



**FEDERACIÓN NACIONAL DE CAFETEROS DE COLOMBIA
GERENCIA TÉCNICA
PROGRAMA DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA
CENTRO NACIONAL DE INVESTIGACIONES DE CAFÉ
CENICAFÉ**

DISCIPLINA FISIOLÓGIA VEGETAL

INFORME FINAL DEL PROYECTO

**DETERMINACIÓN DE LA CAPACIDAD DE CAPTURA DE
CARBONO EN OCHO ESPECIES FORESTALES**

“CONVENIO ESPECIAL PARA LA INVESTIGACIÓN N° CEN 269 - 2002 entre la Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal – CONIF y La Federación Nacional de Cafeteros de Colombia, Centro Nacional de Investigaciones de Café – CENICAFÉ.

En el marco del Proyecto Red Nacional de Parcelas Permanentes de Crecimiento y Rendimiento y Evaluación de la Capacidad de Captura de Carbono de 8 Especies Forestales, co-financiado por el Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural – MADR, Programa de oferta agropecuaria – PROAGRO cadena forestal; la Corporación Autónoma Regional del río grande de la Magdalena – CORMAGDALENA, CONIF y CENICAFÉ.

Manizales, Abril 2004

INVESTIGADORES

- PRINCIPAL:** **NÉSTOR M. RIAÑO** Ing. Agrónomo Ph.D. Investigador Científico II, Líder Disciplina Fisiología Vegetal, CENICAFÉ.
- COINVESTIGADOR:** **CARLOS M. OSPINA** Ing. Forestal. Asistente de Investigación, Programa ETIA, CENICAFÉ.
- COINVESTIGADOR:** **LUIS F. GÓMEZ** Ing. Agrónomo. Asistente de Investigación, Disciplina Fisiología Vegetal, CENICAFÉ.
- COINVESTIGADOR:** **JUAN C. LÓPEZ** Ing. Agrónomo. Asistente de Investigación, Disciplina Fisiología Vegetal, CENICAFÉ.
- COINVESTIGADOR:** **CAMILO A. URREGO** Estudiante de tesis (pregrado), Ing. Agronómica, Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín.
- COINVESTIGADOR:** **OSCAR I. OSORIO** Estudiante de tesis (pregrado), Ing. Agronómica, Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín.
- COINVESTIGADOR:** **DIEGO OBANDO BONILLA** Estudiante de tesis (pregrado), Ing. Forestal, Universidad del Tolima, Ibagué.
- COINVESTIGADOR:** **GABRIEL TANGARIFE** Estudiante de tesis (pregrado), Ing. Agronómica, Universidad de Caldas.

COLABORADORES

- Colaborador: **ÁLVARO CASTILLO** Ing. Forestal. CONIF, Montería, Córdoba.
- Colaborador: **ÁNGELO QUINTERO P.** Ing. Agrónomo.
- Colaborador: **BIBIANA ESCOBAR** Tecnóloga Química, CENICAFÉ.
- Colaborador: **BILLY LÓPEZ** Ing. Forestal, Servicios y Consultoría, Manizales, Caldas.
- Colaborador: **DARÍO QUINTERO P.** Ing. Civil, CORMAGDALENA.
- Colaborador: **FABIO A. ARISTIZABAL** Técnico forestal, CENICAFÉ.
- Colaborador: **GUIDO GASCA** Ing. Forestal, Reforestadora de la Costa – Refocosta, Villanueva, Casanare.
- Colaborador: **HÉCTOR GONZÁLES** Ing. Forestal, CONIF, Bogotá D.C.

- Colaborador: **HERNÁN URUEÑA** Ing. Forestal, Monterrey Forestal – Zambrano Bolívar
- Colaborador: **JOHN B. URREGO** Ing. Forestal M.Sc., Smurfit Cartón de Colombia, Yumbo, Valle del Cauca.
- Colaborador: **MIGUEL RODRÍGUEZ** Biólogo Ph.D. Pizano S.A. Bogotá D.C.
- Colaborador: **NELSON PATERNINA** Tecnólogo forestal, Refopal, San Antero, Córdoba.
- Colaborador: **NÉSTOR BUITRAGO** Hacienda Cuernavaca, Risaralda, Caldas.
- Colaborador: **NORBEY PATIÑO** Técnico forestal, CENICAFÉ.
- Colaborador: **MÓNICA SARMIENTO** Ing. Forestal, Reforestadora de la Costa – Refocosta, Villanueva, Casanare.
- Colaborador: **RUBÉN D. CASTAÑO** Ing. Forestal, Smurfit Cartón de Colombia, Armenia, Quindío.
- Colaborador: **SIGIFREDO HOYOS**, Finca La Marina, Ansermanuevo, Valle del Cauca.

RESUMEN EJECUTIVO

La inminencia de un cambio en el sistema climático global por efecto del calentamiento de la atmósfera, conocido como efecto invernadero y ocasionado en parte por acciones antropogénicas de liberación de los gases de efecto invernadero (GEI), ha llevado a la comunidad internacional a diseñar estrategias que permitan mitigar el impacto de dicho cambio. Para ello se han propuesto mecanismos en el contexto de la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático (CMNUCC, 1992), que permitan en el mediano plazo estabilizar las emisiones de GEI en valores equivalentes a los liberados a diciembre de 1989, menos el 5%. Para alcanzar las metas previstas, se incluye el comercio de derechos de emisión, Mecanismo para un Desarrollo Limpio (MDL) y las actividades conjuntas.

Colombia ratificó la (CMNUCC) en 1994 y luego el protocolo de Kyoto. Por ser país en vía de desarrollo, no tiene compromisos, metas concretas y obligación de reducir sus emisiones de GEI. El MDL es un instrumento que vincula a los países desarrollados con la reducción de las emisiones y que puede conducir a que tales países inviertan recursos en los países en desarrollo, para el establecimiento de plantaciones de especies que tengan un alto potencial de fijación del dióxido del carbono atmosférico; sin embargo, antes que se puedan producir los beneficios, se necesita desarrollar metodologías basadas en fundamentos científicos que permitan determinar la eficiencia fotosintética de las especies nativas e introducidas que puedan ser utilizadas en monocultivo, en sistemas agroforestales y silvopastoriles; además, contabilizar y verificar con precisión el carbono fijado por las plantaciones actuales y nuevas, así como el carbono retenido en sus productos.

Lo anterior motivó al Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural (MADR) – Programa de Oferta Agropecuaria PROAGRO y a la Corporación Autónoma Regional del río grande de la Magdalena – CORMAGDALENA, a co-financiar el presente estudio, que permitió obtener información sobre la arquitectura, la interceptación de la radiación, la actividad fotosintética en hojas individuales y plantas completas bajo condiciones de campo, y la acumulación y distribución de biomasa aérea y subsuperficial de las especies forestales nativas e introducidas (**Aliso** *Alnus acuminata*; **Ceiba Tolúa** *Pochota quinata*; **Eucalipto** *Eucalyptus grandis* y *Eucalyptus pellita*; **Guayacán rosado** *Tabebuia rosea*; **Nogal** *Cordia alliodora*; **Pino** *Pinus caribaea* y **Melina** *Gmelina arborea*), en diversas condiciones de oferta ambiental en Colombia.

Los resultados permitieron determinar que la arquitectura del dosel es variable entre especies y aún dentro de la misma fronda se observan características particulares dependiendo del estrato estudiado, lo cual tiene una estrecha relación con la interceptación de la radiación, que tiene como variable indicadora el coeficiente de extinción de la radiación (k), que presentó valores entre 0.5 y 0.8 de acuerdo con la especie estudiada. Se encontró que la actividad fotosintética de hojas individuales y plantas completas, bajo las condiciones de oferta ambiental de CENICAFÉ, es mayor en las especies introducidas *E. grandis* y *G. arborea*, mientras las menores tasas la presentan las especies nativas *A. acuminata* y *C. alliodora*. Bajo condiciones de campo, la actividad fotosintética de las plantas completas presentó tasas variables dependiendo de la época de medición, húmeda o seca y del área foliar presente. Las especies del género *Eucalyptus* fueron las que presentaron los mayores valores.

Se determinó la biomasa y carbono presente en el árbol y cada uno de sus órganos, en individuos de diferentes edades, para las ocho especies estudiadas. Se construyeron los modelos matemático – estadísticos que mejor describen la acumulación de biomasa, en función del tiempo y en función de variables ampliamente utilizadas en el mundo forestal como el diámetro normal ó diámetro a la altura del pecho (DAP). En general para las condiciones agro ecológicas donde se encuentran

actualmente las plantaciones, se determinó que la especie más eficiente como capturadora de carbono en el mediano plazo (5 años) es *E. grandis*, seguida por *P. caribaea*, mientras las menos eficientes son *A. acuminata* y *P. quinata*. En el largo plazo (10 años), las más eficientes son *E. grandis* y *G. arborea*, en tanto que las menores continúan siendo *A. acuminata* y *P. quinata*. Lo anterior indica que hay una dinámica particular en el crecimiento, acumulación de biomasa y captura de carbono por cada una de las especies, la cual depende a su vez de la oferta ambiental.

Se logró establecer la relación que existe entre la fijación del dióxido de carbono atmosférico en hojas individuales y en plantas completas, así como la eficiencia fotosintética con la acumulación de biomasa.

Los resultados obtenidos son la base para la construcción de modelos dinámicos relacionales, que permitan tener en el mediano plazo herramientas para la toma de decisiones tanto desde el ámbito productivo como ambiental. Sin embargo, es indispensable antes de hacer uso de la información obtenida, validar los modelos individuales y en conjunto, de tal forma que se logre tener una herramienta confiable para su uso.

Adicionalmente, se determinó la composición mineral de los diferentes tejidos de las especies: (**Aliso** *Alnus acuminata*; **Ceiba Tolúa** *Pochota quinata*; **Eucalipto** *Eucalyptus grandis* y *Eucalyptus pellita*; **Pino** *Pinus caribaea* y **Melina** *Gmelina arborea*). Esta información, permitirá en conjunto con los resultados de acumulación y distribución de biomasa, estimar la extracción de nutrientes del suelo y las tasas de utilización de acuerdo con la fase de crecimiento de las mismas.

INTRODUCCIÓN

La temperatura promedio de la superficie terrestre (temperatura del aire cerca de la superficie continental y oceánica) se ha incrementado desde 1861. Dicho aumento ha sido de $0.6 \pm 0.2^\circ\text{C}$ en el transcurso del siglo XX. Este valor es mayor en alrededor de 0.15°C , al estimado por el segundo informe de cálculos sobre el cambio climático (SAR por sus siglas en Inglés), para el período comprendido entre 1861 y 1994, debido a las altas temperaturas registradas en los años siguientes (1995 – 2000) y la mejora en los métodos de procesamiento de datos (IPCC, 2001). Globalmente la década de los 90 y particularmente el año 1998, han sido registrados como los años más calientes desde 1861. La temperatura medida por sondas atmosféricas en los primeros 8 kilómetros sobre la superficie desde 1950, muestra incrementos del orden de 0.1°C por década. Los datos satelitales recolectados en conjunto con las sondas atmosféricas a partir de 1979 muestran que la temperatura global en los mismos 8 kilómetros ha cambiado $+0.5 \pm 0.1^\circ\text{C}$ por década, pero el promedio de la temperatura superficial se ha incrementado significativamente en $+0.15 \pm 0.05^\circ\text{C}$ por década, principalmente en las regiones tropicales y subtropicales (IPCC, 2001).

Los efectos probables de dicho calentamiento son entre otros, el incremento de la precipitación a una tasa de 0.5 a 1% por década en el siglo XX, para la zona continental entre las latitudes medias y altas del hemisferio norte y así mismo entre 0.2 a 0.3% por década en los trópicos (entre los 10°N y 10°S); aumentos en la cobertura de nubes hasta de 2% en las altitudes medias y altas del hemisferio norte; reducción en la frecuencia de temperaturas extremas bajas; los episodios de calentamiento del fenómeno de niño (ENSO – por sus siglas en Inglés), han sido más frecuentes, persistentes e intensos desde mediados de la década de los 70, comparados con los ocurridos en los 100 años previos. Sin embargo, las mediciones también indican que en algunas regiones no ha aumentado la temperatura en las décadas recientes, como partes oceánicas del hemisferio sur y partes de la antártica (IPCC, 2001).

Las causas del cambio climático se deben tanto a un resultado de la variabilidad interna del sistema climático como a factores externos naturales y antropogénicos. La influencia de factores externos puede ser comparada utilizando el concepto de fuerzas radiativas. Una fuerza radiativa positiva, es aquella producida por el incremento en la concentración de los gases de efecto invernadero (GEI), que tienden a calentar la superficie. Una fuerza radiativa negativa, es aquella que tiende a enfriar la superficie, al aumentar la concentración de ciertas moléculas utilizadas en los aerosoles. Factores naturales, inherentes a la oferta radiativa solar y actividad volcánica, generan fuerzas radiativas que afectan el sistema climático global (IPCC, 2001).

