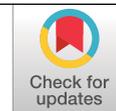


ESTRUCTURA Y DISTRIBUCIÓN LUMÍNICA EN EL DOSEL DE DOS PROGENIES DE CAFÉ CON ÁNGULOS FOLIARES DIFERENTES

Carlos Andrés Unigarro Muñoz *, Jhon Félix Trejos Pinzón **, José Ricardo Acuña Zornosa ***

Unigarro, C. A., Trejos Pinzón, J. F., & Acuña-Zornosa, J. R. (2021). Estructura y distribución lumínica en el dosel de dos progenies de café con ángulos foliares diferentes. *Revista Cenicafé*, 72(1), e72104. <https://doi.org/10.38141/10778/72104>



En cultivos perennes, incluido el café, son pocos los estudios que asocian el ángulo de inclinación foliar con la estructura y la distribución lumínica presente en el dosel. En el presente estudio se determinaron las diferencias en la estructura y la distribución teórica de la luz en el dosel de dos progenies de café con ángulos foliares diferentes. En la Estación Experimental Naranjal de Cenicafé (Caldas, Colombia), se evaluaron plantas de *Coffea arabica* L. con cuatro años sembrados, con una densidad de 6.668 plantas/ha, de las progenies CU1911 (hojas de inclinación vertical) y CX2391 (hojas de inclinación horizontal). Se midieron siete variables estructurales asociadas al follaje y siete respecto al tallo, y se midieron nueve variables en tres perfiles del árbol. Los parámetros de las funciones Elipsoidal y Beta, coeficiente de extinción, fracción de intercepción de la radiación e índice de área foliar iluminado se estimaron matemáticamente. Las comparaciones se realizaron con la prueba t o U de Mann-Whitney ($\alpha = 0,05$) entre genotipos y con la prueba Duncan ($\alpha = 0,05$) entre perfiles. Características como el tamaño de la hoja, el número de hojas y en menor grado la altura de la planta, presentan cambios que podrían asociarse con la distribución lumínica (coeficiente de extinción) dentro del dosel, y esta con el ángulo foliar. La fracción de intercepción de la radiación y el índice de área foliar iluminado sugieren diferentes desempeños teóricos fotosintéticos. El crecimiento en las ramas no se asoció con el gradiente lumínico.

Palabras clave: *Coffea arabica* L., hojas, ramas, tamaño, coeficiente de extinción.

CANOPY STRUCTURE AND LIGHT DISTRIBUTION OF TWO COFFEE PROGENIES WITH DIFFERENT LEAF ANGLES

There are few studies about perennial crops, including coffee, that relate leaf inclination angle to canopy structure and light distribution. In this study, the differences between structure and theoretical light distribution in the canopy of two coffee progenies with different leaf angles were determined. At the Cenicafé's Naranjal Experiment Station of (Caldas, Colombia), four-year old *Coffea arabica* L. plants at a planting density of 6,668 plants/ha of the progenies CU1911 (vertically inclined leaves) and CX2391 (horizontally inclined leaves) were evaluated. Seven structural variables associated with foliage and seven associated with stem were measured; nine out of these 14 variables were measured in three profiles of the tree. The Ellipsoidal and Beta functions parameters, extinction coefficient, radiation interception fraction and illuminated leaf area index were mathematically estimated. The comparisons were made with the t-test or Mann-Whitney U test ($\alpha = 0.05$) between genotypes and with the Duncan test ($\alpha = 0.05$) between profiles. Characteristics such as leaf size, number of leaves and, to a lesser extent, plant height, show changes that could prove association with light distribution (extinction coefficient) within canopy as well as with leaf angle. The radiation interception fraction and the illuminated leaf area index suggest different theoretical photosynthetic performances. Branch growth was not associated with the light gradient.

Keywords: *Coffea arabica* L., leaves, branches, size, extinction coefficient.

* Investigador Científico I. Disciplina de Fisiología Vegetal, Centro Nacional de Investigaciones de Café, Cenicafé. Manizales, Caldas, Colombia. <https://orcid.org/0000-0002-7344-3211>

** Asistente de Investigación. Disciplina de Experimentación, Cenicafé. <https://orcid.org/0000-0003-2349-2856>

*** Investigador Científico III. Disciplina de Fisiología Vegetal, Cenicafé. <https://orcid.org/0000-0001-6935-2264>



La estructura del dosel influye notablemente en la intercepción de la radiación en las plantas, al regular la distribución de la luz dentro del dosel (Bai et al., 2016). El método clásico para simular la distribución de la luz dentro del dosel envuelve funciones matemáticas basadas en la ley de Beer-Lambert, usando parámetros como el coeficiente de extinción y el índice de área foliar (LAI) (Zhang et al., 2015). En cultivos de plantas frutales las características estructurales como: dimensiones de la planta, forma de la copa, ángulos de ramas y LAI, han sido evaluadas para mejorar la intercepción de la luz (McFadyen et al., 2004; Palmer et al., 1992; Rosell & Sanz, 2012; Tang et al., 2019). Sin embargo, una característica como el ángulo de inclinación foliar con efectos ampliamente reconocidos en la distribución de luz (Monsi & Saeki, 2005) y con aplicaciones prácticas en cultivos de grano como el maíz y sorgo (Mansfield & Mumm, 2014; Truong et al., 2015), ha sido relativamente poco estudiada en perennes, incluido el café (*Coffea arabica* L.).

Los ángulos foliares producen cambios significativos en la distribución vertical de la radiación a través del dosel (Hirose, 2005). Plantas con ángulos foliares más inclinados distribuyen la luz de forma más homogénea a través del dosel, disminuyendo el coeficiente de extinción de la luz e incrementando la fotosíntesis de la planta cuando los LAI son altos (Song et al., 2013), además reduce la sobreexcitación del aparato fotosintético en condiciones de alta irradiancia y mitiga el estrés térmico inducido por el exceso de radiación infrarroja (van Zanten et al., 2010). En cultivos como maíz, las hojas más inclinadas han posibilitado el incremento del número de plantas por superficie de suelo (Mansfield & Mumm, 2014). Por otra parte, los ángulos foliares más horizontales permiten interceptar mayor radiación con bajos LAI, lo cual causa un gradiente lumínico más

heterogéneo, haciéndolos más competitivos por luz (Hikosaka & Hirose, 1997).

Los estudios sobre la estructura del dosel muestran que las variedades de café desarrolladas en Colombia tienen ángulos foliares más horizontales ($< 45^\circ$). Castillo et al. (1996) al evaluar la estructura del dosel de café var. Colombia, registraron un ángulo foliar medio de $37,7^\circ$ con una densidad de 5.000 plantas/ha con 3,5 años. En la caracterización fenotípica de los 24 genotipos de la variedad Castillo[®], el ángulo foliar medio osciló entre $34,5$ y $35,9^\circ$, a la edad de tres y cuatro años (Alvarado & Ochoa, 2006). Unigarro et al. (2017) en cafetos de 2,6 años de la variedad Castillo[®], encontraron un ángulo foliar medio de 39° . No obstante, en la Colección Colombiana de Café existen reportes de genotipos con ángulos foliares más verticales ($\geq 45^\circ$), que proceden de accesiones semisilvestres, con dos y tres años (Mejía et al., 2013; Unigarro et al., 2016). En este contexto, la información sobre estructura y la distribución lumínica en progenies de café con hojas erectas ($\geq 45^\circ$) es escasa, debido al elevado número de progenies con hojas prevalentemente horizontales en las variedades de café actuales. Por lo tanto, el presente estudio tuvo por objetivo determinar las diferencias en la estructura y la distribución teórica de la luz en el dosel de dos progenies de *C. arabica* L. con ángulos foliares contrastantes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localización y material vegetal

