

# INTERCAMBIO GASEOSO EN *Eucalyptus pellita* F.Mell Y *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden EN DOS REGIONES DE COLOMBIA

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

CHICAR., H. A.; CASTAÑO M., Á. M.; RIAÑO H., N. R.; OBANDO B., D. Intercambio gaseoso en *Eucalyptus pellita* F.Mell y *Eucalyptus grandis* E. Hill ex Maiden en dos regiones de Colombia. Revista Cenicafé 65 (2): 55-72. 2014

Con el objetivo de aproximarse al entendimiento de la ecofisiología de *Eucalyptus grandis* y *Eucalyptus pellita* en dos regiones colombianas, se determinaron las relaciones entre la Asimilación de carbono ( $A$ ) y algunas variables ambientales y fisiológicas. Para los días de medición la asimilación máxima ( $A_m$ ) estuvo alrededor de  $25 \mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  en las dos especies forestales. Al relacionar la fotosíntesis con la Radiación Fotosintéticamente Activa ( $RFA$ ), la conductancia estomática ( $g_s$ ) y con la relación Transpiración/Déficit de Presión de Vapor ( $E/DPV$ ), se encontró un modelo exponencial asintótico en el cual se da una  $A$  máxima. La relación entre la  $A$  con la conductancia interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ) y con el  $DPV$ , fue exponencial decreciente en la cual a medida que aumenta la variable explicativa, disminuye la respuesta ( $A$ ). Los modelos tridimensionales permitieron cuantificar la correlación de la asimilación con la  $RFA$  vs el  $DPV$  y la asimilación con la  $RFA$  vs. la temperatura estableciendo un valor máximo de asimilación para *E. pellita* y *E. grandis* de 21,63 y 25,17  $\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  cuando se alcanzan 29,01 °C y 21,04 °C combinados con 1221 y 1227  $\mu\text{mol}(\text{fotones}) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  para cada especie respectivamente. Y, otro valor máximo de asimilación de 21 y 22  $\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  cuando se alcanza un  $DPV$  de 12,98 y 6,8 mb combinado con 1187 y 1190  $\mu\text{mol}(\text{fotones}) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , respectivamente para *E. pellita* y *E. grandis*. La significancia estadística ( $p$ -valor  $< 0,0001$ ) de los parámetros evaluados permite tener valores asociados a niveles de probabilidad que pueden ser utilizados para alimentar el modelo de crecimiento y captura de carbono CREFT V 2.0.

**Palabras clave:** Conductancia estomática, déficit de presión de vapor, radiación fotosintéticamente activa, *Eucalyptus pellita*.

## GAS INTERCHANGE OF *Eucalyptus pellita* F.Mell y *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden IN TWO COLOMBIAN REGIONS

In order to approach the understanding of the eco-physiology of *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus pellita* in two Colombian regions, the relationship between photosynthesis and carbon assimilation ( $A$ ) and some environmental and physiological variables were determined. The maximum assimilation ( $A_m$ ) was around  $25 \mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  for both forest species. By relating photosynthesis with photosynthetic active radiation (PAR), stomatal conductance ( $g_s$ ) and the ratio transpiration / Vapor Pressure Deficit ( $E / VPD$ ), it was found an asymptotic exponential model in which there is an  $A$  maximum ( $A_m$ ). The relationship between  $A$  with the internal conductance of  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ) and the  $DPV$ , was exponential decay in which as the explanatory variable increases, the response ( $A$ ) decreases. Three-dimensional models allowed to quantify the correlation of assimilation with  $RFA$  vs.  $VPD$  and assimilation with  $RFA$  vs. temperature setting a maximum value of assimilation for *E. pellita* and *E. grandis* of 21.63 and 25.17  $25 \mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  when it reached 29,01 and 21,04 °C combined with 1221 and 1227 mol (photons)  $\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  for each species respectively. And, another value for  $A_m$  of 21 and 22  $\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  when it reaches a  $DPV$  of 12,98 and 6,8 mb 1187 and combined with 1190  $\mu\text{mol}(\text{photons}) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , respectively for *E. pellita* and *E. grandis*. Statistical significance ( $p$ -value  $< 0,0001$ ) of the evaluated parameters allows to have values associated with probability levels that can be used to feed the growth and carbon capture model CREFT V 2.0

**Keywords:** Stomatal conductance, vapor pressure deficit, photosynthetically active radiation, *Eucalyptus pellita*.

\*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.

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

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

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

Las plantas utilizan el  $\text{CO}_2$  para elaborar carbohidratos mediante el proceso fotosintético, convirtiéndose en las principales productoras de oxígeno atmosférico y fijadoras de cerca de 100 Gt de carbono a partir del  $\text{CO}_2$  en los compuestos orgánicos (26); ellas capturan este elemento a través de sus estomas, que son estructuras de las hojas en las cuales se intercambia agua y carbono.

Existen diferentes factores fisiológicos y ambientales que influyen en la captura de carbono por las plantas, uno de ellos es la concentración de  $\text{CO}_2$  intercelular ( $C_i$ ) en las hojas, la cual es una fuerte reguladora de la apertura estomática, de ésta depende tanto la transpiración como la fotosíntesis, la cual es limitada por la  $C_i$  a los sitios de carboxilación (32).

La transpiración es otro factor determinante en los procesos fotosintéticos debido a que la evaporación produce un gradiente de energía que causa el movimiento del agua a través de las plantas (27), por lo tanto, este proceso controla la velocidad de absorción de nutrientes y el ascenso de savia, provocando un déficit de agua; cientos de kilogramos de agua son utilizados por las plantas por cada kilogramo de materia seca producido. Alrededor del 95% del agua absorbida simplemente pasa a través de la planta y sale de ella mediante la transpiración (30).

