aberta no Brasil.

No espaçamento aberto, há um intenso crescimento, com o acúmulo de fotoassimilados destinados à formação da copa e do sistema radicular. Nos espaçamentos fechados, com o fechamento das copas, existe maior concentração de nutrientes especialmente no tronco.

O aumento linear da eficiência do uso da luz com o incremento em biomassa do fuste está relacionado à baixa competição e ao aumento do espaçamento entre as árvores. A absorção fotossinteticamente ativa absorvida é a variável que melhor explicou as diferenças no crescimento em biomassa do fuste das árvores entre Brasil e Estados Unidos.

REFERÊNCIAS

- Aguiar, V. H. de. Effects of Silvicultural Intensity, Genetics, and Planting Density on Above and Belowground Carbon Allocation of Loblolly Pine (*Pinus taeda*). Dissertação (Mestrado). Faculty of North Carolina State University. North Carolina, EUA. 2018.
- Albaugh, T.J., Fox, T.R., Maier, C.A., Campoe, O.C., Rubilar, R.A., Cook, R.L., Raymond, J.E., Alvares, C.A., Stape, J.L., 2018. A common garden experiment examining light use efficiency and heat sum to explain growth differences in native and exotic *Pinus taeda*. For Ecol Manage 425, 35–44. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.033>
- Albaugh, T.J., Maier, C.A., Campoe, O.C., Yáñez, M.A., Carbaugh, E.D., Carter, D.R., Cook, R.L., Rubilar, R.A., Fox, T.R., 2020. Crown architecture, crown leaf area distribution, and individual tree growth efficiency vary across site, genetic entry, and planting density. Trees - Structure and Function 34, 73–88. <https://doi.org/10.1007/S00468-019-01898-3/TABLES/5>
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., de Moraes Gonçalves, J.L., Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorologische Zeitschrift 22, 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Barbosa, L.O., Finger, C.A.G., Costa, E.A., Campoe, O.C., Schons, C.T., 2021. Using crown characterisation variables as indicators of the vigour, competition and growth of Brazilian pine. Southern Forests: a Journal of Forest Science 83, 240–253. <https://doi.org/10.2989/20702620.2021.1978825>
- Binkley, D., 2004. A hypothesis about the interaction of tree dominance and stand production through stand development. For Ecol Manage 190, 265–271. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.10.018>
- Binkley, D., Campoe, O.C., Gspaltl, M., Forrester, D.I., 2013. Light absorption and use efficiency in forests: Why patterns differ for trees and stands. For Ecol Manage 288, 5–13. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.002>
- Binkley, D., Stape, J.L., Bauerle, W.L., Ryan, M.G., 2010. Explaining growth of individual trees: Light interception and efficiency of light use by Eucalyptus at four sites in Brazil. For Ecol Manage 259, 1704–1713. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2009.05.037>
- Campoe, O.C., Munhoz, J.S.B., Alvares, C.A., Carneiro, R.L., de Mattos, E.M., Ferez, A.P.C., Stape, J.L., 2016. Meteorological seasonality affecting individual tree growth in forest plantations in Brazil. For Ecol Manage 380, 149–160. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2016.08.048>
- Campoe, O.C., Stape, J.L., Albaugh, T.J., Lee Allen, H., Fox, T.R., Rubilar, R., Binkley, D., 2013. Fertilization and irrigation effects on tree level aboveground net primary production, light interception and light use efficiency in a loblolly pine plantation. For Ecol Manage 288, 43–48. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.05.026>
- Charbonnier, F., le Maire, G., Dreyer, E., Casanoves, F., Christina, M., Dauzat, J., Eitel, J.U.H., Vaast, P., Vierling, L.A., Roupsard, O., 2013. Competition for light in heterogeneous canopies: Application of MAESTRA to a coffee (*Coffea arabica* l.) agroforestry system. Agric For Meteorol 181, 152–169. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.07.010>

- Cordonnier, T., Kunstler, G., 2015. The Gini index brings asymmetric competition to light. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 17, 107–115. <https://doi.org/10.1016/J.PPEES.2015.01.001>
- Cordonnier, T., Smadi, C., Kunstler, G., Courbaud, B., 2019. Asymmetric competition, ontogenetic growth and size inequality drive the difference in productivity between two-strata and one-stratum forest stands. *Theor Popul Biol* 130, 83–93. <https://doi.org/10.1016/J.TPB.2019.07.001>
- Costa, E.A., Finger, C.A.G., Hess, A.F., 2016. Modelagem do incremento em área transversal de árvores de crescimento livre de *Araucaria angustifolia*. *Revista Brasileira de Biometria* 34, 522–532.
- del Río, M., Condés, S., Pretzsch, H., 2014. Analyzing size-symmetric vs. size-asymmetric and intra- vs. inter-specific competition in beech (*Fagus sylvatica* L.) mixed stands. *For Ecol Manage* 325, 90–98. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.03.047>
- Díaz Villa, M.V.E., Cristiano, P.M., de Diego, M.S., Rodríguez, S.A., Efron, S.T., Bucci, S.J., Scholz, F., Goldstein, G., 2022. Do selective logging and pine plantations in humid subtropical forests affect aboveground primary productivity as well as carbon and nutrients transfer to soil? *For Ecol Manage* 503, 119736. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2021.119736>
- Dobner, M., Campoe, O.C., 2019. Meteorological effects on 30-years-grown *Pinus taeda* under a gradient of crown thinning intensities in southern Brazil. *For Ecol Manage* 453, 117624. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2019.117624>
- Farris, F.A., 2010. The Gini Index and Measures of Inequality. *The American Mathematical Monthly* 117, 851. <https://doi.org/10.4169/000298910x523344>
- Fernández-Tschieder, E., Binkley, D., 2018a. Linking competition with Growth Dominance and production ecology. *For Ecol Manage* 414, 99–107. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.052>
- Fernández-Tschieder, E., Binkley, D., 2018b. Linking competition with Growth Dominance and production ecology. *For Ecol Manage* 414, 99–107. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.052>
- Fernández-Tschieder, E., Binkley, D., Bauerle, W., 2020. Production ecology and reverse growth dominance in an old-growth ponderosa pine forest. *For Ecol Manage* 460, 117891. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117891>
- Ferrere, P.; Lupi, A. M.; B., T. Crecimiento del *Pinus radiata* sometido a diferentes tratamientos de raleo y poda en el sudeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Bosque*. v. 36, n. 3, p.423-434, 2015. 10.4067/S0717-92002015000300009
- Forrester, D.I., 2021. Does individual-tree biomass growth increase continuously with tree size? *For Ecol Manage* 481, 118717. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2020.118717>
- Forrester, D.I., 2019. Linking forest growth with stand structure: Tree size inequality, tree growth or resource partitioning and the asymmetry of competition. *For Ecol Manage* 447, 139–157. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.053>

- Forrester, D.I., Ammer, C., Annighöfer, P.J., Barbeito, I., Bielak, K., Bravo-Oviedo, A., Coll, L., del Río, M., Drössler, L., Heym, M., Hurt, V., Löf, M., den Ouden, J., Pach, M., Pereira, M.G., Plaga, B.N.E., Ponette, Q., Skrzyszewski, J., Sterba, H., Svoboda, M., Zlatanov, T.M., Pretzsch, H., 2018. Effects of crown architecture and stand structure on light absorption in mixed and monospecific *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests along a productivity and climate gradient through Europe. *Journal of Ecology* 106, 746–760. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12803>
- Forrester, D.I., Collopy, J.J., Beadle, C.L., Baker, T.G., 2012. Interactive effects of simultaneously applied thinning, pruning and fertiliser application treatments on growth, biomass production and crown architecture in a young *Eucalyptus nitens* plantation. *For Ecol Manage* 267, 104–116. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.039>
- Forrester, D.I., Rodenfels, P., Haase, J., Härdtle, W., Leppert, K.N., Niklaus, P.A., von Oheimb, G., Scherer-Lorenzen, M., Bauhus, J., 2019. Tree-species interactions increase light absorption and growth in Chinese subtropical mixed-species plantations. *Oecologia* 191, 421–432. <https://doi.org/10.1007/S00442-019-04495-W/FIGURES/5>
- FPC, *Forest Productivity Cooperative*. <https://forestproductivitycoop.net/> (acessado 02 de julho de 2022).
- Fréchette, E., Chang, C.Y.Y., Ensminger, I., 2016. Photoperiod and temperature constraints on the relationship between the photochemical reflectance index and the light use efficiency of photosynthesis in *Pinus strobus*. *Tree Physiol* 36, 311–324. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv143>
- Gspaltl, M., Bauerle, W., Binkley, D., Sterba, H., 2013. Leaf area and light use efficiency patterns of Norway spruce under different thinning regimes and age classes. *For Ecol Manage* 288, 49–59. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.044>
- Gyenge, J., Fernández, M.E., 2014. Patterns of resource use efficiency in relation to intra-specific competition, size of the trees and resource availability in ponderosa pine. *For Ecol Manage* 312, 231–238. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2013.09.052>
- Hincapie, G.R., 2020. Fluxos e alocação de carbono de cinco genótipos de *Pinus taeda* com diferentes ideótipos de copa. Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho,” Botucatu.
- Horst-Heinen, T.Z., Dalmolin, R.S.D., ten Caten, A., Moura-Bueno, J.M., Grunwald, S., Pedron, F. de A., Rodrigues, M.F., Rosin, N.A., da Silva-Sangoi, D.V., 2021. Soil depth prediction by digital soil mapping and its impact in pine forestry productivity in South Brazil. *For Ecol Manage* 488, 118983. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2021.118983>
- Ishii, H., Asano, S., 2010. The role of crown architecture, leaf phenology and photosynthetic activity in promoting complementary use of light among coexisting species in temperate forests. *Ecol Res* 25, 715–722. <https://doi.org/10.1007/s11284-009-0668-4>
- Kondo, M., Ichii, K., Ueyama, M., 2015. Impact of anomalous climates on carbon allocation to biomass production of leaves, woody components, and fine roots in a cool-temperate deciduous forest. *Agric For Meteorol* 201, 38–50. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.11.005>

- le Maire, G., Guillemot, J., Campoe, O.C., Stape, J.-L., Laclau, J.-P., Nouvellon, Y., 2019. Light absorption, light use efficiency and productivity of 16 contrasted genotypes of several *Eucalyptus* species along a 6-year rotation in Brazil. For Ecol Manage 449, 117443. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.06.040>
- 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. For Ecol Manage 288, 31–42. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2012.03.005>
- Li, S., Yang, G., Yan, J., Wu, D., Hou, Y., Diao, Q., Zhou, Y., 2018. Polysaccharide structure and immunological relationships of RG-I pectin from the bee pollen of *Nelumbo nucifera*. Int J Biol Macromol 111, 660–666. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2018.01.015>
- Luu, T.C., Binkley, D., Stape, J.L., 2013. Neighborhood uniformity increases growth of individual *Eucalyptus* trees. For Ecol Manage 289, 90–97. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.09.033>
- Mao, L., Zhang, L., Zhao, X., Liu, S., van der Werf, W., Zhang, S., Spiertz, H., Li, Z., 2014. Crop growth, light utilization and yield of relay intercropped cotton as affected by plant density and a plant growth regulator. Field Crops Res 155, 67–76. <https://doi.org/10.1016/J.FCR.2013.09.021>
- Medlyn, B. E. A MAESTRO Retrospective. (Click to Download) In “Forests at the Land-Atmosphere Interface”, eds. M Mencuccini, J Moncrieff, K McNaughton, and J Grace. CABI Publishing. 2004.
- Neaves, C.M., Aust, W.M., Bolding, M.C., Barrett, S.M., Trettin, C.C., Vance, E., 2017. Loblolly pine (*Pinus taeda* L.) productivity 23 years after wet site harvesting and site preparation in the lower Atlantic coastal plain. For Ecol Manage 401, 207–214. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.07.007>
- Nelson, A.S., Wagner, R.G., Day, M.E., Fernandez, I.J., Weiskittel, A.R., Saunders, M.R., 2016. Light absorption and light-use efficiency of juvenile white spruce trees in natural stands and plantations. For Ecol Manage 376, 158–165. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2016.06.019>
- Norman J.M., Welles J.M. Radiative transfer in an array of canopies. Agron. J. 75: 481-488.1983.
- Oswalt, S.N., Smith, W.B., Miles, P.D., Pugh, S.A., 2019. Forest Resources of the United States, 2017. <https://doi.org/10.2737/WO-GTR-97>
- Pretzsch, H., Forrester, D.I., Rötzer, T., 2015. Representation of species mixing in forest growth models: A review and perspective. Ecol Modell 313, 276–292. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.06.044>
- R Core Team, 2022. R Core Team R: A Language and Environment for Statistical computing R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (2022).
- RBCS, 2018. Revista Brasileira de Solos. <https://www.rbcjournal.org/pt-br/tabela-de-equivalencia-de-parcelamento-de-solo/> (acessado 02 de setembro de 2022).