El estudio fue realizado durante el mes de noviembre de 2019, en la Estación Experimental Naranjal ($04^\circ 58' N$ y $75^\circ 39' W$, 1.400 m. Caldas, Colombia). En un lote de café (*C. arabica* L.) con progenies de la Variedad Castillo[®], se evaluaron las dos progenies más contrastantes en términos de ángulos foliares, la CU1911 con hojas de inclinación vertical y la CX2391

con hojas de inclinación horizontal (Figura 1). La selección de las dos progenies se realizó con base en el grado de inclinación foliar observado en las distintas progenies desde el mes de julio de 2019 hasta el inicio de la evaluación (noviembre 2019), y también con base en observaciones previas. Esto con la finalidad de garantizar que la inclinación de las hojas fuera una característica intrínseca del genotipo. Los árboles se establecieron el 15 de abril de 2015 con una densidad de 6.668 plantas/ha (1,5 m entre surcos x 1,0 m entre plantas) y crecieron bajo fluctuantes condiciones naturales de temperatura y humedad relativa del aire, hasta el momento de la evaluación (4,6 años). En los surcos donde se encontraban plantados, se seleccionaron 30 plantas al azar, de acuerdo con la teoría de Ross (1981) para

el análisis fitométrico de plantas y el trabajo de Castillo et al. (1996) para evaluar la estructura del dosel en *C. arabica* L. variedad Colombia.

Medición de la estructura del dosel

Los ángulos foliares (θ_L) se midieron utilizando un compás-transportador similar al descrito por Norman & Campbell (1989), el cual marca la inclinación en grados respecto a la horizontal (0°), al medir el ángulo formado entre una línea perpendicular vertical y la normal a la superficie de la hoja. Las hojas seleccionadas para la medición del θ_L fueron las ubicadas en la cuarta parte de las ramas presentes en el tallo. Estas ramas se eligieron desde la base del tallo hasta el meristemo apical, siguiendo la sucesión $a_n = 4n - 3$, donde a partir de



Figura 1. Progenies de *C. arabica* L. con ángulos foliares contrastantes. En el lado izquierdo, CU1911 con hojas de inclinación vertical y en el lado derecho, CX2391 con hojas de inclinación horizontal.

la primera rama seleccionada, cada término se obtiene de sumar cuatro al anterior (1, 5, 9...). En las hojas donde se midió el θ_L , también hizo la medición del largo (L_i) y ancho (W_i) de la lámina foliar. Mensualmente, se contaron el número de nudos presentes en el tallo (NNS) y el número total de las hojas presentes (NLT). Paralelamente, en las ramas seleccionadas se midió el ángulo de las ramas a una distancia de 10 cm desde las axilas en el tallo, la longitud de la rama desde el punto de inserción en el tallo hasta ápice y número de nudos plagiotrópicos presentes en la rama. También se registró el perfil del cual procedieron las mediciones de las hojas y las ramas. Los perfiles superior, medio e inferior se obtuvieron al dividir a la planta en tres secciones, desde el ápice hasta la base del tallo.

La altura de la planta se midió desde el nivel del suelo hasta el primer par de hojas completamente desarrolladas por debajo del ápice ortotrópico, mientras que el diámetro de la copa se midió perpendicularmente al surco en la parte más ancha de la copa de la planta. El diámetro del tallo se registró a 10 cm por encima del nivel del suelo con un calibrador. Los procedimientos anteriormente descritos se realizaron en cada una de las plantas seleccionadas.

Variables calculadas a partir de la estructura del dosel

El tamaño de la hoja individual (LS_i) se estimó con la Ecuación <1>, utilizando la relación alométrica entre el ancho de la lámina foliar (W_i) y la LS_i (Unigarro et al., 2015). Los conteos de hojas por estrato fueron convertidos en área foliar (LA), al multiplicarlos por el tamaño medio de la hoja (LS) del correspondiente estrato (Ecuaciones <2> y <3>), los valores totales de LA por planta se obtuvieron al totalizar los valores por estrato, acorde con

la metodología de Castillo et al. (1997) para café.

$$LS_i = 1,68938 \times W_i^{1,87577} \quad (N = 6441, R^2 = 0,96) \quad <1>$$

$$LS = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n LS_i \quad <2>$$

$$LA = LS \times NLT \quad <3>$$

El índice de área foliar (LAI) se estimó como la relación entre LA total de los perfiles y la superficie de la copa proyectada en el suelo (Ecuación <4>), tanto para estratos como para plantas. La proyección de la copa se calculó con el diámetro de la copa (CD) y el espacio entre plantas, asumiendo una elipse. El espacio entre plantas fue usado como segundo diámetro, porque es el máximo espacio que puede ocupar la planta dentro del surco.

$$LAI = \frac{LA}{\left[\left(\frac{CD}{2} \right) / 100 \right] \times \left[\left(\frac{\text{espacio entre plantas}}{2} \right) / 100 \right] \times \pi} \quad <4>$$

Los parámetros v y μ de la función Beta (Goel & Strebel, 1984) y el parámetro χ de la función Elipsoidal (Campbell, 1990) se determinaron con el promedio y desviación estándar de los ángulos foliares obtenidos por planta utilizando las ecuaciones descritas por Wang et al. (2007).

Coefficiente de extinción, intercepción de la radiación y LAI al sol

El coeficiente de extinción $K(\theta)$ medido por planta se calculó con el algoritmo de Nilson (1971) (Ecuación <5>). $K(\theta)$ es el promedio del área proyectada por los elementos del dosel cuando ellos están sobre un plano horizontal (Campbell & Norman, 1989).

$$K(\theta) = \frac{\left[G(\theta) = \int_0^{\pi/2} A(\theta, \theta_L) f(\theta_L) d\theta_L \right]}{\cos(\theta)} \quad <5>$$

Donde, θ es el ángulo azimutal de los rayos de luz incidentes, θ_L es el ángulo de inclinación foliar y $G(\theta)$ representa a la función de proyección de la hoja en la dirección θ , que puede ser calculada de la distribución de los ángulos foliares $f(\theta_L)$ y $\cos(\theta)$ es la longitud óptica de la trayectoria a través de una capa de vegetación, asumiendo que sea homogénea y sin orientación preferida (Yan et al., 2019).

En la Ecuación <5> $A(\theta, \theta_L)$, está dada por (Ecuación 6):

$$A(\theta, \theta_L) = \begin{cases} \cos \theta \cos \theta_L, & \text{si } |\cos \theta \cos \theta_L| > 1 \\ \cos \theta \cos \theta_L [1 + (2/\pi)(\tan \psi - \psi)], & \text{en caso contrario} \end{cases} \quad <6>$$

Donde: $\psi = \cos^{-1}(\cot \theta \cot \theta_L)$.