La fotosíntesis también se encuentra estrechamente relacionada con la luz por ser un proceso fotoquímico que está dado por la absorción de fotones en una longitud de onda entre 400 y 700 nm (13). Del conjunto de este rango de radiación, la hoja refleja el 10% de la energía incidente, transmite el 10% y absorbe cerca del 80% (26). Estas proporciones varían inter e intra especie, dependiendo de las condiciones ambientales y del manejo del cultivo.

La energía absorbida por la hoja permite que se fijen entre 3 y 60  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  según la condición y la especie (10). La mayor parte de la absorción de luz y la mayoría de las reacciones que acompañan las carboxilaciones fotosintéticas se llevan a cabo dentro de los cloroplastos; estos órganos son la base de las conversiones energéticas que ocurren en las hojas, en períodos de tiempo muy cortos, entre  $10^{-14}$  y  $10^{-2}$  s. La absorción de un cuanto de luz, la separación de las cargas eléctricas y la transferencia de electrones se realizan en una gama de tiempo extendida pero formada por unidades temporales muy pequeñas (3).

La temperatura es otro factor de fundamental importancia en el proceso fotosintético debido a que afecta directamente las tasas de actividad metabólica en los tejidos vegetales y, por lo tanto, los niveles de productividad (1). En las regiones tropicales la temperatura está correlacionada negativamente con la altitud (15); los cultivos con temperatura óptima alta se desarrollan mejor en elevaciones más bajas que los cultivos cuya temperatura óptima es baja.

En general, los procesos fisiológicos de la planta se restringen cuando las temperaturas son demasiado bajas (valores de temperatura por debajo del umbral inferior el cual varía para cada especie), llegan a su óptimo al alcanzar una temperatura mayor y cesan de nuevo cuando las temperaturas son muy altas (valores de temperatura por encima del umbral superior el cual varía para cada especie), (2, 21). Sin embargo, los cultivos con metabolismo de fotosíntesis C4 son más tolerantes a las altas temperaturas y tienen mayor sensibilidad a las bajas que los cultivos con fotosíntesis C3; ejemplos de esto son la caña de azúcar y el maíz, que son capaces de crecer mejor bajo altas temperaturas, en comparación con el trigo y la cebada, que son plantas C3 (9).

Con base en los parámetros anteriores, el estudio de la fotosíntesis y sus relaciones con factores fisiológicos y físicos en especies forestales como el eucalipto, resulta de gran importancia no sólo para calcular el potencial que tiene como reguladora de la concentración ambiental de gases efecto invernadero, al capturar carbono de la atmósfera, sino también para estimar la producción de biomasa en aprovechamiento económico.

El eucalipto cuenta con un gran potencial para la producción de madera y es de gran importancia en el manejo de cuencas hidrográficas. En la zona tropical, esta especie realiza fotosíntesis todo el año y posee uno de los rendimientos de especie más altos y ciclos biológicos más cortos (hasta  $30 \text{ m}^3 \cdot \text{ha} \cdot \text{año}^{-1}$  en un turno de 8 años) (6).

*Eucalyptus grandis* es nativo de la costa Este de Australia; en Colombia crece bien entre 1.000 y 2.000 m de altitud y es una de las especies más cultivadas en los departamentos de Cauca, Valle del Cauca, Caldas, Risaralda y Antioquia. Por su alta productividad es preferida para la producción de fibra corta. En el país se tienen plantaciones con fines comerciales en un área de 15.984 ha (5).

*Eucalyptus pellita* es originario de Australia, Papua y Nueva Guinea, fue introducido a Colombia por Corpoica en 1999, con el objetivo de evaluarlo en sistemas ganaderos, se ha adaptado al trópico de altura y es resistente a las heladas. En su centro de origen se encuentra entre los 0 y los 800 m de altitud, con temperaturas desde los  $4^\circ\text{C}$  hasta los  $37^\circ\text{C}$ , y precipitaciones medias anuales desde 900 a 4.000 mm (7).

De otro lado, en Colombia se desarrolló el modelo CREFT V1.0 “modelo de crecimiento y captura de carbono para especies forestales en el trópico”, una herramienta que además

de cuantificar la captura de carbono, predice el crecimiento de algunas especies forestales nativas e introducidas en condiciones del trópico. El modelo calcula la biomasa y composición mineral, incluido el carbono, en cada uno de los compartimentos, mediante la simulación de procesos físicos y fisiológicos como la fotosíntesis, la respiración, la partición de los asimilados y el crecimiento foliar, entre otros, a partir de información climática (brillo solar diario, temperatura máxima y mínima diaria), y de localización del sitio de siembra de la plantación (latitud, longitud y altitud) (29).

El objetivo de la presente investigación fue evaluar variables fisiológicas que contribuyen al estudio del comportamiento ecofisiológico de dos especies de eucaliptos ampliamente utilizadas en el sector forestal y cafetero, en dos regiones de Colombia.

Se evaluó la fotosíntesis (asimilación ( $A$ ) y respiración oscura ( $R_d$ )) y su relación con la transpiración ( $E$ ), la radiación fotosintéticamente activa ( $RFA$ ), la conductancia estomática ( $g_s$ ), la concentración de  $\text{CO}_2$  intercelular ( $C_i$ ), la temperatura de la hoja ( $T_l$ ) y el déficit de presión de vapor de agua ( $DPV$ ).

Los valores hallados junto con otras variables no presentadas en este artículo (como el índice de área foliar ( $IAF$ ), arquitectura de la planta, volumen de árboles, distribución y pérdida de biomasa), permitirán actualizar la base de datos de la segunda versión del modelo CREFT.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Las mediciones se realizaron en los siguientes sitios en el año 2011, en un periodo climático seco. La especie *E. pellita* se evaluó en una plantación comercial de la empresa Refocosta en Villanueva (Casanare), ubicada

a 4° 39' N y 72° 55' W, a una altitud de 255 m. La especie *E. grandis* se evaluó en una plantación de Smurfit Kappa Cartón de Colombia, ubicada en la finca El Cedral (Pereira, Risaralda) a 4° 45' N - 75° 38' W, a una altitud de 1.800 m.

