

El curso diario de la actividad de intercambio gaseoso de CO₂, se visualiza para todas las gráficas en la línea por encima de cero, y la respiración en la noche para todos los puntos por debajo de cero. En general se observa que el comportamiento de la respiración, es mayor que el de la asimilación neta diaria de CO₂, en varios de los casos presentados. Esto se debe principalmente a que en la noche, adicional a la respiración de los órganos de la planta, le es adicionada la respiración de los organismos vivos del suelo y más aún, al mantener la planta en un sistema en confinamiento, se generan unas condiciones térmicas internas que favorecen el aumento de la mineralización de la materia orgánica presente en el suelo; de otro lado este mismo efecto de aumento de la respiración se refleja en la disminución del balance neto de asimilación diaria de carbono.

Es evidente para algunas especies como *A. Acuminata* y *G. Arborea* que las tasas de asimilación se vieron afectadas por la época del año en el cual se realizó la medición y principalmente con el estado hídrico del suelo y de la temperatura del aire.

Para la elaboración de las graficas de cada especie se tuvo en cuenta el valor de área foliar presente al momento de la medición, de tal forma que los datos presentados permiten comparar las especies en su eficiencia fotosintética por metro cuadrado de área foliar, bajo las condiciones naturales de crecimiento.

De esta forma se muestra que el curso diario de la fotosíntesis sigue un comportamiento bimodal, similar al obtenido en hojas individuales y plantas completas bajo las condiciones de Cenicafé. En la información recolectada y analizada, se pudo precisar que el período diario utilizado por la planta para llevar a cabo la actividad fotosintética es de alrededor de 11 horas, en tanto que la actividad respiratoria nocturna, valores por debajo de cero (0) en la figura 14, se realiza en las restantes 13 horas.

Las especies con mayores valores de asimilación de CO₂ son *Eucalyptus pellita*, *E. grandis* y *Pinus caribaea*, a pesar que para ésta última, en la segunda medición (agosto de 2003), su tasa de asimilación fue un poco más baja.

La obtención de las áreas bajo la curva, del curso diario y nocturno para cada especie, permiten obtener el promedio de asimilación o de respiración y su relación, en dos épocas diferentes (tabla 6).

