

**Figura 27.** Esquema de medición de la interceptación de radiación en la copa del árbol por estratos, área foliar e índice de área foliar.

Por medio de una barra con un sistema integrado de 100 sensores cuánticos Line Quantum sensor – LI-COR, se midió la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en el tope del dosel o radiación incidente (medición A) e inmediatamente después se midió la radiación adentro del dosel bajando por cada uno de los estratos de la copa (medición B), la cual determina la radiación transmitida a través del dosel. Por cada toma de B, se realizó una A con el fin de minimizar el error atribuido a las condiciones cambiantes del cielo.

Después de realizadas las mediciones de RFA se quitaron las hojas del árbol y en cada estrato se determinó su peso fresco y se tomó una muestra de 250g la cual se prensó para posteriormente determinar el área foliar con el equipo Leaf Area Meter (Delta T – Device, Inc.). Esta misma muestra se secó en estufa a 105° C durante 24 horas para llevar a peso constante.

Para el análisis de la información se determinó el área foliar en cada estrato de copa mediante la extrapolación del valor de AF obtenido con la muestra de 250 gr de hojas y el peso total de las hojas del estrato.

El IAF se calculó como el cociente entre el área foliar obtenida por estrato y el diámetro basal de cada estrato de copa.

Para la determinación del coeficiente de extinción de la radiación  $k$ , se utilizó el modelo de Beer y Lambert adaptado por Monteith en 1965. Con los datos de campo y con la herramienta estadística Sigma Plot 10. se ajustó un modelo exponencial de un parámetro mediante una regresión no lineal entre el cociente entre  $I$  e  $I_0$  y el índice de área foliar acumulada para cada profundidad del dosel como lo muestra la ecuación (8)

(8)

$$\frac{I}{I_0} = e^{-k \cdot IAF}$$

en donde:

- $I / I_0$ : Es el cociente entre la energía luminosa transmitida hasta una profundidad del dosel y la 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 para cada estrato del dosel.

### Arquitectura de copa

Se determinaron los ángulos de inserción de las ramas y las hojas en cada una de las especies; a cada árbol se le dividió la copa en tres estratos: superior, medio e inferior y en cada estrato se seleccionaron tres ramas aleatoriamente a las cuales se les midió su ángulo de inclinación siguiendo la metodología de Norman y Campbell descrita en 1989.

Las mediciones de los ángulos foliares para la determinación de la arquitectura de copa se realizaron entre el año 2008 y 2010 en árboles de diferentes edades (Tabla 13)

**Tabla 13.** Rango de edad de las especies para las mediciones de ángulo de inserción foliar.

Especie	Número de árboles muestreados	Rango de edad (años)
<i>T. grandis</i>	50	5 -22
<i>A. mangium</i>	74	1.2 – 8
<i>P. tecunumanii</i>	65	0.8 – 17
<i>P. caribaeae</i>	74	1.2 – 20
<i>P. patula</i>	92	1.4 – 19
<i>E. pellita</i>	35	1 – 16
<i>E. grandis</i>	46	7 – 24
<i>G. arborea</i>	67	1.5 – 19
<i>C. alliodora</i>	32	2 – 14
<i>A. acuminata</i>	42	1 – 22
<i>P. quinata</i>	64	6 – 24

Para el análisis de la arquitectura se realizó inicialmente un análisis de varianza para determinar el efecto de la edad y el estrato del árbol sobre el ángulo foliar (Proc glm, SAS 9.2). La edad se incluyó en el modelo como variable continua mientras que el estrato como variable de clasificación. Se analizó también la interacción entre la edad y el estrato. Posteriormente se cualificaron los ángulos foliares en los tres intervalos usuales (0-30°;

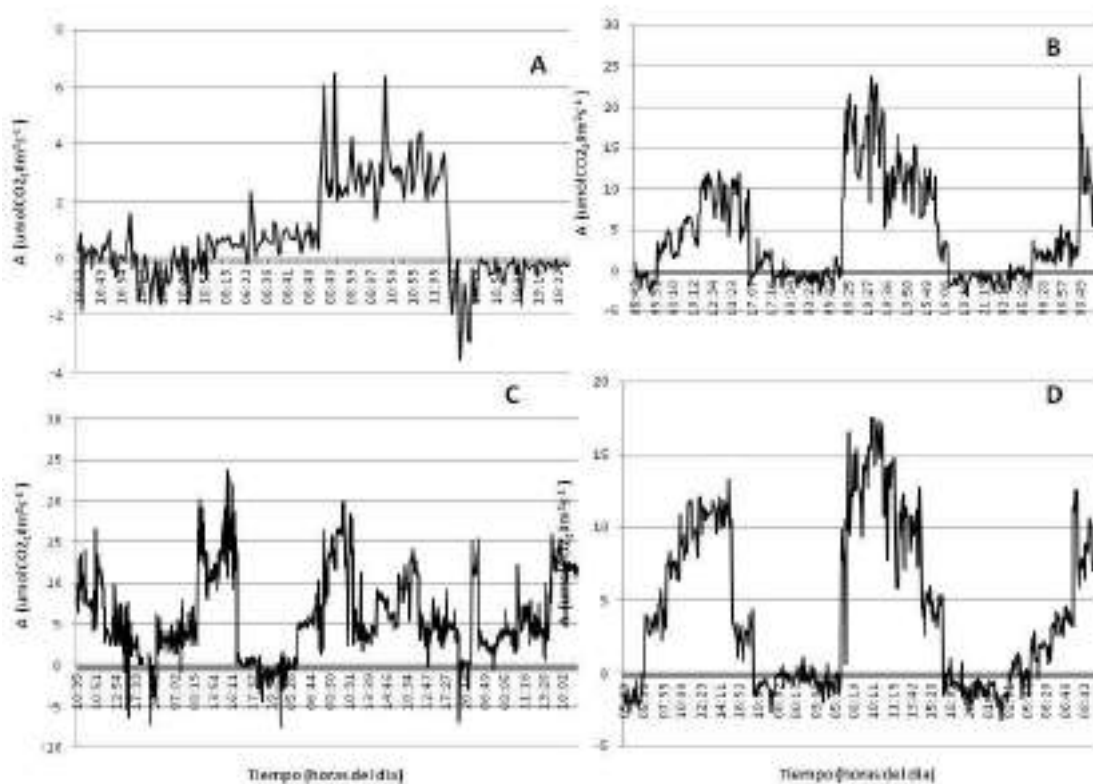
30-60° y 60-90°) para determinar el porcentaje de hojas con ángulos en cada categoría y se procedió a la comparación de proporciones entre estratos y dentro de los estratos.

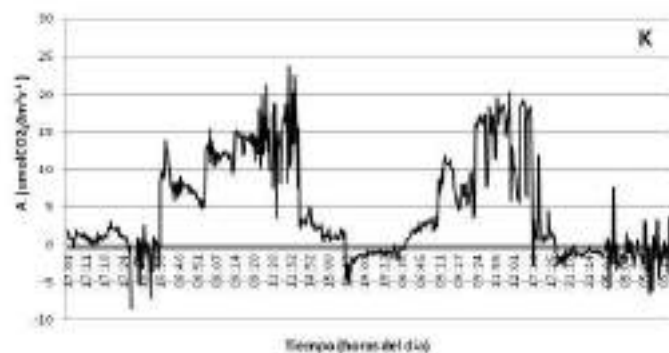
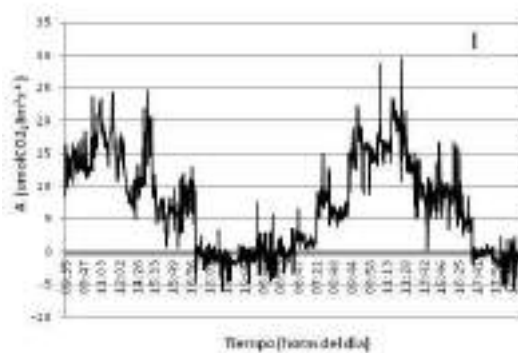
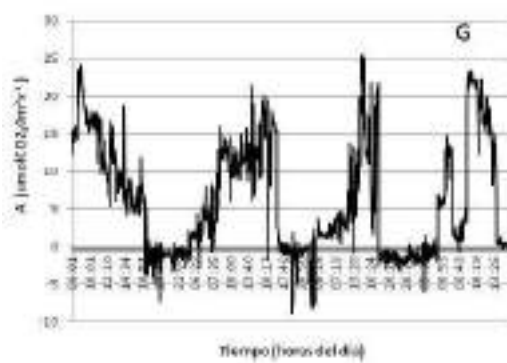
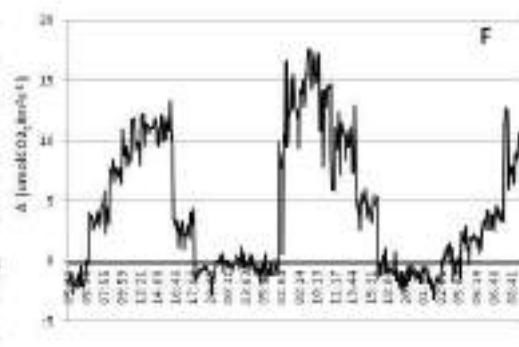
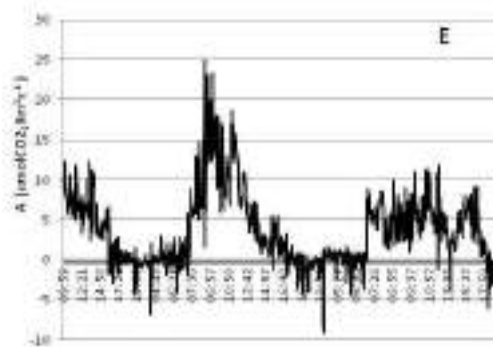
## RESULTADOS Y DISCUSIÓN DE LA RESPUESTA FOTOSINTÉTICA, ARQUITECTURALES Y DE INTERCEPTACIÓN DE LA RADIACIÓN.

### Comportamiento de la asimilación diaria y transpiración

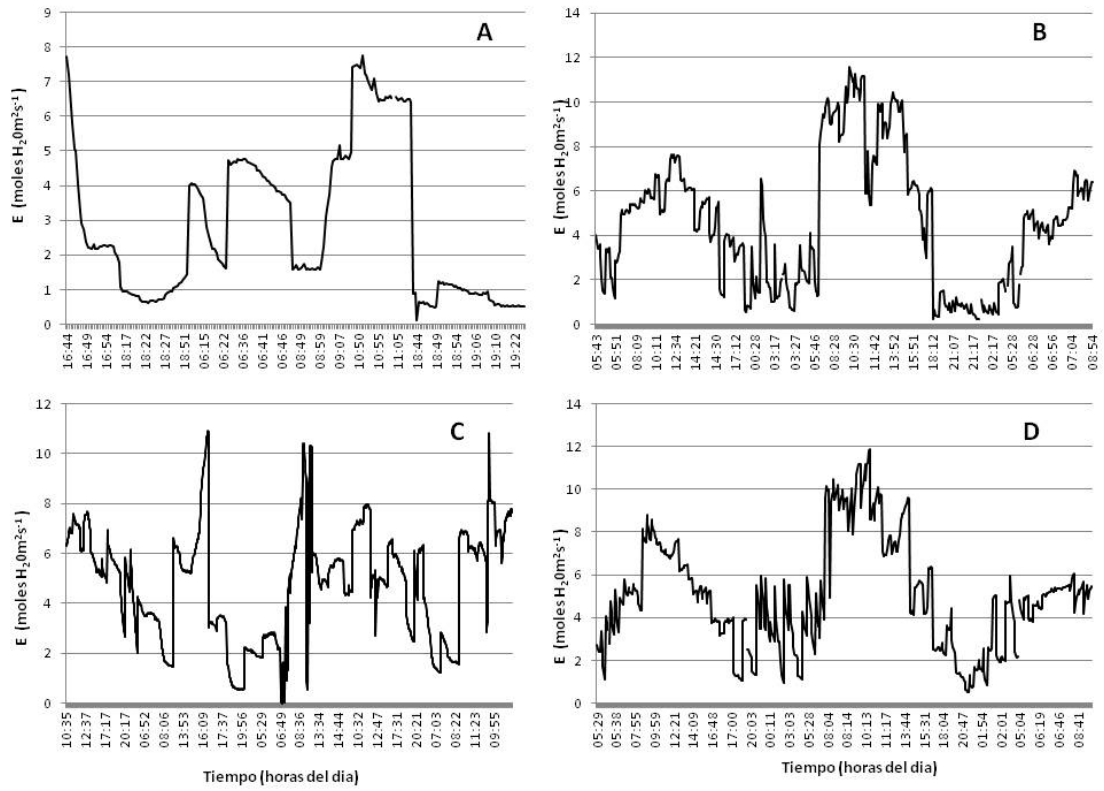
La Figura 28 muestra para todas las especies forestales un comportamiento bimodal en la fotosíntesis durante el día, la asimilación aumentó desde las primeras horas de la mañana notándose en algunos casos una caída hacia el medio día por la reducción en la tasa fotosintética hasta del 100% y presentándose inclusive respiración en algunas especies como *T. grandis* y *P. quinata*. En la tarde se observa de nuevo aumento en la actividad fotosintética y comenzando la noche decrece totalmente.

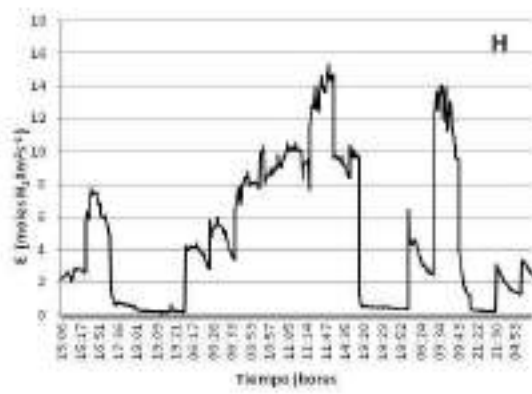
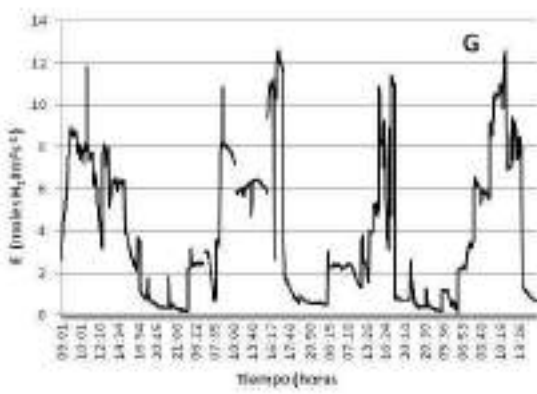
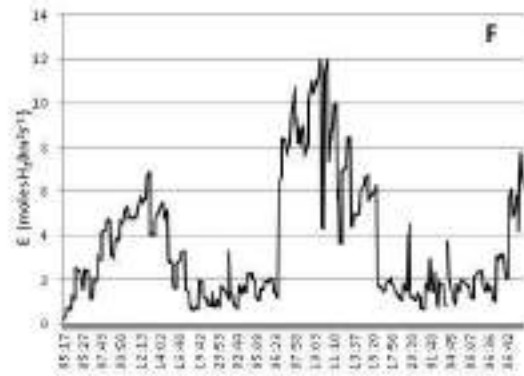
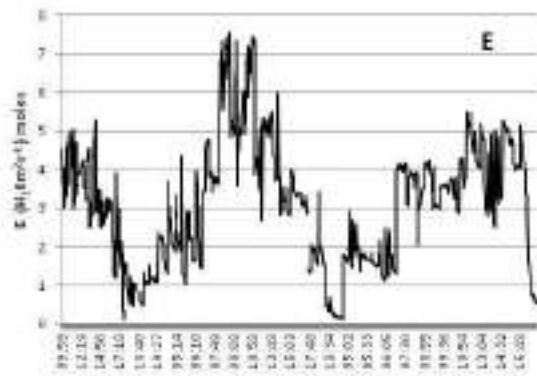
En la Figura 29 se observa que la transpiración tuvo un comportamiento similar al de la asimilación a través del día, y de igual manera decreció en las horas del medio día aunque en menor grado que la asimilación.

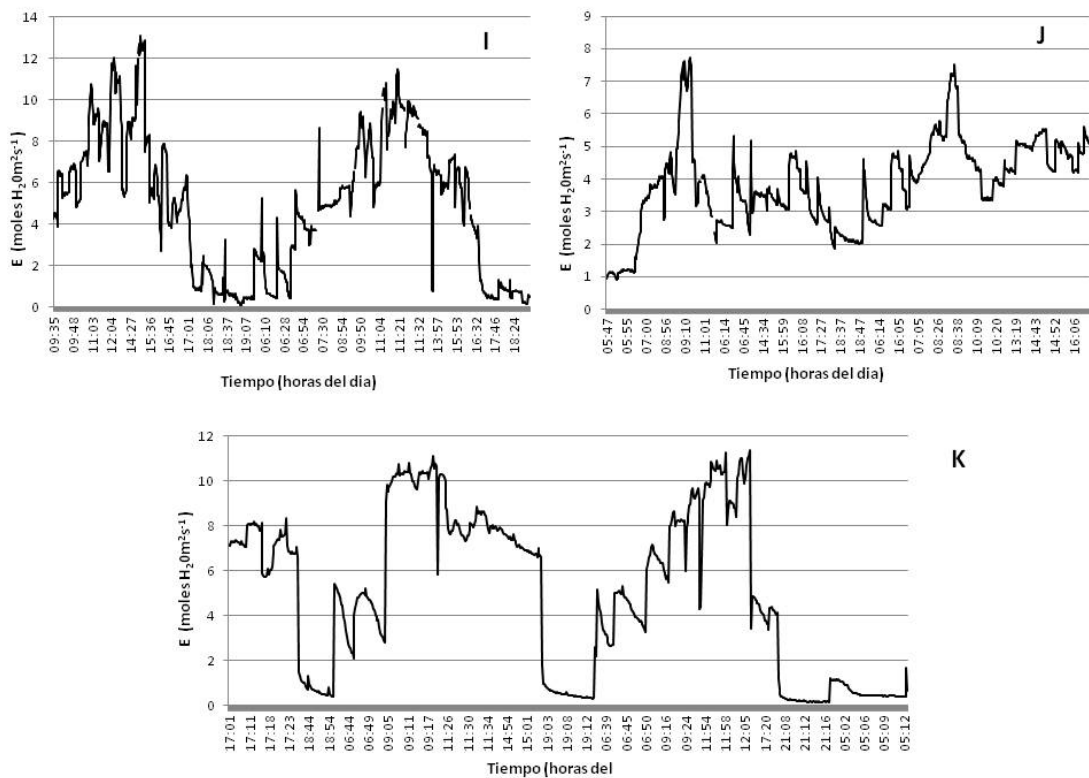




**Figura 28.** Comportamiento de la fotosíntesis (A) para las especies (A). *T. grandis*, (B) *A. mangium*, (C) *P. tecunumanii*, (D) *E. pellita*, (E) *E. grandis*, (F) *C. alliodora*, (G) *A. acuminata*, (H) *P. quinata*, (I) *G. arbórea*, (J) *P. caribea*, (K) *P. patula*