Se midió el intercambio gaseoso en hojas individuales con el equipo portátil de fotosíntesis LCi - ADC BioScientific Ltd., el cual registra simultáneamente la asimilación de CO<sub>2</sub>, la respiración en hojas, la conductancia estomática (*g<sub>s</sub>*), la concentración intercelular de carbono (*C<sub>i</sub>*), la temperatura de la hoja (*T<sub>L</sub>*), la radiación fotosintéticamente activa (*RFA*), la presión de vapor actual (*e*) y la transpiración (*E*).

Para las evaluaciones se seleccionaron de manera aleatoria tres árboles por especie, de 3 años de edad, y en cada individuo se escogieron tres hojas maduras de la parte media, en las cuales se tomaron cinco lecturas por hoja (15 datos por árbol y 45 por especie). Las mediciones se realizaron cada hora, entre las 5:00 a.m. y las 9:00 p.m., durante 3 días consecutivos.

Para calcular el déficit de presión de vapor se utilizó la Ecuación <1> (25)

$$DVP = E_p - e \quad <1>$$

Donde:

*e* = Presión de vapor actual, variable medida directamente en el campo.

*E<sub>p</sub>* = Presión de vapor a saturación, dada por la expresión:

$$E_p = 6,1403 + 0,4057x + 0,0196x^2 + 0,00002x^3 + 0,000007x^4$$

Donde:

*x* = Temperatura ambiental

Análisis de las variables

Se calcularon los parámetros *Am*, *RFA* y  $\epsilon$ , ajustando los datos de asimilación de CO<sub>2</sub> y *RFA* mediante el modelo descrito en la Ecuación <2> (11).

$$A = Am + Rd(1 - e - \epsilon RFA) + Rd - Rd \quad <2>$$

Donde:

*A* = Asimilación neta de CO<sub>2</sub> en hojas individuales (μmol(CO<sub>2</sub>)/m<sup>2</sup>s<sup>-1</sup>)

*Am* = Asimilación máxima de CO<sub>2</sub> expresada como la asíntota de la regresión que describe la relación entre la *RFA* y la asimilación instantánea de CO<sub>2</sub> en hojas individuales (μmol(CO<sub>2</sub>)/m<sup>2</sup>s<sup>-1</sup>)

*Rd* = Respiración oscura (μmol(CO<sub>2</sub>)/m<sup>2</sup>s<sup>-1</sup>)

$\epsilon$  = Rendimiento cuántico de la hoja (aceleración de la fase inicial de la regresión que describe la relación entre la *RFA* y la asimilación instantánea de CO<sub>2</sub> en hojas individuales).

Las demás relaciones empíricas de dos variables se hicieron ajustando modelos no lineales con el algoritmo de Levenberg-Marquardt (19), utilizando Sigmaplot V.10. Los modelos ajustados se muestran en la Tabla 1.

Se asoció la asimilación con las variables *T<sub>L</sub>* y *RFA*, y la asimilación con el *DPV* y la *RFA*. En cada caso se utilizaron relaciones empíricas tridimensionales, las cuales se modelaron a través del ajuste de paraboloides (Ecuación <3>).

$$f = y_0 + ax + by + cx_2 + dy_2 \quad <3>$$

Para obtener los máximos, se igualaron las derivadas parciales a cero (Ecuación <4>), calculando los puntos críticos y después se reemplazaron en la función original.

$$\partial f / \partial x + a + 2cx = 0$$

$$\partial f / \partial y + b + 2dy = 0 \quad <4>$$

Para calcular la fotosíntesis del dosel completo de la planta, a partir de la obtención de la asimilación máxima en hojas individuales, el modelo CREFT aplica la ecuación propuesta por Goudriaan (12), la cual relaciona algunos parámetros generados en mediciones de hojas individuales con el *I<sub>AF</sub>*, la *RFA* y el coeficiente de extinción de la luz *k* (Ecuación <5>), para obtener una estimación aproximada del valor de la asimilación instantánea de CO<sub>2</sub> en la planta completa.

$$A_p = A_m k \ln \frac{A_m}{A_p} + \varepsilon k RFA A_m + \varepsilon RFA e^{-k I AFAFT} \quad (5)$$

Donde:

*A<sub>p</sub>* = Asimilación instantánea de CO<sub>2</sub> en la planta completa (μmol(CO<sub>2</sub>) m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>)

*A<sub>m</sub>* = Asimilación máxima como la asíntota de la regresión que describe la relación entre la *RFA* y la asimilación instantánea de CO<sub>2</sub> en hojas individuales (μmol(CO<sub>2</sub>)m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>)

*ε* = Rendimiento cuántico de la hoja como la aceleración de la fase inicial de la regresión que describe la relación entre la *RFA* y la asimilación instantánea de CO<sub>2</sub> en hojas individuales (μmol(CO<sub>2</sub>)m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>)

*k* = Coeficiente de extinción de la luz

*I<sub>AF</sub>* = Índice de área foliar (parámetro que ingresa al modelo en función del tiempo térmico)

*AFT* = Área foliar total (m<sup>2</sup>)

La significancia de los parámetros de los modelos se evaluó al 1%.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