La concentración de los GEI y su fuerza radiativa, se ha incrementado como resultado de las actividades humanas. El dióxido de carbono (CO_2) se ha incrementado en un 31% desde 1750. La tasa de incremento ha sido de $1.5 \text{ ppm año}^{-1} [\mu\text{mol}_{(\text{CO}_2)}\text{mol}_{(\text{aire})}^{-1}]$ en las pasadas dos décadas. Esta concentración no había sido incrementada a esa tasa durante los últimos 420.000 años y aún durante los últimos 20.000.000 de años. Alrededor de las tres cuartas partes de las emisiones antropogénicas de CO_2 a la atmósfera durante los pasados 20 años es debida a la quema de combustibles fósiles, la restante tercera parte se debe a cambios en el uso de la tierra, especialmente a la deforestación (IPCC, 2001). Estimaciones recientes

indican que si se mantiene el ritmo de aumento, para el año 2100 el CO₂ ambiental alcanzará valores de 540 – 970 ppm [$\mu\text{mol}_{(\text{CO}_2)\text{mol}_{(\text{aire})}^{-1}}$]. (Goodess *et al*, 1992; Saralabai *et al*, 1997; GIECC, 1996a; GIECC, 1997a; GIECC, 1997b; GIECC, 2000b; IPCC, 2001).

La concentración atmosférica de metano (CH₄) se ha incrementado en 1060 ppb (151%) desde 1750 y los mayores incrementos se obtuvieron en las décadas de los 80 y 90, y sigue en aumento. Su capacidad como GEI es 21 veces la del CO₂. Actualmente excede la concentración de los últimos 420.000 años. Más de la mitad de las emisiones son de origen antropogénico, debido al uso de combustibles fósiles, residuos de la ganadería, campos de arroz y rellenos sanitarios. Adicionalmente, las emisiones de monóxido de carbono (CO) se han identificado recientemente que causan incrementos en la concentración de CH₄ (IPCC, 2001).

En cuanto al óxido nitroso (N₂O), su concentración se ha incrementado en 46 ppb (17%) desde 1750 y continúa en incremento, su capacidad de calentamiento es 310 veces mayor que la del CO₂, y de igual forma, la concentración actual excede los valores de los últimos 420.000 años. Una tercera parte de dichas emisiones, son de origen antropogénico, debidas a la fertilización nitrogenada en la agricultura, residuos animales e industria química (IPCC, 2001).

La preocupación por la inminencia de un cambio paulatino en el sistema climático global debido a lo anotado anteriormente, propició la firma de la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático (CMNUCC, 1992) y posteriormente en 1997 la conferencia de las partes, reunida en Kyoto (Japón), estableció las metas de reducción de emisión de GEI para los países desarrollados y se fijaron los mecanismos de flexibilidad que permitan dar cumplimiento a las metas pactadas al menor costo posible. Dentro de tales metas se incluye el comercio de derechos de emisión, Mecanismo para un Desarrollo Limpio (MDL) y las actividades conjuntas.

El MDL es el único instrumento que vincula a los países desarrollados con la reducción de las emisiones y que puede conducir a que ellos inviertan recursos en los países en desarrollo para el establecimiento de plantaciones de especies que tengan un alto potencial de fijación del dióxido del carbono atmosférico. Sin embargo, antes que se puedan producir los beneficios, se necesita desarrollar una metodología basada en fundamentos científicos que permita determinar la eficiencia fotosintética de las especies nativas e introducidas que puedan ser utilizadas en monocultivo, en sistemas agroforestales y silvopastoriles, además, contabilizar y verificar con precisión el carbono fijado por las plantaciones actuales y nuevas, así como el carbono retenido en sus productos.

Colombia ratificó la (CMNUCC) en 1994, por ser país en vía de desarrollo, no tiene compromisos, metas concretas y obligación de reducir sus emisiones de GEI (GIECC, 2000a, 2000b). La primera comunicación Colombiana ante la CMNUCC (IDEAM, 2001), muestra cómo las actividades relacionadas con el uso de combustibles fósiles, los procesos industriales y el cambio en el uso de la tierra y la silvicultura, emitieron 63.510 Gg de CO₂ en 1990 y 77.103,9 Gg en 1994.

En la estrategia Colombiana para implementar el MDL, el Ministerio del Medio Ambiente ha identificado la captura de carbono por especies vegetales en sistemas forestales, agroforestales y silvopastoriles, como una gran oportunidad que puede contribuir al desarrollo económico y social del país, en términos de la restauración de fuentes de agua, controlar procesos críticos de erosión, conservación de la biodiversidad de ecosistemas tropicales y andinos hoy fuertemente amenazados, protección de recursos genéticos, generación de empleo y mitigación de pobreza, entre otros. La ratificación del protocolo de Kyoto por parte de Colombia, indica que se debe empezar a desarrollar acciones que permitan al país ser competitivo, no solo por su posición geográfica y características de clima y suelos, sino en el desarrollo de estrategias costo – efectivas que hagan esta actividad atractiva para los inversionistas. Para lograr lo anterior, es necesario trabajar aquellas variables silviculturales que permitan describir los contenidos en área basal, volumen, riqueza florística y diversidad, competencia intra específica, así como los grados de iluminación que reciben los rodales con el objeto de conformar posibles sumideros que no han sido estudiados a profundidad (IDEAM, 2001). En el 2001 la séptima conferencia de las partes (COP7), incluyó las actividades de Aforestación y Reforestación (AR) dentro del MDL. Estas son actividades inducidas directamente por acciones antrópicas que incluyen revegetalización, manejo de bosques, manejo de cultivos y pastoreo (CAMBIUM, 2003). En el (COP9) Milán, 2003, se ratificaron las actividades anotadas en el MDL.

Por todo lo anteriormente expuesto, el Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural (MADR) Programa de oferta agropecuaria – PROAGRO - cadena forestal y CORMAGDALENA, co- financiaron con CONIF y CENICAFÉ el presente estudio que tuvo como objetivo general, determinar el potencial como sumidero de carbono de las especies forestales nativas e introducidas (**Aliso** *Alnus acuminata*; **Ceiba Tolúa** *Pochota quinata*; **Eucalipto** *Eucalyptus grandis* y *Eucalyptus pellita*; **Guayacán rosado** *Tabebuia rosea*; **Nogal** *Cordia alliodora*; **Pino** *Pinus caribaea* y **Melina** *Gmelina arborea*), en diversas condiciones de oferta ambiental en Colombia.

Los objetivos específicos se centraron en:

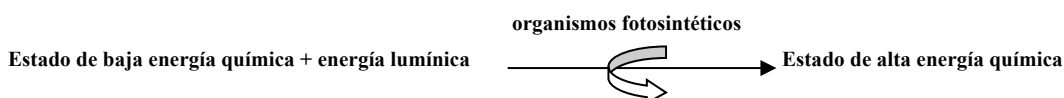
- Obtener un modelo relacional entre la Radiación Fotosintéticamente Activa (*RFA*) incidente y la temperatura del aire (T_a) con el intercambio gaseoso de hojas individuales y plantas completas.
- Obtener un modelo que permita estimar el área foliar de cada especie, en términos de la radiación interceptada y determinar el coeficiente de extinción de la radiación *K* a través del follaje.
- Obtener un modelo de crecimiento, distribución de la materia seca y valoración del carbono fijado en cada órgano tanto de la parte aérea como subsuperficial, para cada una de las especies anotadas.

ANTECEDENTES

El proceso fotosintético

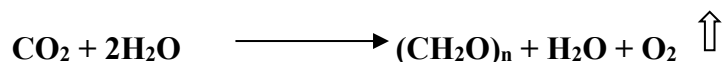
La fotosíntesis es el proceso mediante el cual los organismos vivos convierten la energía lumínica procedente del sol, en energía química en forma de moléculas orgánicas. El proceso tiene lugar a través de la formación de poder reductor (como NADPH o NADH) y de ATP que son utilizados para la fijación y reducción del CO₂ a azúcares.

Este proceso incrementa la energía libre total accesible a los organismos y directa o indirectamente suministra la energía para la totalidad de los seres vivos. Se puede describir simplificada de la siguiente forma:



En los organismos de fotosíntesis oxigénica, dentro de los cuales se encuentran las plantas superiores, la fuente de equivalentes de reducción es el H₂O y se libera O₂ como subproducto.

La reacción general de la fotosíntesis oxigénica puede ser representada como sigue:



En esta ecuación, (CH₂O)_n representa los carbohidratos, básicamente sacarosa y almidón. Éste proceso es el responsable de la producción de virtualmente todo el O₂ de la atmósfera y de la fijación anual de cerca de 10¹¹ toneladas de carbono a partir del CO₂ en los compuestos orgánicos (Bowyer & Leegood, 1997).

Los azúcares producidos mediante la fijación fotosintética del CO₂ suministran el material básico para la biosíntesis de todas las moléculas orgánicas encontradas en las plantas. También son la fuente de combustible químico oxidado por el oxígeno en la mitocondria para la generación del ATP utilizado en una amplia variedad de procesos vegetales consumidores de energía tales como la biosíntesis, transporte activo de iones y metabolitos a través de la membrana, y para el movimiento intracelular de los organelos. La hoja es, en general, el órgano dentro del cual se produce esta conversión.

Del conjunto de radiaciones que constituyen la luz blanca (400 a 700 nm) la hoja refleja el 10% de la energía incidente, transmite el 10% y absorbe cerca del 80%. Estos datos sólo tienen un valor indicativo ya que varían de una especie a otra y según las condiciones de cultivo. La parte de ésta energía absorbida por la hoja es la que permite una fijación neta de 3 a 60 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹ según la condición y especie. La mayor parte de la absorción de luz y la casi totalidad de las reacciones que acompañan las carboxilaciones fotosintéticas se llevan a cabo dentro de los cloroplastos. Estos organitos son el asiento de las conversiones energéticas que ocurren en las laminillas durante acontecimientos que se desarrollan en un lapso sumamente breve, de 10⁻¹⁴ a 10⁻² segundos. La absorción de un cuanto, la separación de las cargas eléctricas y la transferencia de electrones se realizan en una gama de tiempo

extendida pero formada por unidades temporales muy pequeñas. (Costes, 1978; Lawlor, 1987; Bowyer & Leegood, 1997).

Arquitectura del dosel

Se ha establecido que el primer paso en los estudios de productividad es determinar la dependencia y la eficiencia de la producción con relación a la interceptación y conversión de la radiación en biomasa y su distribución en la planta (Squire, 1990). La eficiencia depende de factores gobernados por atributos en arquitectura y fisiológicos de las especies vegetales, y se dividen en dos grupos: los que determinan la fracción de energía interceptada y absorbida por el follaje, como son las dimensiones, configuración y longevidad del dosel; y aquellos que determinan las tasas de fotosíntesis y respiración.

En el primer grupo se encuentra la estructura del dosel, que está relacionada con la cantidad y distribución espacial de las ramas, hojas y frutos en la fronda. Dentro de ésta, la orientación del follaje, que intercepta y convierte la energía luminosa en energía química, es la de mayor importancia y puede ser medida como la distribución de los ángulos de inserción con respecto a la horizontal y su posición azimutal con respecto al norte (De Wit, 1965; Norman y Campbell, 1989). De su distribución, dependerá la transmisión, absorción y reflexión de la energía luminosa, factor determinante del balance energético en la planta y por lo tanto de su actividad fotosintética y transpiratoria.

Las especies vegetales se pueden clasificar de acuerdo con los ángulos de inserción de sus hojas en (De Wit, 1965):

1. - planófilas: Donde la mayor parte de los ángulos de inserción se sitúan entre los ($0^{\circ} - 30^{\circ}$) con respecto a la horizontal.
2. - erectófilas: Donde la mayor parte de los ángulos de inserción se sitúan entre los ($60^{\circ} - 90^{\circ}$) con respecto a la horizontal.
3. - plagiófilas: Donde la mayor parte de los ángulos de inserción se sitúan alrededor de los 45° , o entre los ($30^{\circ} - 60^{\circ}$) con respecto a la horizontal.
4. - extremófila: Donde los ángulos de $0^{\circ} - 90^{\circ}$ se distribuyen de forma bimodal.

El instrumento más común para tomar medidas de los ángulos de inserción en hojas es el compás – prolongado, descrito por Norman y Campbell (1989) el cual consta de una regla transportador, una brújula y una plomada; con este método de medición de forma directa el consumo de tiempo es grande y la probabilidad de error es muy alta ya que la medición es hoja por hoja dentro de una planta, corriendo el riesgo que factores ambientales como el viento afecten las medidas; Debido a esto, diversos autores como Bengoa (1999), Norman y Welles (1991) y Welles (1990) han trabajado en el establecimiento del uso de equipos más rápidos y seguros en la medición indirecta de estas variables.

Área foliar e índice de área foliar

Dos variables de importancia en los estudios de productividad en las especies vegetales son el área foliar (AF) (expresada en m^2) y el índice de área foliar (IAF), que por convención es

la relación entre el área foliar y el área de suelo que ocupa la proyección de la planta (m^2 de follaje/ m^2 de terreno).