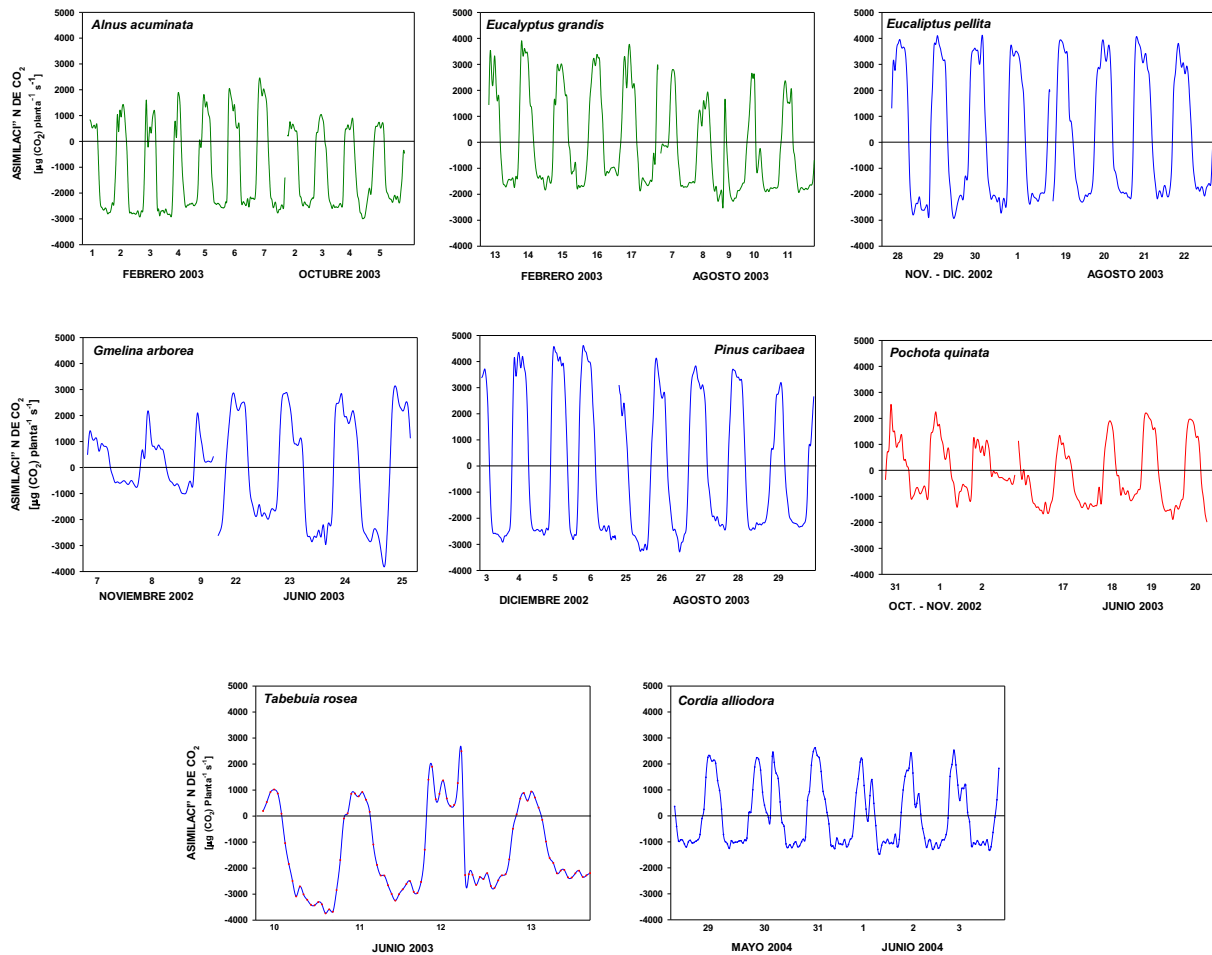


Figura 16. Curvas diarias de Fotosíntesis y Respiración en plantas completas *In situ* [$\mu\text{g}(\text{CO}_2)\text{planta}^{-1}\text{s}^{-1}$] para las 8 especies estudiadas.

La actividad fotosintética instantánea se calculó con el aire de referencia que se toma a 10 m de altura, es decir unos 4.5 m por encima del tope del dosel de los árboles y con el aire de referencia del aire que entra a la cámara. Cuando se calcula con el aire que entra a la cámara los valores disminuyen, debido a que hay un efecto de los árboles circundantes en el rodal sobre la concentración del CO_2 , tal como se presenta en la figura 17.

En general, se muestra que la concentración de dióxido de carbono del aire en el interior del rodal es menor a la alcanzada a 10 m de altura, principalmente al medio día, lo que es debido a la actividad fotosintética de los árboles sobre dicha concentración. En la noche de igual forma la concentración del gas es mayor en el rodal que a 10 m, debido principalmente a la actividad respiratoria de la plantación.

Tabla 6. Valores promedio de fotosíntesis neta diaria, respiración oscura y relación fotosíntesis respiración, para plantas completas en las ocho especies estudiadas (*In situ*).

Medición	Especie	Edad (Años)	Área foliar (m ²)	P_N g(CO ₂) planta ⁻¹ día ⁻¹	Rd g(CO ₂) planta ⁻¹ día ⁻¹	P_n / R_d
Febrero - 2003	<i>A. acuminata</i>	4.0	20.70	33.4 ± 12.0	118.4 ± 11.0	0.3 ± 0.10
Octubre - 2003	<i>A. acuminata</i>	4.7	14.28	15.4 ± 0.9	115.1 ± 5.0	0.1 ± 0.01
Febrero - 2003	<i>E. grandis</i>	1.5	47.71	103.8 ± 5.9	54.9 ± 3.6	1.9 ± 0.07
Agosto - 2003	<i>E. grandis</i>	2.1	27.16	39.3 ± 4.9	79.5 ± 7.1	0.5 ± 0.09
Nov. - 2002	<i>E. pellita</i>	1.5	30.39	108.6 ± 7.9	75.1 ± 4.5	1.5 ± 0.20
Agosto - 2003	<i>E. pellita</i>	1.5	51.20	110.8 ± 5.3	93.8 ± 8.2	1.2 ± 0.10
Nov. - 2002	<i>G. arborea</i>	2.3	14.80	29.1 ± 5.6	25.8 ± 2.3	1.4 ± 0.02
Junio - 2003	<i>G. arborea</i>	2.5	11.02	70.9 ± 4.2	99.7 ± 20.9	0.7 ± 0.18
Dic. - 2002	<i>P. caribaea</i>	3.3	25.33	120.2 ± 2.1	104.2 ± 1.8	1.1 ± 0.02
Junio - 2003	<i>P. caribaea</i>	2.2	12.88	70.9 ± 4.2	96.5 ± 9.9	1.0 ± 0.27
Octubre - 2002	<i>P. quinata</i>	5.0	50.22	41.4 ± 8.4	25.9 ± 9.0	1.7 ± 0.38
Junio - 2003	<i>P. quinata</i>	5.8	7.98	70.9 ± 4.2	58.8 ± 14.4	0.6 ± 0.21
Junio - 2003	<i>T. rosea</i>	1.8	4.19	20.3 ± 8.2	123.4 ± 27.8	0.2 ± 0.09
Mayo - 2003	<i>C. alliodora</i>	4.0	25.78	45.5 ± 8.1	44.8 ± 1.3	1.0 ± 0.19

En varias mediciones llevadas a cabo en la zona cafetera colombiana, se ha logrado relacionar la disminución en la concentración dióxido de carbono en el aire al aumentar su temperatura.

Para el presente estudio se muestra en la figura 18, que efectivamente hay una dependencia de estas dos variables, pero que además hay un efecto marcado de la presencia de los árboles, lo que serviría en estudios posteriores para determinar el efecto de diferentes coberturas y aún sistemas de producción sobre la concentración atmosférica de CO₂.

La concentración promedio diaria del CO₂ en el aire para las dos épocas de medición, estuvo en $398 \pm 3 \mu\text{l l}^{-1} = \text{ppm}$ (partes por millón), para las condiciones de Villanueva – Casanare.