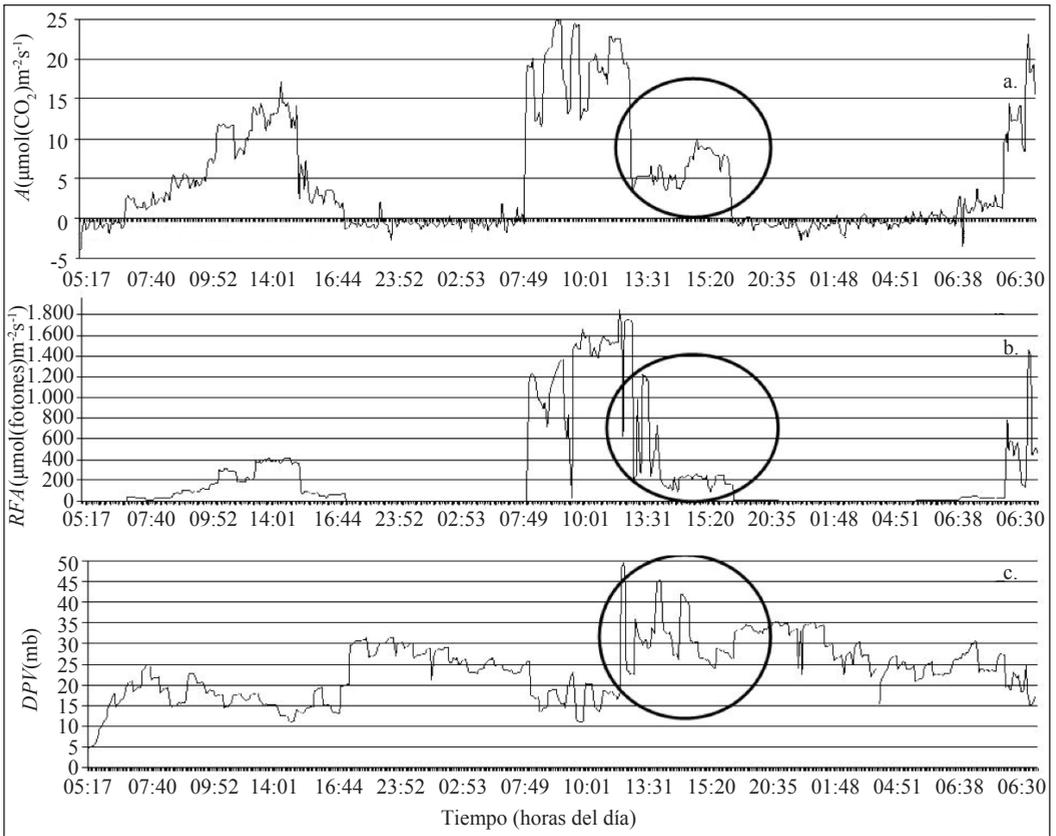
### Comportamiento de la asimilación y la transpiración a través del día

En *E. pellita*, para el primer día de medición la asimilación se incrementó a partir de las 7:30 a.m. con un pico de 17 μmol(CO<sub>2</sub>)m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>) alrededor de las 2:00

p.m., aproximadamente; posterior a este valor, la *A* descendió gradualmente hasta llegar a cero, alrededor de las 6:00 p.m., punto a partir del cual inició el proceso de respiración oscura. En el segundo día, la fotosíntesis tuvo un comportamiento bimodal; alcanzó un umbral máximo de asimilación de 24,4 μmol(CO<sub>2</sub>)m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>) alrededor de las 9:00 a.m. A partir de este valor, la *A* descendió progresivamente, alcanzando una reducción del 85,5% alrededor de las 11:00 a.m., a partir de esta hora nuevamente se incrementó hasta 10 μmol(CO<sub>2</sub>)m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> alrededor de las 3:00 p.m. En la Figura 1, dentro de los círculos, se observa cómo valores menores de asimilación de carbono (5 μmol(CO<sub>2</sub>) m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>) coincidieron con valores de *DPV* y *RFA* mayores (alrededor de 3 mb y 1.200 μmol(fotones) m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>).

*E. grandis* en el primer día de evaluación presentó su máxima *A* alrededor de las 9:00 a.m., con 24,12 μmol(CO<sub>2</sub>)m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>, a partir de allí el valor decreció paulatinamente hasta caer totalmente la fotosíntesis alrededor de las 6:00 p.m.; al día siguiente inició su actividad fotosintética desde las 6:00 am aproximadamente, presentando lentamente ascenso en los valores hasta alcanzar un máximo de 20 μmol(CO<sub>2</sub>)m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>) hacia las 4:00 p.m., punto a partir del cual disminuyó la fotosíntesis hasta llegar a cero asimilación, alrededor de las 5:30 p.m. El tercer día se observó una respuesta unimodal de la asimilación (Figura 2)

Kallarackal y Somen (16) encontraron para zona tropical que el incremento de *DPV* hasta 3 mb induce al cierre estomático en el eucalipto; estos autores consideraron que esta especie no requiere alto consumo de agua, debido a que posee gran capacidad de control de pérdida de agua por transpiración (16).