Coefficiente de extinción de la energía luminosa

La transmisión de la energía luminosa a través de un sistema, está en función de la absorción y reflexión de fotones con frecuencia y longitud de onda determinadas y de la concentración de moléculas que interfieren el paso de la misma. La ley que determina este comportamiento fue descrita por Beer y Lambert, de acuerdo con la siguiente relación:

$$I = I_0 e^{-k[\text{moléculas}]}$$

donde: $I =$ energía luminosa transmitida a través de un espacio determinado
 $I_0 =$ energía luminosa que entra al sistema
 $k =$ tasa de absorción de la energía en un espacio determinado
 $[\text{moléculas}] =$ concentración de moléculas en el sistema

Al hacer uso de esta ley en la transmisión de la energía a través del dosel de las especies vegetales, Monteith en 1965, determinó que la energía a través de la fronda, desde el tope hasta la base, se extingue exponencialmente en la medida que las capas de hojas se van acumulando, de esta forma adaptó el modelo general a la siguiente expresión:

$$I = I_0 e^{-kIAF}$$

donde: $I =$ energía luminosa transmitida hasta una profundidad del dosel determinada.
 $I_0 =$ energía luminosa en el tope del dosel.
 $k =$ coeficiente de extinción de la radiación a través de la capa de hojas y hasta la profundidad del dosel determinada.
 $IAF =$ Índice de Área Foliar acumulado hasta la profundidad del dosel determinada.

El valor del coeficiente de extinción de la luz (k) a través del dosel para una especie vegetal, dependerá directamente de su arquitectura, es decir de la forma como se distribuyen espacial y temporalmente los órganos aéreos (ramas, hojas, frutos), y particularmente el área foliar. Lo anterior permite asociar el coeficiente de extinción con la arquitectura y de manera directa estimar el IAF de la especie en un momento determinado, realizando mediciones de la energía luminosa en el tope del dosel y en una profundidad determinada del mismo.

Saeki (1993), muestra valores de (k) medidos para bosques, los cuales están comprendidos entre 0.35 y 0.39. En general para comunidades de plantas que presentan arquitectura con distribución erectófila, los valores de (k) están entre 0.3 y 0.5, mientras que en comunidades con distribución planófila el (k) puede llegar hasta 0.9 (Hall *et al*, 2001).

Actividad fotosintética en especies forestales

La información generada sobre la actividad fotosintética en especies forestales nativas es escasa, así para *Cedrela odorata*, *Cordia alliodora* y *Tabebuia rosea* los valores de fotosíntesis neta para hojas individuales son de 7.5, 6.0 y 4.0 $\mu\text{mol}_{(\text{CO}_2)}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ respectivamente. Recientemente López *et al.* (2001), midieron la fotosíntesis de hojas individuales de las especies *Cedrela odorata*, *Cordia alliodora*, *Prunus integrifolia*, *Tabebuia rosea* y *Vitex cymosa*, determinando que las dos primeras presentaron mayor promedio horario de fotosíntesis, seguidas por el Guayacán, Aceituno y Trapiche. En general, los resultados indican que estas especies poseen un comportamiento fisiológico contrastante, el cual debe ser tenido en cuenta al momento de ser utilizados bajo una condición ambiental determinada. El Guayacán rosado es la especie que presentó mejor eficiencia en el uso del agua y menor coeficiente transpiratorio. *Cedrela* y *Cordia* aunque presentan mayores promedios de asimilación de CO_2 se ven afectados por su alta transpiración, mientras que el trapiche es la especie que menor cantidad de CO_2 asimila por unidad de agua transpirada y a su vez consume la mayor cantidad de agua para producir un gramo de biomasa.

En especies introducidas la especie que presenta mayores tasas de fotosíntesis es el Eucalipto *Eucalyptus grandis*, con valores de 15 $\mu\text{mol}_{(\text{CO}_2)}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, para las demás especies los estudios también son limitados y tratan de relacionar el intercambio gaseoso y la eficiencia en el uso del agua con las condiciones ambientales donde se cultivan (Doehlert y Walker 1981, Baldochi *et al.* 1987, Mielke *et al.* 2000, Pereira *et al.* 1987).

Crecimiento, acumulación y distribución de biomasa

En cuanto a la producción de biomasa y distribución en los diferentes órganos de la planta, la mayor parte de los estudios se han centrado en determinar la cantidad de madera aprovechable, y poco se conoce sobre el desarrollo foliar y la acumulación en otros órganos como raíces, ramas y hojas.

En Colombia los estudios que permiten cuantificar la cantidad de carbono capturado por las especies forestales son limitados. Lopera y Gutiérrez (2000) determinaron la viabilidad técnica y económica de la utilización de plantaciones de Pino *Pinus patula* como sumidero de carbono, encontrando que hay ventajas en cuanto a la cantidad de carbono fijado y la tasa de crecimiento de la plantación con respecto a información de otras zonas del mundo, sin embargo en el estudio no se desarrolló ningún tipo de modelo que permita tener una herramienta para simular el crecimiento y la captura de carbono por esta especie.

En guadua (Riaño *et al.*, 2002) construyeron un modelo de acumulación y distribución de biomasa a partir de guaduales de diferentes edades para las condiciones del valle del río Cauca, y encontraron que esta especie captura 199.1 toneladas de CO_2 equivalentes en 6 años, partiendo de 400 chusquines por hectárea, de los cuales el 19.9% se encuentran en los rizomas y el 80.1% en la parte aérea.

Otras consideraciones sobre la biomasa

La biomasa renovable cultivada como sumidero de carbono puede ser manejada en turnos cortos de rotación, utilizándola en la producción de bienes de consumo reutilizables (cartón, papel, etc.), de larga vida y en la construcción, lo cual genera fuentes de trabajo local e ingresos para los sectores más pobres de la población de forma rápida y continua. Además, se protegen de la tala, las zonas naturales de bosques no disturbadas, generalmente asociadas con ecosistemas frágiles, lo cual garantiza su permanencia, y permite preservar la biodiversidad en las áreas de influencia. De otra parte ésta biomasa es un combustible neutro en cuanto a la emisión de dióxido de carbono con un bajo contenido sulfúrico que puede convertirse en electricidad, calor y combustibles líquidos o gaseosos.

Ecuaciones de volumen

Volumen calculado a través de factor de forma (*f*)

El volumen de un árbol, representado por (*v*), es posible calcularlo mediante la misma fórmula geométrica utilizada comúnmente para determinar el volumen de un cilindro:

$$v_{cil} = \frac{\pi}{4} * (h * d^2)$$

Al utilizar este modo de estimación para calcular el volumen de un árbol, se incurre en una sobre - estimación en el valor real, debido a que la forma del árbol en general se asemeja más a la de un cono, y así a medida que el árbol gana altura, el diámetro decrece, en una proporción que para algunos autores puede ser hasta de dos terceras partes (2/3) de su valor entre la parte basal y el ápice.

Para corregir esta sobre - estimación, el cálculo del volumen debe ser afectado por un factor de corrección llamado factor de forma o coeficiente mórfico. El factor de forma se obtiene al dividir el volumen real (obtenido a través de Smalian) entre el volumen calculado a través de la fórmula del cilindro.

$$f = \frac{v_{real}}{v_{cil}}$$

Donde: *f* es el factor de forma o coeficiente mórfico y es diferente para cada especie.

Así el volumen (*v*) a obtener de una especie en particular mediante el factor de forma es calculado mediante la fórmula:

$$v = f * \left(\frac{\pi * h * d^2}{4} \right)$$

Volumen real calculado a través de la fórmula de Smalian y de Conos truncados

Si bien el anterior valor es una forma más aproximada de calcular el volumen de un árbol, es necesario emplear otros métodos de mayor precisión y así disminuir el error que se

presenta al ajustar una fórmula de un cilindro a una forma geométrica más afín como el cono.

Para la obtención del volumen real fue necesario cubicar cada árbol apeado, dividiendo la longitud total del árbol en 10 secciones y calculando el volumen real para cada sección. El contar con 10 secciones por árbol reduce la distancia entre estas, al ser secciones cortas disminuye al máximo el factor de conicidad inherente a cualquier especie. El volumen de cada sección es calculado en forma independiente y el volumen total se obtiene por la sumatoria de los volúmenes de las 10 secciones.

El volumen de cada sección es calculado mediante la fórmula:

$$V_i = L * (g_0 + g_1) / 2$$

Donde: L = longitud en metros de cada sección, g_0 = área basal en m^2 , correspondiente al diámetro inferior d_0 , g_1 = área basal en m^2 , correspondiente al diámetro superior d_1 .

El volumen para cada una de las secciones, se calcula de igual manera. Así el volumen total del sólido, se obtiene al sumar cada uno de los volúmenes de las secciones.

$$v_1 = l/2 * \left(\frac{g_0 + g_1}{2}\right); v_2 = l/2 * \left(\frac{g_1 + g_2}{2}\right); v_3 = l/2 * \left(\frac{g_2 + g_3}{2}\right); \dots v_n = \left(\frac{g_{n-1} + g_n}{2}\right)$$

$$v_{small} = l * \left(\frac{g_0 + g_n}{2} + \sum_{i=1}^n g_i\right)$$

De manera paralela el cálculo de los volúmenes reales se realizó a través de la fórmula del cono truncado, esto permitió comparar cual de los dos métodos estima el volumen con mayor precisión.

$$V_{ct} = (\pi * L / 12) * (d_0^2 + d_0 * d_1 + d_1^2)$$

Donde d_0 : diámetro en la parte inferior (mayor), d_1 : diámetro en la parte superior (menor).

Nutrición mineral

Luego del metabolismo del carbono, que conduce a la fijación, asimilación y formación de cadenas carbonadas, el segundo proceso en magnitud y de mayor limitación en la productividad vegetal es el relacionado con el nitrógeno. En el primer caso las entradas al sistema están determinadas por la oferta de radiación solar, la concentración de dióxido de carbono atmosférico y el suministro de agua. En el segundo caso a pesar de estar inmersos en una atmósfera donde el nitrógeno es el elemento que se encuentra en mayor proporción, sus características físicas y químicas hacen que su uso requiera de una alta inversión en energía. Por ello conocer la dinámica en la absorción y utilización de este elemento por las plantas hace que se pueda utilizar racionalmente y más aun conociendo que una molécula de óxido nitroso liberada a la atmósfera tiene alrededor de 320 veces mayor capacidad de generar efecto de invernadero que una de dióxido de carbono. Los restantes elementos minerales si bien no son utilizados en la magnitud de los anteriormente mencionados,

presentan la misma importancia pues ellos hacen parte estructural y funcional de los sistemas biológicos.

En general la disponibilidad de los elementos minerales está determinada en gran medida por la génesis del suelo, debido a la meteorización de la roca madre y la interacción con el clima, la microflora y micro fauna presente, las deposiciones atmosféricas y posteriormente el manejo que le dé el hombre en sus actividades productivas. Sin embargo, existen también procesos responsables de la reducción de nutrientes en los suelos, en los que se incluye la degradación, erosión, fuego, lavado (lixiviación), la acumulación de nutrientes en la biomasa aérea y subterránea, así como la fijación de elementos en el suelo. El balance entre las entradas y salidas de minerales es determinante en la productividad vegetal ya sea agrícola o forestal.

Por muchas décadas, los científicos de suelos, ecologistas y forestales han estado interesados en determinar la presencia y magnitud de la reducción de nutrientes en suelos forestales (Switzer and Nelson, 1972; Wells and Jorgensen, 1975; Stone, 1975; Shelton et al. 1984; Binkley and Richter, 1987; Mead, 1982; Braidy, 1992; Daniels, 1994). Como resultado numerosos estudios han sido conducidos a determinar el efecto en el crecimiento del bosque bajo condiciones de stock nutricional y acumulación de nutrientes, así como también los efectos de la intensidad en el manejo forestal sobre la remoción de elementos minerales que disminuyen la capacidad de fertilidad química de los suelos.

Una pregunta importante a responder es, en que medida el desarrollo forestal está condicionado por los niveles y condiciones nutricionales de la biomasa arbórea a través del tiempo, en diferentes tipos de suelos y condiciones ambientales?. La respuesta a ésta pregunta ha sido difícil de obtener debido a la falta de datos relevantes por periodos o edades de crecimiento significativas para la variedad de especies forestales existentes en el país. Bajo el proyecto de Captura de Carbono se presenta una importante oportunidad para resolver y responder dichos interrogantes, al realizar análisis de oferta nutricional de ocho especies forestales seleccionadas en diferentes regiones del país y bajo variadas condiciones ambientales.

Las muestras de biomasa que se utilizarán en el análisis químico para la determinación de carbono, serán también utilizadas para la determinación de nutrientes en los componentes de raíz, fuste, corteza, ramas, hojas, flores, frutos y necromasa, logrando mejorar el conocimiento producido y dando una herramienta importante a los manejadores de sistemas forestales en Colombia, en cuanto a la tasa de absorción, uso y reciclaje de nutrimentos bajo las condiciones edafó - climáticas del país.

Algunas investigaciones han permitido concluir que el aporte de biomasa es tan significativo en el aumento de minerales en el suelo, que se reduce la frecuencia y la intensidad de fertilizaciones en el manejo silvicultural de bosques plantados en sus primeros años. Con éste tipo de análisis, la investigación permitirá, además de conocer la capacidad de carbono para reducir los efectos del cambio climático, medir efectivamente el balance de nutrientes de la biomasa en el ciclo de desarrollo de los bosques cultivados y su efecto sobre las condiciones del medio edáfico.