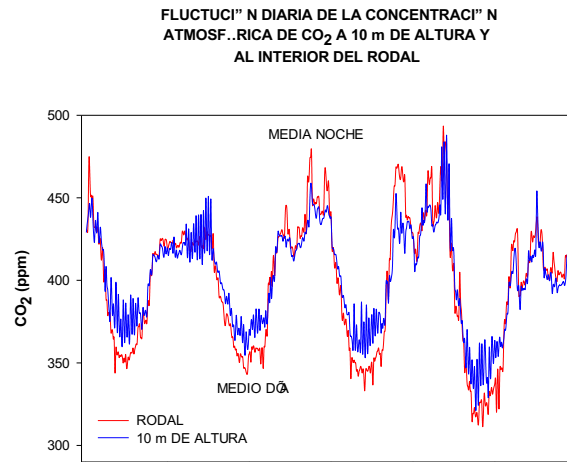


Figura 17. Fluctuación diaria de la concentración atmosférica de CO₂ a 10 m de altura sobre un rodal de *Eucalyptus pellita* y en su interior, para cuatro días de medición, bajo las condiciones de Villanueva - Casanare.

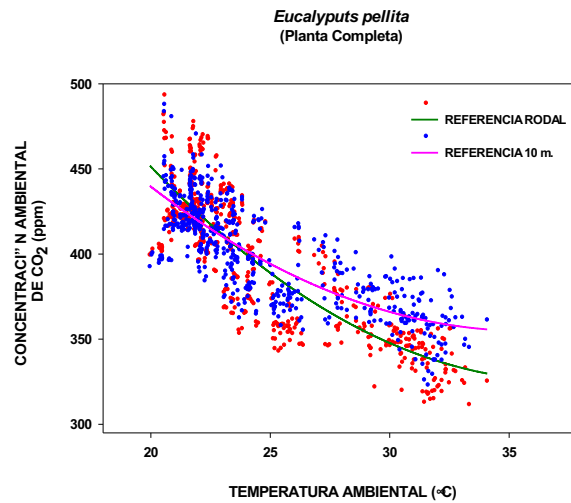


Figura 18. Relación entre la temperatura y la concentración ambiental de CO₂, a 10 m de altura y en el rodal, en *Eucalyptus pellita*.

Relación Temperatura del aire (°C) y Asimilación de CO₂

Para el caso de actividad de intercambio gaseoso neto por la planta en condiciones naturales, en función de la temperatura (figura 19), el modelo que mejor describe el comportamiento para todas las especies estudiadas es de tipo cuadrático ($f = y_0 + ax + bx^2$). Los valores de R² de los modelos y la significación estadística de los parámetros se presentan en la tabla 7. A excepción del modelo para *P. caribaea*, que presenta un valor de R² inferior a 0.7, los demás presentan valores superiores.

De manera similar a lo presentado para hojas individuales y plantas completas para las condiciones de medición de Cenicafé, hay especies como *A. acuminata* y *E. grandis*, que no alcanzan la saturación térmica.

Tabla 7. Parámetros de los modelos que relacionan la Temperatura (°C) y la Asimilación de CO₂, con sus respectivas probabilidades al 95%, para las 8 especies estudiadas.

Especie	y ₀	Prob. y ₀	a	Prob. a	Prob. b	Prob. Modelo	R ²
<i>A. acuminata</i>	-9256	< 0.0001	617	< 0.0001	0.0002	< 0.0001	0.81
<i>E. grandis</i>	-8253	< 0.0001	582	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.91
<i>E. pellita</i>	-35129	< 0.0001	2266	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.82
<i>G. arborea</i>	-23915	< 0.0001	1275	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.85
<i>P. caribaea</i>	-28851	< 0.0001	1817	< 0.0001	0.0009	< 0.0001	0.53
<i>P. quinata</i>	-11572	< 0.0001	595	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.69
<i>T. rosea</i>	-31790	< 0.0001	1791	< 0.0001	0.0013	< 0.0001	0.72
<i>C. alliodora</i>	-13953	< 0.0001	979	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.86

Relación Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) y Asimilación de CO₂

La relación entre estas dos variables se ajusta a una curva de tipo exponencial asintótico, de la forma: $f = y_0 + a * [1 - e^{(-bx)}]$ (figura 20), similar al encontrado para hojas individuales y para plantas completas *Ex situ*. Los valores de los R² para los modelos en cuatro de las ocho especies estudiadas, son superiores a 0.8 y la significación estadística de los parámetros es alta (tabla 8).

Este tipo de ecuación generará, como se anotó anteriormente, los parámetros necesarios para la aplicación de los modelos de integración de Gauss (Goudriaan, 1986) y Spitters (1986), que se aplicarán para todas las especies en estudio, tanto al nivel de hojas individuales como de plantas completas (*In situ* y *Ex situ*) y que permitirán validar si los modelos describen y predicen adecuadamente la fotosíntesis, así como su relación con la acumulación de materia seca, con el fin de estructurar la modelación dinámica de crecimiento para las especies estudiadas.

