

# ARQUITECTURA DEL DOSEL E INTERCEPTACIÓN DE LA RADIACIÓN SOLAR POR TRES ESPECIES FORESTALES NATIVAS EN COLOMBIA

Ángela María Castaño Marín\*; Héctor Alberto Chica Ramírez\*\*;  
Diego Obando Bonilla\*\*\*; Néstor Miguel Riaño Herrera\*\*\*\*

---

**CASTAÑO M., A. M.; CHICA R., H. A.; OBANDO B., D.; RIAÑO H., N. M. Arquitectura del dosel e interceptación de la radiación solar por tres especies forestales nativas en Colombia. Cenicafé 64 (1): 19-30. 2013**

Para *Cordia alliodora* (Ruiz. & Pav.), *Alnus acuminata* H.B.K y *Pachira quinata* (Jacq.), se determinó el coeficiente de extinción de la radiación a través del follaje ( $k$ ), utilizando el modelo de Beer y Lambert adaptado por Monsi y Saeki, el cual relaciona la cantidad de radiación solar interceptada con el índice de área foliar ( $IAF$ ) acumulado a través del dosel. Las mediciones se realizaron desde el año 2003 hasta el 2010 en árboles de diferentes edades, en los estratos inferior, medio y superior de la copa. Los valores de  $k$  fueron 0,63, 0,60 y 0,84 para *C. alliodora*, *A. acuminata* y *P. quinata*, respectivamente. El  $IAF$  fue de 4,7, 1,9 y 4,6 para cada una de ellas. En las tres especies forestales se encontró que la relación entre la energía lumínica transmitida y la que está en la parte superior del dosel decrece exponencialmente a medida que se incrementa el valor de  $IAF$ . Además, todas tuvieron una arquitectura planófila. Se encontró que el ángulo de inserción foliar varía con la edad de la especie en tasas diferentes, según el estrato de la copa; sin embargo, los valores de incremento o decrecimiento del ángulo no alcanzan a producir cambios estructurales en el dosel a través del tiempo. La obtención de los parámetros  $k$  e  $IAF$  es fundamental para la estimación del valor de la asimilación de  $CO_2$  en la planta completa, dentro del modelo de crecimiento para especies forestales en el trópico CREFT.

**Palabras clave:** Arquitectura foliar, coeficiente de extinción de radiación solar, índice de área foliar, *Cordia alliodora*, *Alnus acuminata*, *Pachira quinata*.

---

## CANOPY ARCHITECTURE AND SOLAR RADIATION CAPTURING FOR THREE NATIVE TREE SPECIES IN COLOMBIA

The extinction coefficient of the radiation through the foliage ( $k$ ) was determined for *Cordia alliodora* (Ruiz. & Pav.), *Alnus acuminata* (HBK) and *Pachira quinata* (Jacq.) WS. Alverson, using the Beer and Lambert model adapted by Monteith, which relates the amount of sunlight intercepted and the leaf area index (LAI) accumulated through the canopy. Measurements were taken from 2003 to 2010 in trees of different ages and in lower, middle and top strata of the canopy. The  $k$  values were 0,63, 0,60 and 0,84 for *C. alliodora*, *A. acuminata* and *P. quinata* respectively. The LAI was 4,7, 1,9 and 4,6 for each. In the three forest species it was found that the ratio of transmitted light energy and the light energy at the top of the canopy decreases exponentially while increasing the LAI. Moreover, the three species had a planophyl architecture. It was also found that the insertion leaf angle varies with the age of the species at different rates depending on the canopy layer, however, the values of increase or decrease of the angle did not produce structural changes in the canopy over time. Obtaining the parameters  $k$  and LAI is essential for estimating the value of  $CO_2$  assimilation in whole plants within the growth model for forest species in the tropics CREFT.

**Keywords:** Leaf architecture, light extinction coefficient, LAI, *Cordia alliodora*, *Alnus acuminata*, *Pachira quinata*.

---

\*Ingeniera Agrónoma, estudiante de Doctorado en Ciencias Ambientales –Universidad del Cauca –Red Interinstitucional de Cambio Climático y Seguridad Alimentaria –RICCLISA

\*\*Ingeniero Agrónomo MSc., Biometrista del Servicio de Análisis Económico y Estadístico (SAEE) - Centro de Investigación de la Caña de Azúcar de Colombia (Cenicafé). Valle del Cauca, Colombia.

\*\*\*Ingeniero Forestal, Asociado de Investigación - Decision and Policy Analysis Program (DAPA) - Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Palmira, Colombia.

\*\*\*\*Investigador Científico III. Coordinador Programa de Investigación en Variabilidad Climática y Caficultura - Centro Nacional de Investigaciones de Café, Cenicafé. Manizales, Caldas, Colombia.