METODOLOGÍA EXPERIMENTAL

Para cumplir con los objetivos propuestos, se realizaron las diferentes mediciones en las especies seleccionadas, de acuerdo con su edad, en las siguientes localidades:

Especie	Reforestador	Municipio	Departamento
Aliso <i>Alnus acuminata</i>	Fosforera Colombiana	Manizales	Caldas
	Maderas y Celulosas	Manizales	Caldas
	Fundación Ecológica Cafetera	Manizales	Caldas
	Agroindustrias La Florida	Manizales	Caldas
Ceiba Tolúa <i>Pochota quinata</i>	Monterrey Forestal	Zambrano	Bolívar
Eucalipto <i>Eucalyptus grandis</i>	Andina – Cartón de Colombia	Pereira	Risaralda
	Andina – Cartón de Colombia	S. Rosa de Cabal	Risaralda
	Andina – Cartón de Colombia	Salento	Quindío
Eucalipto <i>Eucalyptus pellita</i>	Refocosta	Villanueva	Casanare
Guayacán rosado o Roble <i>Tabebuia rosea</i>	Varios	Montería	Córdoba
		Planeta Rica	Córdoba
		Chimá	Córdoba
		Momil	Córdoba
Melina <i>Gmelina arborea</i>	Monterrey Forestal	Zambrano	Bolívar
Nogal <i>Cordia alliodora</i>	Sigifredo Hoyos	Anserma nuevo	V. del Cauca
	Néstor Buitrago	Risaralda	Caldas
Pino <i>Pinus caribaea</i>	Refocosta	Villanueva	Casanare

Para cada especie se seleccionaron parcelas con árboles entre 8 y 10 edades, las cuales en un número mínimo coincidieron con las de la “Red Nacional de Parcelas permanentes de Crecimiento y Rendimiento de CONIF”. La información para la selección de gran parte de las edades y sus respectivas parcelas, provino de las bases de datos de los reforestadores que colaboraron en el estudio.

En los árboles seleccionados para cada edad se realizaron las siguientes determinaciones:

Peso fresco, peso seco, área foliar e Índice de Área Foliar

En cada rodal de edad t (años), se seleccionaron 3 parcelas, en cada una se escogió en forma aleatoria un árbol como centro, a partir de éste se midió con un radio de 8.93 m, la parcela de 250 m², los árboles incluidos en ella, se marcaron, numeraron y luego se midió su diámetro normal a 1.3m de altura (d_n) que es equivalente al DAP (figura 1).

Con el d_n se calculó el área basal por árbol (G_{xi}) de acuerdo con la siguiente relación:

$$G_{xi} = (\pi \times (d_n^2)/4)$$

Luego se calculó el área basal de la parcela (G), mediante la sumatoria de las áreas basales individuales, $G = \sum G_{xi}$.

El área basal de la parcela (G) se dividió por el número de árboles dentro de la parcela, obteniendo el área basal promedio ($G_x = G/n$), donde n = número de árboles por parcela.

De la relación $G_{xi} = (\pi \times (d_n^2)/4)$ se despejó d_n , obteniendo el diámetro normal promedio (d_{nx}), también denominado diámetro cuadrático (d_{qx}), y se seleccionó el árbol con valor de d_n más cercano al d_{nx} , el cual se utilizó para la medición de las diferentes variables.



Figura 1. Medición del diámetro normal, para el posterior cálculo del diámetro cuadrático. Canopy



Figura 2. Medición del Índice de Área Foliar (IAF), con el equipo “Plant Analyzer” (LAI-2000, Licor, Inc.)

Al árbol seleccionado le fue estimado el IAF, haciendo uso del equipo Plant Canopy Analyzer LAI – 2000 (Licor, Inc.), que utiliza para su cálculo la diferencia de radiación medida en el tope y una profundidad del dosel (figura 2). Posteriormente, se midió el diámetro de la copa en dos sentidos (norte – sur) y (oriente – occidente).

El árbol se apeó e inmediatamente se midió la longitud del tallo (L) incluyendo el tocón. Se marcaron secciones del tallo equivalentes a la décima parte del mismo ($L/10$) y se cortó en la marca inmediatamente inferior a la base de la copa (figura 3).

La copa se coloca en posición vertical y se marcan tres estratos de la misma longitud, en cada uno de ellos, se seleccionan 3 ramas, se les mide su ángulo de inserción al tallo, y en 20 hojas por rama se mide su ángulo de inserción, utilizando el compás – transportador, descrito por Norman y Campbell (1989) (figura 4).

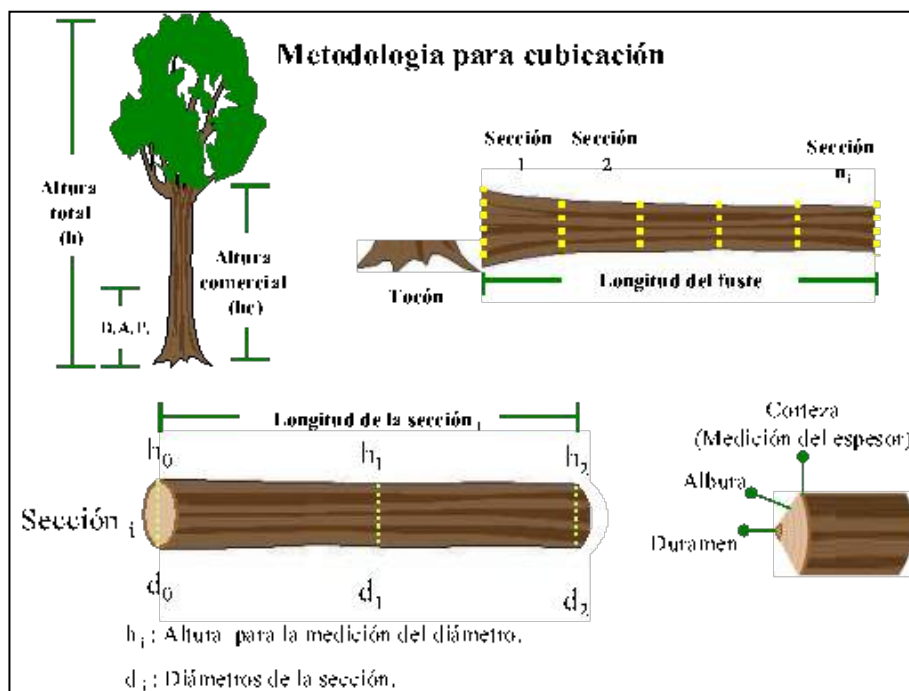


Figura 3. Metodología para la cubicación del árbol.



Figura 4. Medición del ángulo de inserción de ramas y hojas.

Se separan las hojas de las ramas en su totalidad y se obtiene el peso fresco total, se escogen dos muestras compuestas de 250 g, se prensan y se mide su área foliar con el equipo Leaf Area Meter (*Delta T – Device, Inc.*). Las ramas se separan del tallo y se dividen en tres categorías diamétricas: I (< 3 cm), II ($3 < x < 20$ cm) y III (> 20 cm), se pesan cada una de ellas y se recolecta una muestra compuesta de 500 g por categoría.

Los frutos y flores presentes se separan, se pesan en su totalidad y se toma una muestra de 250 g.

El tallo se corta en trozas correspondientes a cada (L/10), se miden los diámetros extremos de cada una con corteza y se pesa. Luego se obtiene una rodaja de 5 cm de espesor a la cual se le determina el espesor de la corteza en los 4 puntos cardinales y se pesa.

La raíz se extrae del suelo de la siguiente forma: El área de proyección de la copa, se divide en cuadrantes, de los cuales se extraen las raíces individualmente hasta dos metros de profundidad y por categoría diamétrica así: I (< 3 cm) y II (> 3 cm) (figura 5).

La raíz pivotante se extrae individualmente, se pesa y se selecciona una muestra de 500 g. El total de raíces por cuadrante y clase diamétrica se pesa y se obtiene una muestra compuesta de cada una de 500 g.

En la regeneración presente en la parcela, se midió su número, altura y diámetro normal a 1.3m de altura. La necromasa se dividió en tres clases: necromasa gruesa (NG) (> 10 cm), necromasa fina (NF) ($2.5 < x < 10$ cm) y hojarasca fina (HF) (< 2.5 cm). La NG se recolectó en la parcela de 250 m², se pesó y se tomó una muestra compuesta de 250 g, la NF se recolectó en una parcela circular de 100 m², alrededor del árbol muestreado, se pesó y se obtuvo una muestra compuesta de 250 g. Para la hojarasca fina, se utilizaron cuadros de 0.25 m² localizados en tres puntos diferentes de la parcela principal, se recolectó, se pesó y se obtuvo una muestra compuesta de 250 g.

Cada una de las rodajas y de las muestras obtenidas, fue presecada bajo cubierta plástica en cada una de las localidades, luego se transportaron a Cenicafé – Chinchiná, donde se secaron en estufas con recirculación de aire y 50°C, hasta obtener peso constante.

25 g de cada muestra seca fue molida en el equipo Willey Mill Modelo N° 2; se recolectaron muestras de 10 g que se mantuvieron en cámaras con desecante y posteriormente se determinó el contenido de carbono por el método Walkley y Black (1934) modificado, el cual se fundamenta en reacciones de oxidación-reducción para luego determinar la concentración de carbono por colorimetría, de acuerdo con una curva patrón elaborada con sacarosa en diferentes concentraciones. Las mediciones se llevaron a cabo en el espectrofotómetro Lambda 3B UV/VIS (*Perkin – Elmer. Inc.*).



Figura 5. Extracción de raíces por cuadrantes.



Figura 6. Separación de los componentes del árbol.

Actividad Fotosintética

25 plántulas de cada especie, de 3 meses de edad y provenientes de vivero, se sembraron en bolsas de polipropileno de 40 cm de diámetro y 40 cm de altura, para un volumen de 22 Kg de suelo aproximadamente. Las plantas se mantuvieron en las instalaciones de Cenicafé – Granja, a plena exposición solar con el fin de adaptarlas a las condiciones ambientales del lugar y mantenerlas bajo adecuado suministro de agua y nutrientes. Las características geográficas y climáticas son:

Municipio:	Manizales
Departamento:	Caldas
Latitud:	05° 01' N
Longitud:	75° 36' W
Altitud:	1425 m
Temperatura anual media:	21.2°C
Precipitación anual acumulada:	2171.5 mm
Brillo solar anual acumulado:	1669.8 horas

Intercambio gaseoso en hojas individuales (*Ex situ*)

En cada una de las especies, en cuatro plantas y dos hojas por planta, se midió el intercambio gaseoso de hojas individuales durante varios días, entre las 07:00 y 19:00h. Para la determinación de las condiciones micro climáticas Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA); Temperatura del aire (T_a); Humedad relativa (HR) y Déficit de presión de

vapor del aire (DPV) y las variables relacionadas con el intercambio gaseoso: fotosíntesis neta (P_N), transpiración (E) y conductancia estomática (g_s), se empleó un sistema portátil de fotosíntesis ADC LCA-4 (*Analytical Development Co. Ltd. England*), que consta de un analizador infrarrojo de gases, una cámara para hojas con área de medición de 6.25 cm² y un microprocesador.

Intercambio gaseoso en plantas completas (*Ex situ*)

El intercambio gaseoso en la planta completa bajo condiciones semicontroladas, se midió en cámaras de plexiglás transparente, de 1.2m x 1.2m x 1.4m (largo x ancho x altura respectivamente) para un volumen de 2.01 m³, dotadas con puerta circular frontal. La condición interna de temperatura y humedad relativa es asistida por un acondicionador de aire convencional, controlado por un sistema electrónico que garantiza que las condiciones internas y externas sean lo más próximas posibles. Cada cámara cuenta con un sistema de riego que permite mantener el suelo adecuadamente húmedo. Cuenta con sensores de humedad relativa, temperatura y radiación fotosintéticamente activa tanto al interior como al exterior.

Las cámaras funcionan en la forma de un sistema abierto, es decir, un compresor toma aire limpio de la atmósfera y alimenta un sistema de tanques pulmón, los cuales a su vez envían el aire a las cámaras y al sistema de referencia de los equipos de análisis infrarrojo (IRGA - ADC-MK3 - *Analytical Development Co. Ltd. England*) de CO₂ y H₂O. El aire que entra a cada cámara es homogeneizado por el ventilador del acondicionador de aire y una muestra es bombeada hacia el sistema de medición, a través de un sistema multicanal. La diferencia entre la concentración del CO₂ y/o vapor de agua medido en el aire de referencia y el aire de la cámara, permitirá determinar la fotosíntesis neta, la transpiración y demás variables fisiológicas de la especie vegetal en estudio.

Tanto la información de los sensores que provienen de las cámaras, como de las muestras de aire medidas por el IRGA, es colectada por el sistema Hydra Logger (Data Acquisition Software - FLUKE) y a su vez visualizada en tiempo real mediante el Software (Trend Link for Fluke), para luego pasarla a un PC para su almacenamiento y posterior análisis estadístico (Gómez y Riaño, 2001) (figura 7).

Tres plantas de cada especie se colocaron dentro de la cámara a los dos y ocho meses luego de la siembra en las bolsas. Las plantas se midieron durante 5 días continuos. Una vez terminada la medición, a las plantas les fue determinada su área foliar y el peso seco de cada uno de sus órganos.