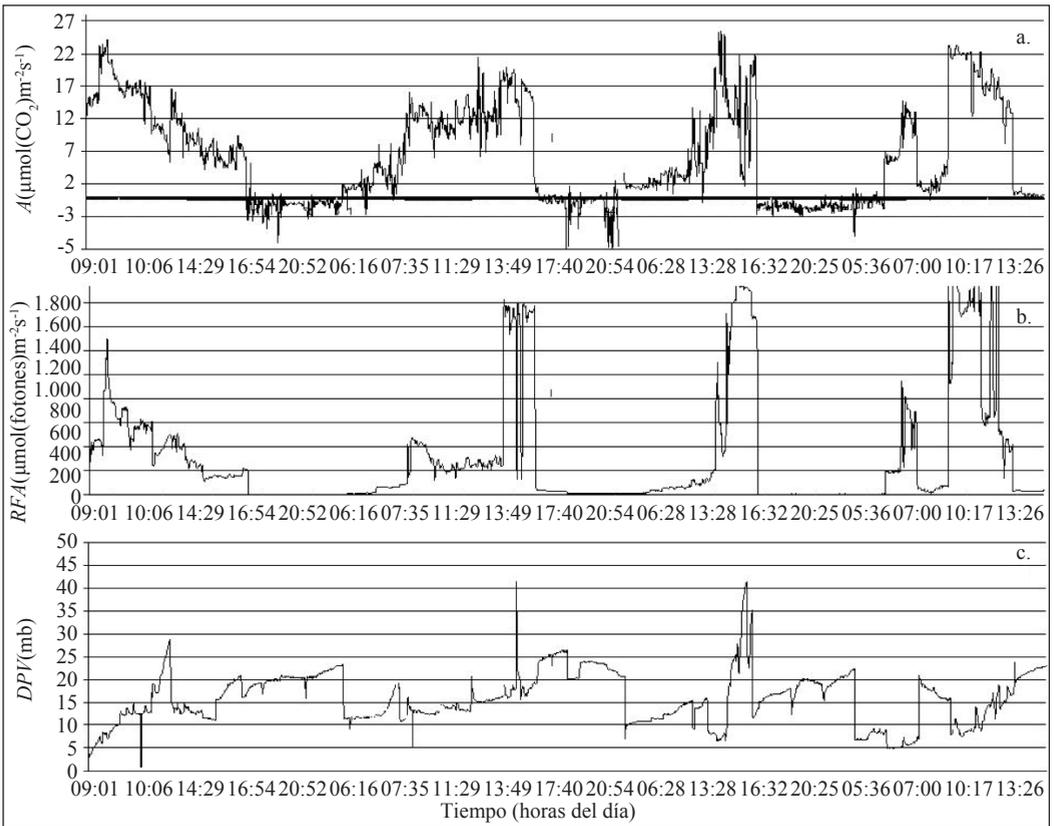
**Figura 1.** Comportamiento de la fotosíntesis (a), la RFA (b) y el DPV (c) en *E. pellita*, a través del día.

En otras especies de plantas se ha encontrado que la tasa de asimilación disminuye o se detiene en las horas del mediodía, incrementándose de nuevo en la tarde. Este comportamiento bimodal es típico en el trópico; en esta zona los valores de temperatura, radiación solar y déficit de presión de vapor del aire, aumentan al medio día a niveles en los cuales muchas plantas cesan su actividad por cierre estomático (4, 20).

Los valores de asimilación que se hallaron en estas dos especies, coinciden con los encontrados por Hunt *et al.* (14) en un estudio realizado en Australia, para detectar

posible competencia interespecífica entre *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus nitens* y *Acacia dealbata*, en el cual encontraron que las máximas asimilaciones de CO<sub>2</sub> en los eucaliptos estuvieron alrededor de 25 μmol(CO<sub>2</sub>)m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>.

Por otro lado, en una recopilación bibliográfica realizada por Whitehead y Beadle (33) sobre regulación fisiológica y productividad de 11 especies de eucalipto, se registra que en promedio los valores máximos de asimilación se encuentran entre 15 y 25 μmol(CO<sub>2</sub>)m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>, valores coincidentes con los encontrados en la presente investigación.