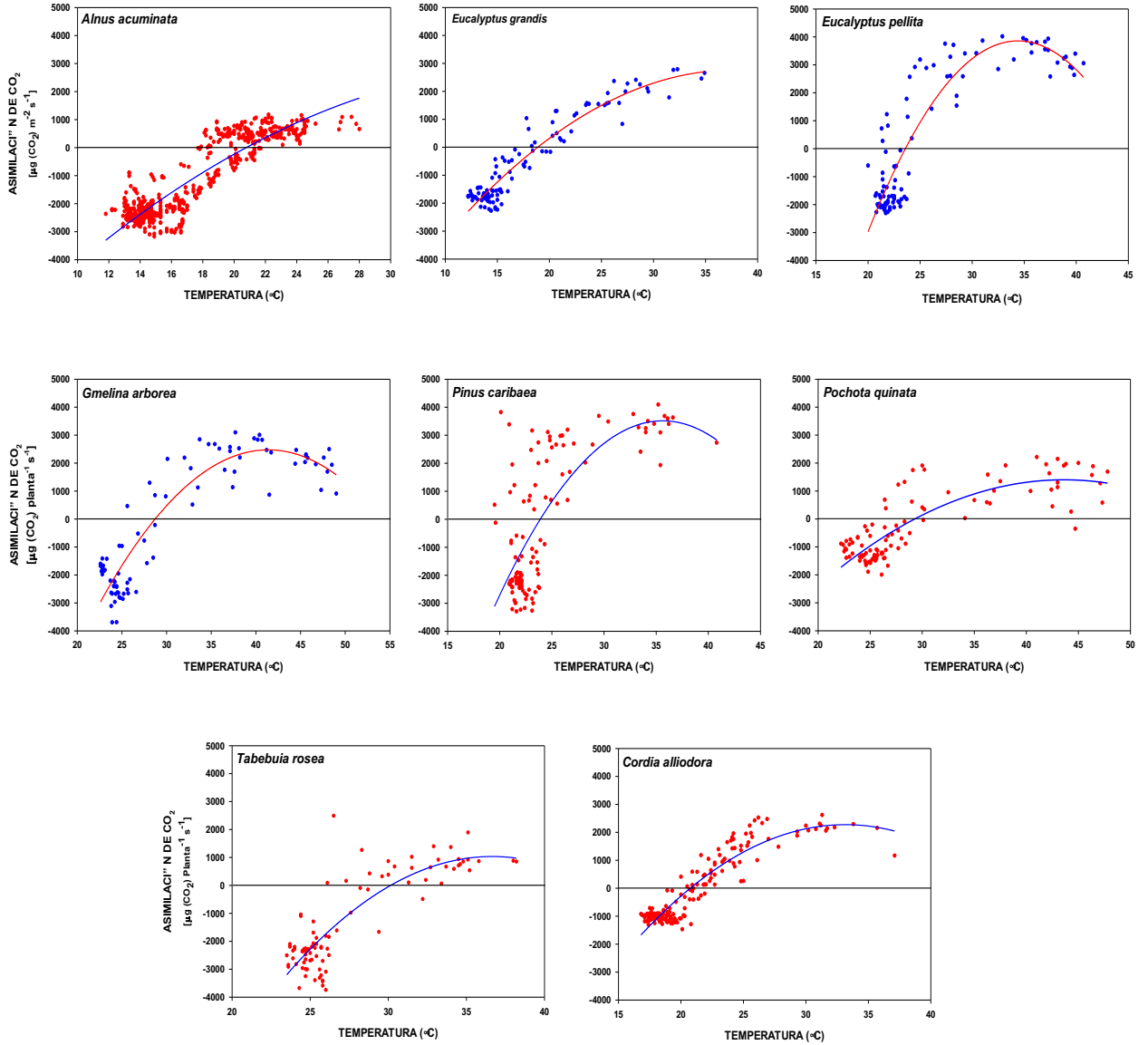


Figura 19. Relación entre la Temperatura del aire al interior de la cámara (°C) y la asimilación de CO₂ para las 8 especies estudiadas.