Figura 7. Sistema de intercambio gaseoso para plantas completas (*Ex situ*).

Intercambio gaseoso en plantas completas (*In situ*)

Las mediciones se llevaron a cabo en cada localidad, tal como se presenta en la tabla 1.

Para realizar las mediciones, se construyó una cámara desarmable en PVC, plexiglás, aluminio y plástico (Agroclear – *PQA*) de 3 m de lado y 5,0 – 5,5 m de altura (45 – 49.5 m³ de volumen total), asistida por una unidad acondicionadora de aire de 16.000 BTU (*Samsung*) y alimentada por una planta eléctrica (*Honda* – mz 2500). El ingreso del aire al sistema se realiza por un tubo de PVC que cuenta con un ventilador que inyecta aire externo a una tasa de 12.2 L s⁻¹. Tanto al interior como al exterior de la cámara, se instalan sensores de temperatura del aire (termocupla tipo T - *Coleparmer*), sensores de Radiación Fotosintéticamente Activa PAR - Quantum sensor (*Licor Inc.*), y de humedad relativa del aire. Las mangueras que toman y conducen el aire de referencia, se sitúan a 10 m de altura (fuera del rodal) y en la entrada del aire a la cámara (interior del rodal). Las muestras de aire de análisis se localizan a diferentes alturas del dosel de la planta (0.3, 1.5, 3.0 y 4.5 m). El aire de referencia y análisis es succionado por medio de un sistema multicanal de bombas a una tasa de 10 L min⁻¹ y enviado a los analizadores infrarrojos de CO₂ y vapor de agua (ADC – MK3 - *Analytical Development Co. Ltd. England*), los cuales se calibran previamente y durante la medición, con aire sintético que contiene una concentración de CO₂ conocida y con un generador de vapor de agua (ADC – WG 601 - *Analytical Development Co. Ltd. England*), (figura 8).



Figura 8. Sistema de intercambio gaseoso para plantas completas (*In situ*).

Tabla 1. Fechas de medición y características de los árboles medidos con la técnica de intercambio gaseoso de plantas completas *In situ*.

Especie	Fecha	Localidad	Edad de la planta	Altura de planta
<i>Pochota quinata</i>	Oct. 31 – Nov. 3 de 2002	Monterrey Forestal - Zambrano	5 años	5.1 m
<i>Gmelina arborea</i>	Nov. 4 – 9 de 2002	Monterrey Forestal - Zambrano	2.3 años	5.2 m
<i>Eucalyptus pellita</i>	Nov. 28 – Dic. 2 de 2002	Refocosta - Villanueva	1.5 años	4.8 m
<i>Pinus caribaea</i>	Dic. 3 – 7 de 2002	Refocosta - Villanueva	3.3 años	4.8 m
<i>Alnus acuminata</i>	Ene. 31 – Feb. 8 de 2003	Maderas y Celulosas - Manizales	4 años	4.8 m
<i>Eucalyptus grandis</i>	Feb. 9 – 18 de 2003	Andina – Cartón Colombia – Santa Rosa	1.5 años	4.8 m
<i>Cordia alliodora</i>	May. 23 – Jun. 4 de 2003	Cenicafé - Naranjal - Chinchiná	4 años	4.6 m
<i>Tabebuia rosea</i>	Jun. 9 – 14 de 2003	Refopal – San Antero	1.8 años	4.8 m
<i>Pochota quinata</i>	Jun. 16 – 20 de 2003	Monterrey Forestal - Zambrano	5.8 años	5.2 m
<i>Gmelina arborea</i>	Jun. 21 – 26 de 2002	Monterrey Forestal - Zambrano	2.5 años	4.7m
<i>Eucalyptus grandis</i>	Ago. 6 – 12 de 2003	Andina – Cartón Colombia – Santa Rosa	2.1 años	5.4 m
<i>Eucalyptus pellita</i>	Ago. 18 – 23 de 2003	Refocosta - Villanueva	1.5 años	5.3 m
<i>Pinus caribaea</i>	Ago. 25 – 30 de 2003	Refocosta - Villanueva	2.2 años	5.3 m
<i>Cordia alliodora</i>	Sept. 22 – 27 de 2003	Cenicafé - Naranjal - Chinchiná	4.5 años	4.8 m
<i>Alnus acuminata</i>	Sept. 30 – Oct. 4 de 2003	Maderas y Celulosas - Manizales	4.7 años	5.2 m

La información de los sensores y analizadores, es colectada por el sistema Hydra Logger (Data Acquisition Software - FLUKE) y a su vez visualizada en tiempo real mediante el Software (Trend Link for Fluke), para luego pasarla a un PC para su almacenamiento y posterior análisis estadístico. Los sensores de radiación se conectan a un Datalogger LI-1000 (*Licor, Inc*).

Las mediciones se realizaron en ciclos completos de 24 horas, durante 4 ó 5 días por especie, tal como se mostró en la tabla 1.

Valoración del carbono en cada tejido

Las muestras de cada órgano y especie se secaron en horno a 65°C con recirculación de aire, hasta alcanzar peso seco constante. Posteriormente 10g de molieron por separado en el molino (Wiley Modelo N° 2, Artur H. Thomas co, Philadelphia, USA), se tamizaron a través de una malla con mesh rectangular de 0.05 mm. Posteriormente fue determinado el contenido de carbono (CC) en los tejidos, haciendo uso del método Walkley & Black modificado (1934), el cual se fundamenta en reacciones de oxido reducción para luego ser

determinada la concentración de carbono por colorimetría. Para tal efecto se utilizó el espectrofotómetro (Perkin – Elmer Lambda 3B UV/VIS, Perkin – Elmer S.A, Illinois, USA) a una absorbancia de 585 nm, para cada muestra se realizaron cuatro repeticiones. Se utilizó una curva patrón de sacarosa.

Calibración de la curva patrón de sacarosa

Para poder calcular el contenido carbono en la muestra de cada tejido, se construyó una curva patrón con sacarosa que contenía 0.0001; 0.0005; 0.001; 0.0025; 0.005; 0.0075; 0.01; 0.0125 y 0.015 g de sacarosa. La cantidad de C que se encuentra en la sacarosa es equivalente al 44%. De esta forma, y luego de someter las diferentes cantidades de sacarosa al método de Walkley & Black modificado (1934), se encontró la relación entre la absorbancia leída y los gramos de carbono de acuerdo con la siguiente función:

$$CC = 0.00398701Abs - 0.000473724 (r^2 = 0.95; P < 0.0001)$$

Donde:

CC = Contenido de carbono en gramos de la muestra.

Abs = Absorbancia leída.

Contenido de nutrimentos

Una submuestra de 5g de las mismas utilizadas para la determinación de CC, se enviaron al laboratorio de tejidos de Cenicafé, donde fueron acenizadas y medida su composición mineral de acuerdo con los métodos estandarizados y descritos en el manual de laboratorio de suelos y tejidos de CENICAFÉ (Carrillo et al, 1995).

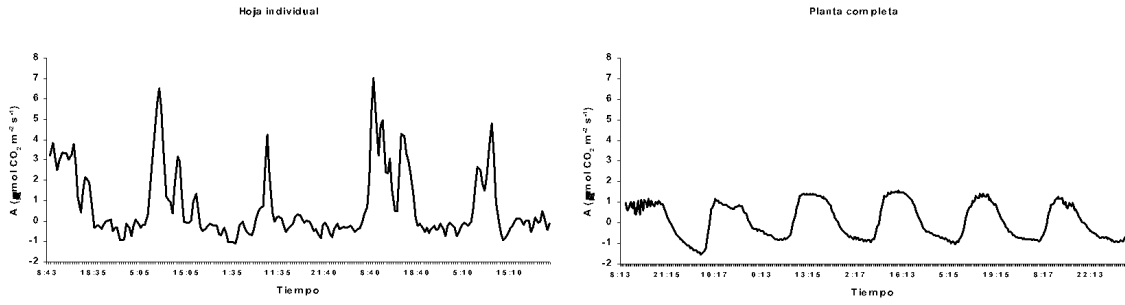
RESULTADOS

Comportamiento fotosintético diario en hojas y plantas completas *Ex situ*

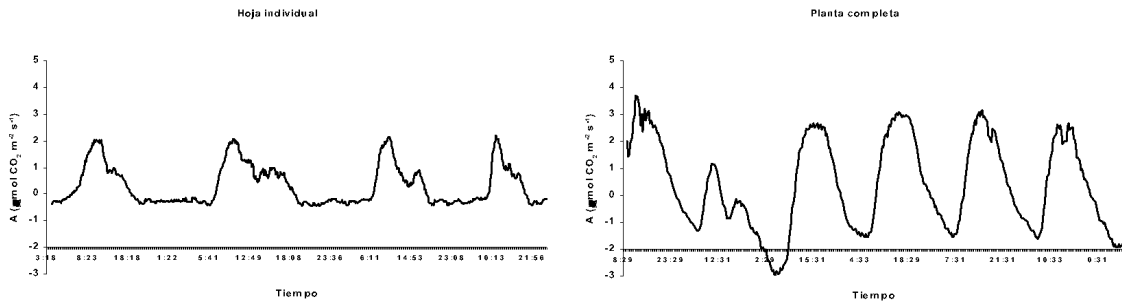
El comportamiento fotosintético diario medido en hojas individuales, es de tipo bimodal para todas las especies; éste comportamiento es típico en la región tropical debido a que en las horas del medio día los altos valores de radiación, temperatura y déficit de presión de vapor de agua en el aire limitan la asimilación de CO₂. Dicha bimodalidad por lo tanto se acentúa más en días de alta radiación y en especies adaptadas a condiciones de menor radiación y temperatura, como se observa para *Alnus acuminata*, *Cordia alliodora* y *Tabebuia rosea*, mientras que para *Gmelina arborea* la bimodalidad es menos evidente. El intercambio gaseoso en plantas completas, bajo las condiciones de oferta ambiental de Cenicafé (*Ex situ*), fue principalmente monomodal, y en algunos días y especies bimodal, debido a que existe un efecto de compensación por la presencia de una proporción de hojas totalmente expuestas a la radiación, una proporción sombreada y una proporción senescente que genera gastos respiratorios (figura 9).

Los valores de asimilación máxima de CO₂ para hojas individuales, en todos los casos, fueron mayores que los valores de asimilación máxima en plantas completas (Tabla 2), debido a que en las mediciones de hojas individuales, se infiere la asimilación de un metro cuadrado a partir de mediciones en 6.25 cm cuadrados, sin tener en cuenta factores tan importantes como el autosombreamiento, edad de la hoja, etc. Así por ejemplo, para *E. grandis* la asimilación máxima de hojas individuales fue de 7.68 $\mu\text{mol}_{(\text{CO}_2)}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y para las plantas completas 5.65 $\mu\text{mol}_{(\text{CO}_2)}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$. La relación entre la asimilación de hojas individuales y planta completa ha sido objeto de varios estudios, basados principalmente en la arquitectura vegetal y la radiación (Goudriaan, 1986. Gómez, 2000). Dicha relación, para las especies forestales que se evaluaron en este trabajo, es aún objeto de estudio.