Los árboles funcionan como grandes sumideros de carbono en la Tierra; mediante el proceso fotosintético capturan y fijan  $\text{CO}_2$  del aire y lo utilizan para la producción de biomasa. La anterior es una de las razones por la cual los estudios acerca de la capacidad de asimilación de carbono por especies forestales cobran mayor importancia, más aún, cuando actualmente es imperante disminuir las concentraciones de gases efecto invernadero (GEI) en el aire.

Por lo tanto, se necesita información básica sobre las características biofísicas de especies arbóreas y su interacción con el ambiente. El índice de área foliar (*IAF*) definido tradicionalmente como el área proyectada de la hoja por unidad área de suelo (2, 9), es un atributo estructural de los ecosistemas forestales que ha permitido realizar modelos e investigaciones en evapotranspiración, estimativos de producción forestal y capacidad de captura de carbono, entre otros (4).

La arquitectura del dosel es otro atributo biofísico de vital importancia en el intercambio gaseoso y proceso fotosintético de los árboles; la forma de la copa influye directamente en la interceptación de la radiación solar, en la temperatura de la planta, en la concentración de vapor de agua y  $\text{CO}_2$  en la cámara subestomática de las hojas, esto último es vital para la transpiración, el alargamiento celular, el crecimiento y la competencia entre especies (5, 21, 22).

La arquitectura del dosel está relacionada con la cantidad y distribución espacial de las ramas, hojas y frutos en la fronda. Dentro del dosel, la orientación del follaje depende de la distribución de los ángulos de inserción de las ramas y hojas, con respecto al eje horizontal del suelo

y con respecto a su posición azimutal (7, 19). De su distribución dependerá la transmisión, absorción y reflexión de la radiación solar, factor determinante del balance energético en la planta y, por lo tanto, de su actividad fotosintética y transpiratoria (11).

Las especies vegetales pueden clasificarse de acuerdo con los ángulos de inserción de sus hojas en (7):

- Planófilas: La mayor parte de los ángulos de inserción están entre  $0^\circ$  y  $30^\circ$  con respecto a la horizontal.
- Plagiófilas: La mayor parte de los ángulos de inserción están entre  $30^\circ$  y  $60^\circ$  con respecto a la horizontal.
- Erectófilas: La mayor parte de los ángulos de inserción están entre  $60^\circ$  y  $90^\circ$  con respecto a la horizontal.

El instrumento más común para medir los ángulos de inserción en hojas es el compás prolongado, descrito por Norman y Campbell (19), el cual consta de una regla transportador, una brújula y una plomada.

Actualmente existen diferentes métodos para estimar el *IAF*, dentro de ellos la teledetección mediante sensores remotos ofrece la posibilidad de proporcionar estimaciones relativamente exactas de tales características estructurales (14). De igual manera, mediante el uso de equipos como el LAI-2000 Plant Canopy Analyzer (LI-COR, Lincoln, NE), se estima el *IAF* a partir de mediciones de radiación solar interceptada, tomadas con el sensor óptico de  $148^\circ$  de campo de visión, por encima y por debajo del dosel, en cinco ángulos diferentes. Los datos son automáticamente guardados en la unidad de control, la que realiza todos los cálculos y

permite disponer de los resultados de *IAF in-situ* (1, 6, 18, 24).

En cuanto a la arquitectura del dosel, existen dos modelos que describen el comportamiento de la radiación solar a través del follaje en plantas individuales, en follajes densos (23) y en follajes discontinuos (12). Estos modelos se basan en la ley de Beer, modificada por Monsi y Saeki (16, 17), para su aplicación a nivel de planta la cual establece que la radiación solar que penetra en la parte aérea de la planta disminuye exponencialmente con el índice de área foliar acumulado. Esta ley se basa en que la transmisión de la radiación solar 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 como se muestra en la Ecuación <1>.

$$I = I_0 e^{-k[\text{moléculas}]} \quad \text{Ecuación <1>}$$

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 volumen determinado.

**[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, Monsi y Saeki (17) determinaron 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 se adaptó el modelo general a la Ecuación <2>:

$$I = I_0 e^{-kIAF} \quad \text{Ecuación <2>}$$

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 radiación solar (*k*) a través del dosel para una especie vegetal, depende directamente de su arquitectura y particularmente del área foliar. Lo anterior permite asociar el coeficiente de extinción con la arquitectura y el *IAF* de la especie, en un momento determinado, al realizar mediciones de la energía luminosa en el tope del dosel y en una profundidad determinada del mismo.

En el presente estudio, para las especies forestales *Cordia alliodora*, *Alnus acuminata* y *Pachira quinata* se determinó la arquitectura del dosel y el valor del coeficiente de extinción de la radiación (*k*) a través del follaje.