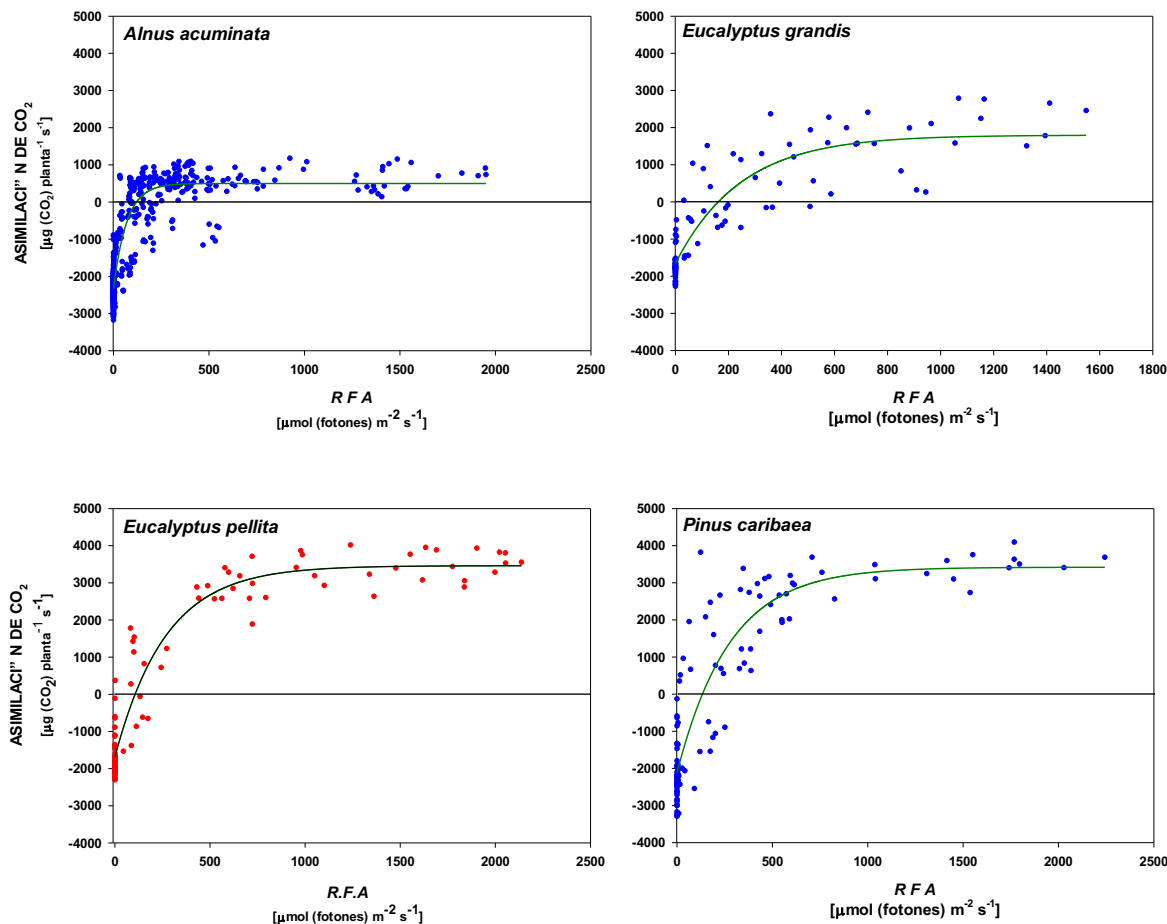


Figura 20. Relación entre la Radiación Fotosintéticamente Activa (*RFA*) y la asimilación de CO₂, para plantas completas en condiciones naturales, de las especies *A. acuminata*, *E. grandis*, *E. pellita* y *P. caribaea*.

Tabla 8. Parámetros de los modelos que relacionan la Radiación Fotosintéticamente Activa (*RFA*) y la Asimilación de CO₂, con sus respectivas probabilidades al 95%, para las especies *A. acuminata*, *E. grandis*, *E. pellita* y *P. caribaea*.

Especie	y0	Prob. y0	a	Prob. a	Prob. b	Prob. Modelo	R ²
<i>A. acuminata</i>	-2332	< 0.0001	2830	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.86
<i>E. grandis</i>	-1656	< 0.0001	3454	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.83
<i>E. pellita</i>	-1688	< 0.0001	5151	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.93
<i>P. caribaea</i>	-2116	< 0.0001	5536	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.83

Relación entre la Fotosíntesis y la Acumulación de Materia Seca

Se relacionó la actividad fotosintética neta diaria por unidad de área foliar presente, y expresada en $\text{Kg}(\text{CH}_2\text{O})\text{Planta}^{-1}$, para cada una de las edades de la plantación, con las mediciones de acumulación real de biomasa en cada edad, esto permitió generar modelos de regresión lineal con coeficientes de correlación superiores a 0.85 (figura 21), que indican la estrecha relación que existe entre la actividad fotosintética y la acumulación total de biomasa.

Debido a que esta relación se logra con los datos obtenidos en las mediciones realizadas en dos ciclos independientes y con oferta ambiental contrastante, los modelos lineales servirán de herramienta fundamental para estimar la biomasa producida, mediante una metodología no destructiva.