**Figura 29** Comportamiento de la transpiración (E) a través del día, para las especies (A). *T. grandis*, (B) *A. mangium*, (C) *P. tecunumanii*, (D) *E. pellita*, (E) *E. grandis*, (F) *C. alliodora*, (G) *A. acuminata*, (H) *P. quinata*, (I) *G. arborea*, (J) *P. caribea*, (K) *P. patula*

**Tabla 14.** Valores de asimilación máxima medida en sistemas de intercambio gaseoso de hoja individual y cámara planta completa

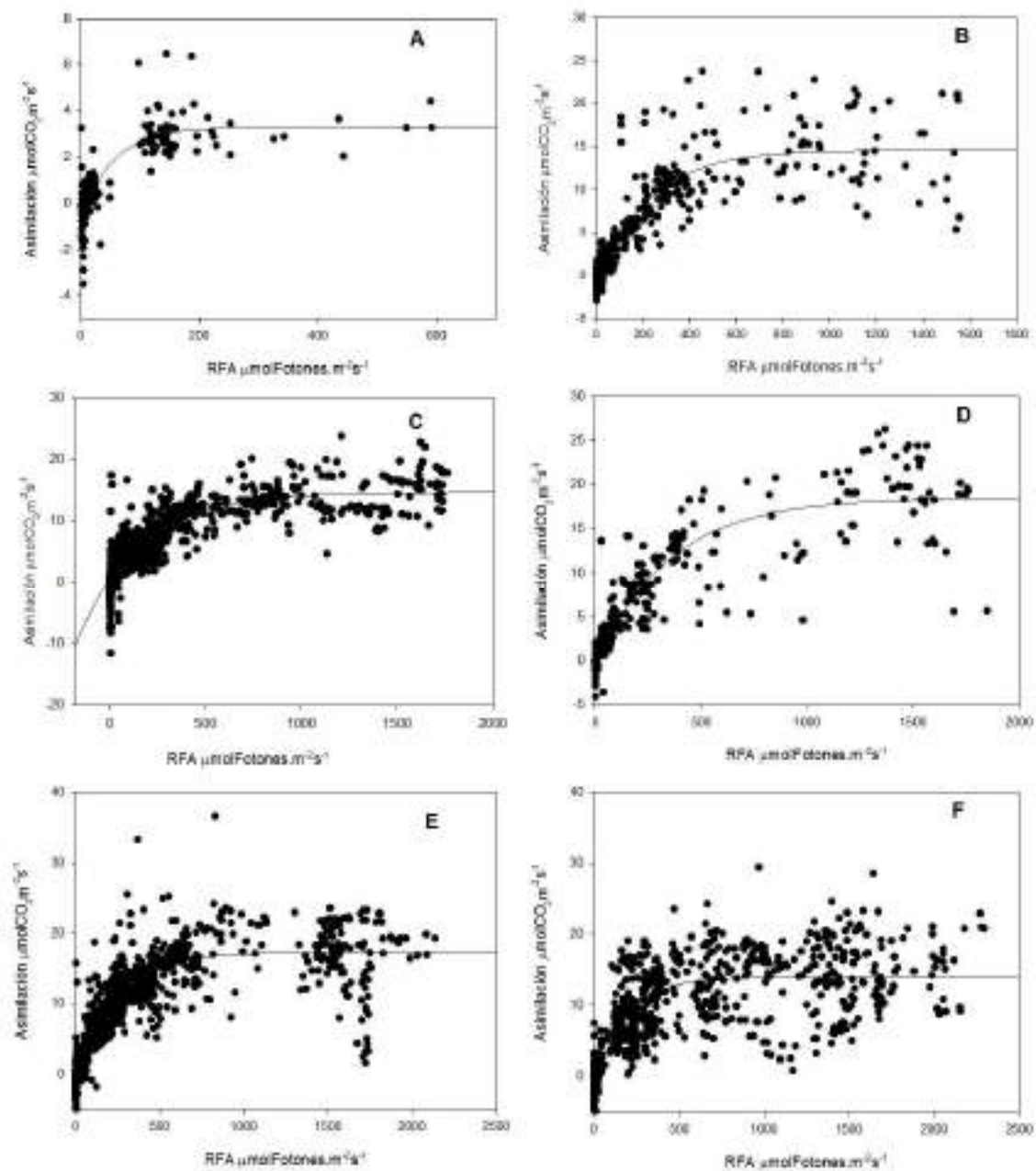
Especie	Hoja individual ( $\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	Planta completa ( $\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
<i>T. grandis</i>	3.3	1.58
<i>A. mangium</i>	14.6	8.03
<i>P. tecunumanii</i>	14.6	5.10
<i>E. pellita</i>	18.5	6.22
<i>E. grandis</i>	17.3	7.70
<i>C. alliodora</i>	14.01	7.72

<i>A. acuminata</i>	18.8	10.36
<i>P. quinata</i>	14.14	10.19
<i>G. arborea</i>	17.5	15.49
<i>P. caribea</i>	12.7	5.41
<i>P. patula</i>	13.6	6.07
<i>T. rosae</i>	10.36	7.21

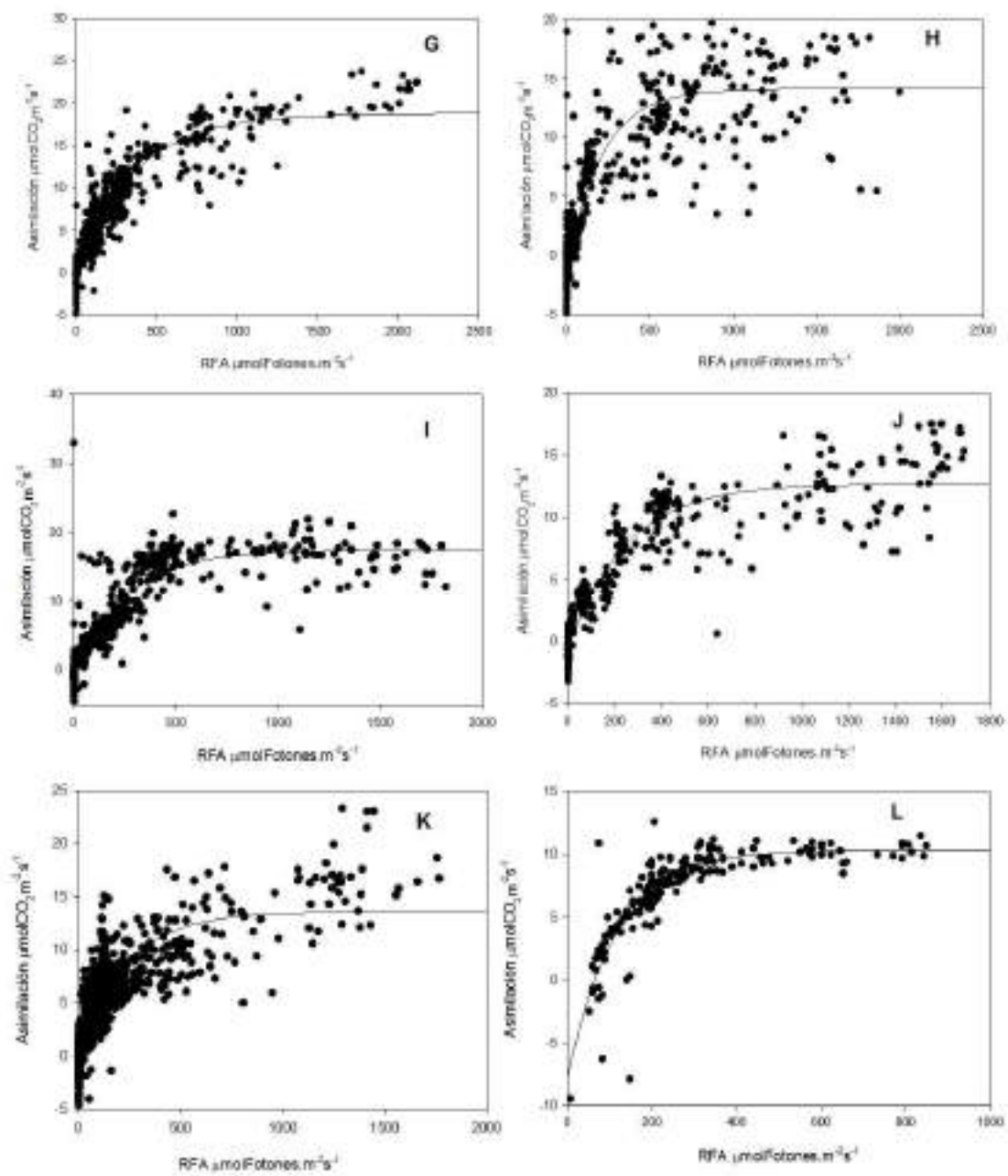
La asimilación máxima medida en el sistema de cámara hoja individual en todas las ocasiones fue superior al valor observado en el total de hojas de la planta a través del sistema de cámara planta completa, como se puede observar en los valores presentados en la tabla 14, éste comportamiento se explica por efecto respiratorio del tallo y órganos en estado de senescencia de la planta, metodológicamente los sistemas diseñados de cámara completa permiten obtener de manera más exacta los valores de intercambio gaseoso en el árbol, a partir de la información analizada se pudieron ajustar los parámetros incluidos al modelo CREFT de asimilación, respiración y eficiencia cuántica.

Los parámetros de asimilación máxima, eficiencia cuántica y respiración oscura fueron obtenidos de los modelos matemáticos de la respuesta de la asimilación a la radiación fotosintéticamente activa y posteriormente incorporados al sistema computacional de simulación CREFT para todas las especies forestales incluidas (figuras 30, 31); como se esperaba, los modelos para todos los casos tipo exponencial asintótico representan un aumento acelerado de la fotosíntesis al incrementarse la radiación hasta presentarse comportamiento asintótico por efecto de la capacidad de asimilación máxima.

Al igual que en trabajos previos de intercambio gaseoso con especies forestales similares, la asimilación máxima para *G. arborea* presenta de los mayores valores comparado con las otras especies nativas de Colombia como *T. rosea*.



**Figura 30.** Modelos de respuesta fotosintética a la radiación fotosintéticamente activa (RFA). *T. grandis* (A), *A. mangium* (B), *P. tecunumanii* (C), *E. pellita* (D), *E. grandis* (E) y *C. alliodora* (F).

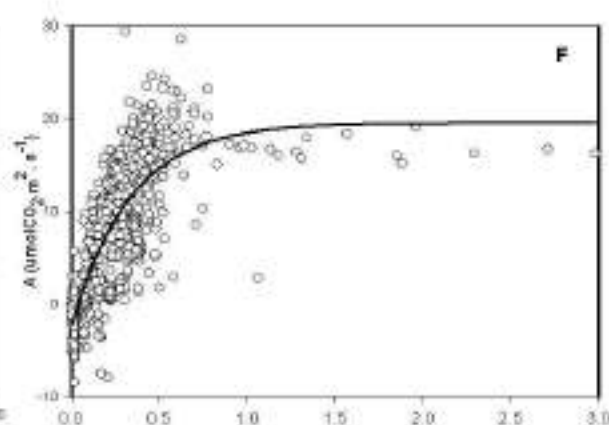
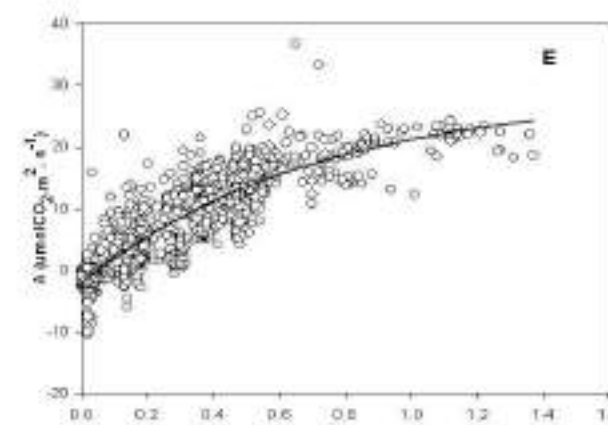
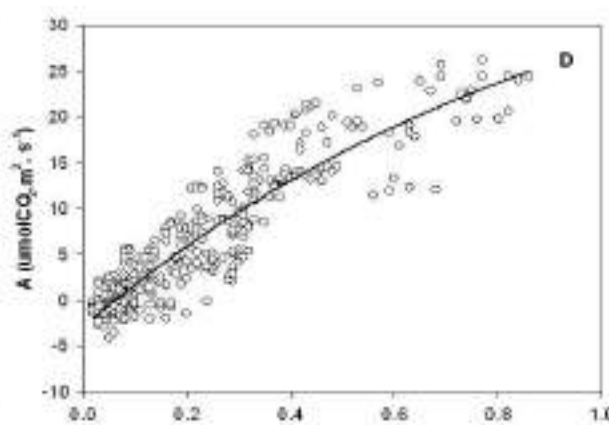
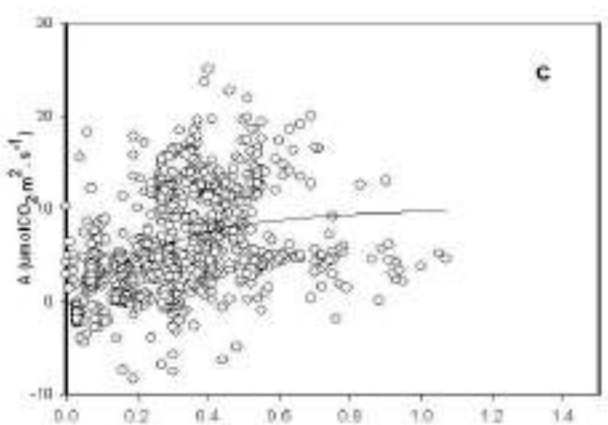
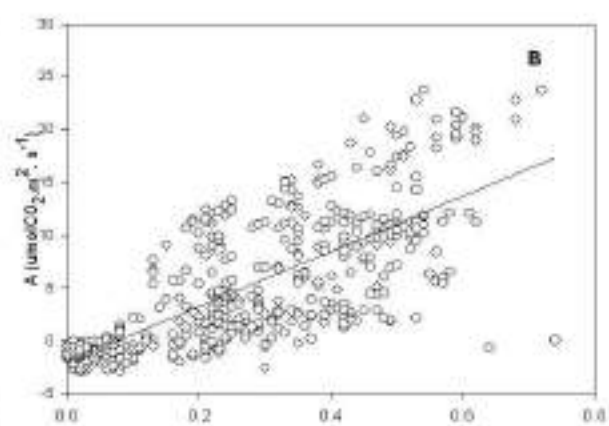
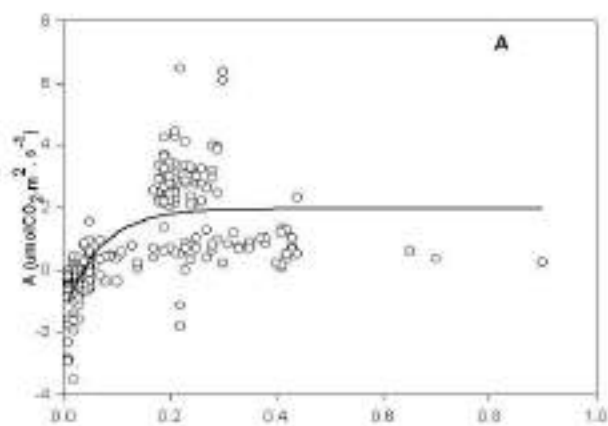


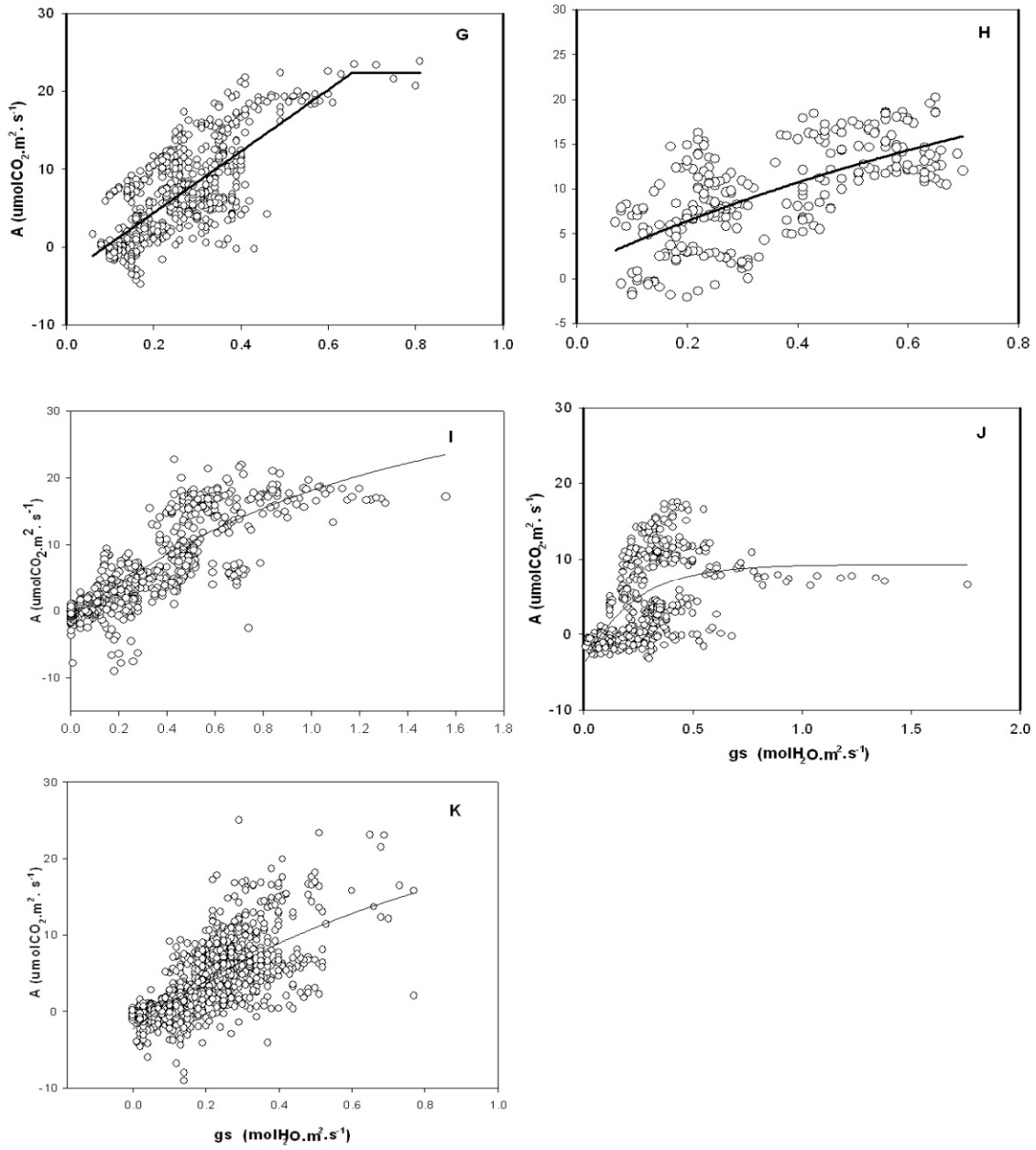
**Figura 31.** Modelos de respuesta fotosintética a la radiación fotosintéticamente activa (RFA). *A. acuminata* (G), *P. quinata* (H), *G. arborea* (I), *P. caribea* (J), *P. patula* (K) y *T. rosae* (L).