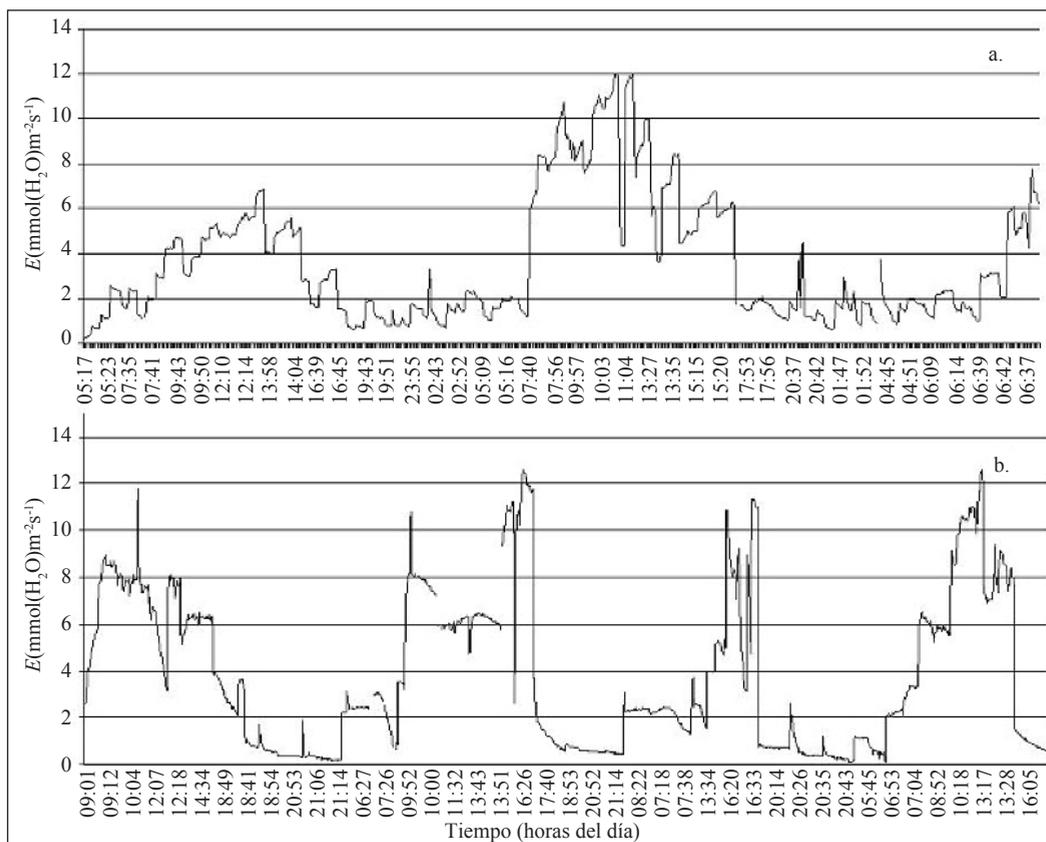


**Figura 2** Comportamiento de la fotosíntesis (a), la *RFA* (b) y el *DPV* (c) en *E. grandis*, a través del día.

En las dos especies, a través del día, la transpiración siguió el mismo patrón de comportamiento que la asimilación (Figura 3). Esto se explica porque el proceso de transpiración también es conducido y regulado por los estomas dentro de la hoja, el agua que se encuentra rodeando las células del mesófilo se evapora y difunde hacia los espacios intercelulares que existen en el parénquima (23). Si los estomas están abiertos, la diferencia de presión de vapor provoca la pérdida de vapor de agua hacia la atmósfera. Las moléculas de  $\text{CO}_2$  siguen esta misma ruta pero con una dirección contraria, marcando la condición de simultaneidad del proceso de fotosíntesis y transpiración (28).

### **Relación entre la fotosíntesis y la radiación fotosintéticamente activa**

En la Figura 4 a y b se observa una estrecha relación entre *A* y *RFA* en las dos especies forestales evaluadas (valores de  $R^2$  cercanos a 1,0). La respuesta de la asimilación de  $\text{CO}_2$  a la radiación fotosintéticamente activa la explica un modelo exponencial asintótico, en el cual la máxima asimilación se alcanza siguiendo un comportamiento logarítmico (Tabla 1); a mayor radiación menor es la tasa de incremento de la asimilación hasta llegar al nivel máximo ( $A_m$ ), a partir de éste no se da incremento en *A* por más que aumente la *RFA*.



**Figura 3.** Comportamiento diario de la transpiración en (a) *E. pellita*, (b) *E. grandis*

En *E. pellita* la  $Am$  fue de  $18,6 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y en *E. grandis* fue de  $17,3 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , con una  $RFA$  de  $1.053$  y  $719 \mu\text{mol}(\text{fotones}) \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivamente. Este valor de  $RFA$  en el que la fotosíntesis neta es máxima se denomina punto de saturación de luz y es el valor de radiación requerido para alcanzar el 95% de la asimilación máxima.

Además, para *E. pellita* y *E. grandis* se estimó que por cada  $\mu\text{mol}$  de fotones de  $RFA$  cada especie asimila  $0,0546$  y  $0,0784 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , respectivamente, estos valores corresponden al rendimiento cuántico  $\epsilon$ , y es la tasa de cambio en la

fase inicial de la curva (Tabla 1) en donde existe una rápida respuesta de la planta en cuanto a la fotosíntesis con bajos niveles de  $RFA$ .

### **Respuesta de la asimilación de $\text{CO}_2$ a la conductancia estomática**

La relación entre la fotosíntesis y la conductancia estomática estuvo descrita por un modelo exponencial asintótico en las dos especies estudiadas (Figura 4 c y d); en la fase inicial de la curva se observa una rápida asimilación de carbono por la planta al aumentar la conductancia estomática, luego la tasa de incremento de

**Tabla 1.** Modelos y parámetros de las relaciones entre la asimilación y la radiación fotosintéticamente activa de las tres especies forestales evaluadas.

Espece	Respuesta Explicativa	Modelo	RFA de saturación al 95% de la asíntota	<i>Am</i>	<i>Rd</i>	$\epsilon$	R <sup>2</sup>	p-valor
<i>E. pellita</i>	Asimilación RFA	$f = (Am + Rd) \left( 1 - e^{-\frac{\epsilon X}{Am + Rd}} \right) - Rd$	1053	18,5069	0,5084	0,0546	0,8782	<0,0001
<i>E. grandis</i>	Asimilación RFA	$f = (Am + Rd) \left( 1 - e^{-\frac{\epsilon X}{Am + Rd}} \right) - Rd$	719	17,2702	1,1513	0,0784	0,8578	<0,0001

la asimilación disminuyó hasta alcanzar un máximo valor de asimilación. En el caso de las dos especies estudiadas, dada la tasa de cambio de los datos (Tabla 2, valores de b), el modelo sólo es útil para determinar asimilaciones a partir de conductancias entre 0 y 0,9 para *E. pellita* y de 0 a 1,4 mol(H<sub>2</sub>O)m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> para *E. grandis* (según rango de datos de los días de evaluación).