Los valores hallados alimentaron y actualizaron la base de datos del modelo de crecimiento y captura de carbono para especies en el trópico CREFT V. 2.0. Este modelo mecanístico es una herramienta que permite simular el crecimiento y la captura de carbono de algunas especies forestales, en condiciones del Trópico, a partir de información climática (20) Este modelo incluye relaciones empíricas basadas en mediciones en el campo, de características como el *IAF*, *k*, distribución de biomasa e intercambio gaseoso, entre otros.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Las mediciones para cada una de las especies estudiadas se realizaron en los sitios descritos en la Tabla 1.

**Tabla 1.** Sitios de estudio.

Especie	Localidad	Municipio	Latitud	Longitud	Altitud (m)
<i>Cordia alliodora</i>	La Chinita	Manizales	05°03'N	75°35'W	2.150
<i>Alnus acuminata</i>	Sabinas	Manizales	05°02'N	75°25'W	2.485
<i>Pachira quinata</i>	Monterrey	Zambrano	09°43'N	74°51'W	20

Los rodales clasificados para el estudio tenían entre 2 y 4 años de edad, los árboles objeto de muestreo se seleccionaron de la siguiente manera:

Dentro del área de la plantación aleatoriamente se ubicó una estaca como centro de la parcela, a partir de ésta se midió un radio de 8,93 m para marcar los árboles incluidos en el área de 250 m<sup>2</sup>, se numeraron y luego se midió el diámetro normal a 1,3 m de altura ( $d_n$ ) equivalente al Diámetro a la Altura del Pecho (DAP).

Con el  $d_n$  se calculó el área basal por árbol ( $G_{xi}$ ) de acuerdo con la Ecuación <3>:

$$G_{xi} = \frac{\Pi d_n^2}{4} \quad \text{Ecuación <3>}$$

Luego, se determinó el área basal de la parcela ( $G$ ), mediante la sumatoria de las áreas basales individuales. (Ecuación <4>).

$$G = \sum_{i=1}^n G_{xi} \quad \text{Ecuación <4>}$$

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  $n$  es el número de árboles por parcela.

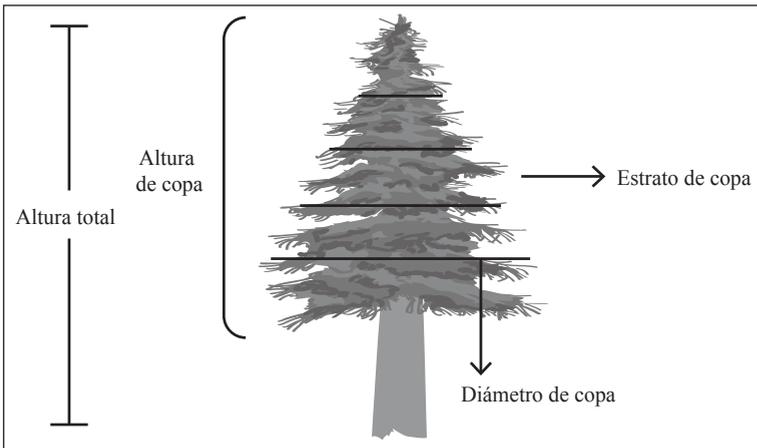
Se despejó  $d_n$ , obteniendo el diámetro normal promedio ( $d_{nx}$ ), también denominado diámetro cuadrático ( $d_{qx}$ ), y se seleccionaron tres árboles con los valores de  $d_n$  más

cercanos al  $d_{nx}$ , los cuales se utilizaron para la medición de las diferentes variables.

En cada árbol se determinó la altura total y la altura de copa. Posteriormente, la copa se dividió en cinco estratos iguales y en cada uno se midió el diámetro de copa en su base, como lo indica la Figura 1.

Por medio de una barra con un sistema integrado de 100 sensores cuánticos, Line Quantum sensor –LICOR, se midió la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en el tope del dosel o radiación incidente (medición A), e inmediatamente 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 medición B se realizó una medición A, con el fin de minimizar el error atribuido a las condiciones cambiantes de radiación.

Se determinaron los ángulos de inserción de las ramas y las hojas en cada una de las especies, para ello se seleccionaron 32 árboles de *C. alliodora*, 42 de *A. acuminata* y 64 de *P. quinata*, con edades de 2 a 14 años, 1 a 22 años y 6 a 24 años, respectivamente. En cada árbol se dividió la copa en tres estratos: superior, medio e inferior, y en cada uno se seleccionaron tres ramas aleatoriamente, en las cuales se midió el ángulo de inclinación, siguiendo la metodología de Campbell (19). De la misma manera, se seleccionaron 20 hojas por rama, a las cuales se les determinó el ángulo de inclinación. Las mediciones para esta variable se realizaron entre el año 2003 y el 2010.