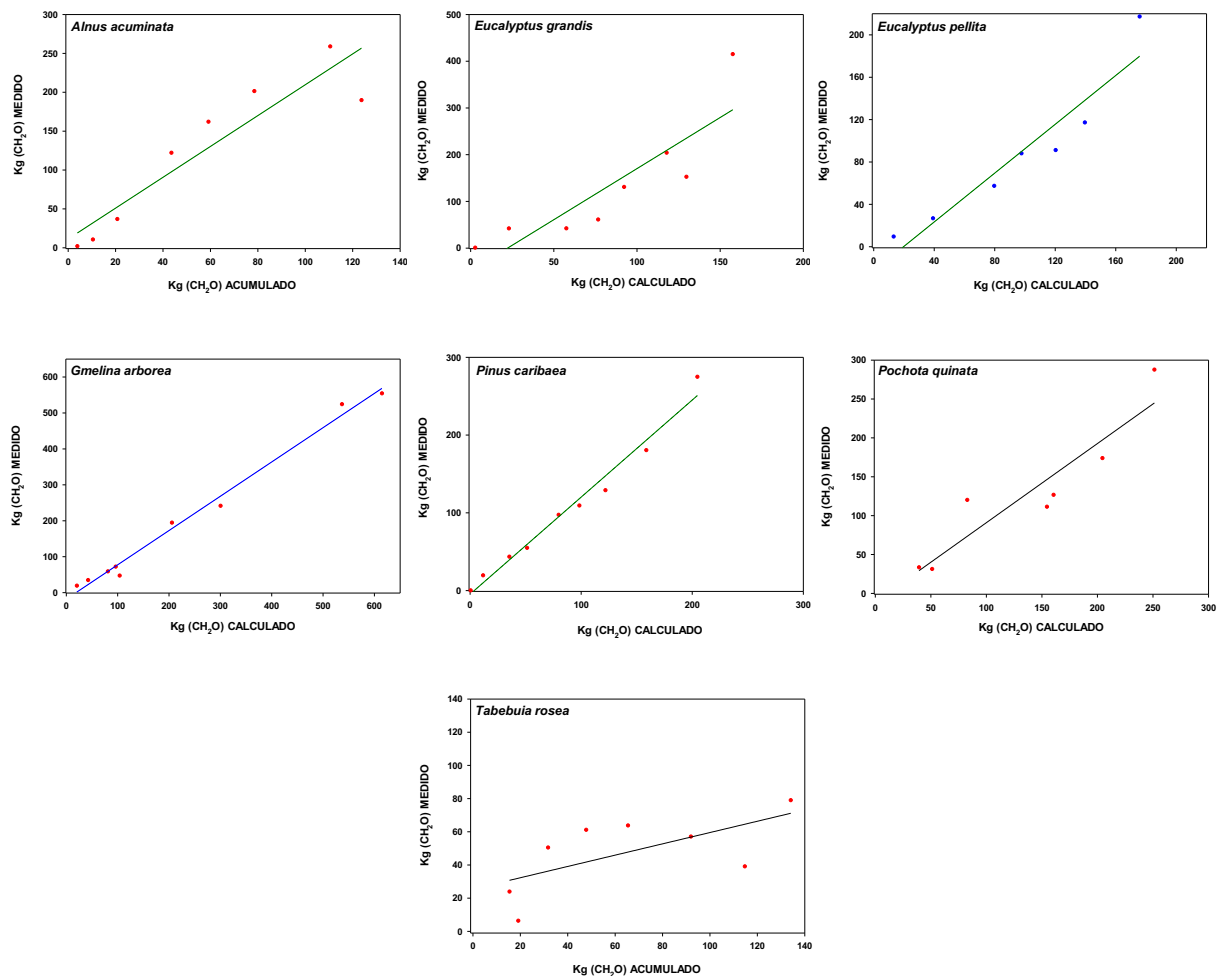


Figura 21. Relación entre la fotosíntesis neta diaria medida y la acumulación real de biomasa, para las 8 especies en estudio.

Interceptación de la radiación, acumulación, distribución de biomasa y contenido de carbono

Interceptación de la radiación por el dosel

Cada especie vegetal intercepta y utiliza la energía incidente de manera particular, dependiendo de su arquitectura, edad y arreglo espacial de las plantas en el terreno, entre otros aspectos. Desde el punto de vista productivo, el fin último es maximizar la eficiencia en la conversión de la energía luminosa interceptada en biomasa acumulada. Es por esto último que dentro de las estrategias para incrementar la productividad de especies cultivadas, se encuentra incrementar la interceptación y utilización de la radiación por dos vías: (A) – mejorar su arquitectura; (B) – incrementar el área de interceptación por área superficial del terreno cultivado y (C) – mejorar la eficiencia de asimilación del CO₂ y su transporte a los sitios de uso y acumulación.

La disposición de las hojas en el espacio (inclinación y orientación), junto con los demás factores que determinan la estructura del dosel, desempeña un papel importante en la interceptación de la radiación solar por el árbol. Esta disposición está caracterizada por la distribución de frecuencias acumuladas de la inclinación de las hojas (Norman y Campbell, 1989).

De Wit (1965) para efectos de clasificación sugiere cuatro clases de orientación de los ángulos, de acuerdo con la inclinación foliar: 1. Orientación planófila – arreglo foliar mayormente horizontal. (0 – 30°) 2. Orientación erectófila – arreglos foliares predominantemente verticales (60 – 90°) 3. Orientación plagiófila – arreglos foliares con inclinación de 45° (30 – 60°) y 4. Orientación extremófila - orientaciones de dos picos que van entre 0 – 90° (las hojas del maíz) (figura 22).

La frecuencia en la distribución porcentual de los ángulos de inserción foliar en las ramas, han permitido clasificar la arquitectura de las plantas en tres grandes grupos a saber: aquellas donde el mayor porcentaje de inserción se sitúa entre 0 y 30° con respecto a la horizontal, las cuales se denominan planófilas, entre 30 y 60° plagiófilas, entre 60 y 90° erectófilas (De Wit, 1965; Ross, 1981).

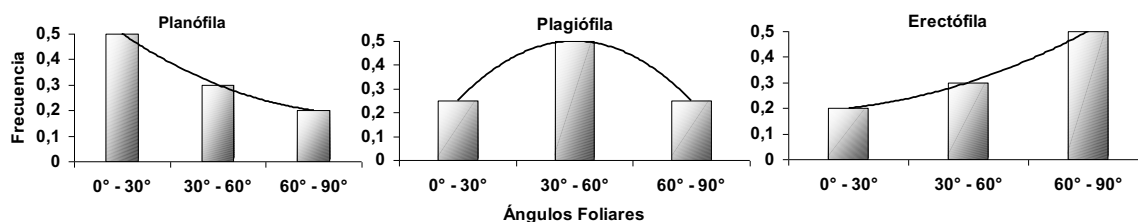
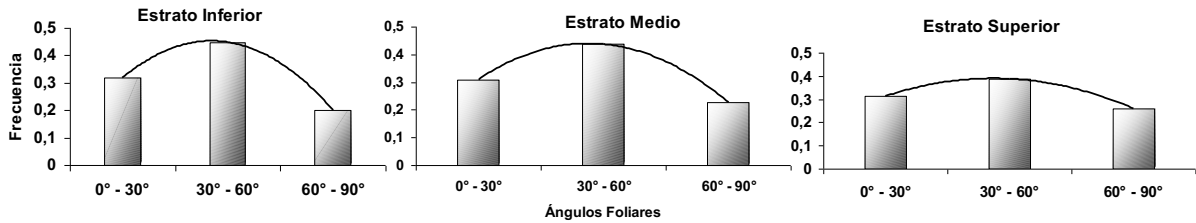