- Resende, R.T., Soares, A.A.V. v, Forrester, D.I., Marcatti, G.E., dos Santos, A.R., Takahashi, E.K., e Silva, F.F., Grattapaglia, D., Resende, M.D. v., Leite, H.G., 2018. Environmental uniformity, site quality and tree competition interact to determine stand productivity of clonal Eucalyptus. For Ecol Manage 410, 76–83.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.12.038>
- Ryan, M.G., Stape, J.L., Binkley, D., Fonseca, S., Loos, R.A., Takahashi, E.N., Silva, C.R., Silva, S.R., Hakamada, R.E., Ferreira, J.M., Lima, A.M.N., Gava, J.L., Leite, F.P., Andrade, H.B., Alves, J.M., Silva, G.G.C., 2010. Factors controlling Eucalyptus productivity: How water availability and stand structure alter production and carbon allocation. For Ecol Manage 259, 1695–1703.
<https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2010.01.013>
- Souza, B.M., Aguiar, A.V. de, Dambrat, H.M., Galucha, S.C., Tambarussi, E.V., Sestrem, M.S.C. da S., Tomigian, D.S., Freitas, M.L.M., Venson, I., Torres-Dini, D., Longui, E.L., 2022. Effects of previous land use on genotype-by-environment interactions in two loblolly pine progeny tests. For Ecol Manage 503, 119762.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119762>
- Uria-Diez, J., Pommerening, A., 2017. Crown plasticity in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) as a strategy of adaptation to competition and environmental factors. Ecol Modell 356, 117–126. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.03.018>
- Wang, Y.P., Jarvis, P.G., 1990. Description and validation of an array model — MAESTRO. Agric For Meteorol 51, 257–280. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(90\)90112-J](https://doi.org/10.1016/0168-1923(90)90112-J)
- Waring, R., Landsberg, J., Linder, S., 2016. Tamm Review: Insights gained from light use and leaf growth efficiency indices. For Ecol Manage.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.023>
- Yáñez, M.A., Fox, T.R., Seiler, J.R., 2015. Early growth responses of loblolly pine varieties and families to silvicultural intensity. For Ecol Manage 356, 204–215.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.07.013>
- Yáñez, M.A., Seiler, J.R., Fox, T.R., 2017. Crown physiological responses of loblolly pine clones and families to silvicultural intensity: Assessing the effect of crown ideotype. For Ecol Manage 398, 25–36. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2017.05.002>
- Yao, H., Zhang, Y., Yi, X., Zuo, W., Lei, Z., Sui, L., Zhang, W., 2017. Characters in light-response curves of canopy photosynthetic use efficiency of light and N in responses to plant density in field-grown cotton. Field Crops Res 203, 192–200.
<https://doi.org/10.1016/J.FCR.2016.12.018>
- Zhao, D., Kane, M., Markewitz, D., Teskey, R., Clutter, M., 2015. Additive Tree Biomass Equations for Midrotation Loblolly Pine Plantations. Forest Science 61, 613–623.
<https://doi.org/10.5849/forsci.14-193>

ARTIGO 3

Manuscrito adaptado à revista *Forest Ecology and Management*

Modelagem da absorção e eficiência do uso da luz de plantios de *Pinus taeda* L. com variáveis do povoamento

RESUMO: O crescimento da árvore é influenciado pela disponibilidade de luz, captura de luz e a eficiência da luz capturada é convertida em crescimento. Esses fatores são influenciados pela estrutura do povoamento, idade, condições ambientais e podem ser modificados com tratamentos silviculturais. A absorção de radiação fotossinteticamente ativa (APAR) e eficiência de uso de luz (LUE) são importantes em modelos baseados em processos e nos estudos de ecologia da produção. Diante disso, o objetivo do estudo foi propor uma modelagem da APAR e LUE provenientes de uma parametrização do modelo MAESTRA em função de variáveis do povoamento de plantios de *Pinus taeda* L. do Brasil e Estados Unidos. A base de dados utilizada foi proveniente de duas áreas experimentais, sítio do Brasil (BRA) e Estados Unidos (EUA). O experimento foi delineado em parcelas sub-subdivididas, com 81 parcelas no BRA e 63 parcelas nos EUA, considerando 2 genótipos de *P. taeda*, (clone C3, polinização aberta OP) plantados em 2 espaçamentos contrastantes (2,4 x 6, 8m; e 2,4 x 2,2 m), instalados em 2011 no município de Rio Negrinho, no estado de Santa Catarina (BRA) e em 2009 na Carolina do Norte (EUA). Para a modelagem foram selecionadas variáveis do povoamento e climáticas. O modelo de APAR incluiu no modelo monomolecular as variáveis área basal (G) e diâmetro quadrático médio (dg). No modelo de LUE foram selecionadas as variáveis número de árvores por hectare (N/ha), altura dominante (HD) e o índice de uniformidade PV50. Cenários foram simulados e mostram que o aumento da APAR ocorre com aumento de G e dg. A LUE aumenta com HD e N/ha e reduz com o PV50. A abordagem metodológica apresentada é a primeira que incluiu variáveis do inventário florestal em parâmetros que são utilizados na ecologia da produção e em modelos baseados em processos.

Palavras-chave: Modelos híbridos; APAR, LUE, modelos baseados em processos, ecologia da produção; Pinus.

1 INTRODUÇÃO

As alterações no sistema climático afetam o crescimento das plantações florestais e a produção de madeira, principalmente mudanças repentinas e drásticas que ameaçam a sobrevivência, biodiversidade, distribuição e estrutura dos ecossistemas florestais (Brandão et

al., 2022; Keenan, 2015; Restrepo et al., 2022). Essas alterações no clima causam implicações econômicas diretas à proprietários de florestas, na gestão de investimentos florestais, empresas de produtos florestais e consumidores em geral. Mais importante ainda, as respostas da produtividade florestal às mudanças no clima variam espacialmente devido às diferenças do sítio florestal (Augustynczik et al., 2017; Gonzalez-Benecke et al., 2017; Mekonnen et al., 2016).

Os modelos baseados em processos (MBP) são vistos como as principais ferramentas para entender como as mudanças no clima estão alterando a dinâmica de crescimento das florestas, pois conseguem prever a produção do ecossistema usando variáveis edafoclimáticas (Restrepo et al., 2022). A vantagem dos MBP sobre os modelos empíricos ou estatísticos é que eles são construídos com base em processos e interações explícitas dos ecossistemas florestais que descrevem não apenas a demografia e a estrutura do povoamento, mas também os ciclos de carbono, água e nutrientes (Busing et al., 2007; Landsberg and Waring, 1997; Santiago-García et al., 2020). Com isso, é possível fazer simulações de diferentes cenários climáticos ou fertilização, para entender efeitos de seca e/ou do aumento nas concentrações de CO₂ na atmosfera e identificar os elementos que restringem o crescimento, além da possibilidade de uso em áreas onde não existem plantios (Almeida et al., 2004; Lu et al., 2015; Subedi and Fox, 2016).

A parametrização e simulações dos MBPs exige diversas variáveis e parâmetros que determinam o comportamento de uma série de processos interativos, entretanto nem sempre esses parâmetros são bem conhecidos, além disso variam regionalmente com as procedências e condições de crescimento (de Oliveira et al., 2018; Santiago-García et al., 2020). Dentre esses parâmetros e variáveis que são calculadas nos modelos estão a APAR (*Absorbed Photosynthetically Active Radiation*) e LUE (*Light Use Efficiency*, Eficiência do Uso da Luz) (Caldeira et al., 2020; Marsden et al., 2013).

A APAR é a absorção da Radiação Fotossinteticamente Ativa recebida e refletida nos sítios florestais pelas árvores dentro da faixa espectral de 400–700 nm, sendo de vital importância em muitos processos biológicos e físicos, como a síntese de clorofila e fotossíntese de plantas (Feng et al., 2018; Kováč et al., 2022; le Maire et al., 2019). A LUE expressa a eficiência com que as copas das árvores convertem a energia do sol na energia química armazenada nos produtos da fotossíntese, principalmente carboidratos, medidos pela biomassa do fuste (Fréchette et al., 2016; Waring et al., 2016).

Alguns modelos baseados em processos como o 3-PG *Physiological Principles in Predicting Growth* model (Landsberg and Waring, 1997) e G'day (*Generic Decomposition and*

Yield) (Comins and McMurtrie, 1993) estimam o crescimento das plantas através da assimilação de carbono, tendo a fotossíntese como processo inicial. Assim, utilizam a APAR e a LUE do dossel para estimar a produtividade primária bruta (GPP) (Caldeira et al., 2020; Landsberg and Waring, 1997). Um outro modelo dessa mesma categoria é o MAESPA (Duursma and Medlyn, 2012) que simula fluxos de energia, água e carbono nos ecossistemas florestais nos níveis de árvore e povoamento. O MAESPA acopla um modelo de absorção de radiação do dossel florestal em escala de árvores e ecofisiologia (MAESTRA) (Medlyn, 2004; Wang; Jarvis, 1990) e um modelo de balanço hídrico (SPA, Soil–Plant–Atmosphere) (Williams et al., 2001). Diferente do 3-PG e do G'day, o MAESTRA é um modelo que emprega uma matriz de copas de árvores para calcular a APAR difusa e dispersa das folhas.

A APAR é influenciada diretamente pelas propriedades da vegetação, como estrutura do dossel e o estado da vegetação (Albaugh et al., 2018; Binkley et al., 2010; Zheng et al., 2018). Esta variável pode ser medida por meio de sensores quânticos que são limitados quanto a utilização em locais de dossel aberto, estimada a partir de dados de sensoriamento remoto e por simulações com o modelo MAESTRA (Alton, 2016; Campoe et al., 2013a; le Maire et al., 2019).