## Relación entre la fotosíntesis y la conductancia estomática

La respuesta de la conductancia estomática como estrategia utilizada por las plantas para regular el estatus hídrico afecta simultáneamente la capacidad de asimilación por cuanto son los estomas las aberturas principales para la toma del  $\text{CO}_2$  para la fotosíntesis aunque son las responsables del 90% del agua transpirada.

La Figura 32 describe un modelo exponencial asintótico para el caso de *T. grandis*, *P. tecunumanii*, *C. alliodora* y *P. caribea* en el que inicialmente se nota una rápida respuesta de la fotosíntesis al aumento de la conductancia estomática, luego esta respuesta se hace más lenta hasta alcanzar un máximo valor de asimilación a partir del cual no hay respuesta al incremento de la conductancia. En *A. acuminata* la relación Asimilación vs Conductancia está dada por una relación *Lineal con platoó* la cual se caracteriza porque la asíntota se alcanza en un punto de discontinuidad a partir de allí no aumenta la asimilación previo crecimiento lineal. En *A. mangium*, *P. quinata* y *P. patula* se observó una relación lineal para el rango de datos tomados durante los días de medición.





**Figura 32.** Relación entre la fotosíntesis y la conductancia estomática para las especies (A) *T. grandis*, (B) *A. mangium*, (C) *P. tecunumanii*, (D) *E. pellita*, (E) *E. grandis*, (F) *C. alliodora*, (G) *A. acuminata*, (H) *P. quinata*, (I) *G. arbórea*, (J) *P. caribea*, (K) *P. patula*.

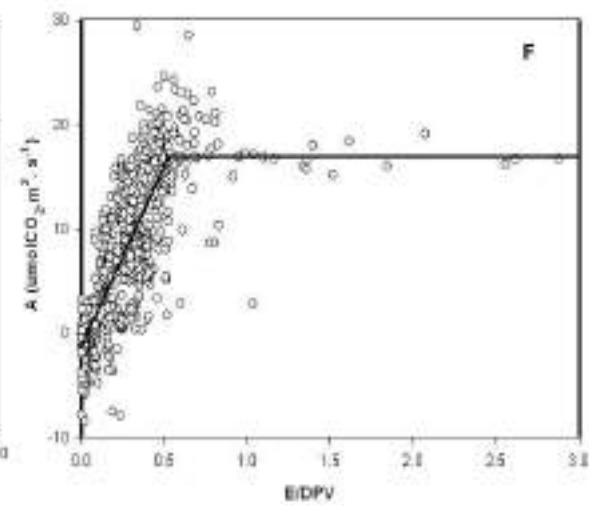
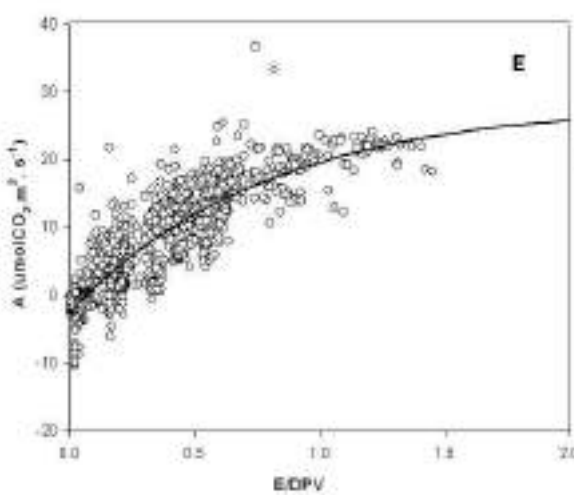
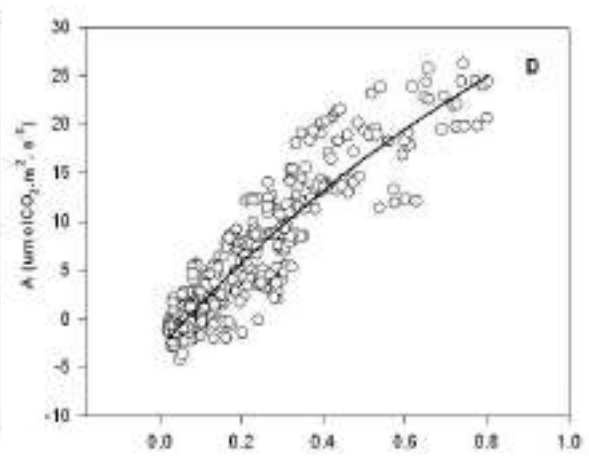
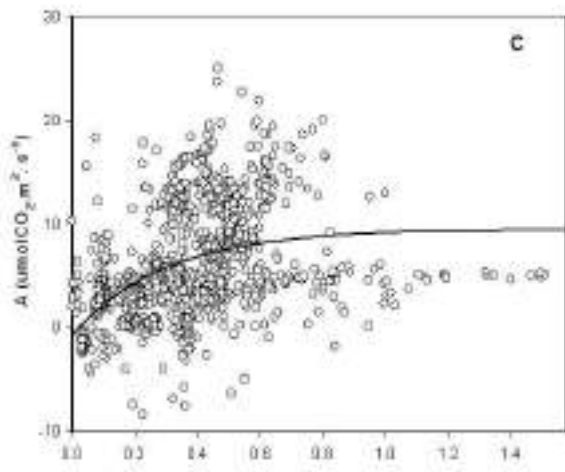
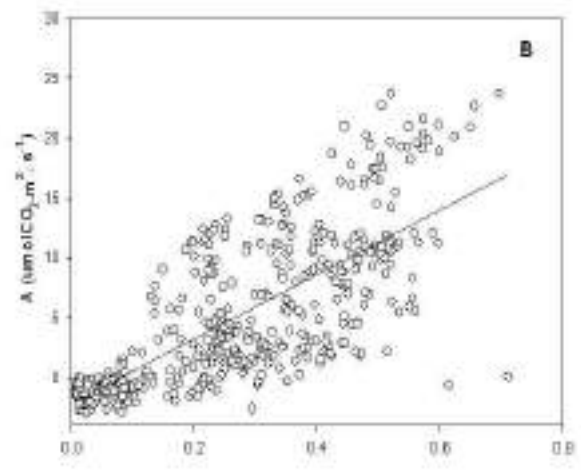
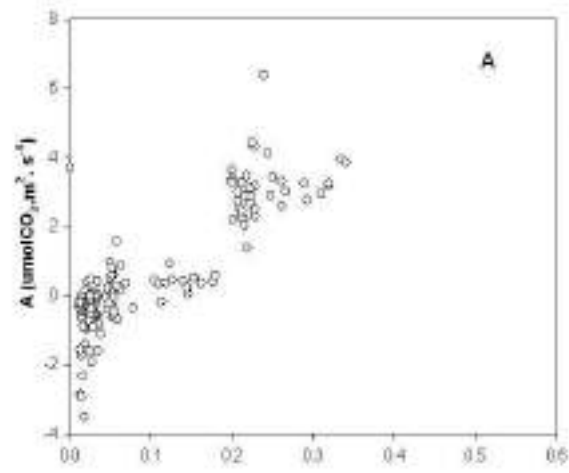
### **Comportamiento de la fotosíntesis con respecto a la relación Transpiración/Déficit de Presión de Vapor (E/DPV)**

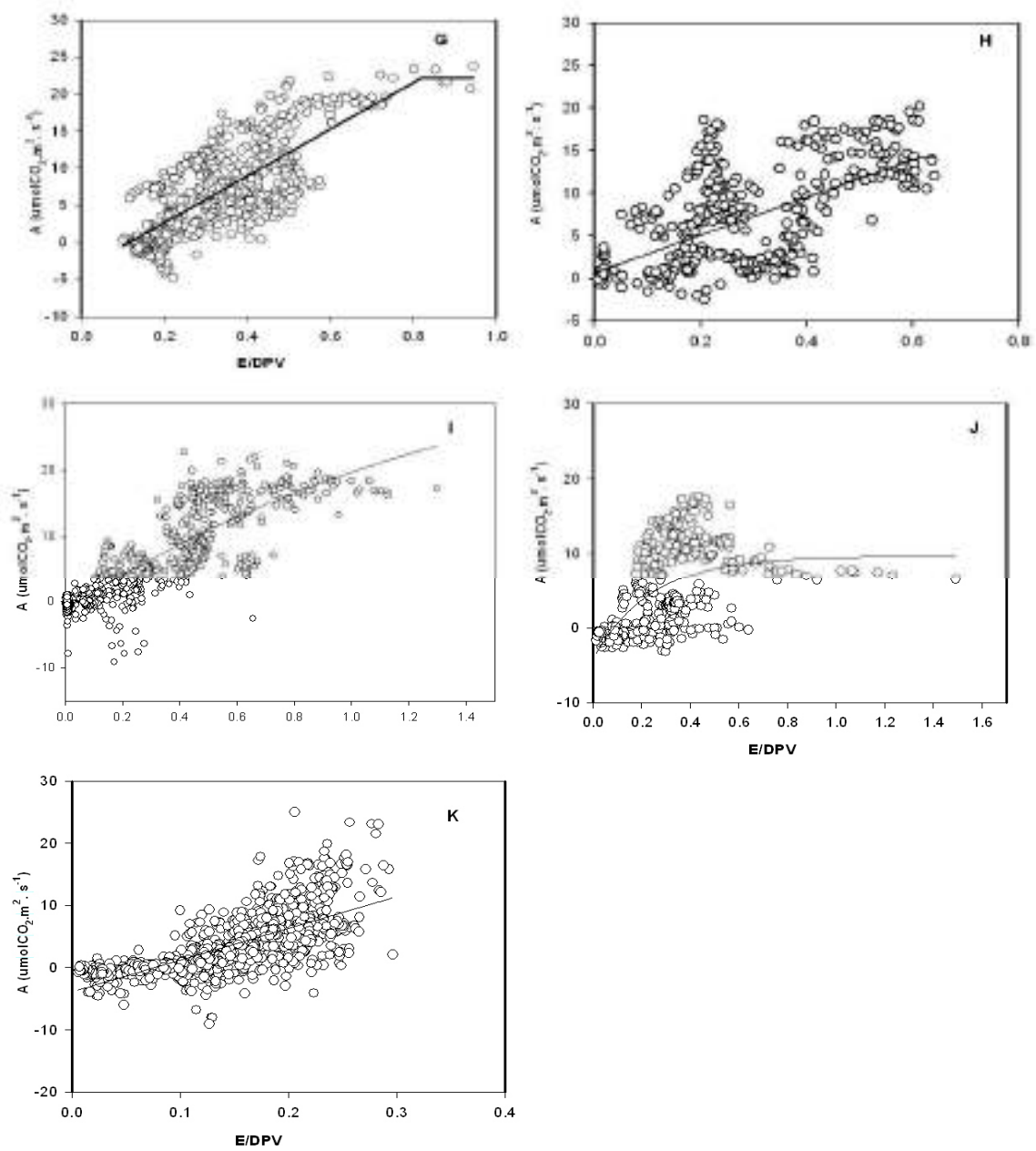
En las especies *C. alliodora*, *A. acuminata* y *P. quinata*, la respuesta de la asimilación frente a la relación de la transpiración con el déficit de presión de vapor de agua está explicada por el modelo *Lineal con platoó* (Figura 33), inicialmente la asimilación se incrementa linealmente a medida que el cociente de esta relación es mayor, alcanzando su máxima asíntota a partir de la cual no hay respuesta de la fotosíntesis. Para *A. mangium*, *E. pellita*, *G. arbórea* y *P. patula*, el rango de datos analizados muestran una respuesta lineal en dicha relación.

Para algunas especies como *T. grandis* y *T. rosea* se presenta la dispersión de la relación aunque para el rango de datos medidos en las condiciones naturales los datos no se ajustan a un modelo estadísticamente confiable.

Usualmente al aumentar el déficit de presión de vapor la conductancia estomática se reduce reduciendo a su vez la tasa transpiratoria y también la disponibilidad de CO<sub>2</sub> para la asimilación.

Al aumentar el DPV la fotosíntesis se verá reducida en todos los casos relacionada con la tasa transpiratoria.

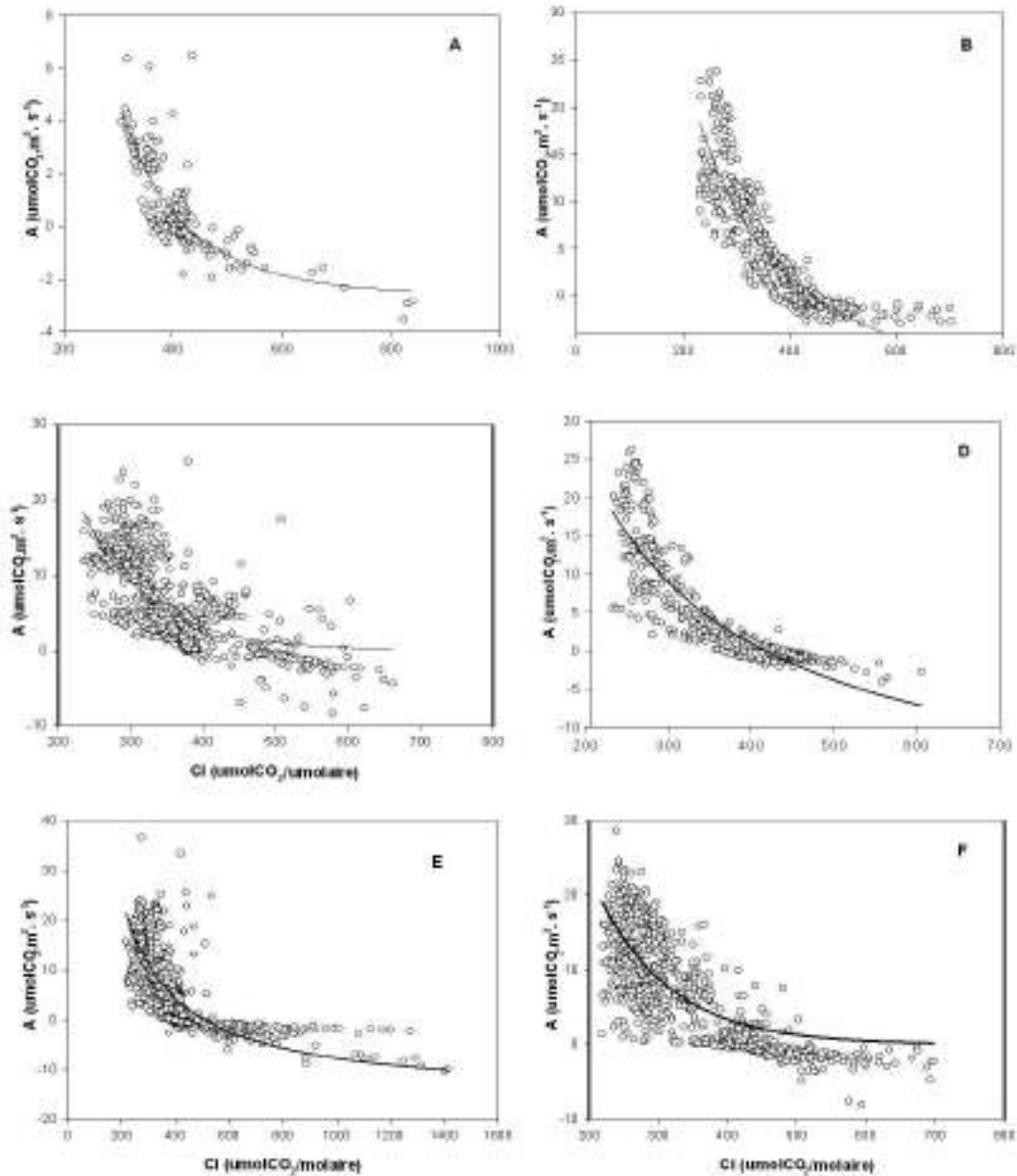


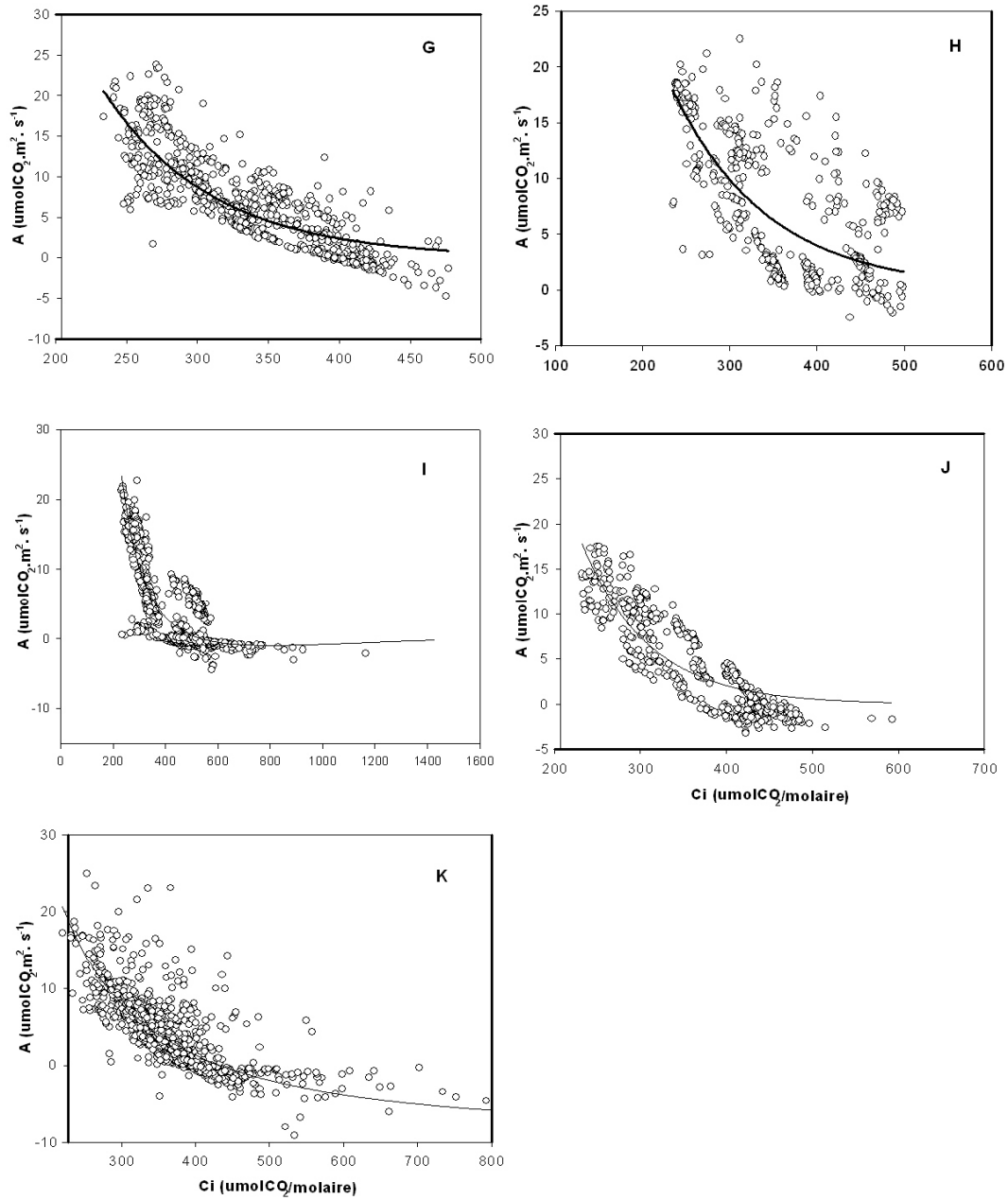


**Figura 33** Comportamiento de la fotosíntesis con respecto a la relación entre la transpiración y el déficit de presión de vapor de agua para las especies (A). *T. grandis*, (B) *A. mangium*, (C) *P. tecunumanii*, (D) *E. pellita*, (E) *E. grandis*, (F) *C. alliodora*, (G) *A. acuminata*, (H) *P. quinata*, (I) *G. arborea*, (J) *P. caribea*, (K) *P. patula*.