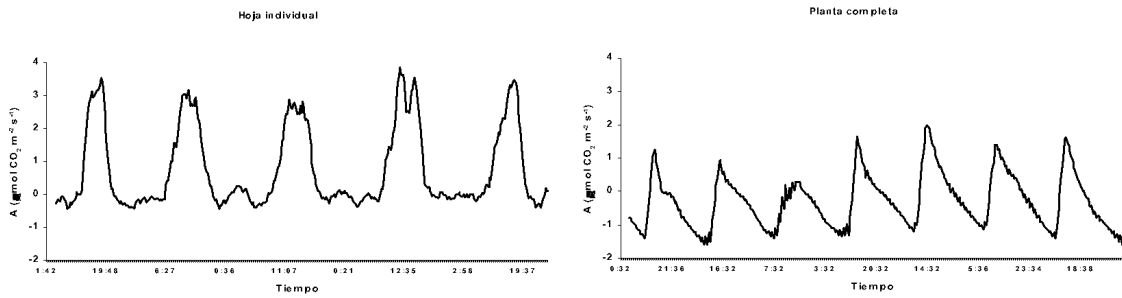
Alnus acuminata



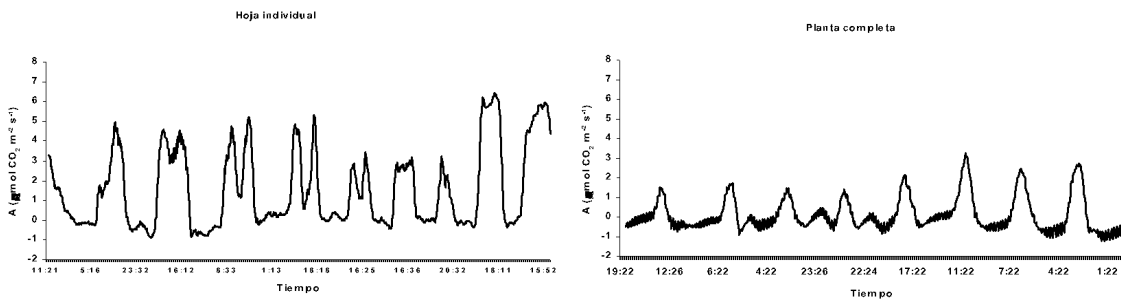
Cordia alliodora



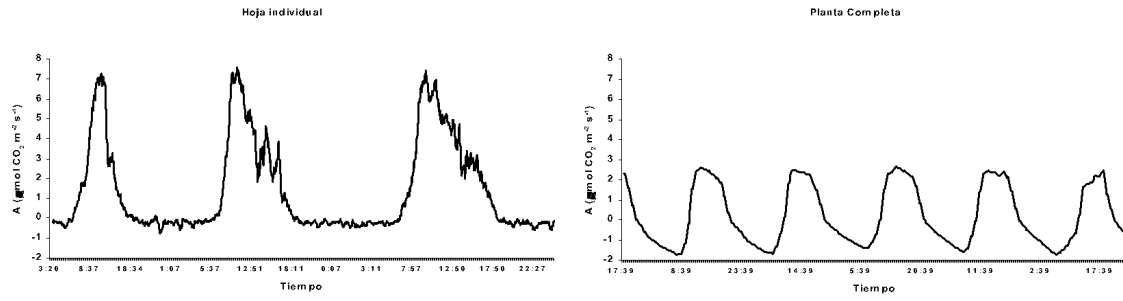
Eucalyptus grandis



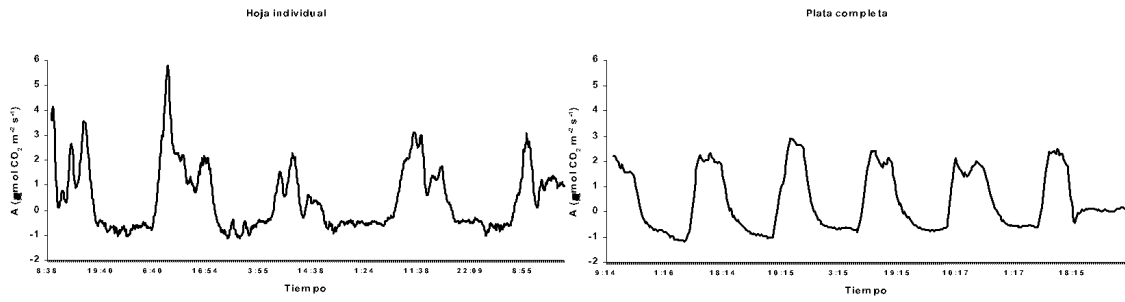
Eucalyptus pellita



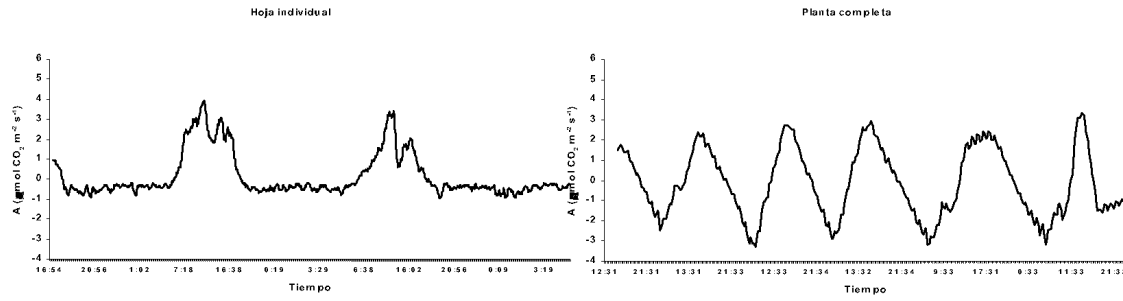
Gmelina arborea



Pinus caribaea



Pochota quinata



Tabebuia rosea

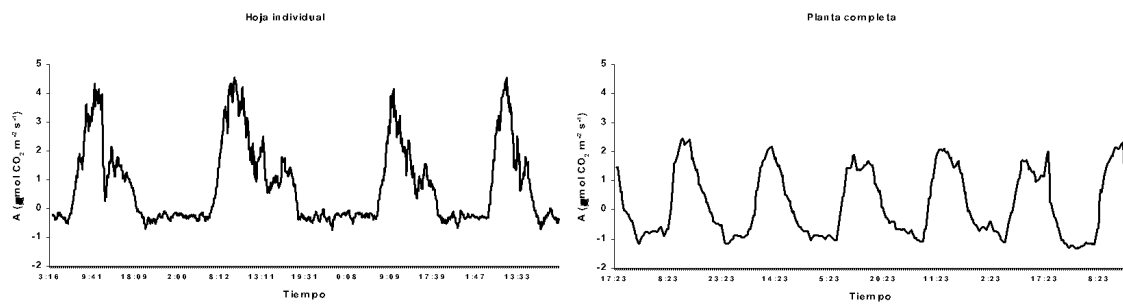


Figura 9. Comportamiento fotosintético diario *Ex situ*. Izquierda: medición realizada en hojas individuales. Derecha: medición realizada en plantas completas, en las ocho especies estudiadas.

Tabla 2. Valores de asimilación máxima de CO₂, medida en hojas individuales y plantas completas *Ex situ*, en las 8 especies estudiadas.

Especie	Hoja individual $\mu\text{mol}_{(\text{CO}_2)}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Planta completa $\mu\text{mol}_{(\text{CO}_2)}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$
<i>Alnus Acuminata</i>	7.48	2.56
<i>Cordia alliodora</i>	5.48	3.02
<i>Eucalyptus grandis</i>	7.68	3.42
<i>Eucalyptus pellita</i>	6.92	2.33
<i>Gmelina arborea</i>	10.38	9.19
<i>Pinus caribaea</i>	7.34	3.13
<i>Pochota quinata</i>	5.12	3.69
<i>Tabebuia rosea</i>	7.85	6.98

Al obtener la integral bajo la curva, de la asimilación neta en las diferentes horas y días de medición por el método trapezoidal, tanto para hojas individuales como para plantas completas, se obtienen los valores de asimilación neta diaria “A_N”, Asimilación bruta diaria “A_B” y respiración oscura diaria “R” (figura 10, tabla 3).

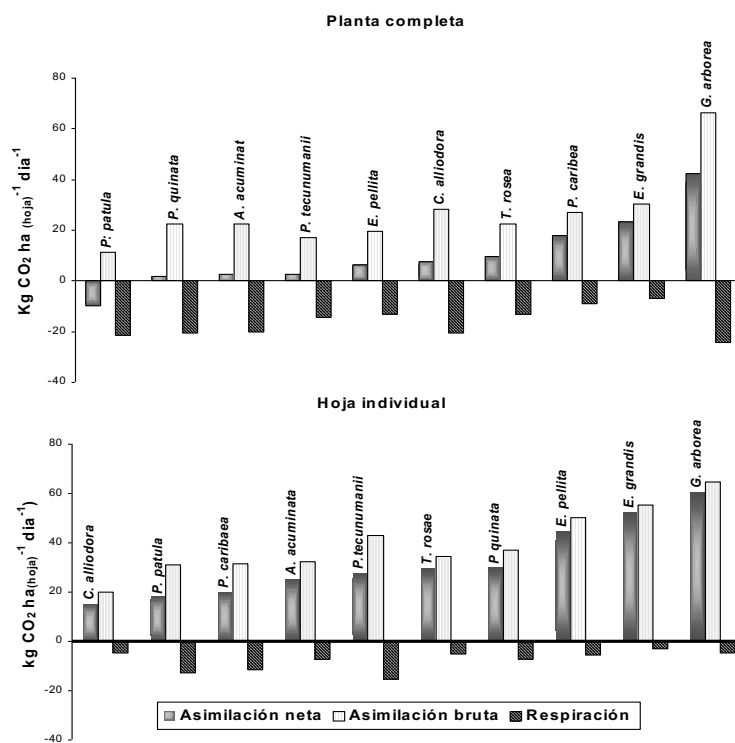


Figura 10. Valores promedio de asimilación neta día (A_N), asimilación bruta día (A_B) y respiración oscura (R) de 10 especies forestales, calculados a partir de mediciones en hojas individuales y plantas completas.

Los mayores valores de A_N promedio diario en plantas completas (A_{NP}) y en hojas individuales (A_{NH}), se presentan en las especies introducidas *G. arborea* y *E. grandis*, con

A_{NP} de 44.8 y 29.8 $\text{Kg}(\text{CO}_2)\text{ha}(\text{hoja})^{-1}\text{día}^{-1}$ y de A_{NH} 42.2 y 23.4 $\text{Kg}(\text{CO}_2)\text{ha}(\text{hoja})^{-1}\text{día}^{-1}$ respectivamente. De las especies nativas, la que presenta los mayores valores de (A_{NP}) es *Pochota quinata* seguido por *Tabebuia rosea*, aun cuando no muestran valores altos en hojas individuales, lo cual indica que la arquitectura juega un papel determinante en el comportamiento de la actividad fotosintética de la planta, puesto que es más sensible el intercambio en la hoja individual que la fronda, con regiones auto sombreadas.

La asimilación bruta que resulta de la sumatoria de la fotosíntesis neta y de la respiración oscura, muestra que hay una gran heterogeneidad en las especies estudiadas, sin embargo, se observa al nivel de la planta completa que las especies nativas presentan mayor gasto respiratorio que las introducidas, por lo que las primeras pueden invertir mayor energía en el proceso de crecimiento y acumulación de biomasa. La respuesta respiratoria neta al nivel de hoja individual aparece con valores relativamente altos, y en muchos casos mayor a los de asimilación neta diaria, lo cual se puede deber a dos situaciones particulares: la primera que hay una gran demanda de energía para la translocación de los asimilados desde la hoja a otros órganos, y la segunda un efecto de la edad de la hoja medida, lo cual debe ser estudiado con mayor profundidad en otra investigación.

En síntesis se puede anotar que para las condiciones de la oferta ambiental de Cenicafé, en plantas bajo condiciones de crecimiento en bolsas plásticas y a libre exposición, las especies más eficientes, tanto en hojas individuales como en plantas completas, desde el punto de vista del intercambio neto de CO_2 son las introducidas *Eucalyptus grandis* y *Gmelina arborea*, en tanto que la menos eficiente es *Pochota quinata*, lo cual es concordante con la observación de crecimiento y desarrollo de la especie en Cenicafé.

Tabla 3. Valores de fotosíntesis y respiración oscura promedio diario en hojas y plantas completas *Ex-situ*.

Especie	Asimilación neta planta	Asimilación bruta planta	Respiración planta	Asimilación neta hoja	Asimilación bruta hoja	Respiración hoja
	$\text{Kg}(\text{CO}_2)\text{ha}(\text{hoja})^{-1}\text{día}^{-1}$					
<i>C. alliodora</i>	15,01	19,85	-4,83	7,72	28,13	-20,41
<i>P. caribaea</i>	18,48	31,17	-12,69	17,93	27,03	-9,10
<i>A. acuminata</i>	19,99	31,45	-11,57	2,52	22,58	-20,06
<i>T. rosea</i>	25,26	32,43	-7,17	9,57	22,57	-12,99
<i>P. quinata</i>	27,64	42,82	-15,17	1,72	22,48	-20,76
<i>E. pellita</i>	29,25	34,50	-5,25	6,50	19,67	-13,17
<i>E. grandis</i>	29,75	36,88	-7,13	23,42	30,43	-7,01
<i>G. arborea</i>	44,80	50,15	-5,35	42,21	66,38	-24,17

Relación entre la Fotosíntesis Neta (P_N) y la Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA)

En general, la actividad fotosintética para las especies forestales estudiadas, en términos de la asimilación neta y en función de la Radiación Fotosintéticamente Activa para hojas individuales y plantas completas, lo explica un modelo exponencial asintótico (figuras 11 y

12). La excepción las constituyen las hojas individuales de *P. caribea* y *A. acuminata*, cuyo comportamiento es de tipo cuadrático.

Para el caso de las dos especies de eucalipto estudiadas, se observa claramente, tanto en hojas individuales como en plantas completas, bajo las condiciones de Cenicafé, alta eficiencia cuántica, lo cual se evidencia por el rápido ascenso de la actividad fotosintética con pequeños incrementos de la radiación y una rápida saturación que se alcanza en alrededor de $250\mu\text{mol}_{(\text{fotones})}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$. De forma contrastante, para las hojas individuales de las especies *T. rosea* y *G. Arborea* se observa que aún para radiaciones de $1500\mu\text{mol}_{(\text{fotones})}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, no se alcanza la saturación lumínica y la eficiencia cuántica disminuye.

La significación estadística de los modelos obtenidos es alta, lo mismo que los parámetros de los mismos, tal como se presenta en la tabla 4, aunque se observa una amplia dispersión de los datos medidos (puntos) alrededor del modelo obtenido (líneas), lo cual se evidencia en algunos valores bajos de R^2 .

La alta significación de los parámetros, tanto para hojas individuales como para plantas completas, permite tener valores asociados a niveles de probabilidad que pueden ser utilizados para alimentar modelos dinámicos posteriormente, una vez se validen los valores obtenidos.