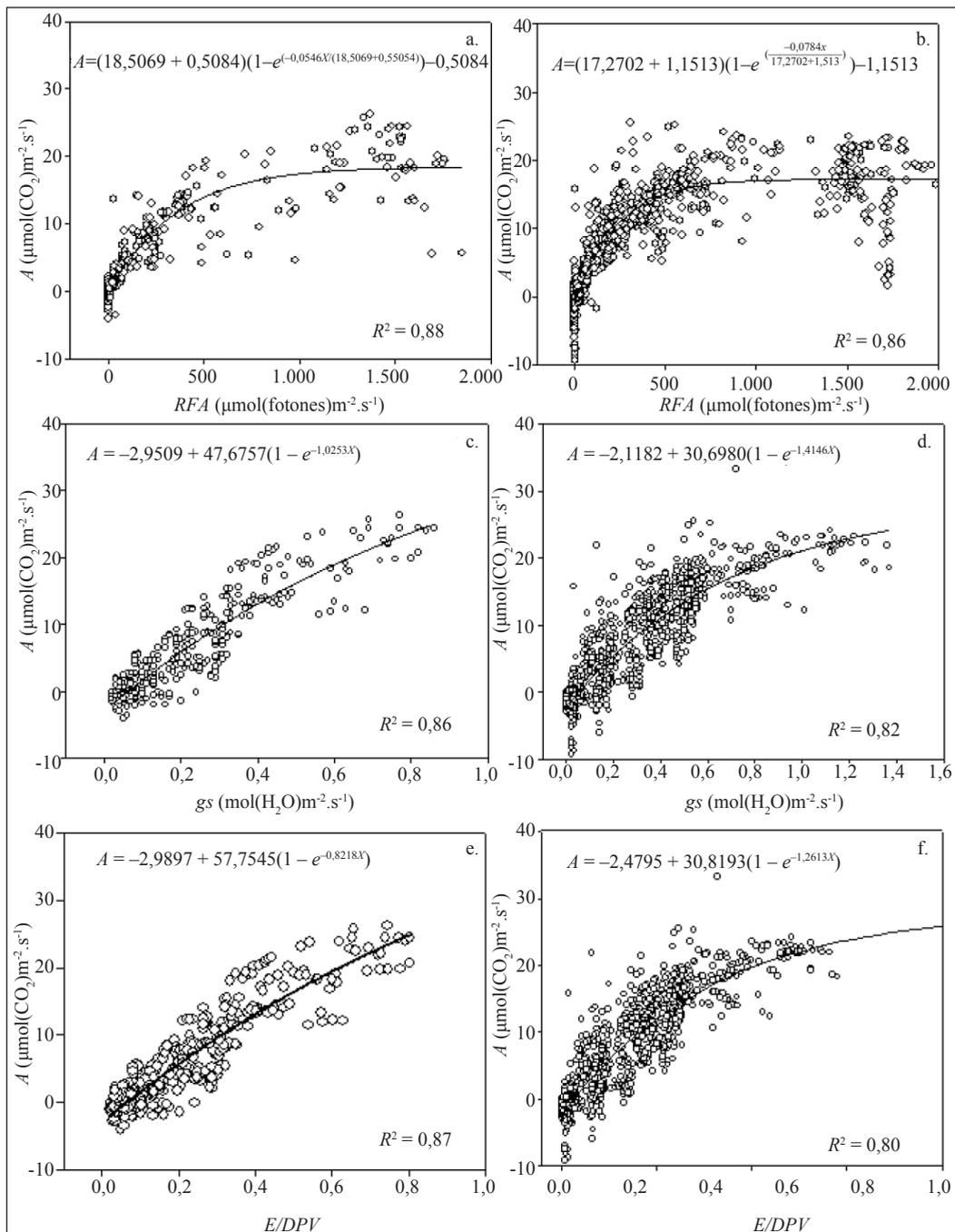
Se hallaron los valores de asimilación para los máximos de conductancia en las condiciones climáticas y fisiológicas de los días en que se evaluaron los árboles, estos valores fueron de 26,94 y 22,87 μmol(CO<sub>2</sub>).m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> para *E. pellita* y *E. grandis*, respectivamente. Para el rango de datos de las dos especies no fue posible determinar una conductancia de saturación.

Whitehead y Beadle (33) encontraron valores de conductancia estomática entre 0,2 y 0,98 mol(H<sub>2</sub>O)m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> en eucaliptos, lo cual coincide con los rangos obtenidos en este estudio.

### Respuesta de la fotosíntesis a la relación E/DPV

En las dos especies evaluadas, el modelo exponencial asíntótico describió la respuesta de la asimilación frente a la relación de la transpiración con el déficit de presión de vapor. Allí, la asimilación de carbono se incrementó a medida que el cociente de esta relación fue mayor, hasta un valor máximo de fotosíntesis a partir del cual la planta no asimiló CO<sub>2</sub> por más que aumentó la relación *E/DPV*.

Para el rango de datos de los días de medición (de 0,0 a 0,8 y de 0,0 a 1,5 moles de H<sub>2</sub>O de transpiración por cada milibar de DPV para *E. pellita* y *E. grandis*, respectivamente) no fue posible establecer el valor de la relación *E/DPV* de saturación, en el cual la asimilación es máxima. Sin embargo, con la aplicación del modelo obtenido en cada caso (Figuras 4 e y f), se halló el valor de la asimilación máxima alcanzada en el punto máximo de la relación *E/DPV*, bajo las condiciones climáticas y fisiológicas de los árboles



**Figura 4.** Respuesta de la asimilación frente a la radiación fotosintéticamente activa, a la conductancia estomática ( $gs$ ) y a la relación transpiración/déficit de presión de vapor, en las especies *E. Pellita* (a, c y e) y *E. grandis* (b, d y f).

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

Especie	Rta	Explicativa	Modelo	Y <sub>0</sub>	a	b	c	d	Y	X	p-valor	R <sup>2</sup>
<i>E. pellita</i>	A	gs	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$	-2,9509	47,6757	1,0253					<0,0001	0,8649
	A	Ci	$f=y_0+(a/x)$	-23,0187	9595,7210						<0,0001	0,7755
	Gs	DPV	$f = a*\exp(-b*x)$		0,7898	0,0655					<0,0001	0,2969
	A	REA 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	REA 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	$f=a*x^b$		13,3397	0,7123					<0,0001	0,8560
<i>E. grandis</i>	A	E/DPV	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$	-2,9897	57,7545	0,8218					<0,0001	0,8675
	A	gs	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$	-2,1182	30,6980	1,4146					<0,0001	0,8193
	A	Ci	$f=y_0+(a/x)$	15,7760	8026,1469						<0,0001	0,6350
	Gs	DPV	$f = a*\exp(-b*x)$		1,1002	0,0968					<0,0001	0,3390
	A	REA vs T	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	-18,5681	1,7891	0,0406	-0,0425	-1,6541E-005	1227	21,04	<0,0001	0,8418
	A	REA vs DPV	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	1,2799	0,1857	0,0347	-0,0136	-1,4573E-005	1190	6,82	<0,0001	0,8642
<i>E. grandis</i>	E	gs	$f=a*x^b$		10,5749	0,6402					<0,0001	0,8008
	A	E/DPV	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$	-2,4795	30,8193	1,2613					<0,0001	0,8090

en los días de medición; este valor fue de 26,38 y de 24,06  $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  para cada especie, respectivamente.