## Relación entre la asimilación y la concentración de CO<sub>2</sub> subestomática (Ci)

La relación entre la asimilación de CO<sub>2</sub> y Ci se describe en la Figura 34, allí se observa un modelo exponencial decreciente para todas las especies forestales. La concentración interna de CO<sub>2</sub> se incrementa en la medida que la fotosíntesis instantánea se reduce

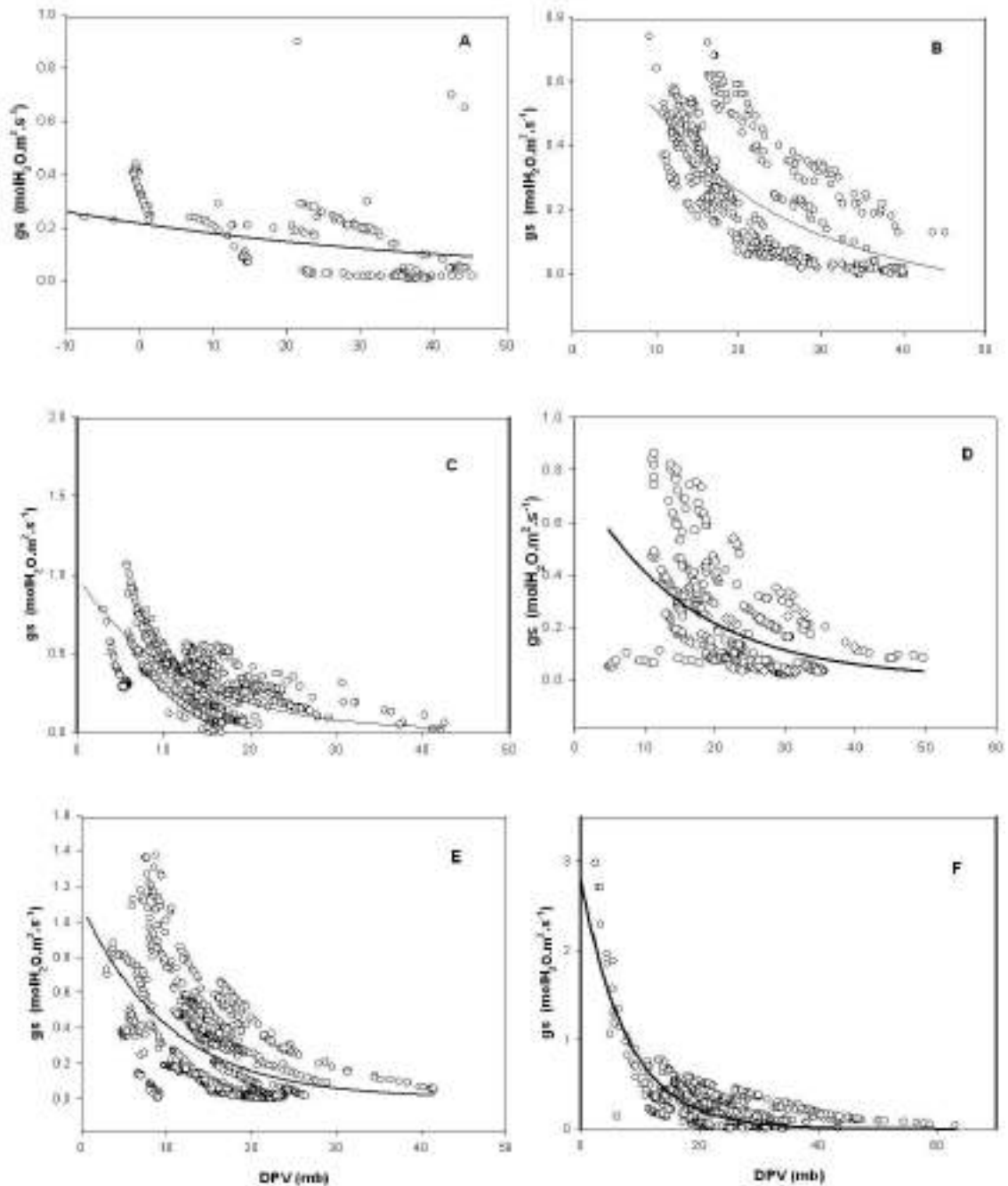


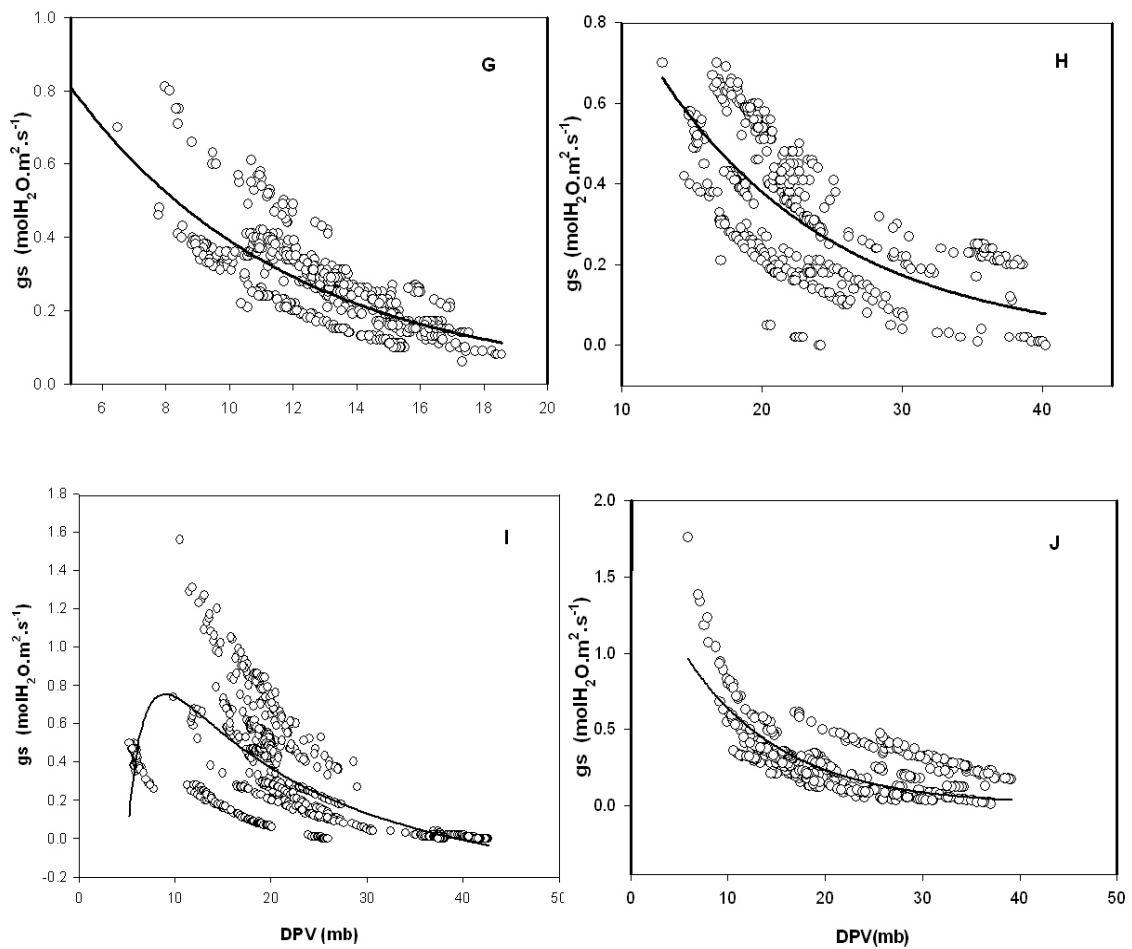


**Figura 34** Relación entre la fotosíntesis y la concentración interna de  $\text{CO}_2$  para las especies (A). *T. grandis*, (B) *A. mangium*, (C) *P. tecunumanii*, (D) *E. pellita*, (E) *E. grandis*, (F) *C. alliodora*, (G) *A. acuminata*, (H) *P. quinata*, (I) *G. arborea*, (J) *P. caribea*, (K) *P. patula*.

## Relación entre la conductancia estomática y el Déficit de Presión de Vapor

La Figura 35 muestra para todas las especies forestales que la respuesta de la conductancia estomática al déficit de presión de vapor de agua es exponencial decreciente; a medida que el DPV se hace mayor se disminuyen las aperturas de los estomas como estrategia de las plantas para reducir la disminución hídrica en los tejidos.

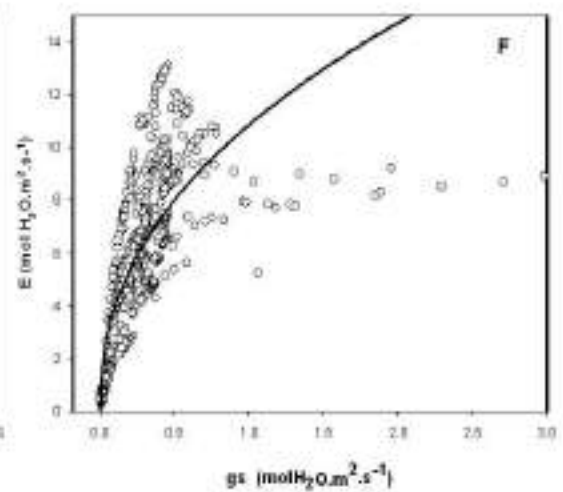
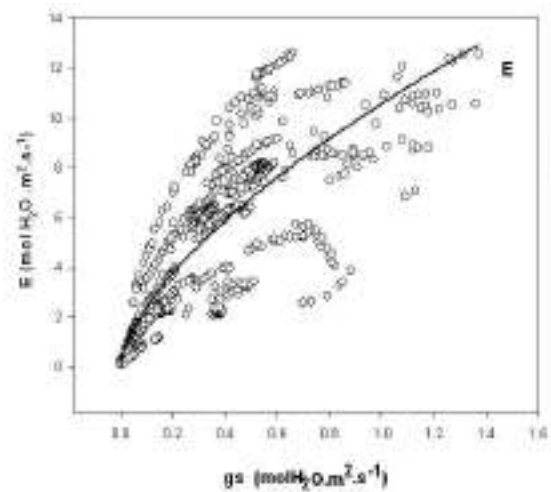
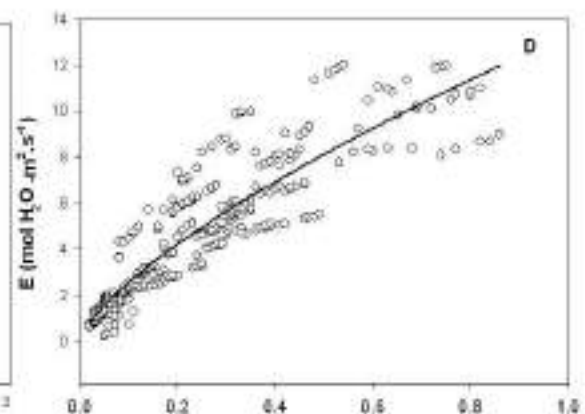
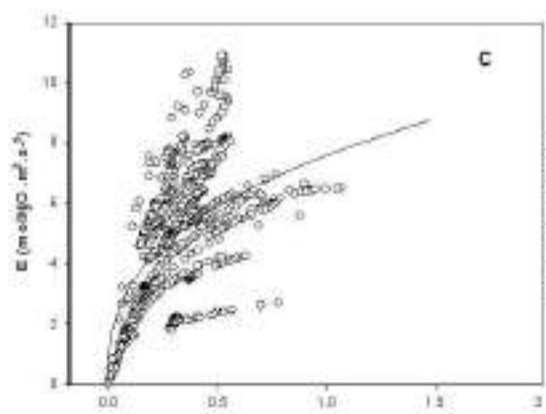
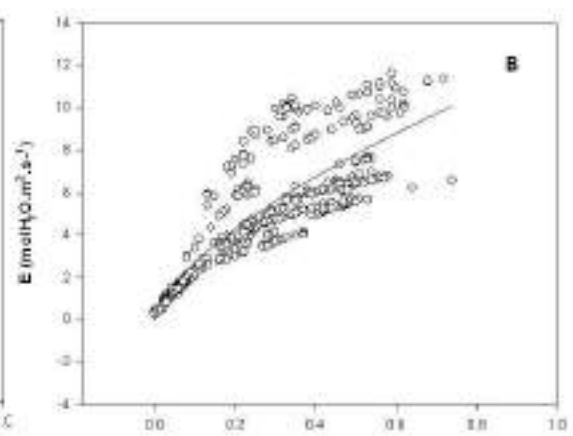
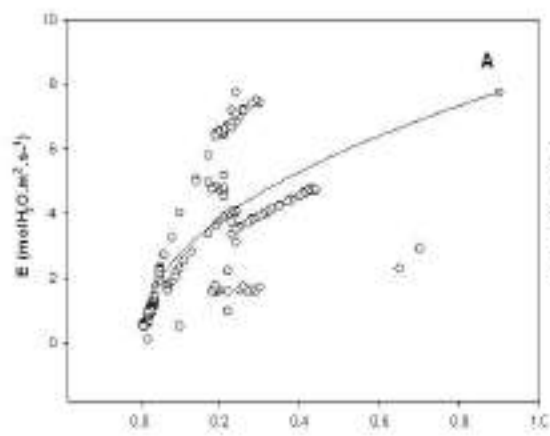


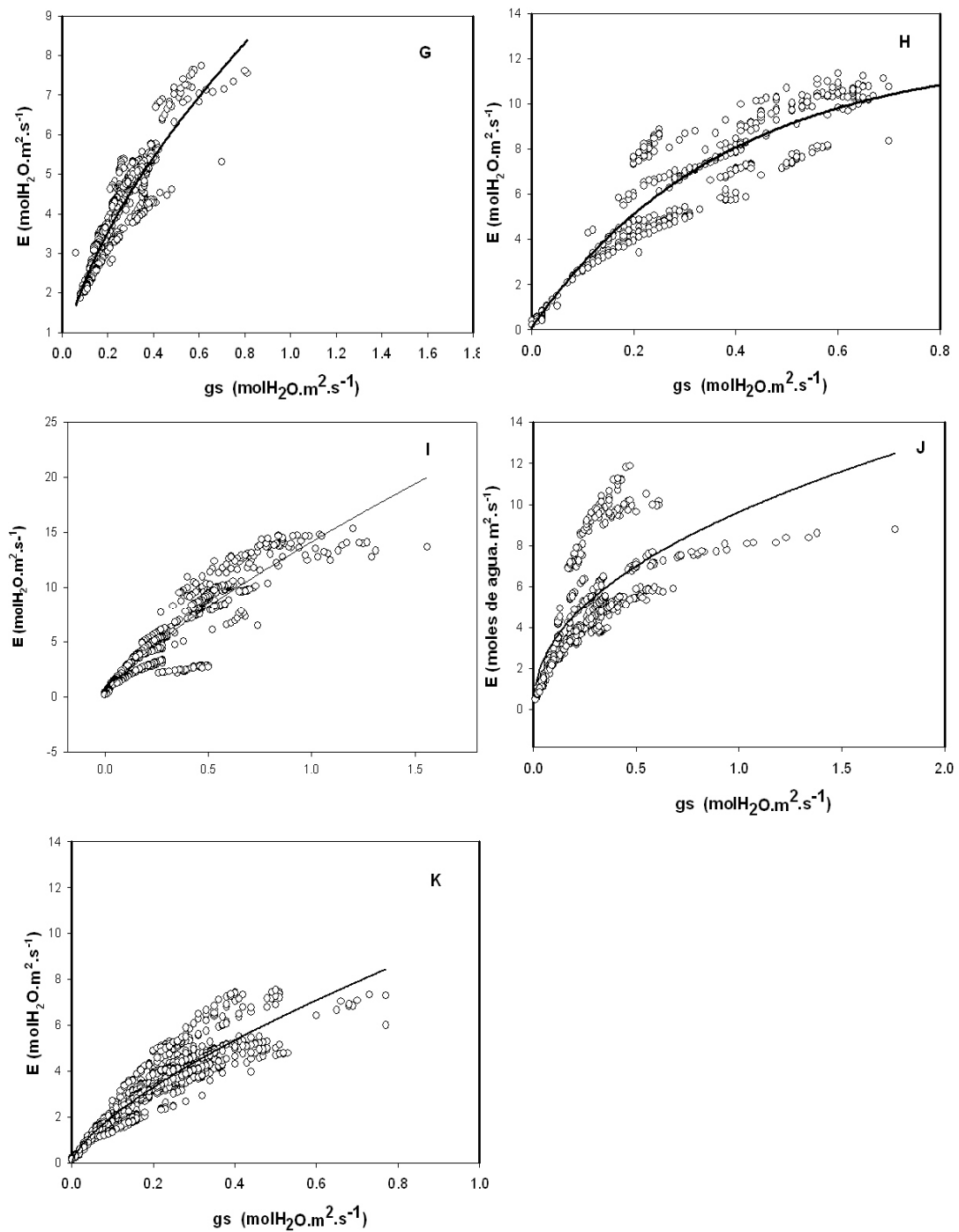


**Figura 35.** Comportamiento de la conductancia estomática con respecto al déficit de presión de vapor de agua para las especies (A). *T. grandis*, (B) *A. mangium*, (C) *P. tecunumanii*, (D) *E. pellita*, (E) *E. grandis*, (F) *C. alliodora*, (G) *A. acuminata*, (H) *P. quinata*, (I) *G. arborea*, (J) *P. caribea*,

### Relación entre la transpiración (E) y la conductancia estomática (gs)

Se puede observar para todas las especies forestales que cuando la conductancia estomática aumenta la transpiración aumenta hasta valores en el que ya no existe respuesta al aumento de la conductancia. (Figura 36)





**Figura 36** Comportamiento de la transpiración con respecto a la conductancia estomática para las especies (A) *T. grandis*, (B) *A. mangium*, (C) *P. tecunumanii*, (D) *E. pellita*, (E) *E. grandis*, (F) *C. alliodora*, (G) *A. acuminata*, (H) *P. quinata*, (I) *G. arborea*, (J) *P. caribea*, (K) *P. patula*.