Los modelos que describen la relación temperatura de aire y la asimilación neta de CO_2 para todas las especies estudiadas, tanto para hojas individuales como para plantas completas, son altamente significativos (tabla 5) y siguen un comportamiento cuadrático (figuras 13 y 14).

Los cambios en los puntos máximos y de saturación para cada una de las especies, entre hojas individuales y plantas completas, se deben principalmente a las diferencias de temperatura que existen entre las hojas completamente expuestas y la disminución al interior del dosel, que puede en algunas ocasiones alcanzar valores mayores de 3°C .

Cada especie presenta un valor de saturación térmica particular, lo cual se encuentra asociado a su rango de adaptación. A pesar de haberse llevado las mediciones bajo las condiciones de Cenicafé, se observa que la fronda de *Gmelina arborea* aún a temperaturas superiores a 35°C no ha alcanzado su saturación, mientras las demás especies presentan los mayores valores alrededor de los $25 - 30^\circ\text{C}$. La alta significación de los parámetros de los modelos, permiten tal como se indicó para el caso de la radiación, tener un insumo inicial de la mayor importancia para la construcción de modelos dinámicos.

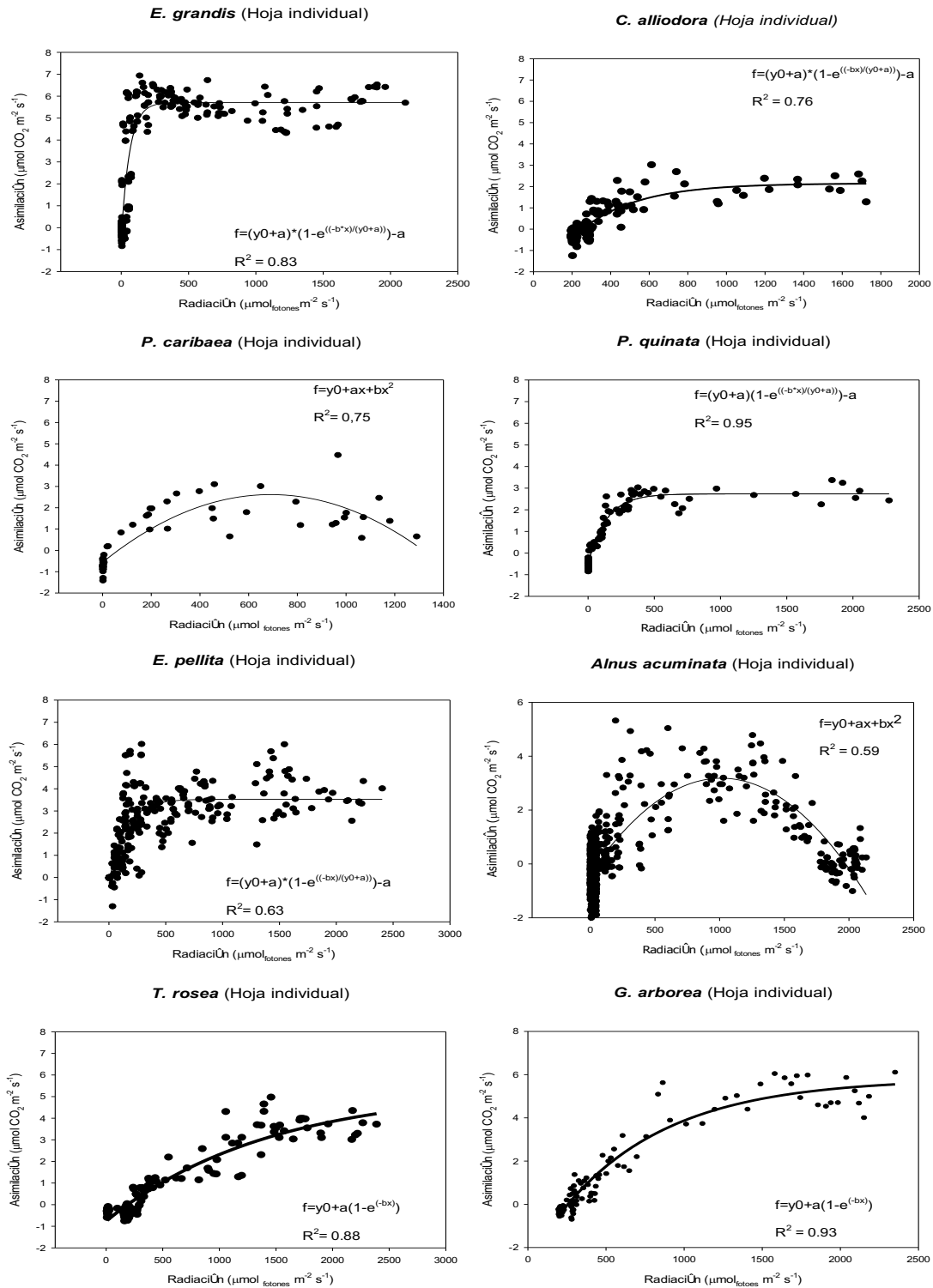


Figura 11. Relación entre la asimilación neta de CO₂ [$\mu\text{mol}_{(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}}$] y la Radiación Fotosintéticamente Activa [$\mu\text{mol}_{(\text{fotones})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}}$] en hojas individuales, de las ocho especies estudiadas, bajo las condiciones de Cenicafé.

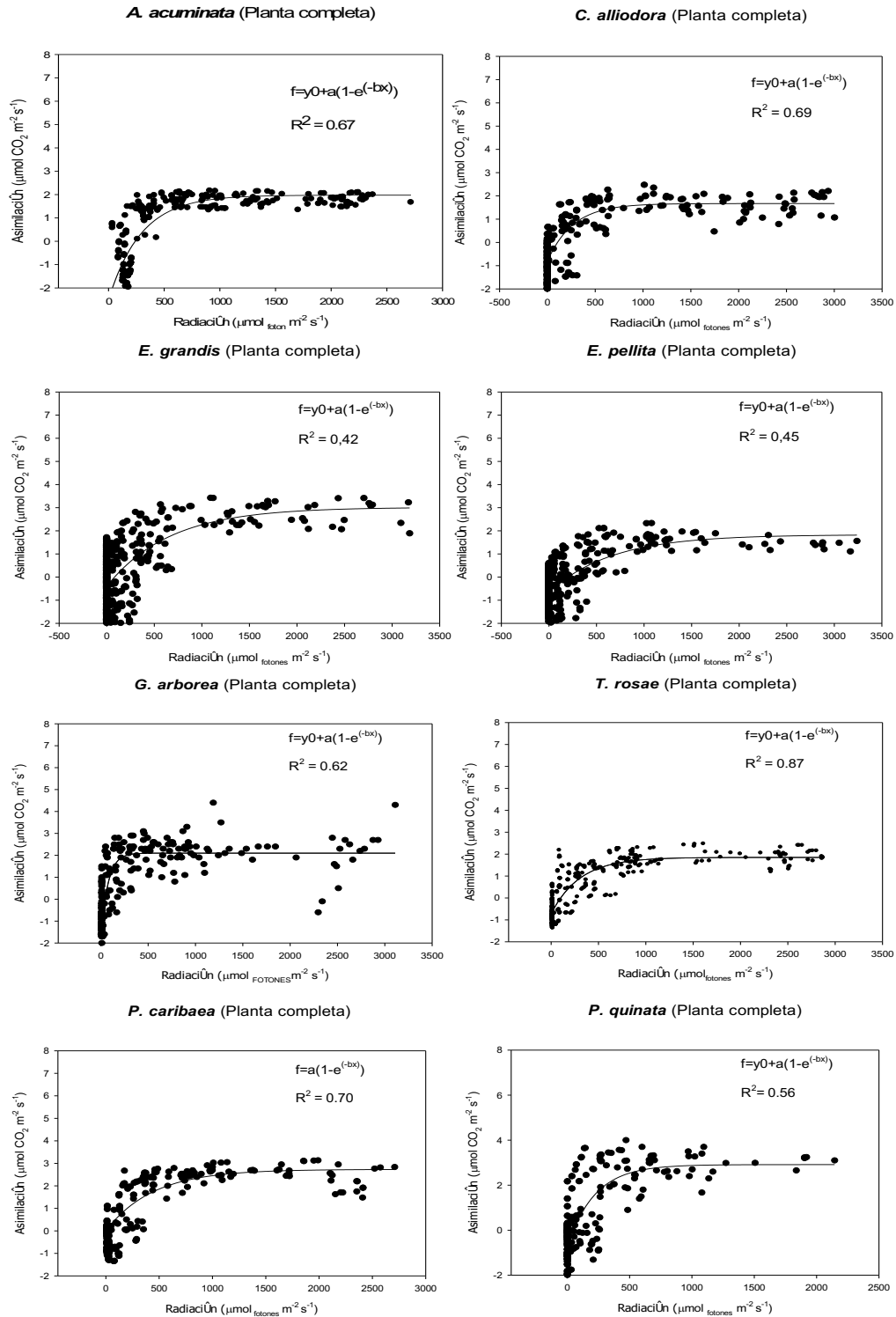


Figura 12. Relaci3n entre la asimilaci3n neta de CO₂ [$\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] y la Radiaci3n Fotosint3ticamente Activa [$\mu\text{mol}_{\text{fotones}} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] en plantas completas, de las ocho especies estudiadas, bajo las condiciones de Cenicaf3.

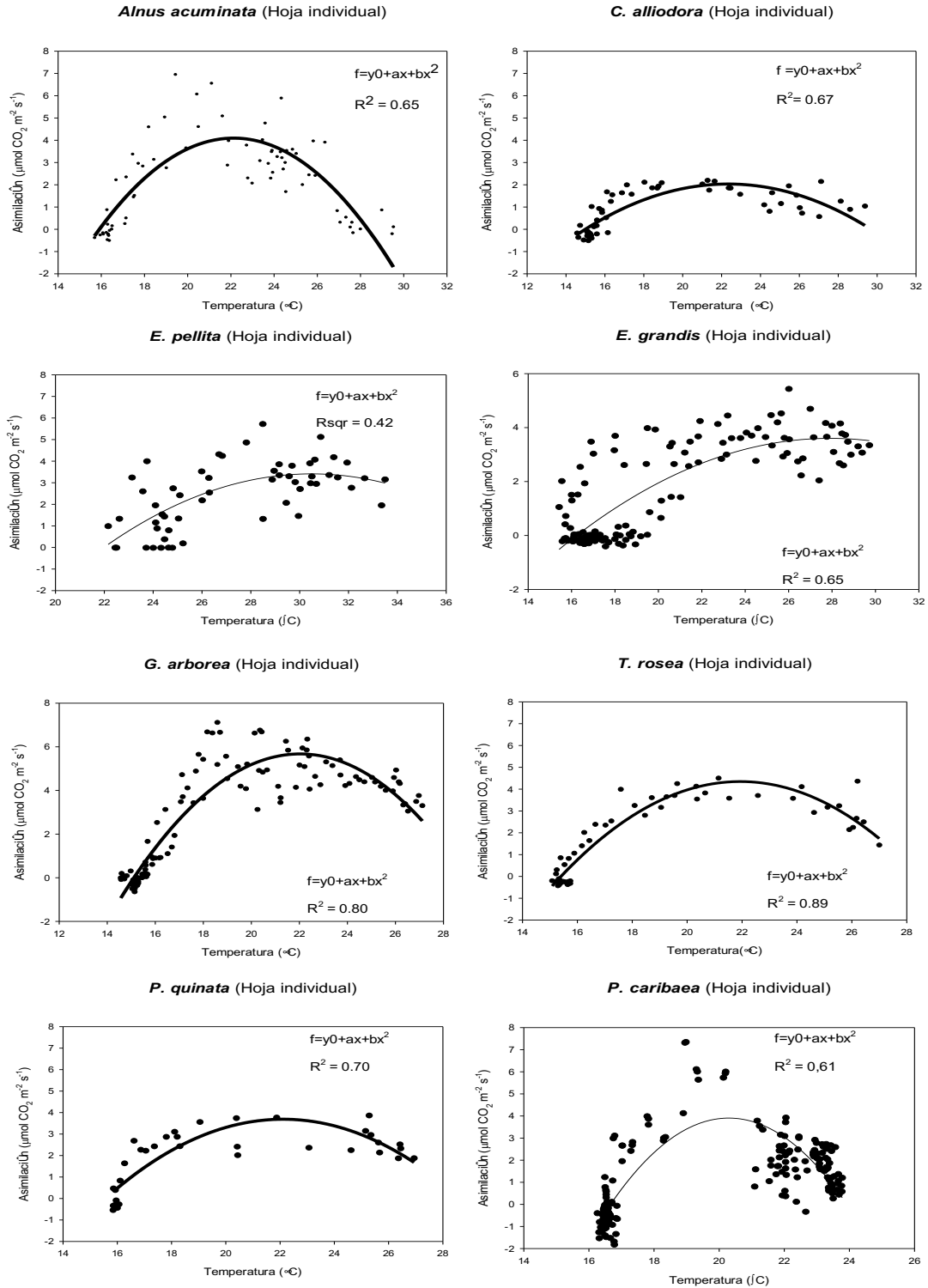


Figura 13. Relación entre la asimilación neta de CO₂ [$\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$] y la Temperatura del aire (°C) en hojas individuales, de las ocho especies estudiadas, bajo las condiciones de Cenicafé.