Nos últimos anos, a junção de variáveis climáticas e ecofisiológicas com informações dos inventários florestais tem se mostrado útil melhorando as estimativas e projeção dos modelos empíricos. No estudo de Scolforo et al. (2016), em povoamentos com diferentes clones de eucaliptos plantados em diferentes regiões do Brasil, a inclusão da variável chuva na modelagem da altura dominante proporcionou aumento na precisão. Liu et al. (2020), em árvores da espécie *Larix gmelinii* nas montanhas do Grande Khingan na China, também observaram que a incorporação de variáveis climáticas que expressam a temperatura média anual e as chuvas melhoraram o desempenho de um modelo afilamento do tronco. Nos plantios de *Pinus taeda* no sudeste dos Estados Unidos, Thapa e Burkhart (2015) mostraram que incluir variáveis edafoclimáticas em modelos de mortalidade apresentaram pouca vantagem, mas que em alguns casos essas variáveis podem ser úteis.

Considerando o exposto, além de variáveis climáticas e edáficas, a inclusão da disponibilidade de nitrogênio e taxas de fotossíntese também podem melhorar as estimativas dos modelos empíricos (Santiago-García et al., 2020). Algumas outras modificações devem fornecer uma estrutura que sirva de base para modelar processos e testar hipóteses fisiológicas relacionadas ao crescimento, usando as informações do povoamento. Seguindo essa abordagem de integração entre modelos empíricos e variáveis ecofisiológicas, uma alternativa ainda não estudada é a junção de variáveis do povoamento com parâmetros ecofisiológicos dos modelos

baseados em processos. Assim, o objetivo desse trabalho foi propor uma modelagem da APAR e LUE provenientes de uma parametrização do modelo MAESTRA em função de variáveis do povoamento de plantios de *Pinus taeda* L. do Brasil e Estados Unidos.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Local de estudo

As áreas de estudo fazem parte do projeto “Impacto do espaçamento e silvicultura em materiais genéticos de *Pinus taeda* com distintas arquiteturas de copa”, conhecido como RW20 que faz parte da rede de experimentos da FPC (*Forest Productivity Cooperative*, <https://forestproductivitycoop.net/>). Esse experimento foi replicado em dois sítios, sendo um na região nativa de *P. taeda* no sudeste dos Estados Unidos (EUA) na Floresta Estadual de *Bladen Lakes*, Carolina do Norte (NC) ($34,83133^\circ$, $-78,5873^\circ$), e o outro no extremo superior da produtividade do *P. taeda* exótico no mundo que fica localizado no Brasil, na cidade de Rio Negrinho, no estado de Santa Catarina (SC) ($-26,1904805^\circ$, $-49,49631^\circ$) (Fig. 1).

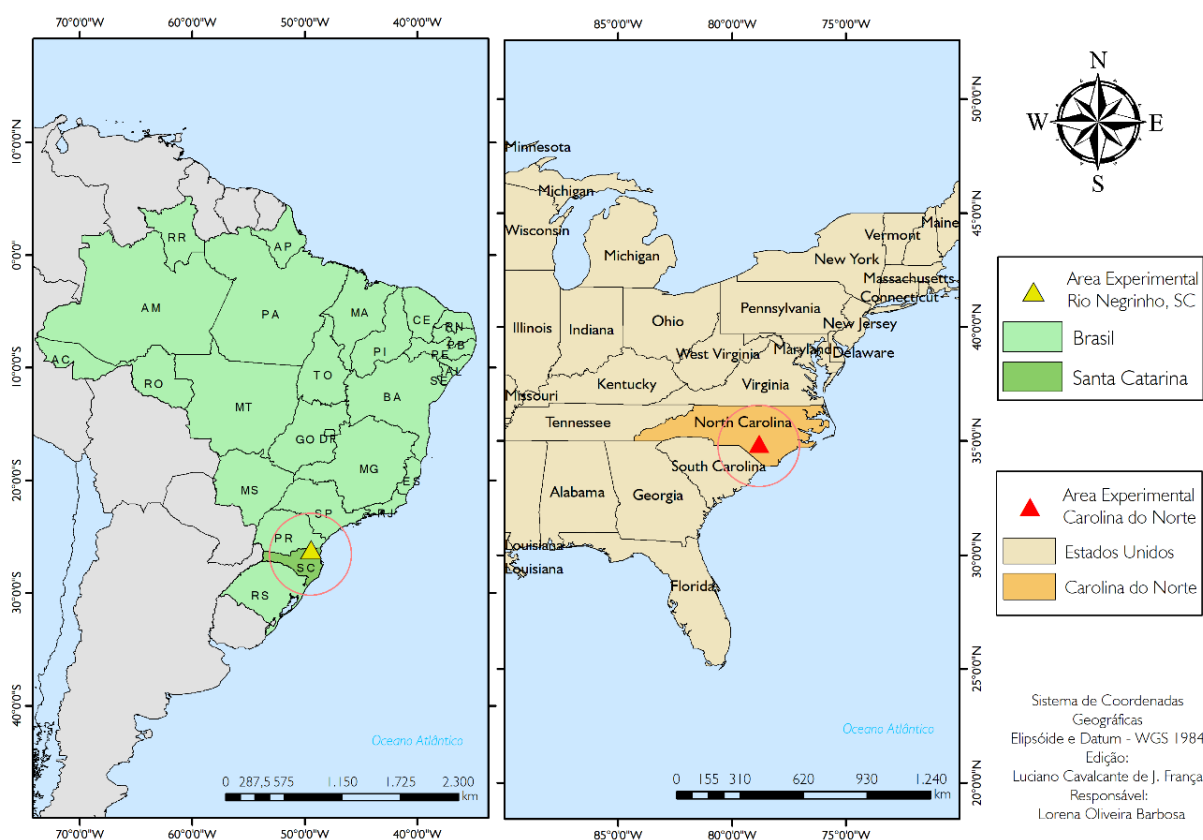


Fig.1 Localização da área experimental nos sítios do Brasil e Estados Unidos.

O clima no BRA segundo Koppen é Cfb - Mesotérmico subtropical úmido e no EUA, na planície costeira atlântica da Carolina do Norte, o clima predominante Cfa – Clima subtropical úmido. As temperaturas médias para esses locais são de 16,8 °C e 16,5 °C com precipitações médias anuais de 1.625 mm e 1.144mm, respectivamente (Albaugh et al., 2018; Alvares et al., 2013).

De acordo com a classificação americana, no sítio BRA os solos são bem drenados, Típicos Inceptisols e Hapludults. No sítio EUA, os solos são Ultisols pouco drenados Típicos Paleaquults de argila fina, siliciosa, semiactiva e térmica (Albaugh et al., 2018). Na classificação brasileira de solos essas são características dos Cambissolos de textura argilosa e de solos Argissolos e mal drenados, respectivamente (RBCS, 2018).

2.2 Experimento e base de dados

O experimento é um delineamento *split-split-plot* (parcelas sub-subdivididas), com dois níveis de tratamentos silviculturais, operacionais ou normal (SN - práticas silviculturais, preparo químico e o controle de ervas daninhas) e intensivos (SI – SN + controle de ervas daninhas até o fechamento do dossel e adubação c/ 150 kg/ha de superfosfato triplo durante o primeiro ano após plantio). Cada parcela de tratamento conta com seis subparcelas que incluem seis genótipos de *P. taeda*, plantados em dois espaçamentos: aberto (A) (BRA - 2,4 x 6,8 m, 613 árv/ha; EUA – 3,66 x 4,42 m, 618 árv/ha) e fechado (B) (BRA -2,4 x 2,2 m, 1894 árv/ha; EUA 3,66 x 1,47 m, 1853 árv/ha) (Fig. 2), os quais foram instalados em 2011 no sítio BRA e em 2009 nos EUA (Fig. 2)

		Genótipo C3		Genótipo OP	
Tratamento Silvicultural Sistema Normal (SN)	Repetição 1	A	F	A	F
	Repetição 2	A	F	A	F
	Repetição 3	A	F	A	F
Tratamento Silvicultural Sistema Intensivo (SI)	Repetição 1	A	F	A	F
	Repetição 2	A	F	A	F
	Repetição 3	A	F	A	F

Fig. 2 Croqui ilustrativo das parcelas do experimento que foram utilizadas no estudo no sítio BRA e EUA. A = Espaçamento aberto, B = Espaçamento fechado.

Os genótipos foram classificados quanto ao tipo de copa, sendo selecionada uma variedade clonal (C3, copa estreita) e uma família de polinização cruzada (*Open Pollinated* - OP, copa ampla) (Fig. 3), pois representavam os extremos no comprimento e largura da copa entre todas as entradas genéticas com base em medições anuais de todas as árvores. Para avaliar a competição efetiva entre as árvores foram utilizados apenas os dados do tratamento silvicultural intensivo, excluindo assim, a competição com plantas daninhas.

No sítio Brasil cada parcela dos tratamentos possui 81 árvores (9 linhas x 9 pontos de plantio) e nos EUA são 63 árvores (7 linhas x 9 pontos de plantios). No total cada sítio possui 12 parcelas e dentro de cada parcela existe outra parcela de medição com 25 árvores (5 x 5) sem influência das árvores adjacentes das parcelas. Isso permite a amostragem destrutiva nas árvores localizadas fora da parcela de medição.

2.3 Radiação Fotossinteticamente Ativa Absorvida (APAR), Incremento em biomassa do fuste (WNPP) e Eficiência do Uso da Luz (LUE)

A estimativa e simulação da absorção de radiação (APAR) em nível de árvore individual foi realizada com o modelo MAESTRA (Bauerle et al., 2004; Medlyn et al., 2004; Wang; Jarvis, 1990), um modelo ecofisiológico tridimensional desenvolvido para estimar absorção de radiação, fotossíntese e transpiração no nível de árvore individual, considerando a influência do auto-sombreamento das acículas dentro de uma copa e das copas de árvores vizinhas. O foco do estudo é o nível de absorção de luz, portanto os parâmetros fotossíntese foliar, condutância estomática e respiração permaneceram constantes durante as simulações.

A biomassa do fuste produzida nos anos de estudo é denominada como produtividade primária líquida da madeira/fuste, termo em inglês *Wood Net Primary Production – WNPP*. A equação alométrica de biomassa do fuste para as áreas experimentais (Eq. 1) foi ajustada antes do presente estudo (Tabela 1) por Albaugh *et al.* (2018) seguindo a metodologia de Zhao et al. (2015).

$$B_f = b_1 * dap^{b_2} * ht^{b_3} + \varepsilon \quad (1)$$

Em que: B_f = biomassa do fuste; B_i = parâmetros a serem estimados. Demais variáveis foram mencionadas anteriormente.

Tabela 1

Coefficientes e erro dos modelos de biomassa do fuste para os sítios Brasil (BRA) e Estados Unidos (EUA).

Sítio	Genótipo	Coefficientes	RMSE
-------	----------	---------------	------

		b ₁	b ₂	b ₃	
BRA	C3	0,0416	1,7979	0,7435	2,99
	OP	0,0399			
EUA	C3	0,0452			
	OP	0,0435			

Em que: RMSE= Raíz quadrada do erro médio.

A eficiência do uso de luz (LUE, g / MJ) foi calculada para cada sítio pelo incremento corrente anual do fuste (WNPPi, g árv⁻¹ período⁻¹), na idade de seis anos (BRA) e oito anos (EUA) dividido pela soma acumulada da APAR diária (MJ árv⁻¹ período⁻¹), nas respectivas idades e sítios.