En las relaciones tridimensionales (Figura 37 y Figura 38) se utilizó un paraboloides de la forma

$$f = y_0 + a * x_1 + bx_2 + cx_1^2 + dx_2^2 \quad (9)$$

El parámetro  $y_0$  es una constante. El parámetro "a" representa el crecimiento o decrecimiento lineal de la asimilación con respecto a  $x_1$ . El parámetro "c" representa el comportamiento parabólico de  $x_1$ . Igualmente b representa el crecimiento o decrecimiento lineal de la asimilación con respecto a  $x_2$  y "d" representa el comportamiento parabólico de  $x_2$ .

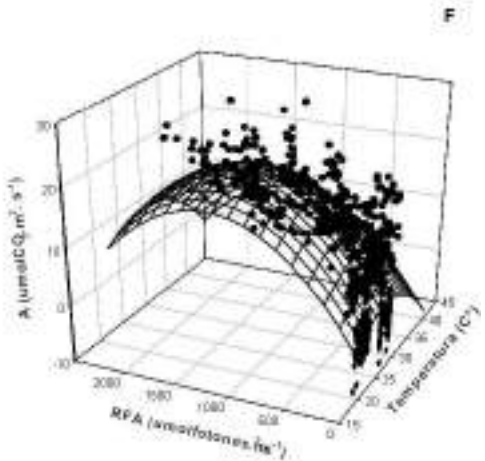
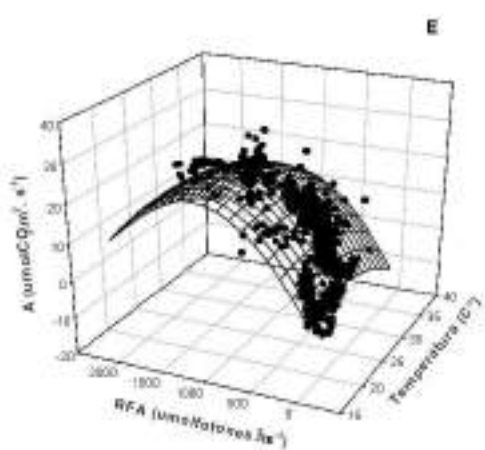
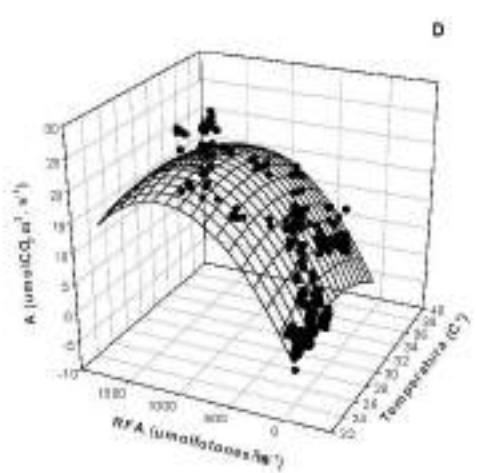
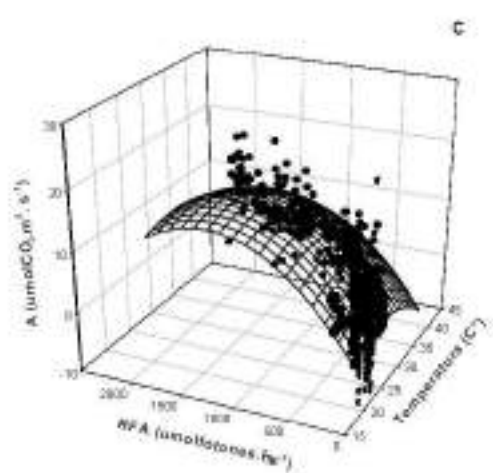
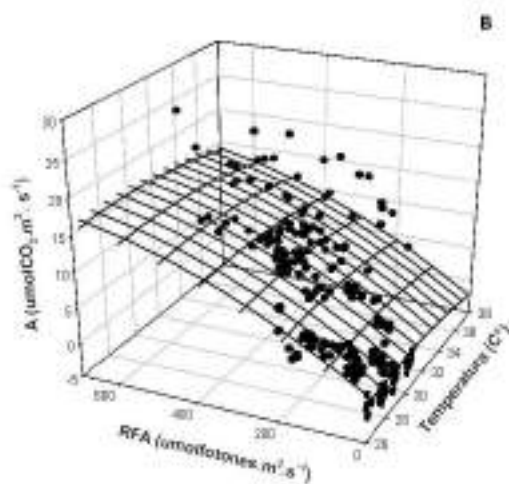
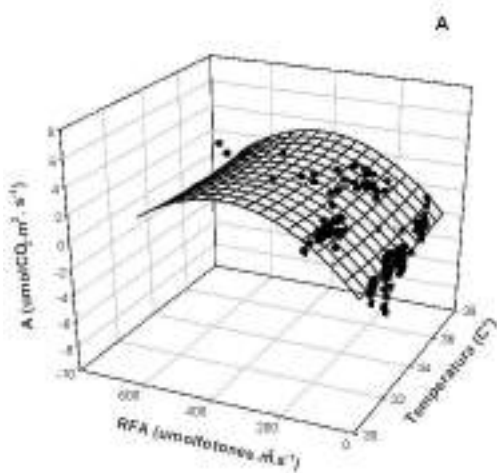
Si "c" o "d" son estadísticamente diferentes de cero (y más concretamente negativos) implica que la asimilación tienen un comportamiento parabólico con su respectivo máximo. En este caso "a" y "b" no se interpretan.

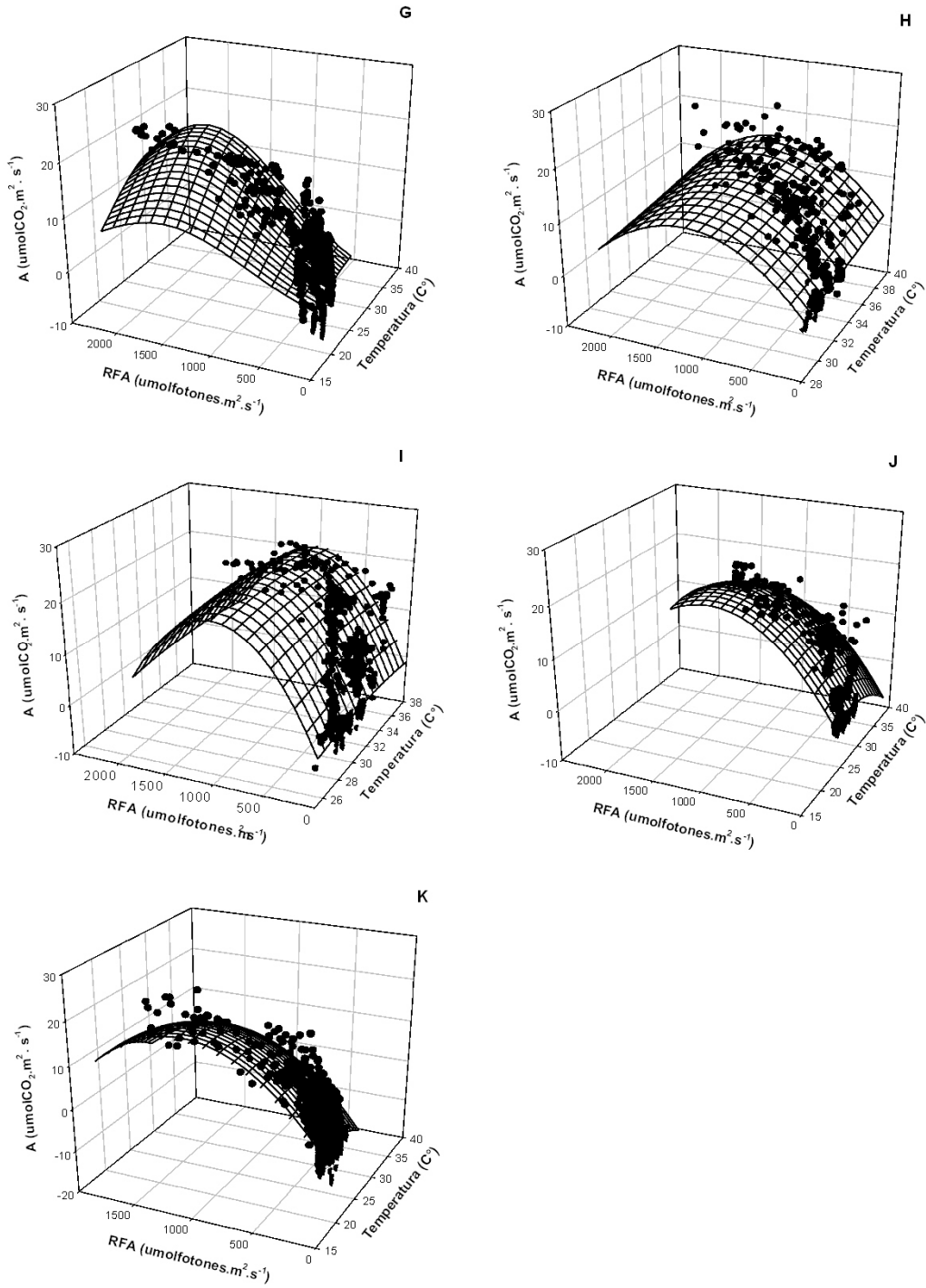
En caso contrario significa que no existe comportamiento parabólico y se debe mirar si a y b son diferentes de cero. Si lo son quiere decir que la asimilación solamente crece (a y b positivos) o solamente decrece (a y b negativos) en el rango observado de  $x_1$  y/o  $x_2$ . Si estadísticamente alguno de estos parámetros no es diferente de cero entonces quiere decir que en el rango observado la asimilación no varía significativamente.

### **Relación entre la fotosíntesis (A), la temperatura de la hoja ( $T_L$ ) y la radiación fotosintéticamente activa (RFA)**

La Figura 37 muestra para todas las especies forestales la relación de la asimilación vs la temperatura de la hoja con la radiación fotosintéticamente activa. En el caso de *C. alliodora* los coeficientes de los términos cuadráticos son negativos y estadísticamente diferentes de cero lo cual indica una asimilación máxima alcanzada a una radiación y temperaturas específicas.

En el caso de *P. quinata* por ejemplo el término cuadrático para la RFA es negativo y estadísticamente diferente de cero y para  $T_L$  es positivo pero no es posible afirmar que es diferente de cero ( $p = 0.4893$ ). Igualmente, no es posible afirmar que el coeficiente lineal de la temperatura es diferente de cero ( $p=0.6576$ ) por lo tanto para el rango de datos observados, la asimilación crece a medida que aumenta la radiación alcanzando un punto máximo ( $13.0 \mu\text{molCO}_2\text{m}^2\text{s}^{-1}$ ) a una radiación de  $1192 \mu\text{mol foton m}^2\text{s}^{-1}$ , a partir del cual la asimilación decrece. En el caso de la respuesta a la temperatura al no ser estadísticamente significativa no se puede llegar a una conclusión del comportamiento de la asimilación con respecto a la temperatura al relacionar las tres variables (A,  $T_L$  y RFA), para esta especie.



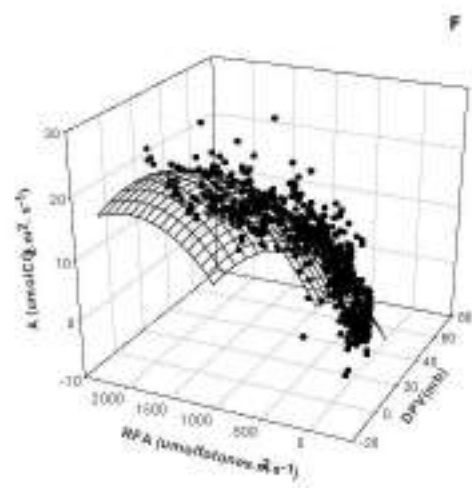
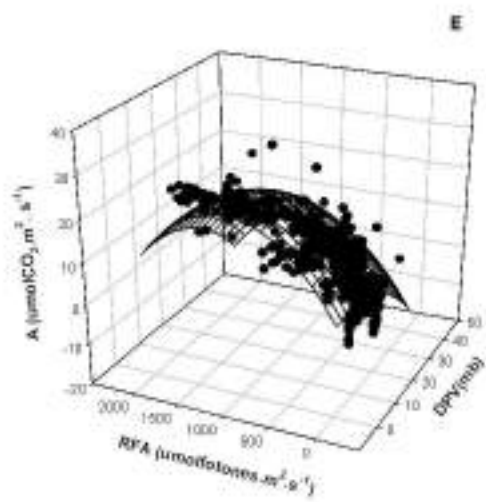
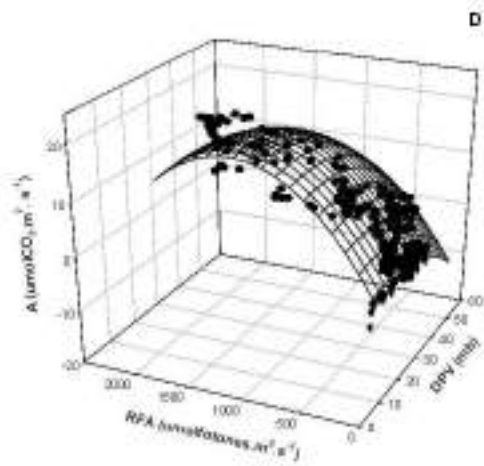
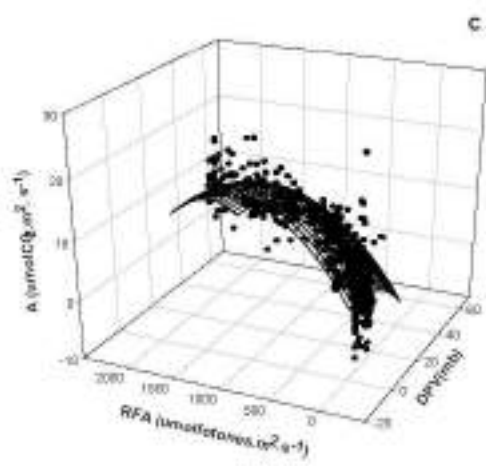
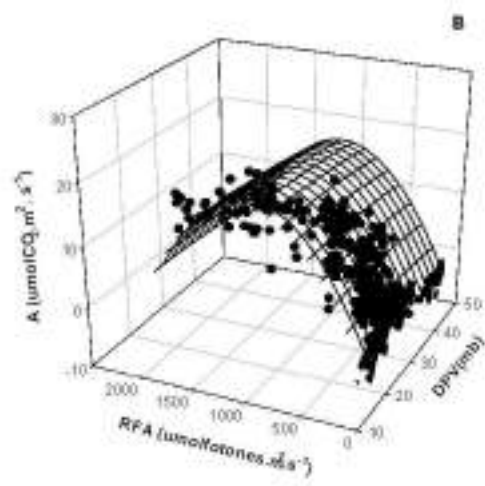
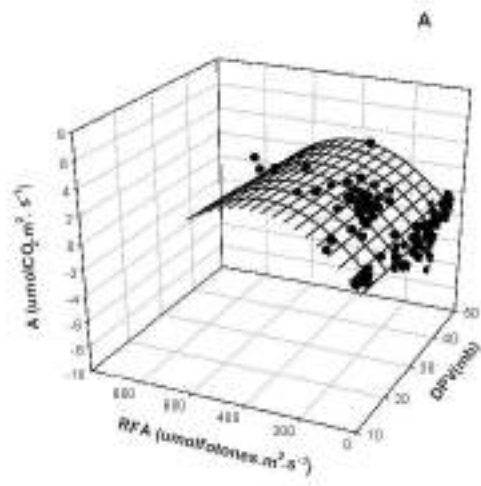


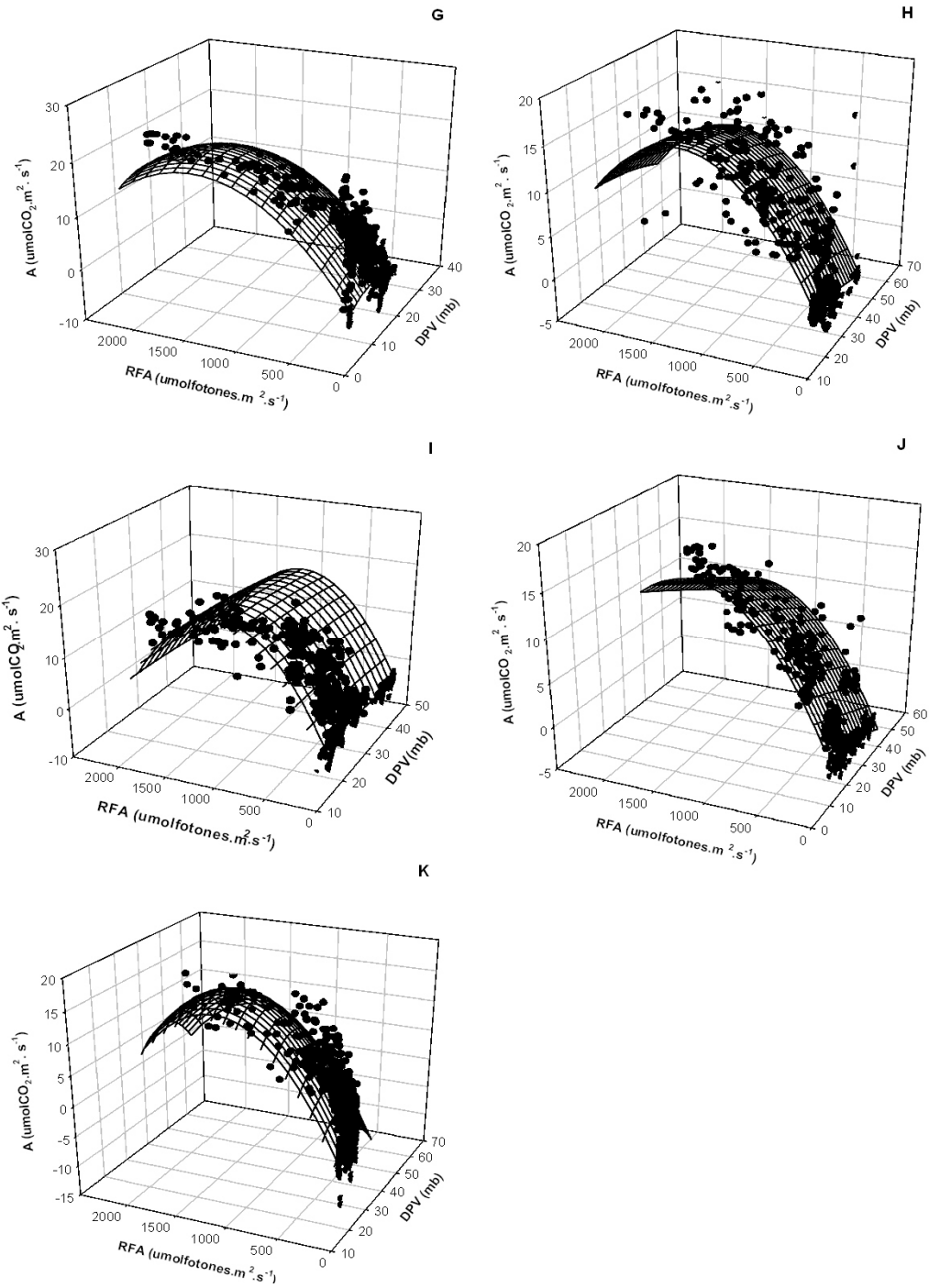
**Figura 37** Comportamiento de la asimilación vs la temperatura y la RFA para las especies (A). *T. grandis*, (B) *A. mangium*, (C) *P. tecunumanii*, (D) *E. pellita*, (E) *E. grandis*, (F) *C. alliodora*, (G) *A. acuminata*, (H) *P. quinata*, (I) *G. arborea*, (J) *P. caribea*, (K) *P. patula*.