**Figura 1.** Modelo de mediciones iniciales de la arquitectura del árbol representativo de la parcela.

Después de realizadas las mediciones de *RFA* se retiraron todas las hojas del árbol y se determinó el peso fresco por estrato, se tomó una muestra de 250 g, la cual se prensó para posteriormente transportar al laboratorio de Fisiología Vegetal de Cenicafé (Manizales, Caldas) y determinar el área foliar con el equipo Leaf Area Meter (*Delta T – Device, Inc.*). Esta muestra se secó en horno a 105°C, durante 24 hs o hasta obtener peso constante.

**Análisis de datos.** Se determinó el área foliar en cada estrato de la copa mediante la extrapolación del valor de área foliar obtenido de la muestra de 250 g 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 de *k*, se utilizó el modelo de Beer y Lambert adaptado por Monsi y Saeki (17). Con la aplicación Sigma Plot 10 se ajustó un modelo exponencial de un parámetro mediante una regresión no lineal, entre el cociente entre *I* e *I<sub>0</sub>* y el índice de área foliar acumulada para cada profundidad del dosel como lo muestra la Ecuación <5>.

$$\frac{I}{I_0} = e^{-kIAF} \quad \text{Ecuación <5>}$$

Donde:

- I/I<sub>0</sub>***: 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.

Para el análisis de la arquitectura, inicialmente se hizo 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 se incluyó como variable de clasificación. También se analizó 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

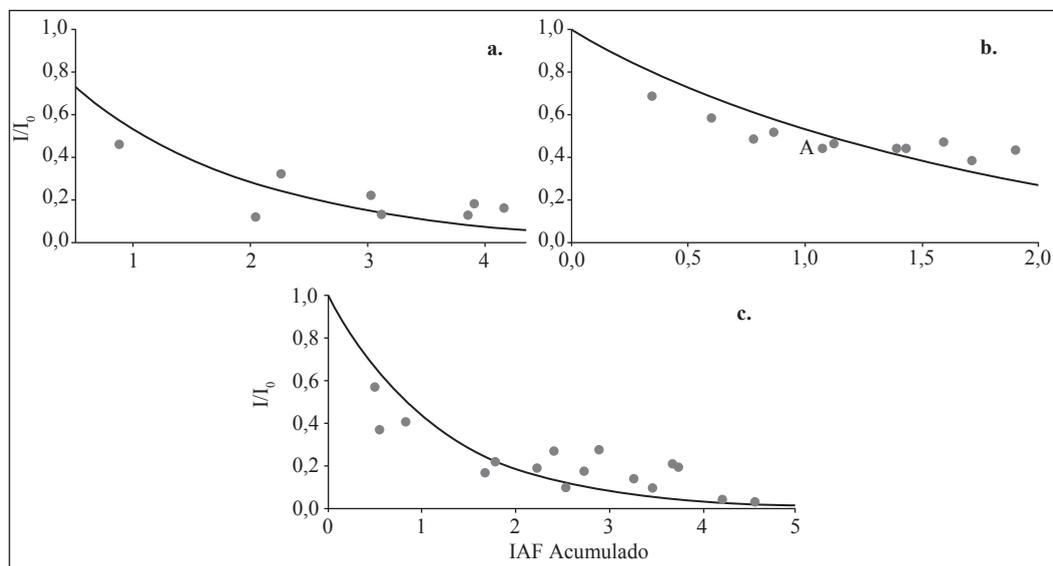
### Coefficiente de extinción de la radiación fotosintéticamente activa e IAF acumulado.

En la Tabla 2 se presentan los valores del coeficiente de extinción de la radiación solar para cada una de las especies evaluadas. En los tres casos, los resultados para esta variable indicaron un porcentaje de interceptación de la radiación mayor del 60%. Con respecto al área foliar, *A. acuminata* tiene un IAF cercano a dos, mientras que para las demás especies este valor es cercano a cinco (Figura 2). Así

mismo, en las tres especies se observó que la relación exponencial entre el cociente de la energía luminosa transmitida hasta una profundidad del dosel y la energía luminosa en el tope del dosel ( $I/I_0$ ), presentó coeficientes de determinación superiores al 80%.

**Tabla 2.** Valores del coeficiente de extinción de la radiación solar ( $k$ ).

Especie	$k$	$R^2$	p-valor
<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



**Figura 2.** Modelo exponencial ajustado a la proporción de radiación solar interceptada por el dosel contra el IAF acumulado. a. *Cordia alliodora*; b. *Alnus acuminata*; c. *Pachira quinata*.