La $f(\theta_L)$ medida se obtuvo al agrupar los ángulos foliares (θ_L) en diez intervalos que van de 0° a 90° . En el caso de las $f(\theta_L)$ estimadas, se computaron con las funciones Beta y Elipsoidal a partir de sus respectivos parámetros, posteriormente los valores se fraccionaron en los intervalos n previamente comentados. Todos los coeficientes de extinción se determinaron en cinco ángulos cenitales ($\theta = 15^\circ, 30^\circ, 45^\circ, 60^\circ$ y 75°). La fracción de la radiación interceptada $I(\theta)$ se calculó mediante el modelo de probabilidad de brechas (Ecuación <7>) (Nilson, 1971), asumiendo que la radiación penetrante se extingue según la ley de Beer-Lambert, como lo demostraron Monsi & Saeki (2005). El índice de área foliar al sol (LAI_{sun}) se estimó con los valores de $K(\theta)$ y LAI por planta, siguiendo la metodología de Campbell & Norman (1998), de acuerdo con la Ecuación <8>.

$$I(\theta) = 1 - \exp^{-G(\theta) \frac{LAI}{\cos(\theta)}} \quad <7>$$

$$LAI_{\text{sun}}(\theta) = \frac{(1 - \exp^{-K(\theta) \times LAI})}{K(\theta)} \quad <8>$$

Procedimientos de análisis

De los registros por planta se analizaron las siguientes variables: ángulo medio de inclinación foliar (θ_L ; $^\circ$), largo medio de hoja (L; cm), ancho medio de hoja (W; cm), número de hojas por planta (NLT), ángulo medio de ramas (Θ_B ; $^\circ$), longitud media de las ramas plagiotrópicas (BL; cm), número de nudos en ramas plagiotrópicas (NNB), altura del tallo (SH; cm), diámetro del tallo (SD; cm), diámetro de copa (CD; cm), número de nudos en el tallo (NNS), tamaño medio de la hoja (LS; cm^2), área foliar por planta (LA; m^2), índice de área foliar (LAI; $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$), parámetros de funciones (ν), (μ) y (χ) y coeficiente de extinción ($K(\theta)$), $I(\theta)$, LAI_{sun}(θ). La comparación entre genotipos se realizó con la prueba t-Student ($\alpha = 0,05$) cuando se distribuyeron normalmente según prueba de Shapiro-Wilk ($\alpha = 0,05$), en caso contrario, cuando este supuesto fue violado se procedió con la prueba U de Mann-Whitney ($\alpha = 0,05$). Los estratos dentro de un genotipo se compararon con la prueba Duncan ($\alpha = 0,05$). La bondad de ajuste entre la $f(\theta_L)$ medida y la estimada por las funciones Beta y Elipsoidal se determinó con la prueba de Chi-cuadrado de Pearson ($\chi^2_{1-\alpha; k-1; k=9}$) ($\alpha = 0,05$). Los análisis estadísticos fueron realizados con los procedimientos Base SAS® y SAS/STAT® del software SAS® (versión 9.3).

RESULTADOS

En las características θ_L , L, W y LS asociadas al follaje del dosel, la progenie CU1911 fue estadísticamente mayor ($p < 0,05$) a CX2391. La variable θ_L mostró que la progenie CU1911 presentó hojas un 34% más inclinadas que las hojas de CX2391, hecho que corrobora la naturaleza contrastante de estas progenies. Así mismo, en CU1911 las dimensiones de la hoja L y W fueron un 9% más grandes, mientras que, el LS fue un 18% mayor (Tabla

1). En contraparte, la progenie CX2391 fue estadísticamente superior en las características BL, NNB, SH, SD y CD asociadas al tallo ($p < 0,05$), señalando que el crecimiento leñoso fue mayor en esta progenie. Los valores de BL, CD y NNB en la progenie CX2391 fueron entre un 16% y 17% más altos respecto a la progenie CU1911, mientras que la diferencia en

las variables SH y SD solo logró un 9% (Tabla 1). Las variables NLT, LA y LAI y el resto de las variables no difirieron significativamente entre progenies ($p > 0,05$) (Tabla 1).

La comparación entre progenies dentro del perfil mostró que la progenie CU1911 fue estadísticamente mayor ($p < 0,05$) a CX2391

Tabla 1. Características estructurales del dosel (tallo y follaje) en las progenies CU1911 (hojas de inclinación vertical) y CX2391 (hojas de inclinación horizontal) de *C. arabica* L.

Variable	CU1911		CX2391	
Características del follaje	(n=29)		(n=30)	
Ángulo medio de inclinación foliar (θ_L ; °)	48,7 ± 1,6	a	31,9 ± 1,2	b *
Largo medio de hoja (L; cm)	9,7 ± 0,1	a	8,8 ± 0,1	b *
Ancho medio de hoja (W; cm)	4,4 ± 0,1	a	4,0 ± 0,1	b *
Tamaño medio de hoja (LS; cm ²)	29,2 ± 0,9	a	23,9 ± 0,6	b *
Número de hojas por planta (NLT)	2.640 ± 217 (2.579)	a	2.891 ± 106 (2.900)	a †
Área foliar por planta (LA; m ²)	6,8 ± 0,7 (6,4)	a	7,2 ± 0,4 (7,1)	a †
Índice de área foliar (LAI; m ² m ⁻²)	5,6 ± 0,4 (5,7)	a	5,1 ± 0,2 (5,2)	a †
Características del tallo	(n=29)		(n=30)	
Ángulo medio de rama (Θ_B ; °)	22,7 ± 0,9 (21,9)	a	21,7 ± 0,8 (21,7)	a †
Longitud media ramas plagiotrópicas (BL; cm)	48,8 ± 1,9	b	58,0 ± 1	a *
Número de nudos en ramas plagiotrópicas (NNB)	16,0 ± 0,6	b	19,4 ± 0,4	a *
Altura del tallo (SH; cm)	189,1 ± 3,8 (200)	b	204,2 ± 3,6 (207,5)	a †
Diámetro del tallo (SD; cm)	5,2 ± 0,2	b	5,6 ± 0,1	a *
Diámetro de copa (CD; cm)	148,8 ± 4,5	b	176,8 ± 2,5	a *
Número de nudos en el tallo (NNS)	41,3 ± 0,9	a	42,3 ± 0,7	a *

Letras diferentes en la misma fila, indican diferencias significativas entre progenies usando la prueba de t-Student (*) o la prueba de U de Mann-Whitney (†) al 5% de significancia ($\alpha = 0,05$). Los números en la tabla corresponden al promedio ± error estándar, en el caso de haber usado la prueba de U de Mann-Whitney se adicionó el valor de la mediana entre paréntesis.

en el perfil superior para las variables θ_L , L, W, LS y Θ_B con una diferencia del 32%, 14%, 15%, 28% y 12%, respectivamente; no obstante, fue inferior ($p < 0,05$) para las variables NLT (25%) y NNB (13%) (Figura 2 A, B, C, D, F, I). En el perfil medio, θ_L también presentó una inclinación significativa ($p < 0,05$) a favor de CU1911 (36%), pero en las variables NLT, BL y NNB la diferencia estuvo a favor de CX2391 (17%, 20% y 18%, respectivamente) (Figura 2 A, F, H, I). Para el perfil bajo de la planta, la comparación entre progenies señaló un incremento ($p < 0,05$) en las variables W (12%), LS (20%), BL (27%) y NNB (24%) a favor de CX2391 (Figura 2 B, D, H, I). El LA no presentó diferencias estadísticas ($p > 0,05$) entre progenies a través de los perfiles evaluados (Figura 2 E).