2.4 Caracterização dos dados

As variáveis dendrométricas diâmetro à altura de 1,3 m (dap), altura total (ht), altura de copa (hc – diferença entre altura total e altura de inserção da copa), mortalidade, danos e doenças foram mensurados anualmente para cada árvore. Variáveis do povoamento foram calculadas por parcela, sendo elas: média e o coeficiente de variação do dap, ht, volume e hc; os diâmetros localizados nos percentis 10, 63 e 93; diâmetro quadrático médio (dg), altura dominante (HD) pelo conceito de Assmann (1970); número de árvores por hectare (N/ha), área basal (G), índice de uniformidade de McTague e Bailey (1987) (Eq. 2), PV50 (Equação 3) (Tabela 2).

$$iu_{jk} (cm^{-1}) = \frac{1}{(dap_p63_{jk} - dap_p10_{jk})} \quad (2)$$

Em que: iu_{jk} = índice de uniformidade; dap_p63_{jk} : dap (cm) localizado no percentil 63 da j-ésima parcela na idade k; dap_p10_{jk} : dap (cm) localizado no percentil 10 da j-ésima parcela na idade k. Demais variáveis foram descritas anteriormente.

$$PV50 = \frac{\sum_{k=1}^{n/2} V_{ij}}{\sum_{k=1}^n V_{ij}} \quad (3)$$

Em que: PV50 = Porcentagem acumulada do volume individual das 50% menores árvores da parcela; V_{ij} : volume individual da parcela i na idade j; n = número de árvores ordenadas (da menor para a maior).

Adicionalmente, os dados meteorológicos de temperatura (mínima, média e máxima), umidade relativa e precipitação foram obtidos da estação do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) Rio Negrinho A862 e na estação *Turnbull Creek, Nortn Carolina* (NTUR), com

entradas horárias. Esses dados também foram utilizados para caracterizar os sítios na modelagem da APAR e LUE (Tabela 2).

Tabela 2

Estatística descritiva das variáveis utilizadas para modelagem da APAR e LUE de povoamentos de *Pinus taeda*.

Variáveis	Min	Med	Max
APAR (GJ período ⁻¹)	6,05	25,46	53,92
LUE (g / MJ)	0,21	0,68	0,96
WNPP kg	9,22	20,02	35,69
dap (cm)	14,45	17,09	19,92
ht (m)	7,87	9,18	11,48
volume (m ³)	0,07	0,10	0,14
hc (m)	4,94	6,91	8,88
cv_dap (cm)	0,11	0,20	0,33
cv_ht (m)	0,07	0,16	0,32
cv_v (m ³)	0,23	0,38	0,50
cv_hc (m)	0,12	0,21	0,34
HD (m)	8,03	9,61	11,48
N/ha (árvores/ha ⁻¹)	122,07	748,67	1853,00
G (m ² ha ⁻¹)	0,17	1,25	2,63
dg (cm)	14,75	17,46	20,34
pc_10 (cm)	8,64	13,32	17,30
pc_63 (cm)	15,24	18,08	24,40
pc_93 (cm)	17,48	20,87	25,10
índice_unif (cm ⁻¹)	0,09	0,24	0,59
Volume_50_menores (m ³)	0,29	1,87	4,05
PV50	0,28	0,36	0,48
temp_ar (° C)	16,93	17,06	17,18
ppt (mm)	0,12	0,14	0,15
umidade %	82,42	84,69	86,96
temp_med (° C)	16,56	17,09	17,61
temp_min (° C)	11,25	11,89	12,53
temp_max (° C)	22,77	23,94	25,11

2.4 Modelagem da APAR e LUE

No processo de construção dos modelos de APAR e LUE, a escolha das covariáveis foi ponderada entre considerações como: a forma do modelo, o poder explicativo, o número de variáveis independentes e despesa de mensurá-las. A seleção das covariáveis seguiu três etapas: i) análise da correlação de Pearson (Eq. 4) entre as variáveis independentes (APAR e LUE) com todas as variáveis do povoamento; ii) teste de inclusão das variáveis e de suas transformações,

(logaritmo neperiano e potência) e operadores matemáticos de multiplicação e divisão entre as variáveis; iii) análise da multicolinearidade pela *Variance Inflation Factor* (Fator de Inflação da Variância) (VIF), sendo considerado que os valores superiores a 10 induziriam à inclusão de variáveis desnecessárias no modelo (Draper e Smith, 1966) e dos sinais dos coeficientes.

$$\rho = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2} \sqrt{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2}} \quad (4)$$

Em que: ρ : Correlação de Pearson; x_i : valor observado de x ; \bar{x} : média dos valores observados de x ; y_i : valor observado de y ; \bar{y} : média dos valores observados de y ; n : número de observações.

Diante da característica não linear dos dados de APAR foi avaliado a inclusão das variáveis no modelo monomolecular (Eq. 5), devido ao seu potencial explicativo dos processos biológicos por detrás das expressões matemáticas, ou seja, seu realismo de crescimento biológico. A estimativa dos parâmetros foi realizada por meio do método dos quadrados mínimos, utilizando o método iterativo de *Levenberg-Marquardt* e o pacote *minpack.lm* para obter a convergência. Para os valores iniciais do ajuste do modelo foi utilizado Algoritmo Genético com pacote *GA*, tamanho da população entre 1000 e 1500 e interação entre 600 e 800.

$$y_i = A(1 - \emptyset * \exp^{kt}) + \varepsilon \quad (5)$$

Em que: y_i = Radiação Fotossinteticamente Ativa Absorvida (APAR); A = valor assintótico; k = média relativa da taxa de crescimento; t = tempo; \emptyset = parâmetro a ser estimado sem importância biológica.

O modelo de LUE seguiu tendência linear e foi avaliado a adição de uma variável dummy para os genótipos, onde os dados C3 e OP corresponderam, respectivamente, a variável dummy 0 e 1. A interação da variável dummy foi testada com cada variável do modelo e a significância avaliada pelo teste t para $\alpha=0,05$, além disso os pressupostos da regressão linear também foram considerados. Todas as análises estatísticas propostas neste trabalho foram realizadas no software R (R CORE TEAM, 2019).

2.5 Critérios de avaliação dos modelos

A qualidade e desempenho dos modelos foram avaliadas considerando o critério de informação Bayesiana (BIC), coeficiente de determinação (R^2 , Eq. 6), raiz do erro quadrático médio (RMSE, Eq. 7), erro médio absoluto (MAE, Eq. 8) e erro absoluto em porcentagem

médio (MAPE, Eq. 9). Além disso, gráficos de resíduos e gráficos dos valores observados e valores estimados também foram gerados.

i. Coeficiente de determinação (R^2)

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (Y_i - \hat{Y}_i)^2}{\sum_{i=1}^n (Y_i - \bar{Y})^2} \quad (6)$$

ii. Raiz do erro quadrático médio (RMSE)

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (Y_i - \hat{Y}_i)^2}{n}} \quad (7)$$

iii. Erro médio absoluto (MAE)

$$MAE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n |Y_i - \hat{Y}_i| \quad (8)$$

iv. Erro absoluto em porcentagem médio (MAPE)

$$MAPE = \frac{1}{n} \left(\sum_{i=1}^n \left[\left| \frac{Y_i - \hat{Y}_i}{Y_i} \right| \right] \right) \times 100 \quad (9)$$

Em que: Y_i = variável independente observada (APAR ou LUE), \hat{Y}_i = variável independente estimada (APAR ou LUE); n = número de observações.

2.6 Análise de cenários

A fim de entender o comportamento dos modelos de cada variável selecionada, após o ajuste, foi realizada simulações de cenários variando a amplitude de valores. Os dados de entrada inicial e final de cada um desses cenários foram baseadas na em valores máximos, médios e mínimos da base dados. Para a visualização dos cenários foram gerados gráficos no software “Sigmaplot” 14.0.

3 RESULTADOS

3.1 Modelo de APAR

A análise de correlação entre as variáveis potenciais para descrever a APAR (Fig. 2) permitiu identificar as variáveis G ($r^2 = 0,921$), idade ($r^2 = -0,73$), dg ($r^2 = 0,725$), volume das 50% menores árvores ($r^2 = 0,921$) e temperatura máxima ($r^2 = -0,732$), apresentando correlação alta pela classificação de Callegari-Jacques (2003).

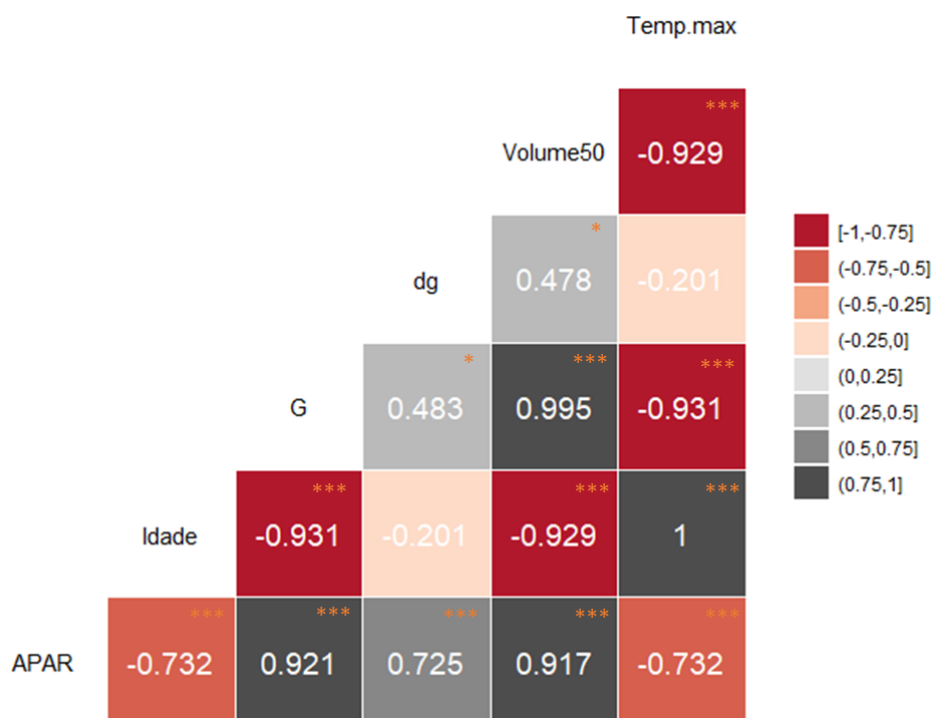


Fig.2 Correlação das variáveis do povoamento para modelagem da APAR de *Pinus taeda*. Vomule50 = Volume das 50% menores árvores da parcela, Temp.max = temperatura máxima. * Correlações significativas $\alpha=0,1$; *** $\alpha<0,0001$.

A segunda etapa de teste de inclusão das variáveis e suas transformações no modelo monomolecular resultou no modelo de APAR da equação 10, incluindo as variáveis dg e G. Os parâmetros estimados e as estatísticas do modelo estão apresentados na Tabela 3. Todos os parâmetros foram significativos para $\alpha=0,05$.

$$APAR = A * (1 - \exp^{\gamma * G}) + \varepsilon \quad (10.1)$$

$$A = (\varnothing_0 + \varnothing_1 * dg) \quad (10.2)$$

Em que: as variáveis foram definidas anteriormente.

Tabela 3

Valores estimados dos parâmetros do modelo de APAR e estatísticas de avaliação.

Parâmetros	Valor estimado	RMSE	RMSE %	MAE	MAPE %
\varnothing_0	-71,0781				
\varnothing_1	6,3473	2,7759	10,90	2,1816	11,17
γ	-0,9901				

O gráfico de resíduo (Fig. 3) apresentou alguns pontos com superestimativas e subestimativas dos valores, o que pode ser ocasionado devido o restrito número de observações. O gráfico de valores observados x estimados (Fig. 3) demonstraram o comportamento preciso nos valores iniciais, mas nota-se ausência de valores entre 30 GJ e 40 GJ. No geral, o modelo apresenta erros sem tendências.