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

***Cordia 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 y 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.

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 indicadoras (una por estrato) y el procedimiento nlin de SAS 9.2 se ajustó el siguiente modelo (Ecuación <6>):

$$anf = (A_1 + B_1 \text{edad})I_1 + (A_2 + B_2 \text{edad})I_2 + (A_3 + B_3 \text{edad})I_3 \quad \text{Ecuación <5>}$$

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 indicadora que toma el valor 1 cuando el estrato corresponde al subíndice y toma el valor 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 3 y la Figura 3 se observan los resultados de la Ecuación <6>. En los estratos inferior y medio el ángulo foliar se incrementó en promedio en 1,25 grados por año, mientras que en el estrato superior el incremento anual fue de apenas 0,5 grados, aproximadamente.

Estadísticamente, mediante la prueba de Duncan al 99% de confiabilidad, se encontró que el ángulo foliar promedio en el estrato inferior es 4 grados mayor que el del estrato medio y 6 grados mayor que el estrato superior (Tabla 4).

***Alnus 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 y ángulo foliar fue significativa al 1% de error I ( $F=3,86$  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.

La significancia estadística de la interacción edad por estrato implica que la tasa de cambio del ángulo foliar a través del tiempo varía entre por lo menos dos estratos, lo que obliga a comparar estadísticamente las pendientes de las tres líneas de regresión resultantes del modelo de la Ecuación <6>.

En la Tabla 5 se observan los resultados de 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.

**Tabla 3.** Estimaciones del modelo  $anf=A+B*\text{edad}$  para cada uno de los estratos de la copa en árboles de *Cordia alliodora*.

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

Letra diferente significa que existe diferencia estadística al 99% entre las pendientes de los estratos.

**Tabla 4.** Separación de Duncan al 99% entre estratos del ángulo foliar medio.

Especie	Estrato	Promedio	Grupos
<i>C. alliodora</i>	Inferior	41,8667	a
	Medio	38,4364	b
	Superior	36,2037	c
<i>A. acuminata</i>	Inferior	39,6084	a
	Medio	37,7910	a
	Superior	38,4822	a
<i>P. quinata</i>	Inferior	38,3591	a
	Medio	39,8009	a
	Superior	39,5206	a

Letras diferentes indican diferencias entre los estratos.

Esta disminución 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 38,0° y su turno de aprovechamiento son 40 años, al final de este tiempo el ángulo foliar promedio habrá disminuido tan solo 4,5°; es decir, habrá pasado de 38,0° a 33,5° estando igualmente dentro de una arquitectura plagiófila.

Estadísticamente, mediante la prueba de Duncan al 99% de confiabilidad, se encontró que para *A. acuminata* no existen diferencias entre los ángulos foliares promedio de los tres estratos de copa (Tabla 4).

***Pachira 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 y ángulo fue significativa al 1% de error I ( $F=5,7$  p-valor  $= 0,0034$ ), lo que significa que el ángulo foliar cambia con el tiempo a diferentes tasas dependiendo del estrato.

En la Tabla 5 se muestran las estimaciones del modelo de la Ecuación <6>. En los estratos inferior, medio y superior el ángulo foliar decrece anualmente 0,2, 0,5 y 0,6 grados, respectivamente. 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, la cual no alcanza a llegar a 0,5.

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 4).

**Arquitectura del dosel.** La Figura 4 muestra para cada una de las especies forestales, el resultado del análisis de frecuencia con el cual se distribuyeron los tres tipos de ángulos foliares en cada estrato de la copa.

**Tabla 5.** Estimaciones del modelo  $anf=A+B*edad$  para cada uno de los estratos de la copa en árboles de *Alnus acuminata*.