Por otra parte, las comparaciones entre perfiles dentro de cada progenie mostraron que CU1911 tuvo diferencias estadísticas ($p < 0,05$) en la variable θ_L , siendo el perfil superior más inclinado que el medio (33%) y este a su vez más que el inferior (40%). Una tendencia similar también se observó en la progenie CX2391, donde el perfil superior fue estadísticamente más inclinado ($p < 0,05$) respecto a los perfiles medio e inferior (36% y 44%, respectivamente) (Figura 2 A). La variable LS mostró que el perfil inferior fue de mayor tamaño ($p < 0,05$) que el medio (26%) y este a su vez mayor ($p < 0,05$) que el superior (16%) en la progenie CX2391, no obstante, esto no ocurrió para la progenie CU1911 donde todas las hojas presentaron el mismo tamaño ($p > 0,05$) (Figura 2 D). La tendencia de LS también se observó en las variables L y W (Figura 2 B, C). En el caso de la variable LA, la progenie CU1911 presentó un área mayor ($p < 0,05$) en los perfiles medio (57%) e inferior (50%) respecto la registrada en el superior, mientras que, la progenie CX2391 presentó un perfil medio de mayor área que el perfil inferior (13%),

el cual fue a su vez mayor el perfil inferior (50%) (Figura 2 E). La variable NLT mostró un comportamiento similar al observado para LA (Figura 2 F). La variable Θ_B mostró que las progenies CU1911 y CX2391 presentaron un ángulo entre 12% y 30% más erecto ($p < 0,05$) en el perfil superior respecto a los perfiles medio e inferior (Figura 2 G). Contrario a esto, en la variable BL fueron los estratos medio e inferior los que presentaron entre 32% y 47% más longitud ($p < 0,05$) respecto al perfil superior en ambas progenies (Figura 2 H). Por último, en ambas progenies, la variable NNB mostró que el perfil medio obtuvo más nudos (8% y 14%, respectivamente) que el perfil inferior ($p < 0,05$), mientras que este fue a su vez mayor ($p < 0,05$) que el perfil superior (25% y 34%, respectivamente) (Figura 2 I).

El ajuste (χ^2) entre $f(\theta_L)$ medida y las $f(\theta_L)$ estimadas por las funciones Beta y Elipsoidal, no reveló diferencias significativas (Figura 3), corroborando que las funciones Elipsoidal y Beta producen valores muy próximos a los medidos, hecho que permite modelar adecuadamente el comportamiento de la $f(\theta_L)$ medida. La función Beta muestra mejor desempeño debido a que logra un menor χ^2 .

En los ángulos cenitales (θ) posteriores a la media mañana (15°, 30° y 45°), la progenie CU1911 con los ángulos foliares más inclinados presentó los menores $K(\theta)$ en referencia a CX2391 ($p < 0,05$). No obstante, la diferencia porcentual entre las progenies disminuyó en la medida que θ aumentó ($\theta:15^\circ=23\%$; $\theta:30^\circ=19\%$; $\theta:45^\circ=11\%$). Por el contrario, cuando se calcularon los $K(\theta)$ en los θ cercanos a la mañana (60° y 75°), fue CX2391 la progenie que mostró los menores valores ($p < 0,05$), aunque las diferencias registradas fueron más reducidas ($\theta:60^\circ=4\%$; $\theta:75^\circ=20\%$) (Tabla 2). La $I(\theta)$ presentó diferencias significativas ($p < 0,05$) a favor de la progenie CX2391 (3%) en el θ cercano al medio día (15°),

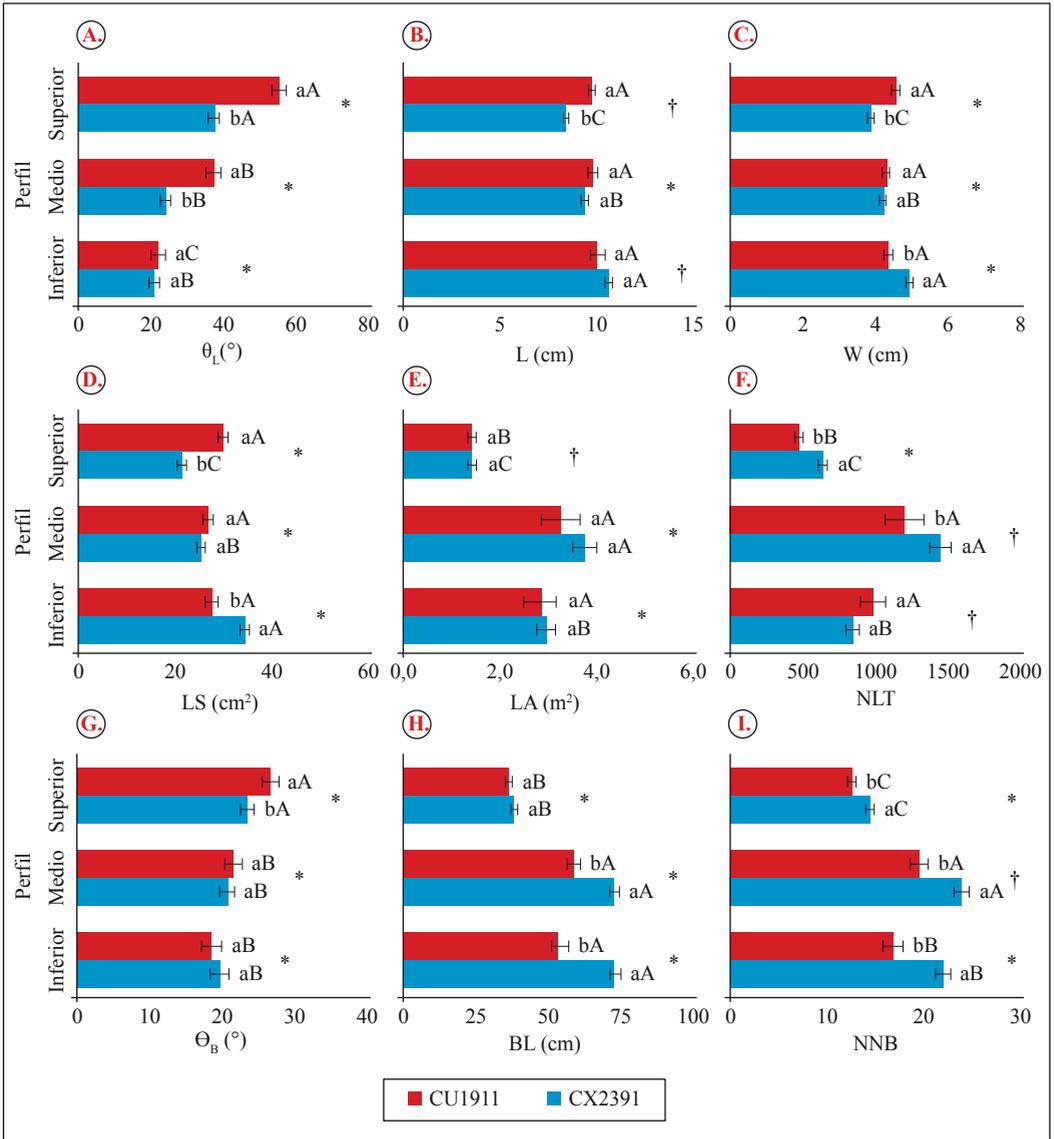


Figura 2. Ángulo medio de inclinación foliar (θ_L) [A], largo de la hoja (L) [B], ancho de la hoja (W) [C], tamaño medio de hoja (LS) [D], área foliar por planta (LA) [E], número de hojas totales (NLT) [F], ángulo medio de rama (θ_B) [G], longitud media ramas plagiotrópicas (BL) [H] y número de nudos en ramas plagiotrópicas (NNB) [I] en tres estratos de la planta para las progenies CU1911 (hojas de inclinación vertical) y CX2391 (hojas de inclinación horizontal) de *C. arabica* L. Letras minúsculas diferentes dentro del mismo estrato, indican diferencias significativas entre progenies usando la prueba de t-Student (*) o la prueba de U de Mann-Whitney (†) al 5% de significancia ($\alpha= 0,05$). Letras mayúsculas diferentes dentro de la misma progenie, indican diferencias significativas entre estratos usando la prueba de Duncan ($\alpha=0,05$). Las barras corresponden al promedio \pm error estándar (CU1911 n=29, CX2391 n=30).