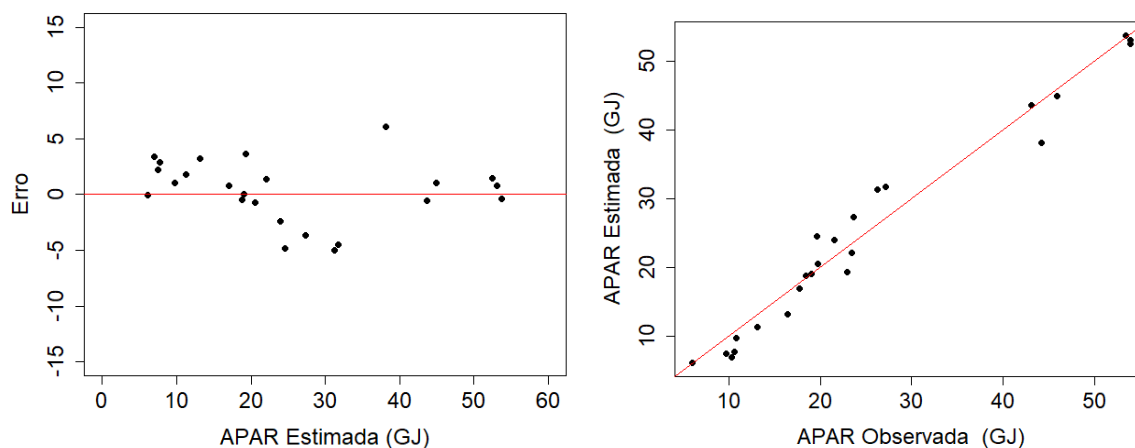


Fig.3 Gráfico de resíduos e dos valores observados x estimados do modelo de APAR.

3.2.1 Análise de cenários

O cenário criado para avaliar o comportamento da APAR foi com variações nos valores de G e dg (Fig 4). A entrada inicial dos valores de G foram $0,5 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ e a final $2,5 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ com amplitude $0,5 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$. O dg variou de 12 cm a 20 cm com amplitude de 2,0 cm. A APAR apresentou aumento proporcional com a área basal, entretanto, nota-se que quando G passa de $1,0 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ as retas começam a se aproximar, com diferença de 15,54 % entre as retas de APAR de $G = 1,5 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ e $G = 2,5 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ com $dg = 20 \text{ cm}$ (Fig 4A).

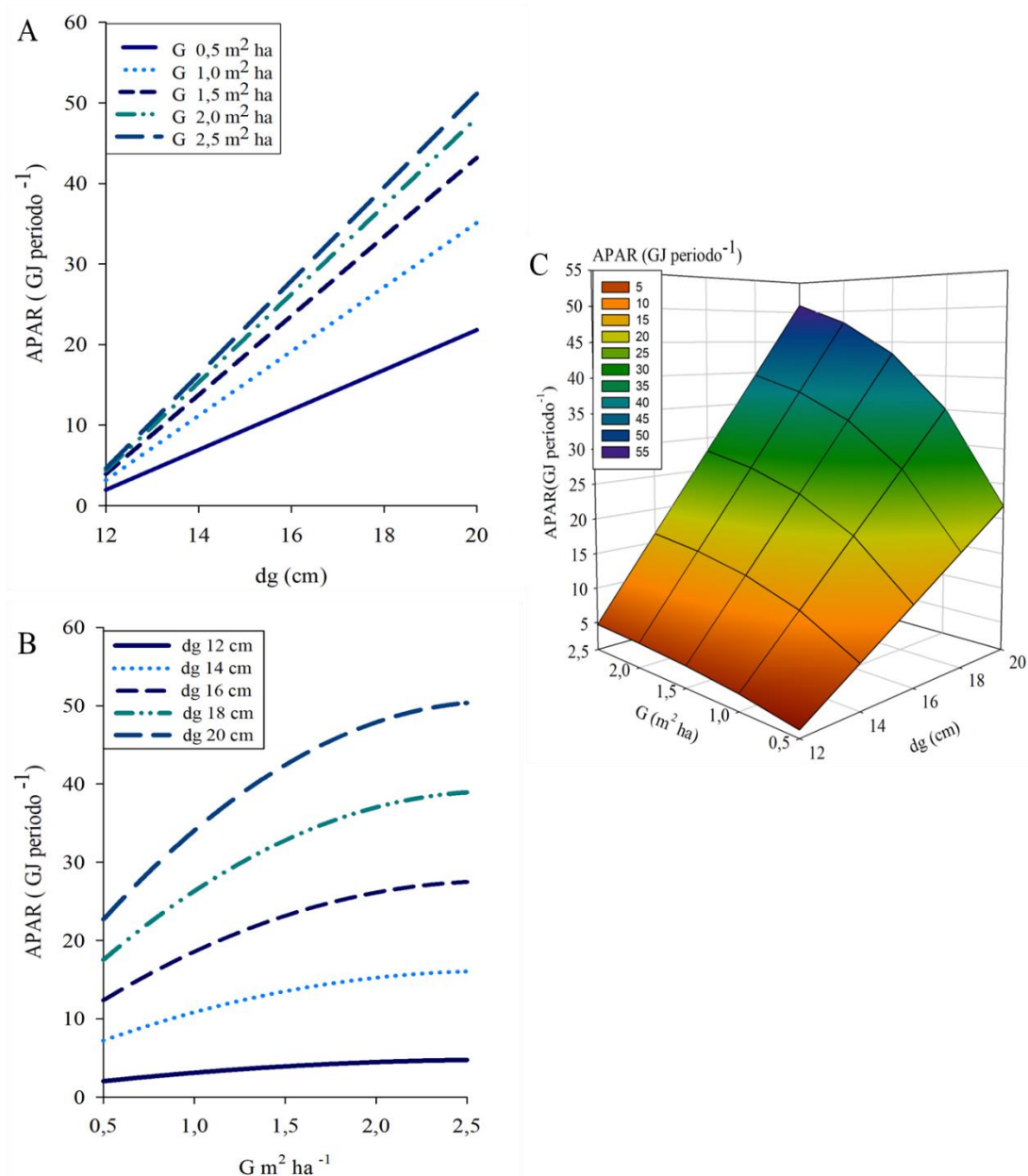


Fig 4. APAR estimada considerando diferentes valores de área basal (G) e diâmetro quadrático médio (dg).

Assim como a área basal, a APAR também aumenta quando o dg aumenta. A taxa de aumento dos valores de APAR foi semelhante entre as curvas de dg, com maiores valores nas maiores área basais (Fig. 4B). No entanto, observou-se uma diferença de 90,9 % na APAR entre os diâmetros de 12 cm e 20 cm quando a área basal foi 2,5 m² ha⁻¹. Os maiores valores de dg apresentam comportamento mais exponencial com aumento da APAR à medida que a área basal aumenta do que nos menores valores de dg. Na visualização do gradiente de cores do gráfico 3D (Fig. 4C) é possível observar ambos os comportamentos de G e dg em relação a absorção

de luz, onde área basal possui os maiores valores de APAR à medida que o dg aumenta do que quando o dg aumenta em função área basal.

3.3 Modelo de LUE

A análise de correlação entre as variáveis para descrever a LUE (Figura 5) apresentou as maiores correlações com as variáveis N/ha, HD e PV50. Após a transformações das variáveis foi selecionado a razão entre N/ha e HD.

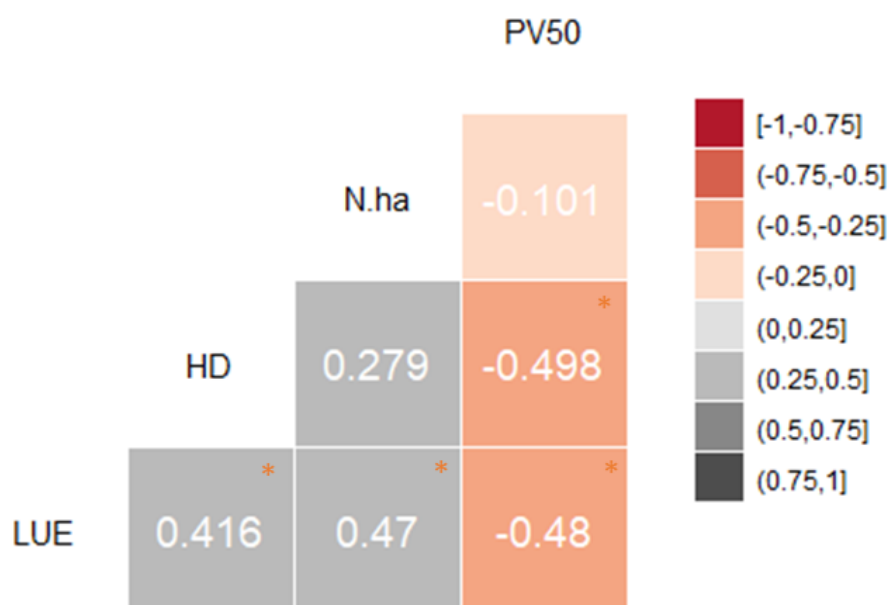


Fig.5 Correlação das variáveis do povoamento para modelagem da APAR de *Pinus taeda*. * Correlações significativas $\alpha=0,05$.

A variável dymmy foi significativa para $\alpha=0,05$ com a variável PV50, resultando no modelo da Eq. 12. Os parâmetros estimados foram consistentes e significativos ao nível de $\alpha=0,05$ e estão apresentados junto com as estatísticas do modelo na Tabela 5. Os parâmetros estimados foram biologicamente coerentes e adequados com as correlações anteriormente apresentadas. O valor de VIF foi 1,001.

$$LUE = B_0 + (B_1 + b_i * Z) * PV50 + B_2 * \frac{N/ha}{HD} + \varepsilon$$

Em que: Z= variável dummy para o genótipo, sendo Z =1 para OP e Z = 0 para C3; b_i :parâmetros da variável dummy. Demais variáveis foram descritas anteriormente.

Tabela 4

Valores estimados dos parâmetros do modelo de LUE e estatísticas de avaliação

Parâmetros	Valor estimado	R^2	RMSE	RMSE %	MAE	MAPE %
B_0	1,2782726					
B_1	-0,9708905	0,7736	0,0864	12,7634	0,0694	10,93
b_i	-0,1782059					
B_2	0,0007630					

A distribuição dos resíduos não apresentou tendências, mas apresentou algumas subestimativas (Fig. 8). O gráfico de valores observados x estimados (Fig. 8) demonstraram o comportamento preciso. Nota-se que existe pontos sujeitos à outliers, mas que para essa modelagem não foram retirados para não reduzir o número de observações.