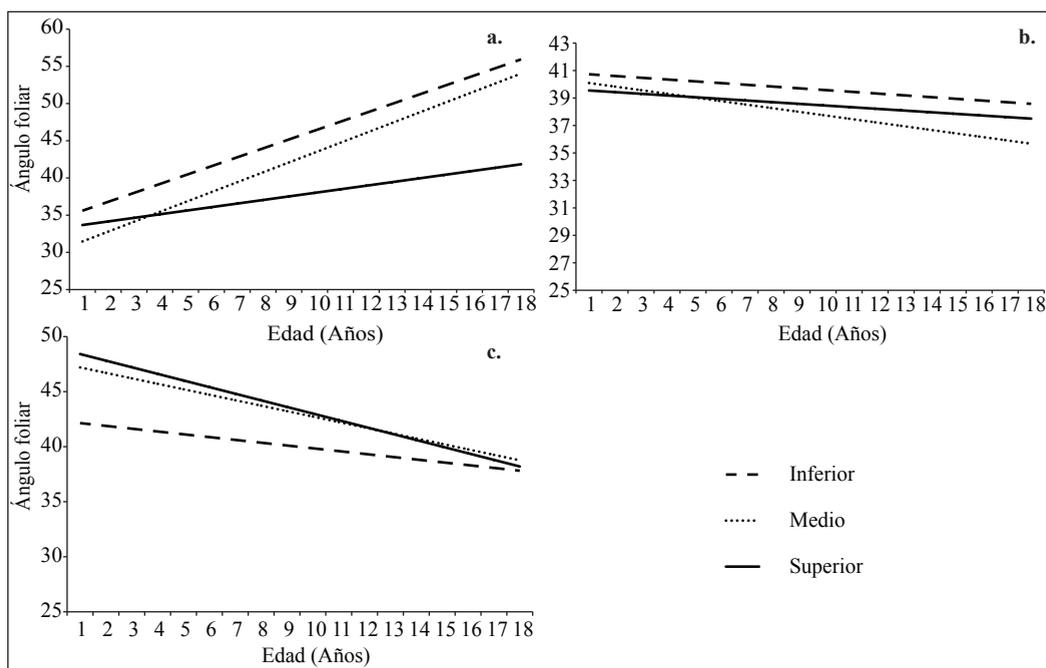
Parámetro	Estimado	ES	LI 99%	LS 99%	Grupos
A1	40,8560	0,9287	38,4630	43,2490	
A2	40,3529	0,9278	37,9624	42,7435	
A3	39,6702	0,9280	37,2790	42,0614	
B1	-0,1266	0,0785	-0,3289	0,0758	a
B2	-0,2599	0,0784	-0,4620	-0,0577	a
B3	-0,1206	0,0785	-0,3229	0,0817	a

Letras diferentes significan diferencia estadística al 99% entre las pendientes de los estratos.

**Tabla 6.** Estimaciones del modelo  $anf=A+B*edad$  para cada uno de los estratos de la copa en árboles de *Pachira quinata*.

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

Letras diferentes significan diferencia estadística al 99% entre las pendientes de los estratos.



**Figura 3.** Estimaciones del modelo  $af=A+B*edad$  para cada uno de los estratos de la copa en **a.** *Cordia alliodora*; **b.** *Alnus acuminata*; **c.** *Pachira quinata*.

Las tres especies mostraron la misma tendencia de la copa, con un mayor porcentaje en todos los estratos el tipo planófilo, seguido por el plagiófilo y en menor proporción el erectófilo.

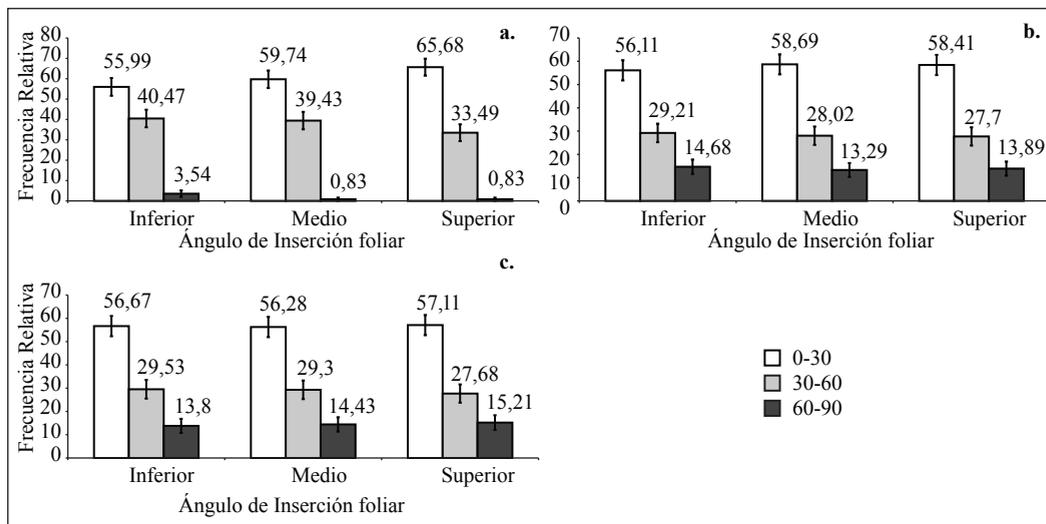
*C. alliodora* presentó una arquitectura planófila en el estrato superior, medio e inferior, seguida por la arquitectura plagiófila en estos mismos estratos. En esta especie

casi no se encontraron hojas con ángulos de inserción a la rama mayores a 60° (en promedio, para todo el árbol 1,73 de frecuencia relativa para el erectófilo). *A. acuminata* y *P. quinata* mostraron una arquitectura muy similar entre ellas, además hubo similitud entre estratos intra-especie, cada estrato se caracterizó por tener una arquitectura predominantemente planófila seguida por plagiófila y erectófila.