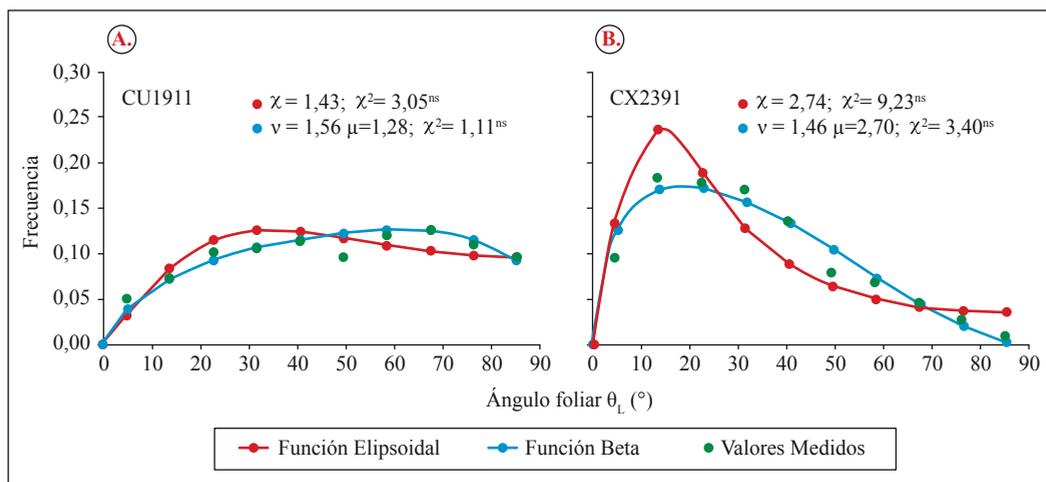


Figura 3. Parámetros de las funciones Elipsoidal(χ), Beta (v , μ) y distribución de ángulos foliares $f(\theta_L)$, medida respecto a las distribuciones estimadas con las funciones, en las progenies CU1911 (hojas de inclinación vertical) [A] y CX2391 (hojas de inclinación horizontal) [B] de *C. arabica* L. ^{ns}= Función de distribución de ángulos foliares estadísticamente igual a la distribución medida, según la prueba χ^2 .

en el resto de los θ la intercepción de la radiación entre progenies fue similar (Tabla 2). El LAIsun(θ) mostró que el área iluminada del follaje fue estadísticamente mayor ($p < 0,05$) en la progenie CU1911 durante los θ de la media mañana y posteriores ($\theta:15^\circ=21\%$; $\theta:30^\circ=18\%$; $\theta:45^\circ=10\%$). Por el contrario, cuando los θ fueron próximos a la mañana, el área iluminada fue mayor ($p < 0,05$) en CX2391 ($\theta:60^\circ=4\%$; $\theta:75^\circ=19\%$) (Tabla 2).

DISCUSIÓN

Las frecuencias de las inclinaciones foliares $f(\theta_L)$ muestra la naturaleza contrastante de las progenies en términos de θ_L (Figura 3), siendo este uno de los parámetros base para simular la transferencia radiativa en los doseles (Wang et al., 2007). La modelación de $f(\theta_L)$ usando las funciones Beta y Elipsoidal, mostró que ambas presentan un desempeño similar, siendo mejor el de la primera (Figura 3). Unigarro et al. (2017) observaron que $f(\theta_L)$ calculada en

C. arabica var. Castillo[®] tuvo un mejor ajuste al modelarse con la función Beta respecto a la Elipsoidal.

Los θ_L más verticales en los perfiles superior y medio de la progenie CU1911 y su menor $K(\theta)$ en los θ posteriores a la media mañana (15° , 30° , 45°), indican una distribución más homogénea de la luz a través de la capas del dosel (van Zanten et al., 2010), hojas menos expuestas a altas cargas de radiación próximas al medio día (Falster & Westoby, 2003) y menor competencia por luz entre plantas (Hikosaka & Hirose, 1997) (Figura 2 A; Tabla 2). Por el contrario, los θ_L más horizontales en el perfil superior de CX2391 y un mayor $K(\theta)$ en los θ posteriores a la media mañana, apuntan a una distribución más heterogénea de la luz, puesto que más luz se intercepta en las hojas superiores generando un mayor sombreado a las hojas inferiores, este sombreado también le proporciona un mayor factor de competencia respecto a sus vecinos (Figura 2

A; Tabla 2). La tendencia a presentar hojas con ángulos más inclinados cerca de la punta de la copa de la planta con respecto a las hojas en la base de la planta se observó en ambas progenies, pero de forma más acentuada en CU1911 (Figura 2 A; Tabla 2). Se observa que el θ_L cambia gradualmente de una mayor verticalidad en el dosel superior donde es más luminoso, hacia ángulos más horizontales en dosel inferior donde la luminosidad es baja (Niinemets, 2010). Araujo et al. (2008) en *C. arabica* L. también encontraron que los ángulos en las hojas superiores fueron más inclinados, que aquellos registrados en las hojas inferiores. Según Herbert & Nilson (1991) esta estrategia maximiza la tasa fotosintética del dosel, al reducir el estrés lumínico de las hojas superiores e incrementar la transmisión lumínica hacia las hojas inferiores (van Zanten et al., 2010).

El LS general del follaje (Tabla 1) podría indicar un mayor autosombreamiento para CX2391. Falster & Westoby (2003) reportan que especies con un LS más pequeño, tienen mayor autosombreamiento dentro del tallo. Por otra parte, la plasticidad fenotípica de la superficie de la hoja ante la disponibilidad de luz en café (mayor tamaño foliar en cafetos bajo sombra respecto a los expuestos a libre exposición solar) podría ser la causa del cambio en la SL a través de los estratos (Figura 2 D). En el perfil superior, las hojas más horizontales de CX2391 interceptan más radiación, lo cual pudo haber producido la reducción en el LS, mientras que en la progenie CU1911 con hojas más verticales y de menor interceptación, el LS tendió a ser mayor (Figura 2 D). Hojas más verticales en el dosel superior interceptan menos radiación solar al medio día donde la intensidad es mayor (Niinemets, 2010). Matos et al. (2009) registraron en *C. arabica* L. var. Catuaí Vermelho IAC 44 una disminución en LS (hasta de 21%) cuando las

hojas crecieron interceptando altos niveles de radiación fotosintéticamente activa (PAR). Chaves et al. (2008) en *C. arabica* L. var Red Catuaí documentaron que los θ_L más verticales interceptan menos PAR en relación con los más horizontales, tanto a plena luz solar como bajo sombra, siendo considerada esta característica como una respuesta fotoprotectora a nivel estructural. Bajo estas premisas, parte de la respuesta observada en el LS del perfil superior estaría en función de la carga radiativa que el θ_L influyó sobre la hoja.