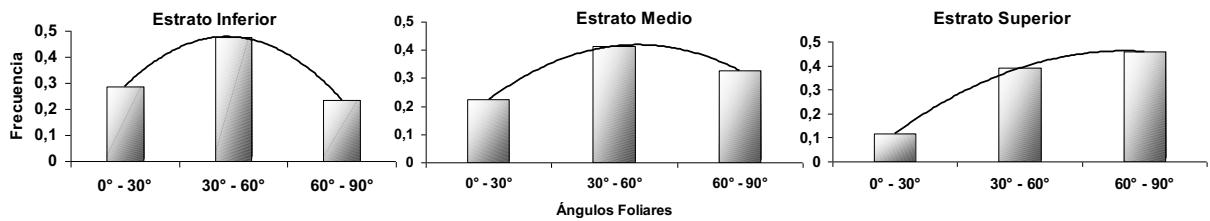
Figura 22. Distribución de frecuencias acumuladas de los ángulos de inserción de las hojas a las ramas.

Las figuras 23 y 24 muestran la distribución de frecuencias de los ángulos de inserción de las hojas a las ramas, correspondientes a los diferentes estratos en el perfil de la planta, y su respectiva clasificación de acuerdo a la orientación para las ocho especies objeto de evaluación.

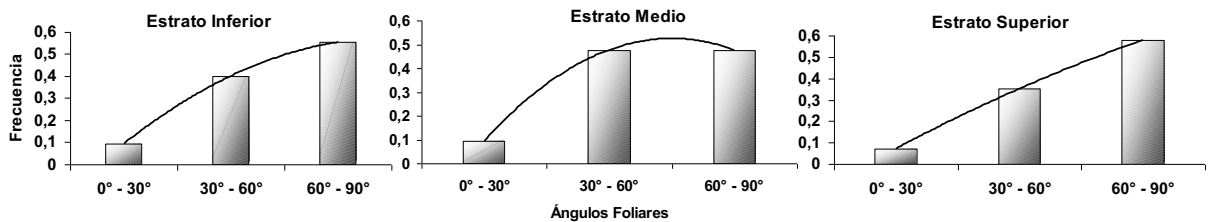
Alnus acuminata



Eucalyptus grandis



Eucalyptus pellita



Gmelina arborea

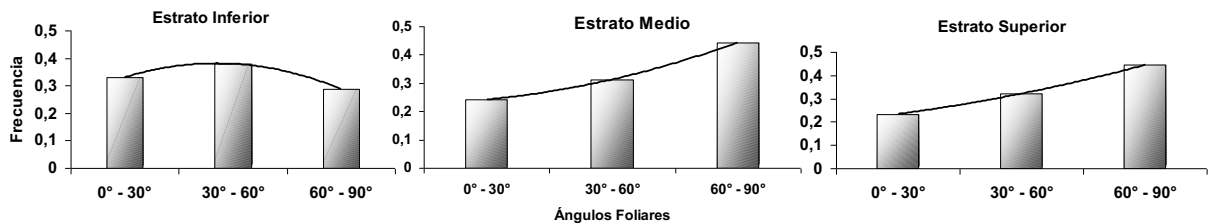
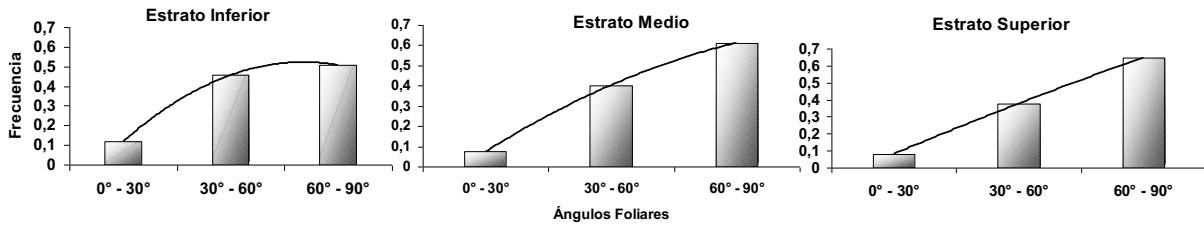
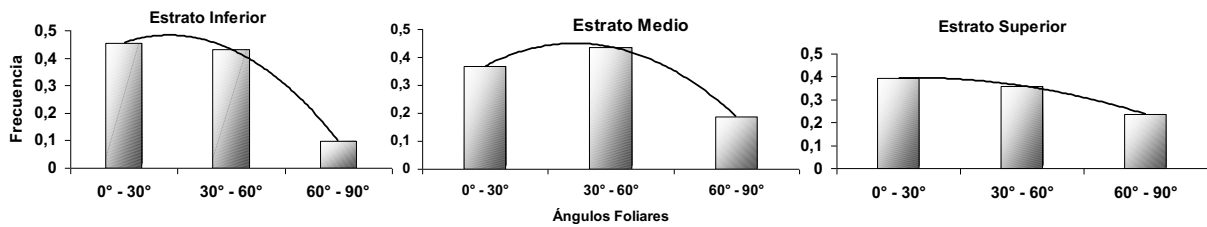


Figura 23. Distribución de frecuencias de los ángulos foliares, para tres estratos, en cuatro especies forestales.