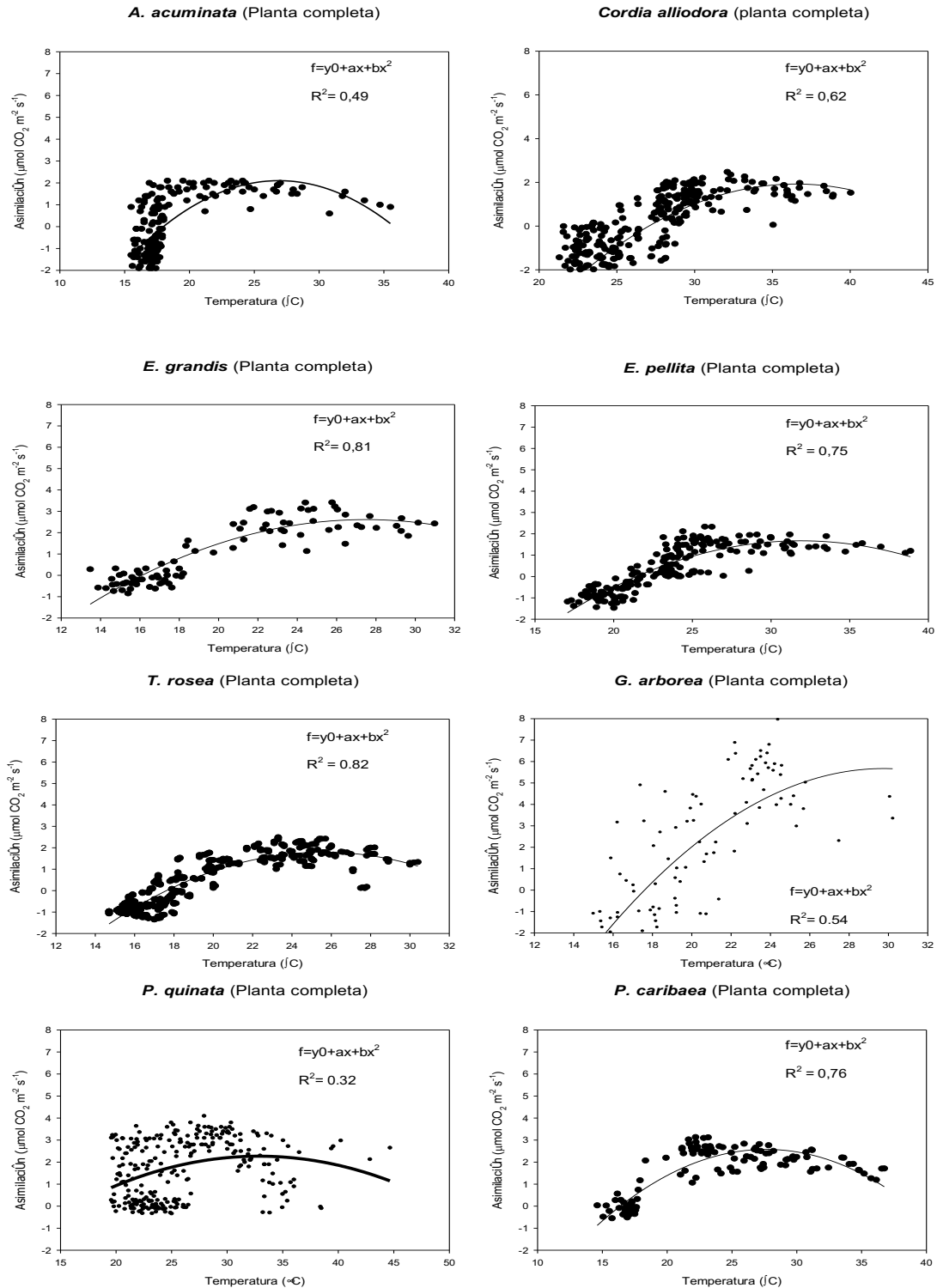


Figura 14. Relaci3n entre la asimilaci3n neta de CO₂ [$\mu\text{mol}_{(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}}$] y la Temperatura del aire ($^{\circ}\text{C}$) en plantas completas, de las ocho especies estudiadas, bajo las condiciones de Cenicafé.

Tabla 4. Modelos que mejor describen la respuesta de asimilación neta de CO₂ (P_N) en función de la Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA), con la significancia de los parámetros, para hojas individuales y plantas completas, bajo las condiciones de Chinchiná.

Especie	Ecuación		Hoja individual				Planta completa			
	Hoja individual	Planta completa	R ²	y0	a	b	R ²	y0	A	b
<i>A. acuminata</i>	$f=y0+a*x+b*x^2$	$f=a*(1-\exp(-b*x))$	0.60	0.0048	<0.0001	<0.0001	0.73	<0.0001	<0.0001	<0.0001
<i>C. alliodora</i>	$f=y0+a*(1-\exp(-b*x))$	$f=a*(1-\exp(-b*x))$	0.76	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.76	<0.0001	<0.0001	<0.0001
<i>E. grandis</i>	$f=a*(1-\exp(-b*x))$	$f=a*(1-\exp(-b*x))$	0.80	-----	<0.0001	<0.0001	0.65	<0.0001	<0.0001	<0.0001
<i>E. pellita</i>	$f=a*(1-\exp(-b*x))$	$f=a*(1-\exp(-b*x))$	0.63	-----	<0.0001	<0.0001	0.46	<0.0001	<0.0001	<0.0001
<i>G. arborea</i>	$f=y0+a*(1-\exp(-b*x))$	$f=a*(1-\exp(-b*x))$	0.93	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.62	<0.0001	<0.0001	<0.0001
<i>P. caribaea</i>	$f=y0+a*x+b*x^2$	$f=a*(1-\exp(-b*x))$	0.75	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.70	<0.0001	<0.0001	<0.0001
<i>P. quinata</i>	$f=y0+a*(1-\exp(-b*x))$	$f=a*(1-\exp(-b*x))$	0.95	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.56	<0.0001	<0.0001	<0.0001
<i>T. rosea</i>	$f=y0+a*(1-\exp(-b*x))$	$f=a*(1-\exp(-b*x))$	0.88	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.77	<0.0001	<0.0001	<0.0001

Tabla 5. Modelos que mejor describen la respuesta de asimilación neta de CO₂ (P_N) en función de la Temperatura del aire (°C), con la significancia de los parámetros, para hojas individuales y plantas completas, bajo las condiciones de Chinchiná.

Especie	Ecuación		Hoja individual				Planta completa			
	Hoja individual	Planta completa	R ²	y0	a	b	R ²	y0	A	b
<i>A. acuminata</i>	$F=y0+a*x+b*x^2$	$f=y0+a*x+b*x^2$	0.65	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.48	<0.0001	<0.0001	<0.0001
<i>C. alliodora</i>	$F=y0+a*x+b*x^2$	$f=y0+a*x+b*x^2$	0.67	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.62	<0.0001	<0.0001	<0.0001
<i>E. pellita</i>	$F=y0+a*x+b*x^2$	$f=y0+a*x+b*x^2$	0.74	0.0006	0.0008	0.0020	0.36	<0.0001	<0.0001	0.0001
<i>E. grandis</i>	$F=y0+a*x+b*x^2$	$f=y0+a*x+b*x^2$	0.74	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.42	0.0092	0.0188	<0.0438
<i>G. arborea</i>	$F=y0+a*x+b*x^2$	$f=y0+a*x+b*x^2$	0.80	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.54	<0.0001	0.005	0.0114
<i>P. caribaea</i>	$F=y0+a*x+b*x^2$	$f=y0+a*x+b*x^2$	0.61	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.47	<0.0001	<0.0001	<0.0001
<i>P. quinata</i>	$F=y0+a*x+b*x^2$	$f=y0+a*x+b*x^2$	0.70	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.10	0.0014	0.0003	0.0014
<i>T. rosea</i>	$F=y0+a*x+b*x^2$	$f=y0+a*x+b*x^2$	0.89	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.82	<0.0001	0.0005	0.0114

Validación de los resultados de asimilación neta diaria

Con el fin de validar los resultados obtenidos en las mediciones de asimilación de CO₂ de la planta completa, se comparó su resultado con el modelo de acumulación de carbono establecido para 6 de las ocho especies evaluadas.

A partir de las regresiones que describen la acumulación de biomasa en función del tiempo, el porcentaje de carbono y las regresiones que describen el comportamiento del área foliar, se estableció para cada año el promedio de asimilación CO₂ diario, para compararlo con la asimilación de CO₂ promedio medida en el experimento (figura 15).

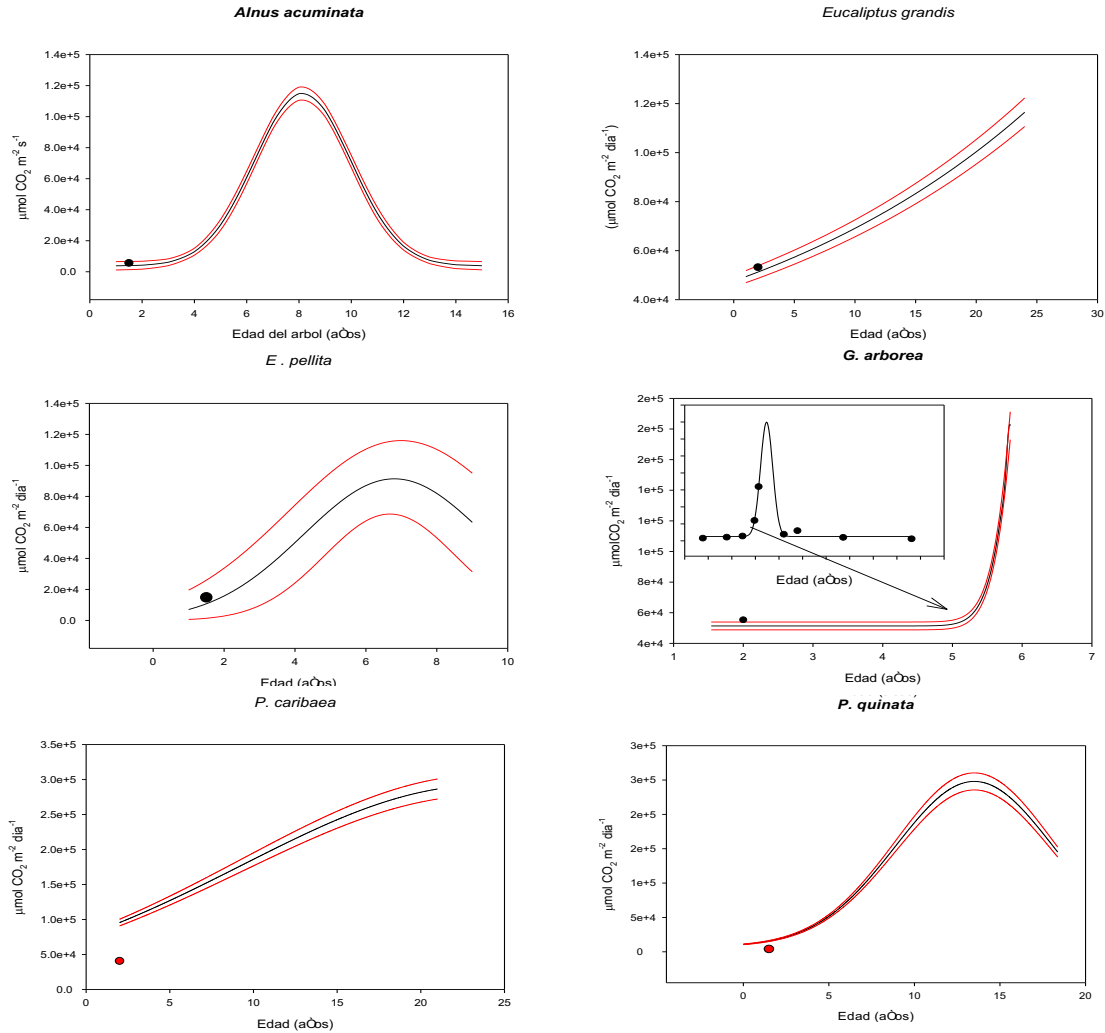


Figura 15. Asimilación de CO₂ en el tiempo para 6 especies forestales, calculado a partir de mediciones directas de biomasa, acumulación de carbono y comportamiento del área foliar.

El promedio de las mediciones de asimilación neta diaria para plantas completas en las especies *E. grandis*, *A. acuminata*, *E. pellita* y *G. arborea*, se ubican dentro del intervalo de confianza de los modelos de acumulación de CO₂ en función del tiempo, por el contrario, las especies *P. caribaea* y *P. quinata* obtuvieron valores por fuera de los intervalos de confianza, posiblemente obedeciendo a condiciones de estrés.

Actividad fotosintética en plantas completas (*In situ*)

El comportamiento diario de la actividad fotosintética y respiratoria para las 8 especies forestales estudiadas, se presenta en la figura 16. Para todos los casos, se presentan los resultados de las mediciones realizadas en dos épocas del año, asociadas principalmente con la disponibilidad hídrica, tal como se presentó en la tabla 1 del capítulo de metodología.