En general, las tres especies descritas en este estudio mostraron arquitectura planófila, predominando en toda la planta ángulos de inserción de la hoja en la rama menores que 30°. Este tipo de arquitectura permite que más área foliar esté expuesta a la radiación solar, principalmente las hojas de los estratos superiores. Otros trabajos mencionan que en un dosel planófilo las hojas superiores están saturadas y las inferiores tienen reducida su fotosíntesis debido al autosombreamiento (10). Por otra parte, Falster y Westoby (8) en Australia, al analizar 38 árboles de diferentes especies forestales, determinaron la influencia del tipo de ángulo foliar en la interceptación de la radiación solar y en la fotosíntesis, ellos concluyeron que especies con arquitectura planófila tenían una mayor interceptación de radiación solar y potencialmente una mayor ganancia de carbono, también observaron que hojas con ángulo de inserción erectófilo incrementan la captura de radiación solar cuando el sol está en ángulos bajos en el cielo (amanecer y atardecer), mientras que

la reducen a partir de ángulos solares altos (medio día) (8). En las tres especies de este estudio, las hojas con ángulos mayores a 60° son determinantes en la regulación de la temperatura dentro del mismo, se ha demostrado que las hojas erectófilas reducen las cargas de calor, incrementando la eficiencia en el uso de agua y reduciendo el riesgo de sobrecalentamiento, por lo tanto disminuyen la fotosensibilidad (15).

Jones (13) argumenta que la distribución de las hojas en la copa ha evolucionado para maximizar la ganancia de carbono diario a niveles de radiación solar saturante, ya que en una curva estándar de respuesta fotosintética a la radiación solar se demostró que este tipo de hojas se saturan en ciertas intensidades lumínicas en las cuales las erectófilas no se alcanzan a saturar. En consecuencia, las especies con hojas erectófilas puede ser capaces de mantener altos niveles de fotosíntesis durante los períodos de alta radiación, a pesar de interceptar mucho menos radiación solar que las planófilas.



**Figura 4.** Distribución relativa de las frecuencias de ángulos de inclinación de hojas en cada uno de los estratos de copa (inferior, medio y superior) de a. *Cordia alliodora*; b. *Alnus acuminata*; c. *Pachira quinata*.

Un dosel planófilo sería más eficiente si la radiación estuviera distribuida uniformemente sobre la superficie foliar. Una distribución equitativa podría lograrse si sólo las hojas superiores tuvieran una inclinación vertical y se hicieran más planófilas en los estratos inferiores, de tal manera que la radiación solar alcance las hojas bajas.

Puede concluirse que:

- Los valores del coeficiente de extinción de la radiación a través del dosel para las especies *C. alliodora*, *A. acuminata* y *P. quinata* fueron de 0,63; 0,6 y 0,84, respectivamente, lo cual indica que no hay limitaciones importantes por efecto de la arquitectura propia de la copa de los árboles para la absorción de la radiación solar.
- En las tres especies estudiadas los ángulos de inserción de las hojas tuvieron una distribución similar en cada estrato: planófilos seguidos por plagiófilos, a pesar de esto más del 60% y hasta un 84% de la radiación fotosintéticamente activa disponible es interceptada por el estrato inferior del dosel.
- El análisis de varianza indicó que para las especies del estudio hay efecto de la edad y del estrato de la copa sobre el ángulo foliar; a medida que se incrementa la edad de los árboles las tasas de cambio de inclinación foliar varían por estrato.

### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, la cofinanciación del proyecto Ajuste, validación y ampliación del modelo de crecimiento y captura de carbono para especies en el trópico – CREFT, contrato 028-2007K5702-359-07.

Al Centro Nacional de Investigaciones del Café, Cenicafé, a Smurfit Kappa-Cartón de Colombia, Pizano S.A y su reforestadora Monterrey Forestal, reforestadora el Guásimo, Reforestadora del Caribe, Reforestadora de la Costa, Fundación Ecológica Cafetera y Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín, por toda la colaboración, apoyo y en la toma de la información.