Esta primera interceptación de la radiación en el perfil superior afecta a su vez, la distribución de la luz y en particular el sombreado al interior del dosel. Niinemets (2016) sugiere que las hojas verticales al evitar el exceso de interceptación lumínica permiten que la iluminación del follaje sea más uniforme en el dosel, permitiendo una mayor penetración de la luz. Bote et al. (2018) y Pompelli et al. (2012) observaron una relación inversa entre el nivel de sombreado y el área de las hojas individuales en *C. arabica* L.; bajo estas premisas, las hojas más horizontales en el estrato superior de CX2391 reducen la disponibilidad de luz para los siguientes perfiles, lo cual produce un mayor sombreado, razón por la cual el LS tiende a incrementarse en los perfiles inferiores (Figura 2 D). En contraste, la progenie CU1911 con una distribución más homogénea de la luz a causa de sus θ_L más verticales en el perfil superior, transmitió más luz hacia los perfiles inferiores reduciendo el nivel de sombrío, condición que podría explicar el LS similar en todos los perfiles (Figura 2 D). Esta evidencia sugiere que los gradientes de luz dentro del dosel influenciados por los ángulos foliares pueden envolver ajustes estructurales como el cambio en el tamaño de lámina foliar, siendo esta la observación más relevante del presente trabajo.

Tabla 2. Coeficiente de extinción– $K(\theta)$, fracción de radiación interceptada– $I(\theta)$ e índice de área foliar al sol– $LAI_{sun}(\theta)$ en cinco ángulos cenitales (θ), para las progenies CU1911 (hojas de inclinación vertical) y CX2391 (hojas de inclinación horizontal) de *C. arabica* L.

Variable	CU1911 (n=29)		CX2391 (n=30)	
<i>$\theta= 15^\circ$ (cercano al medio día)</i>				
$K(\theta)$	0,62 ± 0,02	b	0,81 ± 0,01	a *
$I(\theta)$	0,93 ± 0,01 (0,95)	b	0,97 ± 0,01 (0,98)	a †
$LAI_{sun}(\theta)$	1,55 ± 0,05	a	1,22 ± 0,02	b *
<i>$\theta= 30^\circ$</i>				
$K(\theta)$	0,66 ± 0,02	b	0,81 ± 0,01	a *
$I(\theta)$	0,95 ± 0,01 (0,96)	a	0,97 ± 0,01 (0,98)	a †
$LAI_{sun}(\theta)$	1,46 ± 0,03	a	1,20 ± 0,02	b *
<i>$\theta= 45^\circ$ (media mañana)</i>				
$K(\theta)$	0,75 ± 0,01	b	0,84 ± 0,01	a *
$I(\theta)$	0,97 ± 0,01 (0,98)	a	0,98 ± 0,01 (0,99)	a †
$LAI_{sun}(\theta)$	1,29 ± 0,01	a	1,16 ± 0,01	b *
<i>$\theta= 60^\circ$</i>				
$K(\theta)$	0,98 ± 0,01 (0,98)	a	0,94 ± 0,01 (0,94)	b †
$I(\theta)$	0,99 ± 0,003 (0,99)	a	0,99 ± 0,002 (0,99)	a †
$LAI_{sun}(\theta)$	1,01 ± 0,01 (1,01)	b	1,05 ± 0,01 (1,05)	a †
<i>$\theta= 75^\circ$ (cercano a la mañana)</i>				
$K(\theta)$	1,75 ± 0,03	a	1,40 ± 0,02	b †
$I(\theta)$	0,99 ± 0,001 (0,99)	a	0,99 ± 0,001 (0,99)	a †
$LAI_{sun}(\theta)$	0,58 ± 0,01	b	0,72 ± 0,01	a *

Letras diferentes en la misma fila, indican diferencias significativas entre progenies usando la prueba de t-Student (*) o la prueba de U de Mann-Whitney (†) al 5% de significancia ($\alpha= 0,05$). Los números en la tabla corresponden al promedio ± error estándar, en el caso de haber usado la prueba de U de Mann-Whitney se adicionó el valor de la mediana entre paréntesis.

El NLT, mostró que CX2391 presentó más hojas en los estratos medio y superior respecto a CU1911 (Figura 2 F), lo cual podría representar un mayor sombreado en los estratos inferiores. Esto se respalda por la mayor heterogeneidad lumínica (altos $K(\theta)$) encontrada en CX2391 (Tabla 2). Falster &

Westoby (2003) encontraron una relación directa entre el autosombreamiento promedio y el número de hojas. Por otra parte, la ausencia de diferencias significativas en LA total y sus estratos, además en LAI total, señala que la capacidad fotosintética de las progenies es similar (Tabla 1; Figura 2 E). Esto posiblemente

se presentó porque hubo un relativo balance entre el incremento del LS y la reducción del número de hojas (Tabla 1). La mayor $I(\theta)$ de los θ_L más verticales cuando el θ es alto (King, 1997), se observó en los θ mayores a 15° , cuando la $I(\theta)$ en progenie CU1911 llegó a ser estadísticamente igual a la de CX2391, una progenie con ángulos más horizontales y, por lo tanto, de mayor interceptación lumínica (Tabla 2). En árboles frutales con densos follajes esto resulta útil, debido a que una adecuada penetración de la luz puede favorecer a la producción, al incrementar la formación de yemas florales (Rom, 1991). Jaramillo & Santos (1980) reportan que la interceptación de la radiación osciló entre 0,95 y 0,96 en plantaciones adultas de *C. arabica* L. No obstante, el IAFsun en los θ cercanos a la mañana ($\theta=60^\circ, 75^\circ$) fue mayor en la progenie CX2391 (Tabla 2), situación que podría beneficiar a la fotosíntesis de esta progenie. Todo lo anterior, también estará sujeto a las condiciones ambientales predominantes, por ejemplo, cultivos con hojas verticales tienen marcadas ventajas productivas sobre los de hojas horizontales, en altos LAI y altas radiaciones, pero no en bajos LAI y bajas radiaciones (Valladares, 1999). Estos conceptos teóricos del desempeño fotosintético son puntos que considerar en futuros estudios.

Las diferencias del Θ_B solo se presentaron en el perfil superior del dosel, con una inclinación levemente más horizontal en CX2391 ($23,4^\circ$) respecto a CU1911 ($26,5^\circ$) (Figura 2 G), aunque esta podría ser muy leve para tener efectos sobre la interceptación lumínica. En níspero (*Eriobotrya japonica* Lind) las inclinaciones más horizontales incrementaron la interceptación de la PAR al disminuir el sombreado de las hojas, pero solo entre los extremos evaluados (30° y 120°) (Tang et al., 2019). Las diferencias relativamente constantes de las progenies a través de los estratos en las variables BL y NNB, además del menor crecimiento de

las ramas inferiores de CU1911 (con mayor disponibilidad de luz) (Figura 2 H, I), sugiere que estas características se asocian más al factor genético que al gradiente lumínico influenciado por los θ_L . Bote et al. (2018) encontraron una relación directa entre la BL y el nivel de sombreado en *C. arabica* L., además Rodrigues et al. (2014) determinaron en genotipos de *C. arabica* L., establecidos en altas densidades, que las características BL y NNB son menos influenciadas por el ambiente debido a su muy alta heredabilidad ($>90\%$). En esta misma vía, también se encuentra la variable CD, que está vinculada implícitamente a la BL de las ramas inferiores (Tabla 2; Figura 2 H). La caracterización de Alvarado & Ochoa (2006), en las progenies de *C. arabica* L. var. Castillo[®], mostró que las variables BL, CD y NNB fueron mayores en CX2391 respecto a CU1911, lo cual concuerda con lo encontrado en el presente estudio. Las dimensiones de la planta tienen marcados efectos en la fracción de la radiación interceptada, puesto que determinan parte del sombreado de las plantas adyacentes (Rom, 1991). En este contexto, el crecimiento plagiotrópico es relevante sobre la proximidad que deben mantener las plantas entre sí, el cual puede afectar el gradiente lumínico.