### **Relación de la asimilación contra el DPV y la RFA**

En *C. alliodora* y *A. acuminata* los coeficientes de los términos cuadráticos son negativos y estadísticamente diferentes de cero ( $P < 0.0001$ ) por lo tanto la asimilación tiene un comportamiento parabólico con respecto al DPV y la RFA. La asimilación alcanzando un valor máximo de 26.89 y 22.24  $\mu\text{molCO}_2\text{m}^2\text{s}^{-1}$  a los -32.67 (en el rango observado de esta variable, la asimilación decrece en la medida que aumente el DPV (el negativo indica fase decreciente) y 8.21mb de DPV con una radiación de 1320 y 1418  $\mu\text{molfotonesm}^2\text{s}^{-1}$  para cada especie respectivamente.

En el caso de *P. quinata* el término cuadrático para la RFA es negativo y estadísticamente diferente de cero ( $P < 0.0001$ ) y el del DPV es positivo y no es estadísticamente significativo ( $P=0.5156$ ) al igual que el coeficiente lineal ( $p=0.7777$ ); por tanto, la asimilación se incrementa hasta un máximo de 16.55  $\mu\text{molCO}_2\text{m}^2\text{s}^{-1}$  cuando la radiación llega a 1276  $\mu\text{molfotonesm}^2\text{s}^{-1}$ , y con respecto al DPV para el rango de datos observados no es posible establecer una relación entre estas dos variables. (Figura 38)





**Figura 38** Comportamiento de la asimilación vs el déficit de presión de vapor de agua y la radiación fotosintéticamente activa para las especies (A). *T. grandis*, (B) *A. mangium*, (C) *P. tecunumanii*, (D) *E. pellita*, (E) *E. grandis*, (F) *C. alliodora*, (G) *A. acuminata*, (H) *P. quinata*, (I) *G. arborea*, (J) *P. caribea*, (K) *P. patula*.

**Tabla 15** Modelos y parámetros de las relaciones entre la fotosíntesis, conductancia estomática, radiación fotosintéticamente activa, temperatura, concentración interna de CO<sub>2</sub>, déficit de presión de vapor y transpiración para las especies forestales evaluadas.

Especie	Dependiente	Explicativa	Modelo	Y <sub>0</sub>	a	b	c	d	P	Y	X	p-valor	R <sup>2</sup>
<i>T. grandis</i>	A	gs	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$	-1.4648	3.4419	14.6415						<0.0001	0.4978
	A	Ci	$f=y_0+(a/x)+(b/x^2)$	-1.5211	-2248.3	1233705.4						<0.0001	0.6569
	gs	DPV	$f = a*\exp(-b*x)$		0.2168	0.0190						<0.0001	0.2672
	A	RFA vs T	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	38.7	-2.3703	0.0278	0.0358	-3.8530E-005		360	33	<0.0001	0.7207
	A	RFA vs DPV	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	0.2772	-0.0174	0.0236	-5.4490E-005	-3.1057E-005		379	-159	<0.0001	0.7291
	E	gs	$f=a*x^b$		8.1530	0.4728						<0.0001	0.5820
<i>A. mangium</i>	A	gs	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$	-1.9957	44344.7	0.0006						<0.0001	0.5773
	A	Ci	$f=y_0+(a/x)+(b/x^2)$	-15.2444	5634.3	506584.3						<0.0001	0.7817
	Gs	DPV	$f=y_0+(a/x)+(b/x^2)$	-0.2394	12.5099	-50.1594						<0.0001	0.5216
	A	RFA vs T	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	-26.6047	1.8373	0.0370	-0.0313	-1.9343E-005		956	29.3	<0.0001	0.8071
	A	RFA vs DPV	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	1.7738	-0.0328	0.0348	-0.0017	-1.7897E-005		972	-9.65	<0.0001	0.8233
	E	gs	$f=a*x^b$		12.2761	0.6567						<0.0001	0.7451
	A	E/VPD	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$	-2.1559	248573.7	0.0001						<0.0001	0.5793
<i>P. tecunumanii</i>	A	gs	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$	-0.4908	10.4913	3.5686						<0.0001	0.1824
	A	Ci	$f = a*\exp(-b*x)$		227.968	0.0107						<0.0001	0.5196
	Gs	DPV	$f = a*\exp(-b*x)$		0.9888	0.0838						<0.0001	0.4492
	A	RFA vs T	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	-14.1035	1.4347	0.0251	-0.0322	-9.7391E-006		1289	22.27	<0.0001	0.7317
	A	RFA vs DPV	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	1.7666	0.0723	0.0254	-0.0061	-1.0644E-005		1193	5.92	<0.0001	0.7479
	E	gs	$f=a*x^b$		7.5758	0.3656						<0.0001	0.3757

	A	E/VPD	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$	-0.6973	10.184 0	3.3852						<0.0001	0.1778
<i>P. caribea</i>	A	gs	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$	-4.1260	13.422 4	4.4165						<0.0001	0.3503
	A	Ci	$f = a*\exp(-b*x)$		355.22 11	0.0129						<0.0001	0.7552
	Gs	DPV	$f = a*\exp(-b*x)$		1.7455	0.1008						<0.0001	0.5669
	A	RFA vs T	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	-35.2716	2.6806	0.0296	-0.0506	-1.1482E-005		1289	26.5	<0.0001	0.8620
	A	RFA vs DPV	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	3.0669	-0.1367	0.0249	-0.0002	-1.0087E-005		1234	-341	<0.0001	0.8860
	E	gs	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$	-4.1260	13.422 4	4.4165						<0.0001	0.3503
	A	E/VPD	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$	-4.1632	13.865 8	4.1533						<0.0001	0.3543
<i>P. patula</i>	A	gs	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$	-2.2362	29.948 9	1.1613						<0.0001	0.5214
	A	Ci	$f=y_0+(a/x)+(b/x^2)$	-9.4473	1479.1 292	1129140.5806						<0.0001	0.6346
	A	RFA vs T	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	-18.1059	2.2589	0.0354	-0.0666	-1.6350E-005		1083	16.96	<0.0001	0.7382
	A	RFA vs DPV	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	-9.9631	1.1536	0.0334	-0.0302	-1.5121E-005		1104	19.09	<0.0001	0.7342
	E	gs	$f=a*x^b$		10.127 5	0.6983						<0.0001	0.8427

Especie	Dependiente	Explicativa	Modelo	Y <sub>0</sub>	a	b	c	d	P	Y	X	p-valor	R <sup>2</sup>
<i>E. pellita</i>	A	gs	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$	-2.9509	47.675 7	1.0253						<0.0001	0.8649
	A	Ci	$f=y_0+(a/x)$	-23.0187	9595.7 210							<0.0001	0.7755
	Gs	DPV	$f = a*\exp(-b*x)$		0.7898	0.0655						<0.0001	0.2969
	A	RFA vs T	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	-54.5669	3.8128	0.0342	-0.0657	-1.4003E-005		1221	29.01	<0.0001	0.8746
	A	RFA vs DPV	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	0.2613	0.1841	0.0329	-0.0072	-1.3855E-005		1187	12.78	<0.0001	0.8976
	E	gs	$f=a*x^b$		13.339 7	0.7123						<0.0001	0.8560

	A	E/VPD	$f=y0+a*(1-\exp(-b*x))$	-2.9897	57.7545	0.8218						<0.0001	0.8675
<i>E. grandis</i>	A	gs	$f=y0+a*(1-\exp(-b*x))$	-2.1182	30.6980	1.4146						<0.0001	0.8193
	A	Ci	$f=y0+(a/x)$	15.7760	8026.1469							<0.0001	0.6350
	Gs	DPV	$f = a*\exp(-b*x)$		1.1002	0.0968						<0.0001	0.3390
	A	RFA vs T	$f=y0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	-18.5681	1.7891	0.0406	-0.0425	-1.6541E-005		1227	21.04	<0.0001	0.8418
	A	RFA vs DPV	$f=y0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	1.2799	0.1857	0.0347	-0.0136	-1.4573E-005		1190	6.82	<0.0001	0.8642
	E	gs	$f=a*x^b$		10.5749	0.6402						<0.0001	0.8008
	A	E/VPD	$f=y0+a*(1-\exp(-b*x))$	-2.4795	30.8193	1.2613						<0.0001	0.8090
<i>G. arboreae</i>	A	gs	$f=y0+a*(1-\exp(-b*x))$	-1.2118	33.4529	0.8572						<0.0001	0.7446
	A	Ci	$f=y0+(a/x)+(b/x^2)$	3.1022	-6510.6915	2601323.3668						<0.0001	0.7935
	Gs	DPV	$f=y0+(a/x)+(b/x^2)$	-0.5142	22.7446	-102.0616						<0.0001	0.5218
	A	RFA vs T	$f=y0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	-28.9313	1.8647	0.0425	-0.0299	-2.0716E-005		1026	31.18	<0.0001	0.8739
	A	RFA vs DPV	$f=y0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	0.4997	0.0513	0.0395	-0.0021	-1.9452E-005		1015	12.21	<0.0001	0.8794
	E	gs	$f=a*x^b$		14.1095	0.7810						<0.0001	0.8843
	A	E/VPD	$f=y0+a*(1-\exp(-b*x))$	-1.2864	42.7179	0.6746						<0.0001	0.7434
<i>C. alliodora</i>	A	gs	$f=y0+a*(1-\exp(-b*x))$	-2.3100	21.89	2.9763						<0.0001	0.6932
	A	Ci	$f = a*\exp(-b*x)$		152.57	0.0095						<0.0001	0.6296
	gs	DPV	$f = a*\exp(-b*x)$		2.8168	0.1286						<0.0001	0.6331
	A	RFA vs T	$f=y0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	-35.9773	2.8281	0.0280	-0.0534	-1.0345E-005		1350	26.48	<0.0001	0.6893
	A	RFA vs DPV	$f=y0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	7.0514	-0.1895	0.0254	-0.0029	-9.6289E-006		1320	-32.67	<0.0001	0.8092

	E	Gs	$f=a*x^b$		10.846 9	0.4405							<0.0001	0.7029
	A	E/VPD	line(x)=a+b*x  constant(x)=a +b*P  f=if(x<P,line(x ,constant(x))		-1.3106	34.588				0.5282			<0.0001	0.7029

Especie	Dependiente	Explicativa	Modelo	X <sub>0</sub>	Y <sub>0</sub>	a	b	c	d	P	Y	X	p-valor	R <sup>2</sup>
<i>A. acuminata</i>	A	gs	line(x)=a+b*x  constant(x)=a +b*P  f=if(x<P,line(x ,constant(x))			-3.5280	39.505			0.6556			<0.0001	0.5572
	A	E/VPD	line(x)=a+b*x  constant(x)=a +b*P  f=if(x<P,line(x ,constant(x))			-3.6620	31.561			0.8195			<0.0001	0.5586
	A	Ci	$f = a * \exp(-b * x)$			433.67	0.0130						<0.0001	0.6940
	gs	DPV	$f = a * \exp(-b * x)$			1.6776	0.1456						<0.0001	0.5975
	E	gs	$f=a*x^b$			9.5359	0.6166						<0.0001	0.8388
	A	RFA vs T	$f = a * \exp(-.5 * ((x-x_0)/b)^2 + ((y-y_0)/c)^2)$	25.54	1454.6	24.137 9	8.9320	808.5054			1455	25.54	<0.0001	0.6929
	A	RFA vs DPV	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$		0.3137	0.5252	0.0279	-0.0320	-9.8404E-006		1418	8.21	<0.0001	0.8370
<i>P. quinata</i>	A	gs	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$		1.2743	31.376 1	0.8963						<0.0001	0.4374
	A	E/VPD	line(x)=a+b*x  constant(x)=a +b*P  f=if(x<P,line(x ,constant(x))			0.6511	22.150			0.6124			<0.0001	0.3697
	A	Ci	$f = a * \exp(-b * x)$			152.26	0.0091						<0.0001	0.4616
	gs	DPV	$f = a * \exp(-b * x)$			1.8204	0.0782						<0.0001	0.4871
	E	gs	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$		0.1013	12.19	2.6515						<0.0001	0.8349

A	RFA vs T	$f=y0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	5.0304	-0.4458	0.0209	0.0110	-8.7642E-006	1192	20.26	<0.0001	0.7333
A	RFA vs DPV	$f=y0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	1.5161	0.0512	0.0231	-0.0022	-9.0486E-006	1276	11.64	<0.0001	0.7327

**Tabla 16** Modelos y parámetros de las relaciones entre la Asimilación y la Radiación Fotosintéticamente Activa de todas las especies

Especie	Dependiente (F)	Explicativa (X)	Modelo	RFA de saturación al 95% de la asíntota	Am	Rd	ε	R <sup>2</sup>	p-valor
<i>T. grandis</i>	Asimilación	RFA	$A = (Am + Rd) \left( 1 - e^{-\frac{\epsilon RFA}{Am + Rd}} \right) - Rd$	586	3.2960	0.6694	0.0722	0.7421	<0.0001
<i>A. mangium</i>	Asimilación	RFA	$A = (Am + Rd) \left( 1 - e^{-\frac{\epsilon RFA}{Am + Rd}} \right) - Rd$	1108	14.5991	0.8115	0.0678	0.8319	<0.0001
<i>P. tecunumanii</i>	Asimilación	RFA	$A = (Am + Rd) \left( 1 - e^{-\frac{\epsilon RFA}{Am + Rd}} \right) - Rd$	813	14.3507	-0.4878	0.0455	0.7589	<0.0001
<i>P. caribea</i>	Asimilación	RFA	$A = (Am + Rd) \left( 1 - e^{-\frac{\epsilon RFA}{Am + Rd}} \right) - Rd$	174	12.7056	0.6542	0.0539	0.9051	<0.0001
<i>P. patula</i>	Asimilación	RFA	$A = (Am + Rd) \left( 1 - e^{-\frac{\epsilon RFA}{Am + Rd}} \right) - Rd$	693	13.5608	0.0041	0.0593	0.7824	<0.0001
<i>E. pellita</i>	Asimilación	RFA	$A = (Am + Rd) \left( 1 - e^{-\frac{\epsilon RFA}{Am + Rd}} \right) - Rd$	902	18.5069	0.5084	0.0546	0.8782	<0.0001
<i>E. grandis</i>	Asimilación	RFA	$A = (Am + Rd) \left( 1 - e^{-\frac{\epsilon RFA}{Am + Rd}} \right) - Rd$	754	17.2702	1.1513	0.0784	0.8578	<0.0001
<i>G. arborea</i>	Asimilación	RFA	$A = (Am + Rd) \left( 1 - e^{-\frac{\epsilon RFA}{Am + Rd}} \right) - Rd$	685	17.7178	0.8486	0.0719	0.8987	<0.0001
<i>C. alliodora</i>	Asimilación	RFA	$A = (Am + Rd) \left( 1 - e^{-\frac{\epsilon RFA}{Am + Rd}} \right) - Rd$	1052	14.0233	1.1479	0.0795	0.7499	<0.0001
<i>A. acuminata</i>	Asimilación	RFA	$A = (Am + Rd) \left( 1 - e^{-\frac{\epsilon RFA}{Am + Rd}} \right) - Rd$	719	18.9259	0.0931	0.0515	0.8810	<0.0001

<i>P. quinata</i>	Asimilación	RFA	$A = (Am + Rd) \left( 1 - e^{-\frac{\epsilon RFA}{Am + Rd}} \right) - Rd$	785	14.4100	-0.0344	0.0529	0.7624	<0.0001
-------------------	-------------	-----	---	-----	---------	---------	--------	--------	---------

**Especies objetivo 1 incorporadas al modelo CREFT: *T. grandis*, *A mangium* y *P. tecunumanii*.**

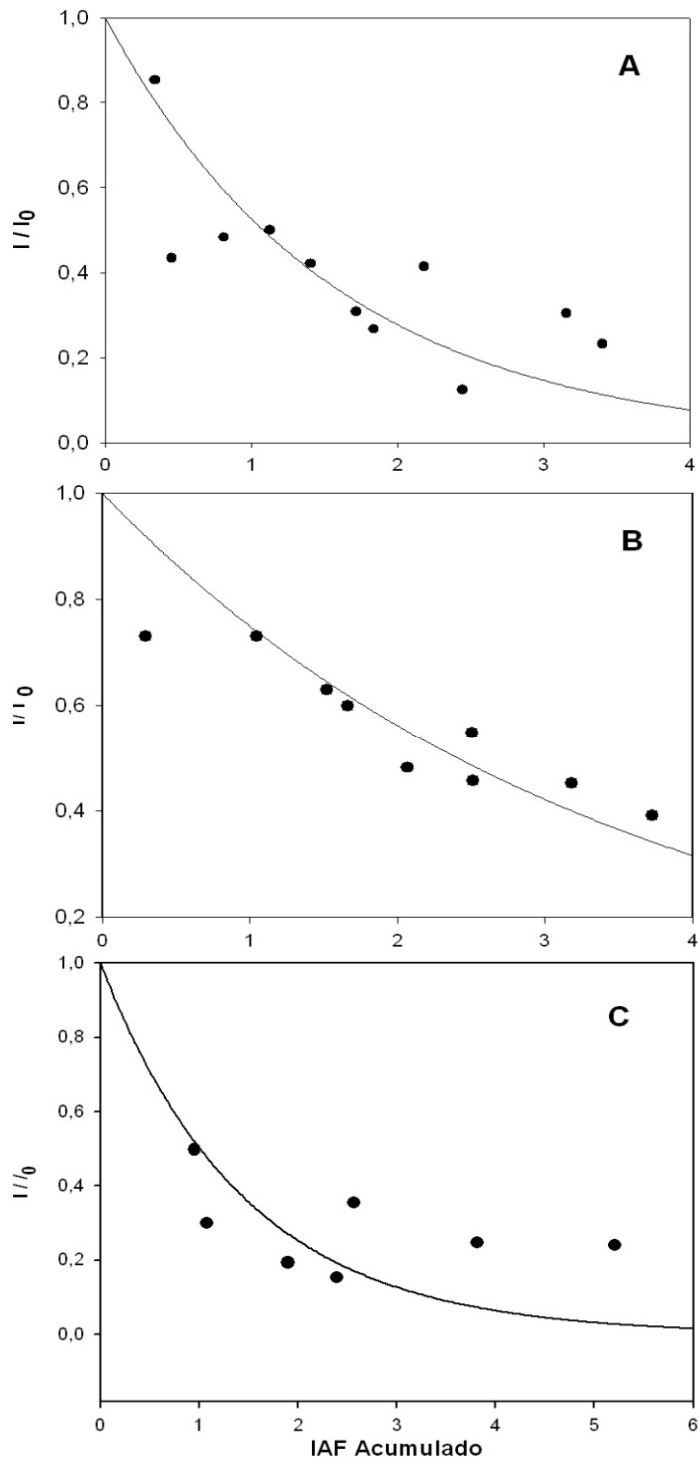
La Tabla 17 muestra los coeficientes de extinción de luz ( $k$ ) para cada una de las especies incluidas en el modelo. *A. mangium* fue la que presentó el valor  $k$  más bajo con 0.2881, lo cual sugiere que menos radiación fue absorbida por unidad de área foliar con respecto a las otras dos especies, sin embargo en estudios previos se ha encontrado que un  $k$  bajo puede ser favorable para una especie cuando ésta presenta un IAF alto ya que se asume que existe una mejor distribución de la RFA a través del dosel permitiéndose una mayor penetración de la luz hacia estratos inferiores (Shibles 1983; Trejo y otros 2006). Los valores  $k$  de *T. grandis* y *P. tecunumanii* indican que fue mayor la interceptación de la radiación por las hojas en estas dos especies.