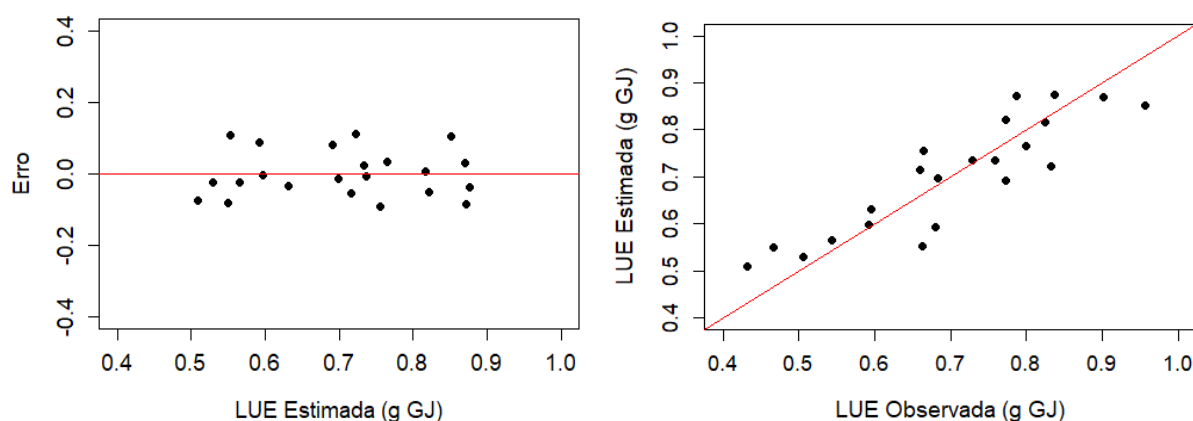


Fig. 8 Gráfico de resíduos e dos valores observados x estimados do modelo de APAR.

3.3.1 Análise de cenários

Na avaliação da relação da altura dominante (HD) com a LUE, o valor de inicial foi 8 m e o final 24 m (Fig. 6), com número de árvores por hectare fixado em 1300 árvores e índice de uniformidade PV50 variando de 0 a 0,5. Observou-se o aumento linear da eficiência do uso da luz conforme aumenta a HD e o PV50, no entanto, o aumento da LUE entre as alturas dominantes diminui após 16 m, visualizado quando as retas se aproximam. Entre 16 m e 24 m a LUE variou cerca de 2,3 %.

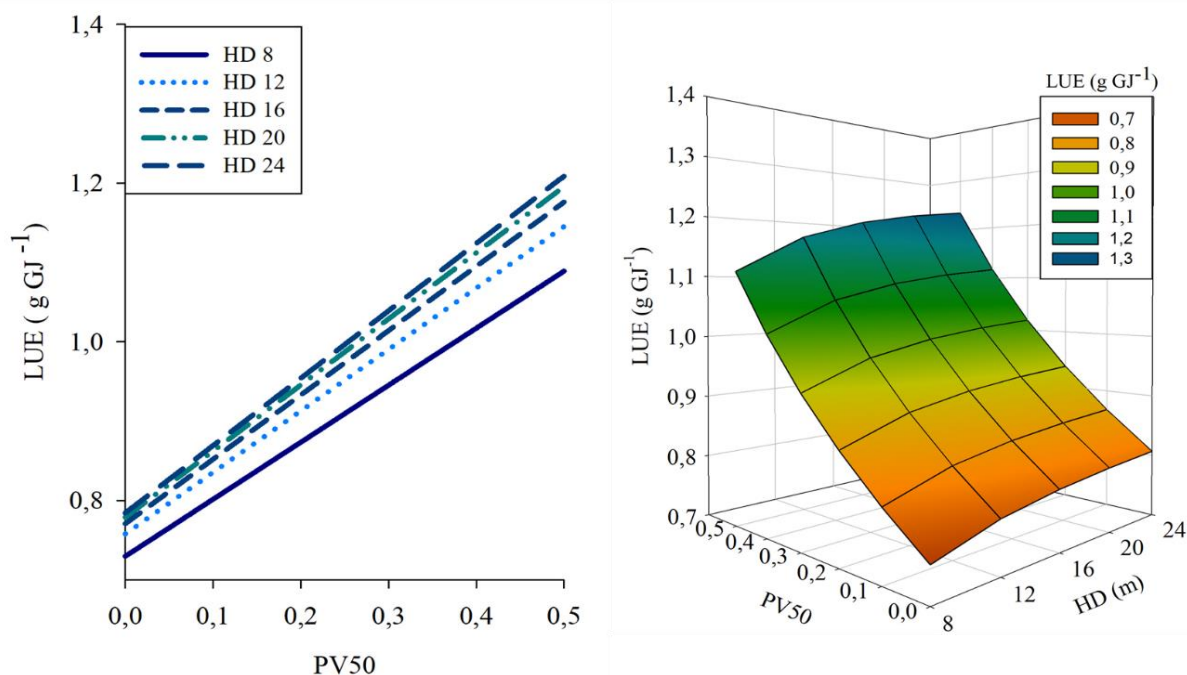


Fig 6. LUE estimada considerando diferentes alturas dominantes (HD).

O cenário criado para avaliar o comportamento da LUE com variações na densidade de plantio através do número de árvores por hectare teve como início 600 e final de 1800 árvores (Fig. 7). Os valores de HD foram constantes em 20 m e o PV50 aumentou de 0 a 0,5. A LUE aumenta proporcionalmente com o número de árvores por hectare, mas reduz a medida em que o PV50 aumenta. Isso também é observado na variação das cores no gráfico 3D em uma mesma faixa de N/ha e na inclinação do plano nos menores valores de PV50.

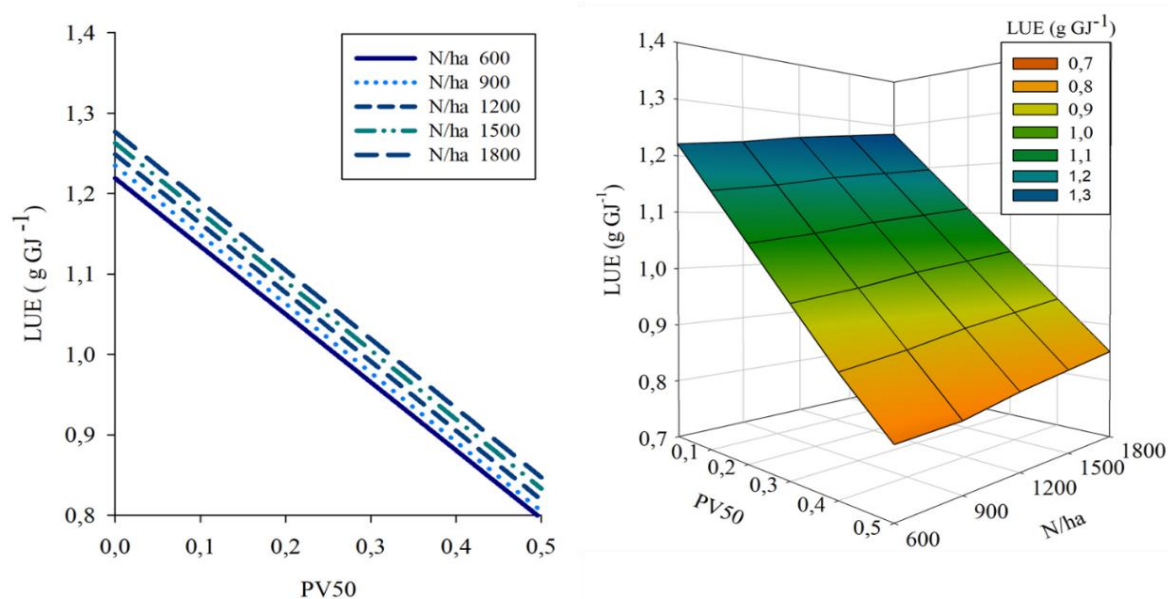


Fig. 7 LUE estimada considerando diferentes número de árvores por hectare (N/ha).

Na simulação da LUE com o PV50, apenas o eixo x foi invertido com relação ao cenário do N/ha (Fig. 8). Conforme esperado a mesma relação foi observada, mas foi evidenciado influência da uniformidade na variação dos valores de eficiência do uso da luz, em média uma redução de $1,16 \text{ g GJ}^{-1}$ para $0,81 \text{ g GJ}^{-1}$ com o aumento do PV50. A relação entre a uniformidade do plantio e eficiência do uso da luz é inversamente proporcional.

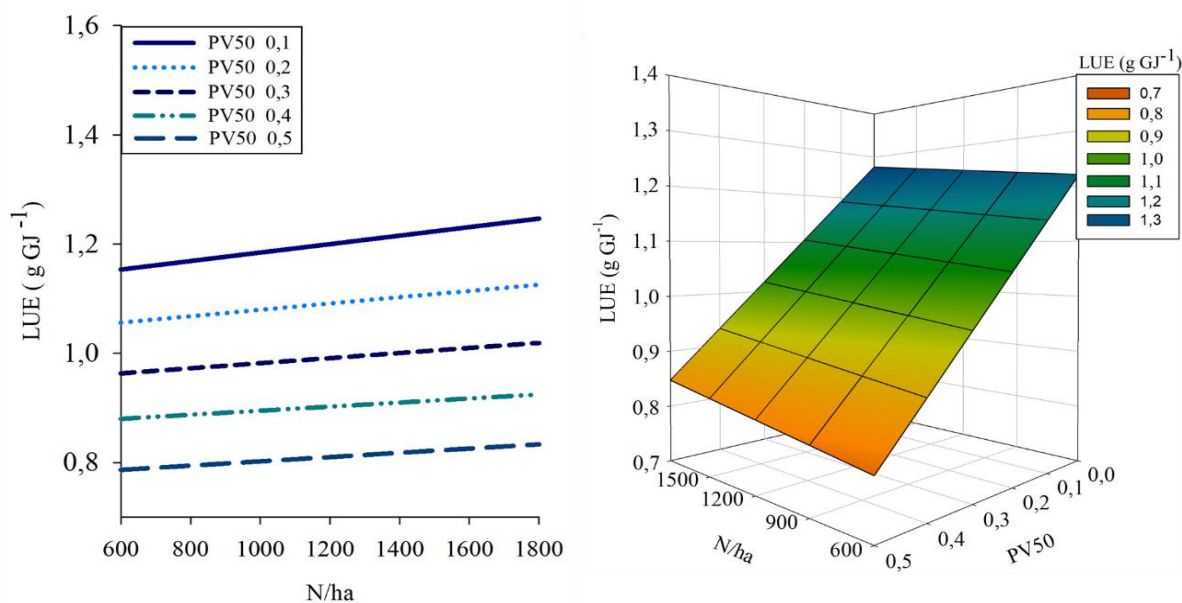


Fig 8. LUE estimada considerando diferentes níveis de uniformidade (PV50).

3.4 Cálculo da WNPP com os modelos de APAR e LUE

Uma estimativa da WNPP foi considerada para avaliar a proposta de modelagem de APAR e LUE. Para isso, foi considerado os valores observados de WNPP estimados pelo modelo de biomassa (Eq.1) nos mesmos períodos das simulações do modelo MAESTRA de cada sítio. Os valores estimados pelos modelos de APAR e LUE foram multiplicados, sendo obtido os valores estimados de WNPP.

O viés entre os valores observados e estimados de WNPP avaliados pelo MAE foram de $4,10 \text{ kg}$ e que correspondem a $24,15\%$. Esses valores foram considerados satisfatórios tendo em vista os erros embutidos das estimativas do modelo de LUE e APAR. O gráfico de resíduo e dos valores observados e estimados de WNPP (Fig. 9) mostram subestimativas dos valores.