Parte de la expresión en SH podría estar vinculada al θ_L cuando el follaje es denso, puesto que el ángulo foliar determina qué cantidad de luz será interceptada en el perfil superior y, por consecuencia, qué luz estará disponible para los perfiles inferiores, incluso para sus vecinos. El grado de influencia que tiene cada planta sobre el clima lumínico de las otras influencia la SH, de aquí la relación directa entre la altura y la densidad de plantas (Anten, 2016). En este sentido, la menor transmisión de la luz en la progenie CX2391 pudo haber incrementado el grado de competencia entre plantas, lo cual resultó en un mayor crecimiento en altura respecto a CU1911 (Tabla 1). En el

estudio de Alvarado & Ochoa (2006), la SH no mostró diferencias cuando el θ_L fue similar en CU1911 y CX2391, ubicadas en la localidad de El Rosario, hecho que posiblemente ocurrió como resultado de la foto protección de las hojas a causa de la intensa radiación. No obstante, en la localidad de Maracay, con 21% menos radiación, las progenies presentaron θ_L y SH contrastantes como en el presente estudio. Futuras investigaciones deberían profundizar en el efecto de la inclinación foliar sobre la competencia entre plantas.

Puede concluirse que los ángulos foliares se hicieron más horizontales hacia los perfiles más bajos donde la disponibilidad de luz fue menor, en este sentido las progenies difirieron significativamente en los perfiles medio y superior. Las dimensiones y el tamaño de la hoja se incrementaron hacia los perfiles más bajos cuando las hojas fueron más horizontales (CX2391), pero fueron similares al ser más verticales (CU1911), posiblemente por la mayor homogeneidad en la distribución de la luz a través del dosel. El mayor número de hojas en los perfiles medio y superior de CX2391, así como un menor tamaño foliar promedio señalan un mayor autosombreamiento, probablemente

ligados a la mayor heterogeneidad lumínica causada por los ángulos más horizontales. Variaciones en la $I(\theta)$ y LAIsun sugieren un desempeño fotosintético teórico distinto entre las progenies, aun cuando presenten similar capacidad fotosintética. En densos follajes donde la competencia por luz es mayor, los ángulos foliares podrían afectar la altura de la planta. La respuesta en el crecimiento plagiotrópico de las ramas no fue asociada al gradiente lumínico. Las diferencias previamente descritas deben explorarse con mayor profundidad, futuros estudios deben profundizar en las diferencias sobre la estructura y la distribución lumínica en varios genotipos de café.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia (FNC). Los autores agradecen a Claudia Valencia Vera y Mario Franco Arcila por aportar su experiencia en campo, así como al personal de apoyo en la Estación Experimental Naranjal, por su valiosa colaboración en el registro de la información en el campo.

LITERATURA CITADA

- Alvarado, G., & Ochoa, H. E. (2006). Características fenotípicas de componentes de variedad Castillo® en dos ambientes. *Revista Cenicafé*, 57(2), 100–121. <http://hdl.handle.net/10778/120>
- Anten, N. P. R. (2016). Optimization and Game Theory in Canopy Models. En K. Hikosaka, Ü. Niinemets, & N. P. R. Anten (Eds.), *Canopy Photosynthesis: From Basics to Applications* (Vol. 42, pp. 355–377). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7291-4_13
- Araujo, W. L., Dias, P. C., Moraes, G. A. B. K., Celin, E. F., Cunha, R. L., Barros, R. S., & DaMatta, F. M. (2008). Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions. *Plant Physiology and Biochemistry*, 46(10), 884–890. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2008.05.005>
- Bai, Z., Mao, S., Han, Y., Feng, L., Wang, G., Yang, B., Zhi, X., Fan, Z., Lei, Y., Du, W., & Li, Y. (2016). Study on Light Interception and Biomass Production of Different Cotton Cultivars. *PLOS ONE*, 11(5), e0156335. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156335>
- Bote, A. D., Ayalew, B., Ocho, F. L., Anten, N. P. R., & Vos, J. (2018). Analysis of coffee (*Coffea arabica* L.) performance in relation to radiation levels and rates of nitrogen supply I. Vegetative growth, production and distribution of biomass and radiation use efficiency. *European Journal of Agronomy*, 92, 115–122. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2017.10.007>

- Campbell, G. S. (1990). Derivation of an angle density function for canopies with ellipsoidal leaf angle distributions. *Agricultural and Forest Meteorology*, 49(3), 173–176. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(90\)90030-A](https://doi.org/10.1016/0168-1923(90)90030-A)
- Campbell, G. S., & Norman, J. M. (1989). The description and measurement of plant canopy structure. En G. Russell, B. Marshall, & P. G. Jarvis (Eds.), *Plant canopies: Their growth, form and function* (pp. 1–20). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511752308.002>
- Campbell, G. S., & Norman, J. (1998). *An Introduction to Environmental Biophysics* (2nd ed.). Springer-Verlag. <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1626-1>
- Castillo, E., Arcila, J., Jaramillo, A., & Sanabria, J. (1996). Estructura del dosel e interceptación de la radiación solar en café *Coffea arabica* L., var. Colombia. *Revista Cenicafe*, 47(1), 5–15. <https://www.cenicafe.org/es/publications/arc047%2801%29005-015.pdf>
- Castillo, E., Arcila, J., Jaramillo, A., & Sanabria, J. (1997). Interceptación de la radiación fotosintéticamente activa y su relación con el área foliar de *Coffea arabica* L. *Revista Cenicafe*, 48(3), 182–194. <https://www.cenicafe.org/es/publications/arc048%2803%29182-194.pdf>
- Chaves, A. R. M., Ten-Caten, A., Pinheiro, H. A., Ribeiro, A., & DaMatta, F. M. (2008). Seasonal changes in photoprotective mechanisms of leaves from shaded and unshaded field-grown coffee (*Coffea arabica* L.) trees. *Trees*, 22(3), 351–361. <https://doi.org/10.1007/s00468-007-0190-7>
- Falster, D. S., & Westoby, M. (2003). Leaf size and angle vary widely across species: What consequences for light interception? *New Phytologist*, 158(3), 509–525. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00765.x>
- Goel, N. S., & Strebel, D. E. (1984). Simple Beta Distribution Representation of Leaf Orientation in Vegetation Canopies. *Agronomy Journal*, 76(5), 800–802. <https://doi.org/10.2134/agronj1984.00021962007600050021x>
- Herbert, T. J., & Nilson, T. (1991). A model of variance of photosynthesis between leaves and maximization of whole plant photosynthesis. *Photosynthetica*, 25(1), 597–606.
- Hikosaka, K., & Hirose, T. (1997). Leaf angle as a strategy for light competition: Optimal and evolutionarily stable light-extinction coefficient within a leaf canopy. *Écoscience*, 4(4), 501–507. <https://doi.org/10.1080/11956860.1997.11682429>
- Hirose, T. (2005). Development of the Monsi–Saeki theory on canopy structure and function. *Annals of Botany*, 95(3), 483–494. <https://doi.org/10.1093/aob/mci047>
- Jaramillo, A., & Santos, J. M. (1980). Balance de radiación solar en *Coffea arabica* L., variedades Catauí y Bourbon amarillo. *Revista Cenicafe*, 31(3), 86–104. <https://www.cenicafe.org/es/publications/arc031%2803%29086-104.pdf>
- King, D. A. (1997). The Functional significance of leaf angle in *Eucalyptus*. *Australian Journal of Botany*, 45(4), 619–639. <https://doi.org/10.1071/BT96063>
- Mansfield, B. D., & Mumm, R. H. (2014). Survey of Plant Density Tolerance in U.S. Maize Germplasm. *Crop Science*, 54(1), 157–173. <https://doi.org/10.2135/cropsci2013.04.0252>
- Matos, F. S., Wolfgramm, R., Gonçalves, F. V., Cavatte, P. C., Ventrella, M. C., & DaMatta, F. M. (2009). Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree. *Environmental and Experimental Botany*, 67(2), 421–427. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.06.018>
- McFadyen, L. M., Morris, S. G., Oldham, M. A., Huett, D. O., Meyers, N. M., Wood, J., & McConchie, C. A. (2004). The relationship between orchard crowding, light interception, and productivity in macadamia. *Australian Journal of Agricultural Research*, 55(10), 1029–1038. <https://doi.org/10.1071/AR04069>
- Mejía, J. W., Cartagena, J. R., & Riaño, N. M. (2013). Morphometric and Productive Characterization of Nineteen Genotypes from the Colombian Coffea Collection. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 66(2), 7021–7034. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/refame/article/view/41144>
- Monsi, M., & Saeki, T. (2005). On the Factor Light in Plant Communities and its Importance for Matter Production. *Annals of Botany*, 95(3), 549–567. <https://doi.org/10.1093/aob/mci052>
- Niinemets, Ü. (2010). A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research*, 25(4), 693–714. <https://doi.org/10.1007/s11284-010-0712-4>
- Niinemets, Ü. (2016). Within-Canopy variations in functional leaf traits: structural, chemical and ecological controls and diversity of responses. En K. Hikosaka, Ü. Niinemets, & N. P. R. Anten (Eds.), *Canopy Photosynthesis: From Basics to Applications* (Vol. 42, pp. 101–141). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7291-4_4