Al analizar el área foliar través de los cinco estratos del dosel (Figura 39) se observa que las tres especies tienen un IAF acumulado alrededor de 4. Esta misma figura muestra para todas las especies que la relación entre la energía lumínica interceptada y la energía lumínica en la superior del dosel ( $I/I_0$ ) decrece logarítmicamente a medida que se incrementa el valor del IAF.

**Tabla 17.** Valores del coeficiente de extinción de la luz ( $k$ )

Especie	Coeficiente de extinción de la radiación ( $k$ )	R <sup>2</sup>	p-valor
<i>T. grandis</i>	0.6417	0.91	<0.0001
<i>A. mangium</i>	0.2881	0.98	<0.0001
<i>P. tecunumanii</i>	0.6864	0.78	0.0026

En la Figura 39 se observa la relación de la interceptación de la radiación ( $k$ ) y el índice de área foliar para las especies *Tectona grandis*, *Acacia mangium* y *Pinus tecunumanii*.



**Figura 39.** Modelo exponencial ajustado a la proporción de luz interceptada por el dosel contra el IAF acumulado. *Tectona grandis* (A), *Acacia mangium* (B) y *P. tecunmanii* (C)

## Efecto de la edad sobre el ángulo de inserción foliar

### *Tectona grandis*

El análisis de varianza mostró un efecto significativo al 1% de significancia de la edad ( $F=10.09$  p-valor = 0.0015) sin importar el estrato de la copa ( $F=1.32$  p-valor 0.2673) sobre el ángulo de inserción foliar. La interacción foliar fue significativa al 1% de error I ( $F=9.55$  p-valor < 0.0001). Esto significa que el ángulo foliar cambia a medida que aumenta la edad y este cambio se da a una misma tasa en todo el árbol sin importar el estrato.

Al no existir interacción entre la edad y el estrato se ajusta un modelo de regresión lineal simple como lo indica la ecuación (10).

$$Anf = A+B*edad \quad (10)$$

en donde:

A: intercepto al origen  
B: pendiente de la línea recta  
Anf: ángulo foliar

El valor de la pendiente indica que en promedio el ángulo foliar aumenta 0.2 grados por año (Tabla 18). Al analizar la tasa de incremento anual se puede ver que éste aumento no alcanza a ser lo suficientemente grande para realizar un cambio en la arquitectura del árbol durante su turno de aprovechamiento. Por ejemplo, un árbol que a los cinco años de edad tiene en promedio ángulos foliares de 40°, a los 25 o 28 años de vida este ángulo solo se incrementaría a 44° o 44.6° conservando la arquitectura plagiófila en este caso.

**Tabla 18.** Estimaciones del modelo  $anf=A+B*edad$  para doseles de *T. grandis*.

Parámetro	Estimado	ES	Valor - t	Valor-P
A	28.03021791	0.90513356	30.97	<.0001
B	0.20306094	0.05762516	3.52	0.0004

Como se observa en la Tabla 19, estadísticamente mediante la prueba de Duncan al 99% de confiabilidad se encontró también que el ángulo foliar medio en el estrato superior es en promedio 7° mayor que los otros. Sin embargo, la tendencia general de este estrato es de arquitectura tipo planófilo.

- *A. mangium*

El análisis de varianza mostró un efecto significativo al 1% de significancia de la edad ( $F=87.69$  p-valor  $< 0.0001$ ) y del estrato de la copa ( $F=32.95$  p-valor  $< 0.0001$ ) sobre el ángulo de inserción foliar. Así mismo, la interacción también fue significativa al 1% de error I ( $F=9.25$  p-valor  $< 0.0001$ ). En este caso, el ángulo foliar cambia con la edad y la tasa de cambio es diferente para cada estrato del árbol.

La significancia estadística de la interacción edad por estrato implica que la tasa de cambio del ángulo foliar en el tiempo varía entre por lo menos dos estratos lo que obliga a comparar estadísticamente las pendientes de las tres líneas de regresión resultantes.

Con ayuda de tres variables indicatrices (una por estrato) y el procedimiento nlin de SAS 9.2 se ajustó el siguiente modelo:

$$anf = (A_1 + B_1 \text{edad})I_1 + (A_2 + B_2 \text{edad})I_2 + (A_3 + B_3 \text{edad})I_3 \quad (11)$$

en donde  $A$  y  $B$  son respectivamente el intercepto al origen y la pendiente de la línea recta que asocia el ángulo foliar ( $anf$ ) con la edad. El subíndice hace referencia al estrato de la copa (1-Inferior, 2-Medio, 3-Superior). La variable  $I_k$  ( $k=1,2,3$ ) es una variable indicatriz que toma el valor 1 cuando el estrato corresponde al subíndice y cero en los demás casos. La ventaja de este análisis está en el hecho de poder comparar las tasas de cambio ( $B_k$ ) entre los diferentes estratos con un mismo término de error.

En la Tabla 20 se observa la interacción entre los estratos de copa. Se puede ver que en el estrato inferior el ángulo foliar aumenta  $1.9^\circ$  por año y en los otros dos estratos este aumento es en promedio  $0.8^\circ$ . La tasa de aumento en el estrato inferior es mucho mayor que en los otros dos estratos de copa, lo cual sugiere que la arquitectura en el estrato inferior podría variar a medida que se incrementa la edad. Lo anterior quiere decir por ejemplo, que un árbol de 3 años de edad con un ángulo foliar promedio en su estrato inferior de  $20^\circ$ , al llegar a los 12 años y completar su turno de aprovechamiento, se habrá incrementado a  $37.1^\circ$  pasando a ser plagiófilo, mientras que para los otros dos estratos conservando el mismo promedio de  $20^\circ$  a los 3 años de edad, el ángulo se habrá incrementado a  $27.2^\circ$  conservando su arquitectura plañófila.

**Tabla 19.** Separación de Duncan al 99% entre estratos del ángulo foliar medio. Letras diferentes indican diferencias entre los estratos.

Especie	Estrato	Promedio	Grupos
<i>T. grandis</i>	Inferior	28.6	b
	Medio	29.0	b
	Superior	35.6	a
<i>A. mangium</i>	Inferior	45.2	c
	Medio	48.9	b

	Superior	51.0	a
<i>P. tecunumanii</i>	Inferior	47.9	b
	Medio	49.5	a
	Superior	47.9	b

**Tabla 20.** Estimaciones del modelo  $af=A+B*edad$  para cada uno de los estratos de la copa en árboles de *A. mangium*. Letra diferente significa que existe diferencia estadística al 99% entre las pendientes de los estratos.

Parámetro	Estimado	ES	LI 99%	LS 99%	Grupos
A1	37.8144	0.9259	35.4291	40.1997	
A2	45.8263	0.9088	43.485	48.1676	
A3	47.9746	0.9542	45.5164	50.4327	
B1	1.9374	0.2186	1.3743	2.5005	a
B2	0.8034	0.2114	0.2587	1.3481	b
B3	0.7773	0.2206	0.2091	1.3455	b

Estadísticamente mediante la prueba de Duncan al 99% de confiabilidad se encontró también que el ángulo foliar promedio en el estrato superior es respectivamente 6 y 2 grados mayor que en los estratos inferior y medio (Tabla 19)

#### *P. tecunumanii*

El análisis de varianza mostró el efecto significativo al 1% de error I de la edad ( $F=80.99$  p-valor  $< 0.0001$ ) y del estrato de la copa ( $F=11.29$  p-valor  $< 0.0001$ ) sobre el ángulo de inserción foliar. Así mismo, la interacción también fue significativa al 1% de error I ( $F=16.75$  p-valor  $< 0.0001$ ). Esto significa que el ángulo foliar cambia con el tiempo a diferentes tasas dependiendo del estrato. Por tanto se aplica la ecuación (11)

En la Tabla 21 se observa que en los estratos inferior y medio el ángulo foliar se incrementa en aproximadamente medio grado por año, mientras que en el estrato superior este cambio es estadísticamente cero. El incremento anual en el ángulo de inserción foliar no es lo suficientemente importante como para variar la estructura general del árbol, por ejemplo, un árbol que a sus dos años tiene un ángulo promedio en el estrato inferior de 43° a los 13 años este mismo estrato aumentaría su ángulo promedio a 49° siendo igualmente considerado plagiófilo.

Estadísticamente mediante la prueba de Duncan al 99% de confiabilidad se encontró también que el ángulo foliar medio en el estrato medio es en promedio 3° mayor que los otros. Tabla 19

**Tabla 21.** Estimaciones del modelo  $anf=A+B*edad$  para cada uno de los estratos de la copa en árboles de *P. tecunumanii*. Letra diferente significa que existe diferencia estadística al 99% entre las pendientes de los estratos.

Parámetro	Estimación	ES	LI 99%	LS 99%	Grupos
A1	42.3135	0.7934	40.2696	44.3574	
A2	44.5138	0.7934	42.4699	46.5577	
A3	47.6195	0.7934	45.5756	49.6634	
B1	0.58	0.0725	0.3932	0.7667	a
B2	0.5137	0.0725	0.327	0.7005	a
B3	0.0362	0.0725	-0.1505	0.223	b

### Distribución de frecuencia de ángulos foliares en el dosel

La distribución de los ángulos foliares en el dosel determinan la arquitectura de la copa. En la Figura 40 se muestra el resultado del análisis de frecuencia de distribución de los ángulos foliares a través de los estratos de copa para *T. grandis*, *A. mangiun* y *P. tecunumanii*

#### - *T. grandis*

El análisis de las mediciones de los ángulos de inserción foliar para esta especie ( Figura 40 A) indica una arquitectura predominantemente de tipo planófila en todos los estratos de copa. Se agruparon ángulos foliares entre 0 y 30° con un promedio de 65% de frecuencia en toda la copa, ángulos entre 30 y 60° con un promedio de 26% y ángulos mayores a 60° o de tipo erectófilo con una frecuencia de apenas 9%. Este tipo de doseles planófilos son comunes en una alta proporción de cultivos (Trenbath y Angus, 1975) y según Gardner y otros en 1985 esto podría deberse a la selección previa para competir con el desarrollo de arvenses; el crecimiento de la mayoría de ellos es severamente afectado por sombreo, así las plantas cultivadas reducen la competencia por agua, nutrientes y radiación al maximizar el sombreo de los arvenses durante el desarrollo vegetativo. Loomis y Williams (1969) utilizando un modelo de simulación, estimaron la influencia de la inclinación y la cantidad de hojas sobre la Tasa de Crecimiento del Cultivo (TCC) en maíz y trébol, el IAF crítico (95% de interceptación de la radiación incidente) resulta bajo para doseles con hojas dispuestas horizontalmente y alto para doseles con hojas dispuestas verticalmente. El IAF acumulado a través del dosel estuvo alrededor de 3.5 para *T. grandis*, este valor al combinarse con el tipo de arquitectura planófilo de esta especie, resulta ventajoso para el aprovechamiento de la radiación. Este último autor concluye que los doseles con disposición horizontal de hojas proveen TCC altas a un IAF por debajo de 3. Un dosel con hojas dispuestas verticalmente necesita un IAF mayor o igual a 4 para tener una TCC considerablemente superior a los doseles con hojas dispuestas horizontalmente. Sin embargo, una posible desventaja de los doseles planófilos es el hecho de que las hojas

bajas reducen la ganancia de carbono debido al autosombreamiento como lo encuentra Falster en el 2003 al analizar el tamaño de la hoja y la variación en el ángulo y su influencia en cuanto a la interceptación de la luz.

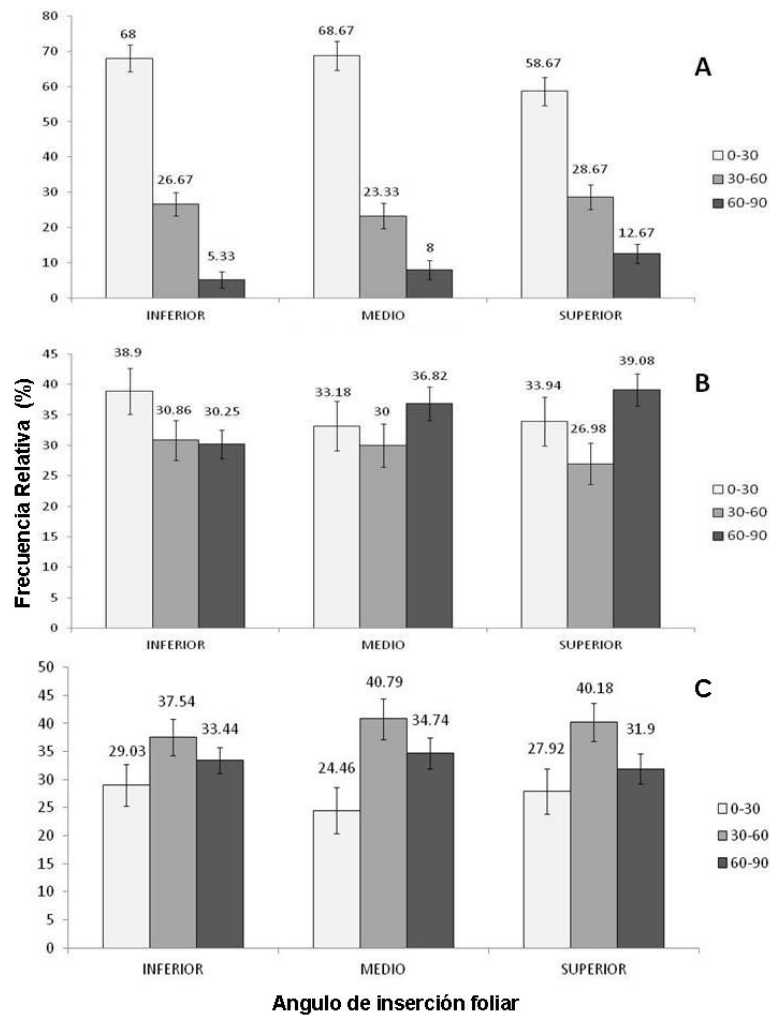
- *A mangium*

En la Figura 40 B se observa para *A. mangium* que en el estrato superior del dosel la arquitectura erectófila es mayor estadísticamente que la plagiófila pero igual a la planófila. En el estrato medio no existen diferencias estadísticas entre porcentaje de frecuencias de ángulos, presentándose en iguales proporciones los tres tipos de arquitectura. En el estrato inferior predomina la arquitectura planófila seguida por una proporción similar de arquitectura plagiófila y erectófila. En general, esta especie presenta los tres tipos de ángulo de inserción de las hojas en similares proporciones para los estratos medio y superior, y tiende a ser más planófila hacia el estrato inferior de la copa.

- *P. tecunumanii*

La Figura 40 C muestra para *P. tecunumanii* el resultado del análisis de frecuencia de los ángulos de inserción de las acículas a las ramas para cada estrato del árbol. En todo el árbol hubo predominancia de ángulos de inserción foliar mayores a 30°. En el estrato superior predominó la arquitectura plagiófila, en el medio plagiófila – erectófila y en el inferior no hubo diferencias estadísticas entre tipos de arquitectura por tanto no predominó un tipo de ángulo aunque se observa un porcentaje de frecuencia levemente superior de arquitectura plagiófila.

La obtención de los parámetros  $k$  e  $IAF$  son fundamentales para la estimación del valor de la asimilación de  $CO_2$  en la planta completa dentro del modelo CREFT. Este a su vez se basa en el modelo descrito por Goudriaan 1986, en el cual se incluyen parámetros calculados a partir de mediciones realizadas en hojas individuales.



**Figura 40.** Frecuencias de distribución de ángulos foliares para tres estratos de copa, en (A) *T. grandis*, (B) *A. mangium* y (C) *P. tecunumanii*, con su respectivo intervalo de confiabilidad al 95%. Intervalos que no se traslapan indican una diferencia estadística entre las frecuencias relativas.

**Coeficiente de extinción de la radiación ( $k$ ) e índice de área foliar (IAF) para validación dentro del modelo en: *E. pellita*, *E. grandis*, *C. alliodora*, *A. acuminata*, *P. quinata*, *G. arborea*, *P. Caribe*, *P. patula*.**

El coeficiente de extinción representa la eficiencia con que el dosel absorbe la radiación en los diferentes estratos. En la Tabla 22 se presentan los valores de  $k$  de las especies que se validaron y ajustaron para el modelo CREFT. Allí se observa que en *P. caribea* y *P. patula* los coeficientes fueron de 0.1846 y 0.2396, respectivamente siendo menores que en el resto de las especies medidas.