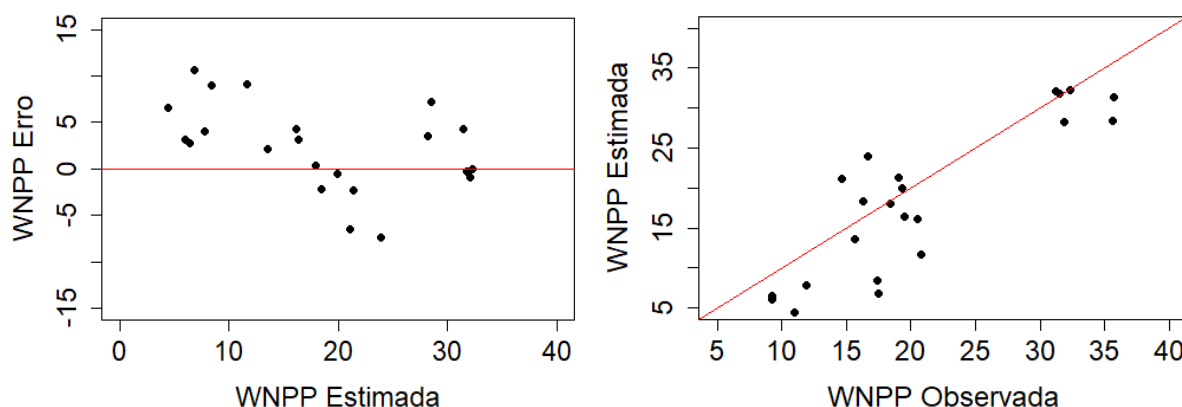


Fig.9 Gráfico de resíduos e dos valores observados x estimados de WNPP.

4 DISCUSSÃO

A inclusão de variáveis do povoamento para estimar a APAR e LUE se mostrou ser uma estratégia viável, pois essas são variáveis de menor custo de mensuração, uma vez que já se encontram em banco de dados das empresas. A disponibilidade e a eficiência com que a luz absorvida é convertida em biomassa são os principais fatores que influenciam o crescimento de árvores em povoamentos florestais (Binkley et al., 2013). Esses fatores podem variar tanto entre biomas, ecossistemas e espécies de plantas, assim como durante a estação de crescimento, devido às limitações ambientais e fisiológicas (Albaugh et al., 2018; Campoe et al., 2013; Forrester, 2014; Forrester et al., 2019, 2018; le Maire et al., 2019).

O índice de área foliar é um dos principais determinantes da capacidade das plantas de absorver a radiação, portanto, é um controle chave na produtividade para ecossistemas terrestres em geral e florestas plantadas especificamente (Kinane et al., 2021; le Maire et al., 2019; Shi and Cao, 1997). Ao longo da rotação, o IAF atinge um pico, sendo fortemente influenciada pela idade. No Brasil houve aumento do IAF do Pinus até o quarto ano após o plantio, sendo que valores mais altos foram mantidos até o nono ano, com decréscimo à medida que a floresta envelheceu (Munhoz et al., 2022). Isso pode explicar a relação inversa da absorção de luz com a idade.

A APAR também está relacionada às características das árvores e das florestas, como estrutura do dossel e estado da vegetação, o que explica a alta correlação da APAR com as variáveis área basal e dg. A área basal e o dg indicam o grau de ocupação do povoamento e está diretamente relacionada com a competição entre as árvores, sendo altamente recomendada em equações hipsométricas e modelos de produção generalizados (Barrios-Trilleras and López-Aguirre, 2020; Bronisz and Mehtatalo, 2020). Nos povoamentos desse estudo foi observado

que em espaçamentos abertos as árvores absorviam mais luz e apresentaram a maior área basal e maior dg. O maior espaço de crescimento faz com que as árvores se tornem mais cônicas aumentando os diâmetros na porção inferior e conseqüentemente a área basal. APAR é teoricamente o melhor preditor de crescimento acima do solo do que índice de área foliar, especialmente para espécies de coníferas que muitas vezes mantêm múltiplos cortes de folhagem e exibem auto sombreamento (Nelson et al., 2016).

A LUE é um parâmetro variável, nesse estudo observou-se uma redução da eficiência com o aumento da altura dominante do povoamento. Em geral, as árvores dominantes produzem mais madeira por unidade de área de folha do que as de categorias intermediárias ou suprimidas (Binkley et al., 2013). Sabe-se que a altura dominante é um indicador de qualidade de sítio em povoamentos de mesma idade, apesar da idade dos plantios serem diferentes, estudos anteriores nessas mesmas áreas experimentais indicaram que os sítios BRA e EUA chegariam ao fechamento do dossel na mesma época (Albaugh et al., 2020). A LUE se mostrou maior com a qualidade do sítio, uma vez que os recursos para o crescimento estão mais disponíveis, porém a taxa de eficiência começou a reduzir após 16 m. A falta de limitação de recursos em sítios de boa qualidade devido à baixa competição ocasionou pequenas reduções nos valores de LUE em florestas de *Picea abies* jovem na Noruega (Gspaltl et al., 2013).

A densidade de plantio influencia o crescimento das árvores individuais e do povoamento, entretanto devido a LUE ser um parâmetro dinâmico observou-se uma redução na eficiência com menor N/ha. Existe dois fatos que podem explicar esse resultado para os sítios em estudo: o primeiro é a menor porcentagem de sobrevivência que ocorreu em parcelas dos EUA, aumentando o espaço de crescimento, e o segundo é a maior proporção de estoque de biomassa de folhas, galhos e raízes nas parcelas com maior densidade. Maiores densidades de plantio estimulam o crescimento em altura, particularmente nos sítios mais produtivos.

A relação de uniformidade de plantios tem apresentado diferentes resultados, alguns estudos mostraram relações negativas entre diversidade de tamanho de árvores e produtividade (Bourdier et al., 2016, Soares et al., 2016, Sun et al., 2018), enquanto outros enfatizam aspectos positivos (por exemplo, Dănescu et al., 2016). Para a espécie de *P. taeda* as diferenças de eficiência do uso da luz entre as árvores grandes e pequenas são menores em relação aos povoamentos de eucalipto (Binkley et al., 2010; Campoe et al., 2013a; Fernández et al., 2011; Fernández-Tschieder et al., 2020).

Os maiores valores LUE em relação à maior densidade de árvores e menor uniformidade é influenciada pela diferença contrastante entre os espaçamentos desse estudo (613 árv/ha e 1883 árv/ha). Esse fato faz com que as árvores nos maiores espaçamentos possuam grandes

áreas foliar com menor competição entre as árvores, fazendo com que os recursos estejam disponíveis de maneira semelhantes entre as árvores.

Os modelos de APAR e LUE com as variáveis do povoamento são maneiras de extrapolação de informações de árvores individual de APAR provenientes de simulações com o modelo MAESTRA, consequente também da LUE. Além disso, é uma forma potencial de agregar modelos baseados em processos, por exemplo MAESTRA e 3-PG, já que essas variáveis utilizadas para obtenção da GPP.

As variáveis do povoamento podem resultar em maior robustez, pois nos modelos baseados em processos as variáveis APAR e LUE necessitam muitas vezes de ajustes nos modificadores de crescimento, como o fisiológico e da temperatura, de forma que não influenciem tão negativa ou positivamente a radiação fotossinteticamente ativa absorvida, a eficiência quântica e a condutância da copa (Caldeira et al., 2020). O uso de variáveis que retratam o estado real do povoamento para determinar a biomassa e suas variáveis correlatas para parametrizar um o modelo como 3-PG possibilita maior proximidade com os dados reais, sem a necessidade de utilizar muitos parâmetros que precisam ser específicos para o local e espécies.

3.4. Avanços e desafios

Os resultados obtidos nesse estudo precisam ser analisados com cautela dada as limitações do banco de dados. Reconhece-se que as variações de local, espaçamentos e genótipos são importantes para a modelagem, os modelos possuem interpretações específicas para a espécie, locais de estudo e banco de dados. No entanto, a metodologia de modelagem proposta é válida e se mostra aplicável em estudos com modelos baseados em processos, ecofisiológicos e na ecologia da produção.

Os cenários criados trazem uma abordagem diferente com relação aos trabalhos comumente elaborados com a absorção e eficiência do uso da luz. Apesar das limitações, os modelos fornecem informações interessantes sobre os efeitos esperados da estrutura da floresta na APAR e LUE, além disso mostra como essas variáveis podem apresentar fortes correlações com variáveis do povoamento, impulsionando estudos futuros de integração com os modelos baseados em processos contribuindo para as discussões sobre opções de sistemas de manejo florestal em diferentes condições edafoclimáticas e ecológicas.

5 CONCLUSÃO

A inserção das variáveis do povoamento (área basal e diâmetro quadrático médio) no modelo monomolecular permitiu estimativas da absorção de radiação fotossinteticamente ativa.

A eficiência do uso da luz possui relação linear com o número de árvores por hectare, altura dominante e a uniformidade do plantio.

Os cenários de simulações foram capazes avaliar a sensibilidade dos modelos propostos de absorção e eficiência do uso da luz a variações das características do povoamento.

A abordagem metodológica apresentada pioneira em incluir variáveis do inventário florestal em parâmetros utilizados na ecologia da produção e em modelos baseados em processos, apresentando potencial de uso futuro e de aperfeiçoamento.

REFERÊNCIAS

- Albaugh, T.J., Fox, T.R., Maier, C.A., Campoe, O.C., Rubilar, R.A., Cook, R.L., Raymond, J.E., Alvares, C.A., Stape, J.L., 2018. A common garden experiment examining light use efficiency and heat sum to explain growth differences in native and exotic *Pinus taeda*. For Ecol Manage 425, 35–44. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.033>
- Albaugh, T.J., Maier, C.A., Campoe, O.C., Yáñez, M.A., Carbaugh, E.D., Carter, D.R., Cook, R.L., Rubilar, R.A., Fox, T.R., 2020. Crown architecture, crown leaf area distribution, and individual tree growth efficiency vary across site, genetic entry, and planting density. Trees - Structure and Function 34, 73–88. <https://doi.org/10.1007/S00468-019-01898-3/TABLES/5>
- Almeida, A.C., Landsberg, J.J., Sands, P.J., Ambrogi, M.S., Fonseca, S., Barddal, S.M., Bertolucci, F.L., 2004. Needs and opportunities for using a process-based productivity model as a practical tool in Eucalyptus plantations. For Ecol Manage 193, 167–177. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2004.01.044>
- Alton, P.B., 2016. The sensitivity of models of gross primary productivity to meteorological and leaf area forcing: A comparison between a Penman–Monteith ecophysiological approach and the MODIS Light-Use Efficiency algorithm. Agric For Meteorol 218–219, 11–24. <https://doi.org/10.1016/J.AGRFORMET.2015.11.010>
- Augustynczyk, A.L.D., Hartig, F., Minunno, F., Kahle, H.P., Diaconu, D., Hanewinkel, M., Yousefpour, R., 2017. Productivity of *Fagus sylvatica* under climate change – A Bayesian analysis of risk and uncertainty using the model 3-PG. For Ecol Manage 401, 192–206. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2017.06.061>
- Barrios-Trilleras, A., López-Aguirre, A.M., 2020. Basal area growth models for *Eucalyptus tereticornis* Smith stands on the Colombian Atlantic coast. Madera y Bosques 26. <https://doi.org/10.21829/myb.2020.2621924>
- Binkley, D., Campoe, O.C., Gspaltl, M., Forrester, D.I., 2013. Light absorption and use efficiency in forests: Why patterns differ for trees and stands. For Ecol Manage 288, 5–13. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.002>
- Binkley, D., Stape, J.L., Bauerle, W.L., Ryan, M.G., 2010. Explaining growth of individual trees: Light interception and efficiency of light use by *Eucalyptus* at four sites in Brazil. For Ecol Manage 259, 1704–1713. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2009.05.037>