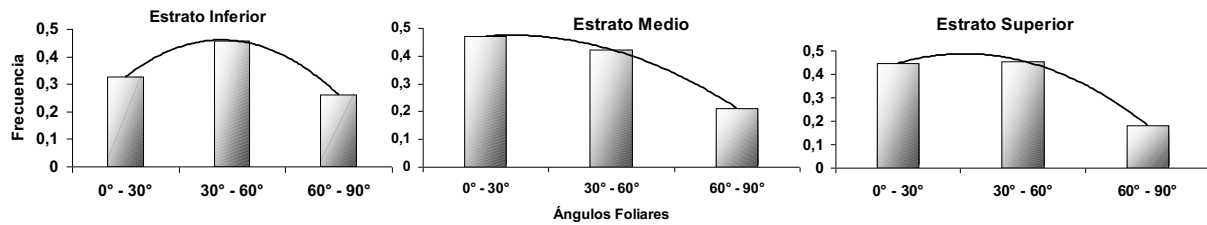
Pinus caribaea



Pochota quinata



Tabebuia rosea



Cordia alliodora

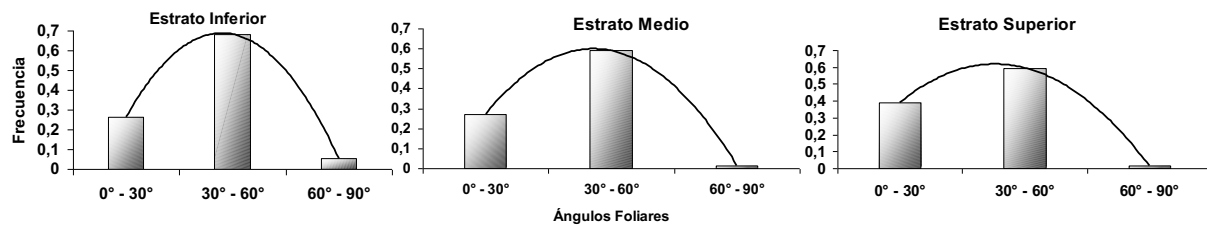


Figura 24. Distribución de frecuencias de los ángulos foliares, para tres estratos, en cuatro especies forestales.

En general, la arquitectura de las especies *Alnus acuminata* y *Eucalyptus grandis* es similar en los estratos inferior y medio, los que se caracterizan por presentar orientación plagiófila; para el estrato superior se encuentran diferencias entre las dos especies, para *Alnus*

acuminata este estrato se ubica en el rango plagiófilo, mientras para *Eucalyptus grandis* presentó inclinación hacia el rango erectófilo.

La especie *Eucalyptus pellita* presenta orientación erectófila en los tres estratos, de la misma forma se comporta *Pinus caribaea*.

En *Gmelina arborea* el estrato inferior muestra tendencia plagiófila, mientras que los estratos medio y superior son de orientación erectófila.

La arquitectura de *Pochota quinata* en general presenta orientación planófila con leve tendencia plagiófila en el estrato medio.

En la especie *Tabebuia rosea* para los estratos medio y superior no se encuentra tendencia definida entre orientación plagiófila y planófila, ya que las proporciones de las frecuencias para estos rangos de inclinación son similares, mientras que en el estrato inferior se observa la tendencia plagiófila.

Cordia alliodora se define como una especie de orientación plagiófila, además la presencia de ángulos de inclinación foliar mayores de 60° es mínima en todos los estratos.

Coefficiente de extinción de la radiación (k)

La eficiencia en el uso de la radiación por el follaje, dependerá no solo del número y tamaño de las hojas, sino también de la forma como se distribuyan en el dosel. Una forma de determinar la eficiencia es el uso de la radiación, y por consiguiente su relación con la productividad en términos de la biomasa acumulada, es mediante la determinación del coeficiente de extinción de la radiación a través del dosel (k).

Este valor, como se indicó en los antecedentes, es fundamental para la modelación matemática de las especies vegetales y determina de manera indirecta la eficiencia en el uso de la radiación. La tabla 9 presenta los valores obtenidos de coeficiente de extinción para cada una de las especies forestales estudiadas.

Tabla 9. Valores del coeficiente de extinción de la radiación (k), para las ocho especies estudiadas.

Especie	Coefficiente de extinción de la radiación (k)
<i>Alnus acuminata</i>	0.81
<i>Eucalyptus grandis</i>	0.82
<i>Eucalyptus pellita</i>	0.51
<i>Gmelina arborea</i>	0.51
<i>Pinus caribaea</i>	0.50
<i>Pochota quinata</i>	0.74
<i>Tabebuia rosea</i>	0.75
<i>Cordia alliodora</i>	0.77