Purcell y otros en el 2002 argumentan que el  $k$  es una respuesta exponencial al tamaño y profundidad del follaje, por tanto será mayor cuanto más denso sea el dosel y a su vez el dosel es una respuesta directa de mayor IAF. Por otro lado se ha encontrado que el

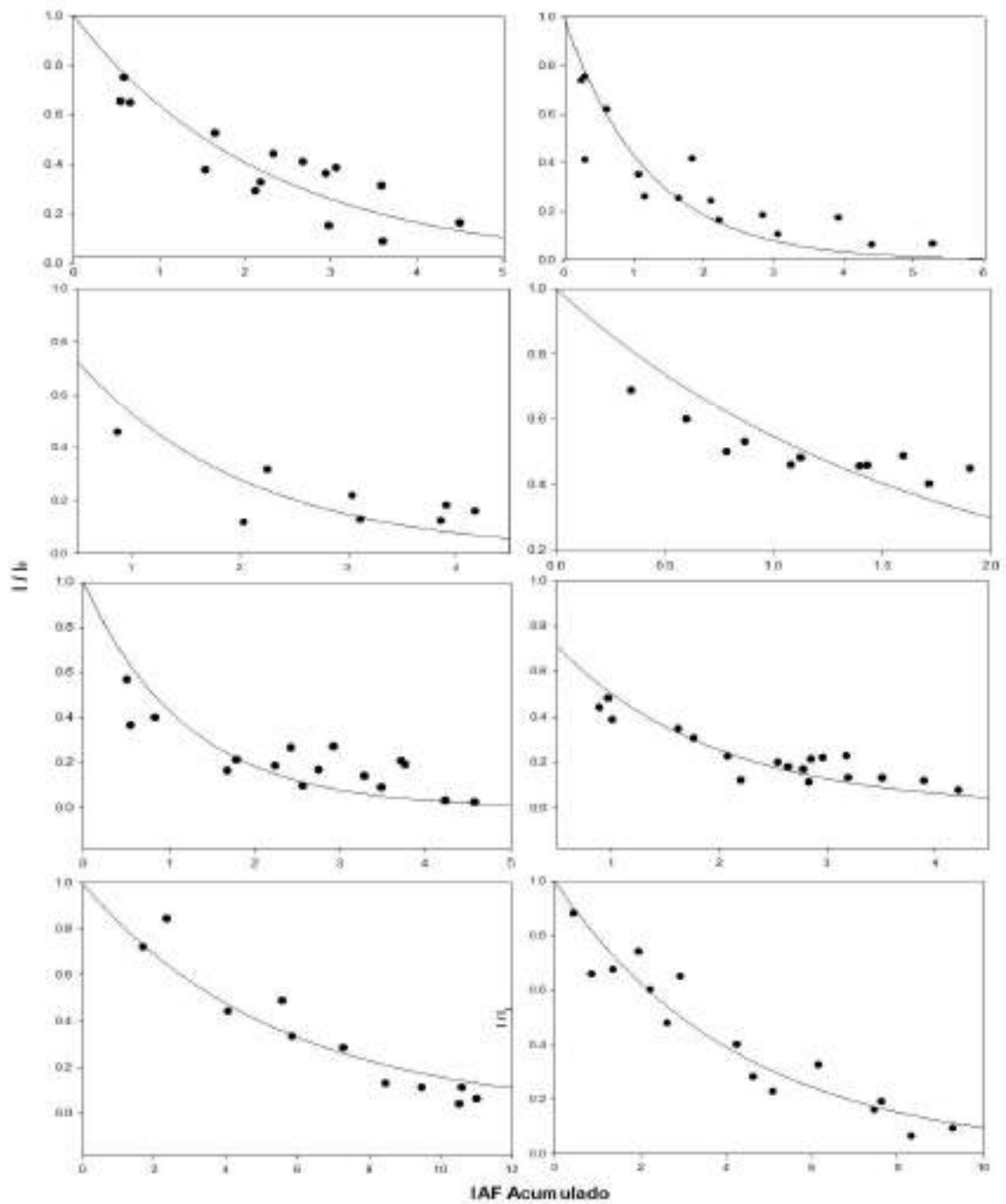
hecho de tener un  $k$  bajo y un IAF alto puede beneficiar la captura de carbono por una especie al existir una mayor penetración de la radiación solar a los estratos inferiores de la copa y de esta manera un mejor aprovechamiento de la luz en todos sus niveles así como lo encontró Trejo y otros en el 2006 al evaluar el efecto de la densidad y estructura del dosel del maíz en la penetración de la radiación solar. Se observa que en todas las especies forestales incluidas en este trabajo la relación entre el cociente de la energía luminosa transmitida a través del dosel y la energía luminosa en el tope del dosel ( $I/I_0$ ) decrece exponencialmente a medida que se incrementa el valor de IAF.

Lo anterior es de gran importancia para la producción de la planta ya que una correcta y apropiada distribución de radiación solar dentro del dosel dará como resultado un trabajo más homogéneo del IAF, mejor aprovechamiento de la luz, aumento en la eficiencia fotosintética, menos respiración de mantenimiento y, por tanto, mayores rendimientos agronómicos (Lee *et al.*, 2000). Roderick en 1981 define un índice de área foliar óptimo como aquel que soporta el incremento máximo de producción de materia seca. Éste es alcanzado cuando las últimas capas inferiores de hojas son capaces, en promedio, de mantener un balance positivo de carbono; es decir, cuando el cultivo intercepta toda la radiación fotosintética activa incidente.

En la Figura 41 se observa que en todas las especies forestales la relación entre el cociente de la energía luminosa transmitida a través del dosel y la energía luminosa en el tope del dosel ( $I/I_0$ ) decrece exponencialmente a medida que se incrementa el valor de IAF.

**Tabla 22.** Valores del coeficiente de extinción de la luz ( $k$ )

<b>Especie</b>	<b>(k)</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>p-valor</b>
<i>E. pellita</i>	0.4482	0.95	<0.0001
<i>E. grandis</i>	0.8361	0.9	<0.0001
<i>C. alliodora</i>	0.6362	0.85	<0.001
<i>A. acuminata</i>	0.6031	0.97	<0.001
<i>P. quinata</i>	0.8413	0.80	<0.001
<i>G. arborea</i>	0.6861	0.94	<0.0001
<i>P. caribea</i>	0.1846	0.95	<0.0001
<i>P. patula</i>	0.2396	0.98	<0.0001



**Figura 41.** Modelo exponencial ajustado a la proporción de luz interceptada por el dosel contra el IAF acumulado. *E. pellita* (A) *E. grandis* (B), *C. alliodora* (C), *A. acuminata* (D), *P. quinata* (E), *G. arbórea* (F), *P. caribea* (G), *P. patula* (H).

**Efecto de la edad sobre el ángulo de inserción foliar para *E. pellita*, *E. grandis*, *C. alliodora*, *A. acuminata*, *P. quinata*, *G. arbórea*, *P. caribea* y *P. patula*.**

- *E. pellita*

El análisis de varianza mostró un efecto significativo al 1% de significancia de la edad ( $F=22.53$  p-valor  $< 0.0001$ ) y del estrato de la copa ( $F=35.21$  p-valor  $< 0.0001$ ) sobre el ángulo de inserción foliar. La interacción no fue significativa al 1% de error I ( $F=1.27$  p-valor  $0.2822$ ). Esto significa que el ángulo foliar cambia con el tiempo a una misma tasa para todo el árbol.

Al no existir interacción entre la edad y el estrato se ajusta un modelo de regresión lineal como lo indica la ecuación (11). El valor de la pendiente indica que en promedio el ángulo foliar aumenta 0.9 grados por año (Tabla 23). Lo cual quiere decir que si por ejemplo un árbol de *E. pellita* a los dos años de edad su ángulo promedio es  $40^\circ$ , a los 13 años de edad este valor se habrá incrementado hasta  $49^\circ$  aproximadamente.

**Tabla 23.** Estimaciones del modelo  $anf=A+B*edad$  para doseles de *E. pellita*.

Parametro	Estimado	ES	Valor - t	Valor-P
A	46.086323	0.82813164	55.65	<.0001
B	0.8780887	0.1747278	5.03	<.0001

Estadísticamente mediante la prueba de Duncan al 99% de confiabilidad se encontró también que para *E. pellita* el ángulo foliar medio en el estrato superior es en promedio 10 grados mayor que el estrato medio y 14 grados mayor que el estrato inferior. (**Tabla 31**)

- *E. grandis*

El análisis de varianza mostró un efecto significativo al 1% de significancia de la edad ( $F=38.44$  p-valor  $< 0.0001$ ) y del estrato de la copa ( $F=96.77$  p-valor  $< 0.0001$ ) sobre el ángulo de inserción foliar. Así mismo, la interacción también fue significativa al 1% de error I ( $F=22.57$  p-valor  $< 0.0001$ ). Esto significa que el ángulo foliar cambia con el tiempo a diferentes tasas dependiendo del estrato.

La significancia estadística de la interacción edad por estrato implica que la tasa de cambio del ángulo foliar en el tiempo varía entre por lo menos dos estratos lo que obliga a comparar estadísticamente las pendientes de las tres líneas de regresión resultantes aplicando la ecuación (11)

En la Tabla 24 se observa que en los estratos medio y superior el ángulo foliar disminuye 0.3 y 0.7 grados por año respectivamente, mientras que en el estrato inferior este cambio es estadísticamente cero. La tasa de variación en estos estratos indican una tendencia decreciente o sea hacia una arquitectura planófila, sin embargo el cambio es muy poco a

través del tiempo. Esto quiere decir que si un árbol tiene tres años de edad y su ángulo de inserción foliar promedio en el estrato medio es 56°, a los 13 años de edad este valor se reduciría tan solo a 53° y si en el estrato superior r es 65°, en el mismo tiempo pasaría a un ángulo promedio de 57°.

**Tabla 24.** Estimaciones del modelo  $af=A+B*edad$  para cada uno de los estratos de la copa en árboles de *E. grandis*. Letra diferente significa que existe diferencia estadística al 99% entre las pendientes de los estratos.

Parámetro	Estimado	ES	LI 99%	LS 99%	Grupos
A1	49.4276	0.8868	47.1426	51.7126	
A2	57.2032	0.8868	54.9182	59.4881	
A3	66.8414	0.8868	64.5565	69.1264	
B1	0.0987	0.0865	-0.1241	0.3215	a
B2	-0.3045	0.0865	-0.5273	-0.0817	ab
B3	-0.7228	0.0865	-0.9455	-0.5	b

El ángulo foliar medio en el estrato superior es en promedio 6° mayor que el estrato medio y 10° mayor que el estrato inferior. ( **Tabla 31** )

- *C. alliodora*

El análisis de varianza mostró un efecto significativo al 1% de significancia de la edad ( $F=186.87$  p-valor  $< 0.0001$ ) y del estrato de copa ( $F=6.42$  p-valor =  $0.0017$ ) sobre el ángulo de inserción foliar. La interacción edad, estrato, ángulo fue significativa al 1% de error I ( $F=12.91$  p-valor  $< 0.0001$ ). Esto significa que el ángulo foliar cambia a medida que se incrementa la edad del árbol y este cambio se da a diferentes tasas para cada estrato.

En la Tabla 25 se observan los resultados de la ecuación (11). En los estratos inferior y medio el ángulo foliar se incrementa en promedio en 1.25 grados por año, mientras que en el estrato superior el incremento anual es de apenas 0.5 grados aproximadamente.

**Tabla 25.** Estimaciones del modelo  $anf=A+B*edad$  para cada uno de los estratos de la copa en árboles de *C.alliodora*. Letra diferente significa que existe diferencia estadística al 99% entre las pendientes de los estratos.

Parámetro	Estimado	ES	LI 99%	LS 99%	Grupos
A1	34.4028	0.8653	32.1727	36.6328	
A2	30.1359	0.8697	27.8944	32.3774	

A3	33.1967	0.8721	30.9491	35.4443	
B1	1.1965	0.1269	0.8696	1.5234	a
B2	1.3276	0.1269	1.0005	1.6546	a
B3	0.4804	0.1269	0.1532	0.8075	b

El ángulo foliar promedio en el estrato inferior es 4 grados mayor que el del estrato medio y 6 que el del superior (Tabla 31).

- *A. acuminata*

El análisis de varianza mostró un efecto significativo al 1% de significancia de la edad ( $F=13.91$  p-valor = 0.0002) sobre el ángulo de inserción foliar, sin tener en cuenta el estrato de la copa ( $F=0.41$  p-valor = 0.6630). La interacción edad, estrato, ángulo foliar fue significativa al 1% de error ( $F=3.86$  p-valor = 0.0212). Lo cual significa que a medida que se incrementa la edad del árbol el ángulo foliar varía en cada estrato en tasas diferentes.

En la Tabla 26 se observan los resultados de la ecuación (11) en donde se muestran las comparaciones para cada estrato de copa de las regresiones lineales entre el ángulo foliar y la edad. En los estratos inferior, medio y superior el ángulo foliar decrece respectivamente 0.1, 0.2 y 0.1 grados anualmente.

Este decremento en el ángulo foliar no alcanza a generar cambios estructurales en la copa del árbol a medida que se incrementa su edad y aunque tiene una tendencia a volverse planófilo, ésta no alcanza a realizar modificaciones importantes. Por ejemplo un árbol cuya edad es 10 años, su ángulo foliar promedio es  $38^\circ$  y su turno de aprovechamiento son 40 años, al final de este tiempo el ángulo foliar promedio habrá disminuido tan solo  $4.5^\circ$ ; es decir, habrá pasado de  $38^\circ$  a  $33.5^\circ$  estando igualmente dentro de una arquitectura plagiófila.

**Tabla 26.** Estimaciones del modelo  $anf=A+B*edad$  para cada uno de los estratos de la copa en árboles de *A. acuminata*. Letra diferente significa que existe diferencia estadística al 99% entre las pendientes de los estratos.

Parámetro	Estimado	ES	LI 99%	LS 99%	Grupos
A1	40.8560	0.9287	38.4630	43.2490	
A2	40.3529	0.9278	37.9624	42.7435	
A3	39.6702	0.9280	37.2790	42.0614	
B1	-0.1266	0.0785	-0.3289	0.0758	a
B2	-0.2599	0.0784	-0.4620	-0.0577	a

B3	-0.1206	0.0785	-0.3229	0.0817	a
----	---------	--------	---------	--------	---

Se encontró que estadísticamente para *A. acuminata* no existen diferencias entre los ángulos foliares promedio de los tres estratos de copa (Tabla 31)

#### *P. quinata*

El análisis de varianza mostró un efecto significativo al 1% de significancia de la edad ( $F=108.94$  p-valor  $< 0.0001$ ) y del estrato de copa ( $F=7.88$  p-valor  $= 0.0004$ ) sobre el ángulo de inserción foliar. La interacción edad, estrato, ángulo fue significativa al 1% de error I ( $F=5.7$  p-valor  $= 0.0034$ ). Esto significa que el ángulo foliar cambia con el tiempo a diferentes tasas dependiendo del estrato.

En la Tabla 27 se muestran las estimaciones del modelo de la ecuación (11). En los estratos inferior, medio y superior el ángulo foliar decrece respectivamente 0.2, 0.5 y 0.6 grados anualmente. De la misma manera que en la especie anterior, el cambio en la arquitectura para *P. quinata* no es importante, el promedio por árbol de la tasa de disminución anual no alcanza a llegar a 0.5

**Tabla 27.** Estimaciones del modelo  $anf=A+B*edad$  para cada uno de los estratos de la copa en árboles de *P. quinata*. Letra diferente significa que existe diferencia estadística al 99% entre las pendientes de los estratos.

Parámetro	Estimado	ES	LI 99%	LS 99%	Grupos
A1	42.3962	1.2479	39.181	45.6114	
A2	47.6958	1.272	44.4187	50.9729	
A3	49.0161	1.2437	45.8119	52.2203	
B1	-0.2545	0.0744	-0.4463	-0.0627	a
B2	-0.4963	0.0756	-0.6911	-0.3015	a
B3	-0.6009	0.0743	-0.7923	-0.4096	a

Estadísticamente mediante la prueba de Duncan al 99% de confiabilidad se encontró que para *P. quinata* no existen diferencias entre los ángulos foliares promedio de los tres estratos (Tabla 31).

- *G. arbórea*

El análisis de varianza mostró un efecto significativo al 1% de significancia de la edad ( $F=18.96$  p-valor  $<0.0001$ ) sobre el ángulo de inserción foliar, sin tener en cuenta el estrato de la copa ( $F=0.16$  p-valor = 0.8494). Así mismo la interacción edad, estrato, ángulo foliar no fue significativa al 1% de error I ( $F=3.86$  p-valor = 0.0212). Es decir, que a medida que aumenta la edad el ángulo foliar puede incrementarse o reducirse a una misma tasa para todo el árbol.

En esta especie la tasa de cambio del ángulo foliar no depende del estrato, por lo tanto se aplica el modelo de la ecuación (11) El valor de la pendiente muestra que en promedio el ángulo foliar aumenta  $0.2^\circ$  por año (Tabla 28). Este valor indica que el ángulo se incrementa muy poco a través de su turno de aprovechamiento (en  $2$  y  $2.8^\circ$  al final de un turno de 10 ó 14 años de edad) por lo tanto no se modifica la arquitectura general del árbol a través de su vida.

**Tabla 28.** Estimaciones del modelo  $anf=A+B*edad$  para doseles de *G. arborea*

Parámetro	Estimado	ES	Valor - t	Valor-P
A	45.79242832	0.48377945	94.66	<.0001
B	0.20532716	0.04799193	4.28	<.0001

Estadísticamente mediante la prueba de Duncan al 99% de confiabilidad se encontró también que para *G. arborea* el ángulo foliar promedio en los estratos medio y superior es 2° mayor que el estrato inferior (Tabla 31).

- *P. caribea*

El análisis de varianza mostró el efecto al 1% de significancia de la edad ( $F=62.72$  p-valor  $< 0.0001$ ) y del estrato de la copa ( $F=18.91$  p-valor  $< 0.0001$ ) sobre el ángulo de inserción foliar. Así mismo, la interacción también fue significativa al 1% de error I ( $F=13.34$  p-valor  $< 0.0001$ ). Esto significa que el ángulo foliar cambia con el tiempo a diferentes tasas dependiendo del estrato.

En la Tabla 29 se muestran las estimaciones del modelo de la ecuación (11). Se observa que a diferencia de *P. tecunumanii*, el ángulo foliar decrece con el tiempo. En el estrato medio este decrecimiento es estadísticamente cero. En el inferior y superior decrece en aproximadamente 0.3 y 0.6° respectivamente. Estos valores no son suficientemente altos para influir en un cambio de arquitectura importante cuando aumente la edad del árbol. Por ejemplo, si a los dos años de edad se tiene un ángulo promedio en el estrato inferior de 46° a los 13 años el promedio bajaría solo hasta 43° aproximadamente, en caso del estrato superior en este mismo tiempo el ángulo promedio pasaría de 51 a 44°.

**Tabla 29.** Estimaciones del modelo  $af=A+B*edad$  para cada uno de los estratos de la copa en árboles de *P. caribea*. Letra diferente significa que existe diferencia estadística al 99% entre las pendientes de los estratos.

Parámetro	Estimado	ES	LI 99%	LS 99%	Grupos
A1	46.8568	0.8014	44.7922	48.9214	
A2	45.5301	0.8014	43.4655	47.5948	
A3	52.1193	0.8014	50.0547	54.1839	
B1	-0.2935	0.0706	-0.4754	-0.1116	a
B2	-0.0809	0.0706	-0.2628	0.101	b
B3	-0.5941	0.0706	-0.776	-0.4122	a

Estadísticamente mediante la prueba de Duncan al 99% de confiabilidad se encontró también que el ángulo foliar medio en el estrato superior es en promedio 2° mayor que los otros. (Tabla 31)

- *P. patula*

El análisis de varianza mostró un efecto significativo al 1% de significancia de la edad ( $F=503.09$  p-valor  $< 0.0001$ ) y del estrato de la copa ( $F=322.11$  p-valor  $< 0.0001$ ) sobre el ángulo de inserción foliar. Así mismo, la interacción también fue significativa al 1% de