- Brandão, D.O., Barata, L.E.S., Nobre, C.A., 2022. The Effects of Environmental Changes on Plant Species and Forest Dependent Communities in the Amazon Region. *Forests* 2022, Vol. 13, Page 466 13, 466. <https://doi.org/10.3390/F13030466>
- Bronisz, K., Mehtätalo, L., 2020. Mixed-effects generalized height–diameter model for young silver birch stands on post-agricultural lands. *For Ecol Manage* 460, 117901. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117901>
- Busing, R.T., Solomon, A.M., McKane, R.B., Burdick, C.A., 2007. Forest Dynamics In Oregon Landscapes: Evaluation and Application of an Individual-Based Model. *Ecological Applications* 17, 1967–1981. <https://doi.org/10.1890/06-1838.1>
- Caldeira, D.R.M., Alvares, C.A., Campoe, O.C., Hakamada, R.E., Guerrini, I.A., Cegatta, Í.R., Stape, J.L., 2020. Multisite evaluation of the 3-PG model for the highest phenotypic plasticity *Eucalyptus* clone in Brazil. *For Ecol Manage* 462, 117989. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117989>
- Campoe, O.C., Stape, J.L., Albaugh, T.J., Lee Allen, H., Fox, T.R., Rubilar, R., Binkley, D., 2013a. Fertilization and irrigation effects on tree level aboveground net primary production, light interception and light use efficiency in a loblolly pine plantation. *For Ecol Manage* 288, 43–48. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.05.026>
- Campoe, O.C., Stape, J.L., Albaugh, T.J., Lee Allen, H., Fox, T.R., Rubilar, R., Binkley, D., 2013b. Fertilization and irrigation effects on tree level aboveground net primary production, light interception and light use efficiency in a loblolly pine plantation. *For Ecol Manage* 288, 43–48. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.05.026>
- Comins, H.N., McMurtrie, R.E., 1993. Long-Term Response of Nutrient-Limited Forests to CO² Enrichment; Equilibrium Behavior of Plant-Soil Models. *Ecological Applications* 3, 666–681. <https://doi.org/10.2307/1942099>
- Draper, N. R.; Smith, H. *Applied regression analysis*. 3.ed. New York, Ed. John Wiley & Sons, 1998. 705 p.
- de Oliveira, C.M.M., Delgado, R.C., de Araújo, E.J.G., de Almeida, A.Q., Rosa, T.C., de Oliveira Júnior, J.F., 2018. Modelo 3-PG na previsão do potencial produtivo de áreas para plantios comerciais de *Eucalyptus* spp. *Ciência Florestal* 28, 249–262. <https://doi.org/10.5902/1980509831580>
- Duursma, R.A., Medlyn, B.E., 2012. MAESPA: A model to study interactions between water limitation, environmental drivers and vegetation function at tree and stand levels, with an example application to [CO₂] × drought interactions. *Geosci Model Dev* 5, 919–940. <https://doi.org/10.5194/gmd-5-919-2012>
- Feng, L., Qin, W., Wang, L., Lin, A., Zhang, M., 2018. Comparison of Artificial Intelligence and Physical Models for Forecasting Photosynthetically-Active Radiation. *Remote Sensing* 2018, Vol. 10, Page 1855 10, 1855. <https://doi.org/10.3390/RS10111855>
- Fernández, M.E., Tschieder, E.F., Letourneau, F., Gyenge, J.E., 2011. Why do *Pinus* species have different growth dominance patterns than *Eucalyptus* species? A hypothesis based on differential physiological plasticity. *For Ecol Manage* 261, 1061–1068. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2010.12.028>

- Fernández-Tschieder, E., Binkley, D., Bauerle, W., 2020. Production ecology and reverse growth dominance in an old-growth ponderosa pine forest. *For Ecol Manage* 460, 117891. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117891>
- Forrester, D.I., 2014. A stand-level light interception model for horizontally and vertically heterogeneous canopies. *Ecol Modell* 276, 14–22. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.021>
- Forrester, D.I., Ammer, C., Annighöfer, P.J., Barbeito, I., Bielak, K., Bravo-Oviedo, A., Coll, L., del Río, M., Drössler, L., Heym, M., Hurt, V., Löf, M., den Ouden, J., Pach, M., Pereira, M.G., Plaga, B.N.E., Ponette, Q., Skrzyszewski, J., Sterba, H., Svoboda, M., Zlatanov, T.M., Pretzsch, H., 2018. Effects of crown architecture and stand structure on light absorption in mixed and monospecific *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests along a productivity and climate gradient through Europe. *Journal of Ecology* 106, 746–760. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12803>
- Forrester, D.I., Rodenfels, P., Haase, J., Härdtle, W., Leppert, K.N., Niklaus, P.A., von Oheimb, G., Scherer-Lorenzen, M., Bauhus, J., 2019. Tree-species interactions increase light absorption and growth in Chinese subtropical mixed-species plantations. *Oecologia* 191, 421–432. <https://doi.org/10.1007/S00442-019-04495-W/FIGURES/5>
- Fréchette, E., Chang, C.Y.Y., Ensminger, I., 2016. Photoperiod and temperature constraints on the relationship between the photochemical reflectance index and the light use efficiency of photosynthesis in *Pinus strobus*. *Tree Physiol* 36, 311–324. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv143>
- Gonzalez-Benecke, C.A., Teskey, R.O., Dinon-Aldridge, H., Martin, T.A., 2017. *Pinus taeda* forest growth predictions in the 21st century vary with site mean annual temperature and site quality. *Glob Chang Biol* 23, 4689–4705. <https://doi.org/10.1111/GCB.13717>
- Gspaltl, M., Bauerle, W., Binkley, D., Sterba, H., 2013. Leaf area and light use efficiency patterns of Norway spruce under different thinning regimes and age classes. *For Ecol Manage* 288, 49–59. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.044>
- Keenan, R.J., 2015. Climate change impacts and adaptation in forest management: a review. *Ann For Sci* 72, 145–167. <https://doi.org/10.1007/S13595-014-0446-5/TABLES/2>
- Kinane, S.M., Montes, C.R., Albaugh, T.J., Mishra, D.R., 2021. A Model to Estimate Leaf Area Index in Loblolly Pine Plantations Using Landsat 5 and 7 Images. *Remote Sensing* 2021, Vol. 13, Page 1140 13, 1140. <https://doi.org/10.3390/RS13061140>
- Kováč, D., Ač, A., Šigut, L., Peñuelas, J., Grace, J., Urban, O., 2022. Combining NDVI, PRI and the quantum yield of solar-induced fluorescence improves estimations of carbon fluxes in deciduous and evergreen forests. *Science of The Total Environment* 829, 154681. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2022.154681>
- Landsberg, J.J., Waring, R.H., 1997. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning, Landsberg, R.H. *Waringr Forest Ecology and Management*.
- le Maire, G., Guillemot, J., Campoe, O.C., Stape, J.-L., Laclau, J.-P., Nouvellon, Y., 2019. Light absorption, light use efficiency and productivity of 16 contrasted genotypes of

- several Eucalyptus species along a 6-year rotation in Brazil. For Ecol Manage 449, 117443. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.06.040>
- Liu, Y., Trancoso, R., Ma, Q., Yue, C., Wei, X., Blanco, J.A., 2020. Incorporating climate effects in *Larix gmelinii* improves stem taper models in the Greater Khingan Mountains of Inner Mongolia, northeast China. For Ecol Manage 464, 118065. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118065>
- Lu, Y., Coops, N., Wang, T., Wang, G., 2015. A Process-Based Approach to Estimate Chinese Fir (*Cunninghamia lanceolata*) Distribution and Productivity in Southern China under Climate Change. Forests 6, 360–379. <https://doi.org/10.3390/f6020360>
- Marsden, C., Nouvellon, Y., Laclau, J.P., Corbeels, M., McMurtrie, R.E., Stape, J.L., Epron, D., le Maire, G., 2013. Modifying the G'DAY process-based model to simulate the spatial variability of Eucalyptus plantation growth on deep tropical soils. For Ecol Manage 301, 112–128. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.039>
- Mekonnen, Z.A., Grant, R.F., Schwalm, C., 2016. Contrasting changes in gross primary productivity of different regions of North America as affected by warming in recent decades. Agric For Meteorol 218–219, 50–64. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2015.11.016>
- Nelson, A.S., Wagner, R.G., Day, M.E., Fernandez, I.J., Weiskittel, A.R., Saunders, M.R., 2016. Light absorption and light-use efficiency of juvenile white spruce trees in natural stands and plantations. For Ecol Manage 376, 158–165. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.019>
- RBCS, 2018. Revista Brasileira de Solos. <https://www.rbcjournal.org/pt-br/tabela-de-equivalencia-de-parcelamento-de-solo/> (acessado 02 de setembro de 2022).
- Restrepo, H.I., Montes, C.R., Bullock, B.P., Mei, B., 2022. The effect of climate variability factors on potential net primary productivity uncertainty: An analysis with a stochastic spatial 3-PG model. Agric For Meteorol 315, 108812. <https://doi.org/10.1016/J.AGRFORMET.2022.108812>
- Santiago-García, W., Ángeles-Pérez, G., Quiñonez-Barraza, G., de los Santos-Posadas, H.M., Rodríguez-Ortiz, G., 2020. Avances y perspectivas en la modelación aplicada a la planeación forestal en México. Madera y Bosques 26. <https://doi.org/10.21829/myb.2020.2622004>
- Scolforo, H.F., de Castro Neto, F., Scolforo, J.R.S., Burkhart, H., McTague, J.P., Raimundo, M.R., Loos, R.A., da Fonseca, S., Sartório, R.C., 2016. Modeling dominant height growth of eucalyptus plantations with parameters conditioned to climatic variations. For Ecol Manage 380, 182–195. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.001>
- Shi, K., Cao, Q. v., 1997. Predicted leaf area growth and foliage efficiency of loblolly pine plantations. For Ecol Manage 95, 109–115. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00022-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00022-4)
- Subedi, S., Fox, T.R., 2016. Modeling repeated fertilizer response and one-time midrotation fertilizer response in loblolly pine plantations using FR in the 3-PG process model. For Ecol Manage 380, 90–99. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.040>

- Thapa, R., Burkhart, H.E., 2015. Modeling Stand-Level Mortality of Loblolly Pine (*Pinus taeda* L.) Using Stand, Climate, and Soil Variables. *Forest Science* 61, 834–846. <https://doi.org/10.5849/FORSCI.14-125>
- Wang, Y.P., Jarvis, P.G., 1990. Description and validation of an array model — MAESTRO. *Agric For Meteorol* 51, 257–280. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(90\)90112-J](https://doi.org/10.1016/0168-1923(90)90112-J)
- Waring, R., Landsberg, J., Linder, S., 2016. Tamm Review: Insights gained from light use and leaf growth efficiency indices. *For Ecol Manage* 379, 232–242. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.023>
- Williams, M., Bond, B.J., Ryan, M.G., 2001. Evaluating different soil and plant hydraulic constraints on tree function using a model and sap flow data from ponderosa pine. *Plant Cell Environ* 24, 679–690. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00715.x>
- Zheng, Y., Zhang, L., Xiao, J., Yuan, W., Yan, M., Li, T., Zhang, Z., 2018. Sources of uncertainty in gross primary productivity simulated by light use efficiency models: Model structure, parameters, input data, and spatial resolution. *Agric For Meteorol* 263, 242–257. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.08.003>