- Nilson, T. (1971). A theoretical analysis of the frequency of gaps in plant stands. *Agricultural Meteorology*, 8, 25–38. [https://doi.org/10.1016/0002-1571\(71\)90092-6](https://doi.org/10.1016/0002-1571(71)90092-6)
- Norman, J. M., & Campbell, G. S. (1989). Canopy structure. En R. W. Pearcy, J. R. Ehleringer, H. A. Mooney, & P. W. Rundel (Eds.), *Plant Physiological Ecology: Field methods and instrumentation* (pp. 301–325). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-009-2221-1_14
- Palmer, J. W., Avery, D. J., & Wertheim, S. J. (1992). Effect of apple tree spacing and summer pruning on leaf area distribution and light interception. *Scientia Horticulturae*, 52(4), 303–312. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(92\)90031-7](https://doi.org/10.1016/0304-4238(92)90031-7)
- Pompelli, M. F., Pompelli, G. M., Cabrini, E. C., Alves, M. C., & Ventrella, M. C. (2012). Leaf anatomy, ultrastructure and plasticity of *Coffea arabica* L. in response to light and nitrogen availability. *Biotemas*, 25(4), 13–28. <https://doi.org/10.5007/2175-7925.2012v25n4p13>
- Rodrigues, W., Tomaz, M. A., Amaral, J. F., Ferrao, M. A., Colodetti, T. V., Apostólico, M. A., & Christo, L. F. (2014). Biometrical studies on characteristics of plagiotropic branches in *Coffea arabica* L. cultivated with high plant density. *Australian Journal of Crop Science*, 8(8), 1239–1247. <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/1123884>
- Rom, C. R. (1991). Light thresholds for apple tree canopy growth and development. *HortScience*, 26(8), 989–992. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.26.8.989>
- Rosell, J. R., & Sanz, R. (2012). A review of methods and applications of the geometric characterization of tree crops in agricultural activities. *Computers and Electronics in Agriculture*, 81, 124–141. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2011.09.007>
- Ross, J. (1981). *The radiation regime and architecture of plant stands* (Vol. 3). Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-8647-3>
- Song, Q., Zhang, G., & Zhu, X.-G. (2013). Optimal crop canopy architecture to maximise canopy photosynthetic CO₂ uptake under elevated CO₂ – a theoretical study using a mechanistic model of canopy photosynthesis. *Functional Plant Biology*, 40(2), 109–124. <https://doi.org/10.1071/FP12056>
- Tang, L., Yin, D., Chen, C., Yu, D., & Han, W. (2019). Optimal Design of Plant Canopy Based on Light Interception: A Case Study With Loquat. *Frontiers in Plant Science*, 10, 364. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00364>
- Truong, S. K., McCormick, R. F., Rooney, W. L., & Mullet, J. E. (2015). Harnessing Genetic Variation in Leaf Angle to Increase Productivity of *Sorghum bicolor*. *Genetics*, 201(3), 1229–1238. <https://doi.org/10.1534/genetics.115.178608>
- Unigarro, C. A., Hernández, J. D., Montoya, E. C., Medina, R. D., Ibarra, L. N., Carmona, C. Y., & Flórez, C. P. (2015). Estimation of leaf area in coffee leaves (*Coffea arabica* L.) of the Castillo® variety. *Bragantia*, 74(4), 412–416. <https://doi.org/10.1590/1678-4499.0026>
- Unigarro, C. A., Jaramillo, A., & Flórez, C. P. (2017). Evaluation of six leaf angle distribution functions in the Castillo® coffee variety. *Agronomía Colombiana*, 35(1), 23–28. <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v35n1.60063>
- Unigarro, C. A., Jaramillo, A., Ibarra, L. N., & Flórez, C. P. (2016). Estructura del dosel y coeficientes de extinción teóricos en genotipos de café arábico en Colombia. *Acta Agronómica*, 65(4), 383–389. <https://doi.org/10.15446/acag.v65n4.51899>
- Valladares, F. (1999). Architecture, ecology and evolution of plant crowns. En F. I. Pugnaire & F. Valladares (Eds.), *Handbook of functional plant ecology* (pp. 121–194). Marcel Dekker.
- van Zanten, M., Pons, T. L., Janssen, J. A. M., Voesenek, L. A. C. J., & Peeters, A. J. M. (2010). On the relevance and control of leaf angle. *Critical Reviews in Plant Science*, 29(5), 300–316. <https://doi.org/10.1080/07352689.2010.502086>
- Wang, W. M., Li, Z. L., & Su, H. B. (2007). Comparison of leaf angle distribution functions: effects on extinction coefficient and fraction of sunlit foliage. *Agricultural and Forest Meteorology*, 143(1-2), 106–122. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.12.003>
- Yan, G., Hu, R., Luo, J., Weiss, M., Jiang, H., Mu, X., Xie, D., & Zhang, W. (2019). Review of indirect optical measurements of leaf area index: Recent advances, challenges, and perspectives. *Agricultural and Forest Meteorology*, 265, 390–411. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.11.033>
- Zhang, W., Tang, L., Yang, X., Liu, L., Cao, W., & Zhu, Y. (2015). A simulation model for predicting canopy structure and light distribution in wheat. *European Journal of Agronomy*, 67, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.02.010>