### LITERATURA CITADA

1. ARIAS, D.; CALVO, J.; DOHRENBUSCH, A. Calibration for LAI-2000 to estimate leaf index (LAI) and assessment of its relationship with stand productivity in six native and introduced tree species in Costa Rica. *Forest ecology and management* 247:185-193. 2007.
2. ASNER, G.P.; SCURLOCK, J.M.O.; HICKE, J.A. Global synthesis of leaf area index observations: Implications for ecological and remote sensing studies. *Global ecology and biogeography* 12(3):191-205. 2003.
3. BINKLEY, D.; STAPE, J.L.; BAUERLE, W.L.; RYAN, M.G. Explaining growth of individual trees: Light interception and efficiency of light use by Eucalyptus at four sites in Brazil. *Forest ecology and management* 259(9):1704-1713. 2010.
4. BOLSTAD, P.V.; GOWER, S.T. Estimation of leaf area index in fourteen southern Wisconsin forest stands using a portable radiometer. *Tree physiology* 7:115-124. 1990.
5. BREUER, L.; ECKHARDT, K.; FREDE, H.G. Plant parameter values for models in temperate climates. Giessen : Institute for landscape ecology and resources management : Justus Liebig university Giessen, 2003.
6. DEBLONDE, G.; PENNER, M.; ROYE, A. Measuring leaf area index with the Li-Cor LAI-2000 in Pine stands: *Ecology* 75(5):1507-1511. 1994.
7. WIT, C.T. DE. Photosynthesis of leaf canopies. Wageningen: PUDOC, 1965. 57 p.
8. FALTERS, D.S.; WESTOBY, M. Leaf size and angle vary widely across species: What consequences for light interception? *New phytologist* 158:509-525. 2003.

9. FOURNIER, R.A.; MAILLY, D.; WALTER, J.M.; SOUDANI, K. Indirect measurement of forest canopy structure from in situ optical sensor. p. 77-114. En: WULDER, M.; FRANKLIN, S. *Methods for remote sensing of forests: Concepts and case studies*. Dordrecht : Kluwer academic press, 2003.
10. GARDNER, F.P.; PEARCE, R.; MITCHEL, R.L. Carbon fixation by crop canopies. p. 31-57. En: *Physiology of crop plants*. Iowa : Iowa state university, 1985.
11. GIRARDIN, P.; TOLLENAAR, M. Effects of interference on maize leaf azimuth. *Crop science society of America* 34(1):151-155. 1994.
12. JACKSON, J.E.; PALMER, J.W. A simple model of light transmission and interception by discontinuous canopies. *Annals of botany*. 44:381-388. 1979.
13. JONES, H.G. *Plants and microclimate*. Cambridge : Cambridge university press, 1992. 428 p.
14. KALÁCSKA, M.; SÁNCHEZ A., G.A.; RIVARD, B.; CALVO A., J.C.; JOURNET, A.R.P.; ARROYO M., J.P.; ORTIZ O., D. Leaf area index measurements in a tropical moist forest: A case study from Costa Rica. *Remote sensing of environment* 91: 134-152. 2004.
15. KING, D.A. The functional significance of leaf angle in *Eucalyptus*. *Australian journal of botany* 45(4):619-639. 1997.
16. LAMBERS, H.; CHAPIN, F.S.; PONS, T.L. *Plant physiological ecology*. New York : Springer, 1998. 540 p.
17. MONSI, M.; SAEKI, T. *Über der lichtfaktor in den pflanzengesellschaften und seine bedeutung für die stoffproduktion*. *Japanese botany* 14:22-52. 1953.
18. NACKAERTS, K.; COPPIN, P.; MUYS, B.; HERMY, M. Sampling methodology for LAI measurements with LAI-2000 in small forest stands. *Agricultural and forest meteorology* 101(4):247-250. 2000.
19. NORMAN, J.M.; CAMPBELL, G.S. Canopy structure. p. 301-325. En: PEARCY, R.W. *Plant physiological ecology: Field methods and instrumentation*. London : Chapman and Hall, 1989. 457 p.
20. RIAÑO, N.; TANGARIFE, G.; OSORIO, O.; GIRALDO, J.; OSPINA, C.; OBANDO, D.; GÓMEZ, L.; JARAMILLO, L. Modelo de crecimiento y captura de carbono para especies forestales en el trópico: CREFT V1.0. Chinchiná : MADR : FNC : Cenicafé : CONIF, 2005. 37 p.
21. ROSS, J. *The radiation regime and architecture of plant stands*. The Hague : Junk publishers, 1981. 391 p.
22. RUSSELL, G.; JARVIS, P.G.; MONTEITH, J.L. Absorption of radiation by canopies and stand growth. En: RUSSELL, G.; MARSHAL, B.; JARVIS, P.G. *Plant canopies: Their growth, form and function*. Cambridge : Cambridge university press, 1989.
23. SAEKI, T. Light relation in plant communities. p. 79-94. En: EVANS, L. *Environmental control of plant growth*. New York : Academy press, 1993. 449 p.
24. WELLES, J.M. Some indirect methods of estimating canopy structure. *Remote sensing reviews* 5:31-43. 1990.