### **Relación entre la asimilación y la concentración de $\text{CO}_2$ intercelular**

En las tres especies la relación entre la asimilación de  $\text{CO}_2$  y  $C_i$  estuvo dada por un modelo exponencial decreciente (Figura 5 a y b), en el cual a medida que se incrementó la concentración intercelular de  $\text{CO}_2$  disminuyó la asimilación. Éste es el comportamiento típico, debido a que a nivel intercelular el incremento de  $\text{CO}_2$  causa el cierre de estomas, mientras que su disminución induce la apertura de éstos (32).

### **Relación entre la conductancia estomática y el déficit de presión de vapor**

La respuesta de la conductancia estomática al déficit de presión de vapor de agua fue exponencial decreciente. A medida que el DPV se incrementa en las dos especies forestales, los valores de conductancia estomática se reducen, hasta que finalmente no hay respuesta (Figura 5 e y f). Esto ocurre porque el  $DPV$  es directamente dependiente de la humedad relativa, de esta manera cuando el déficit aumenta significa que la humedad en el aire disminuye (18). Lo anterior induce al cierre estomático, limitando la entrada de  $\text{CO}_2$  a la planta (22).

### **Relación entre la transpiración y la conductancia estomática**

Tanto en *E. pellita* como en *E. grandis* la respuesta de la transpiración a valores de conductancia estomática estuvo dada por un modelo exponencial (Figura 5 c y d). A medida que aumentó la conductancia estomática se incrementó la transpiración. En este estudio, para el rango de datos analizados,

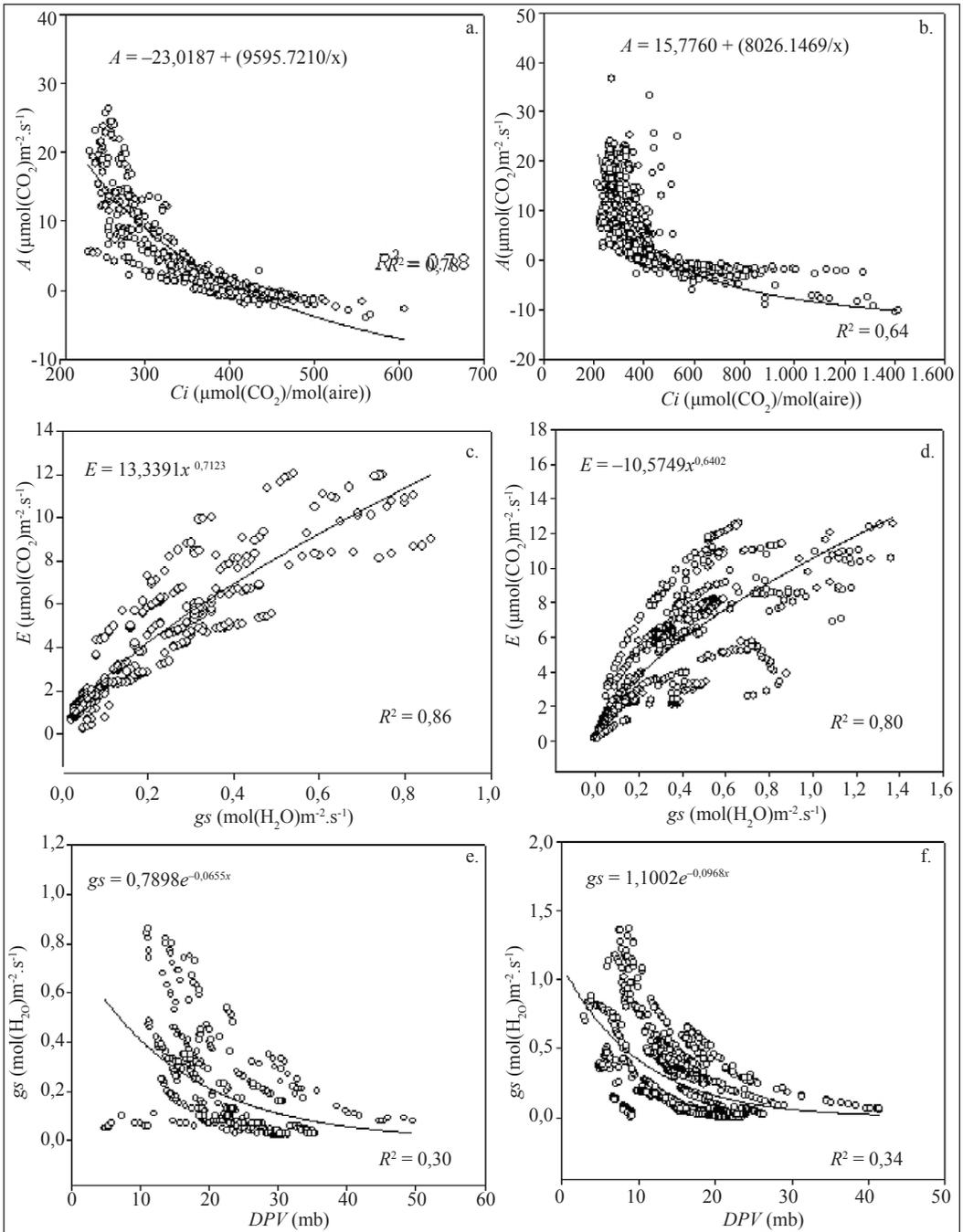
no se obtuvieron valores de conductancia en los cuales la transpiración llegara a un tope, sin embargo, lo normal es que esto ocurra; si se aumentara la conductancia hasta cierto grado, la transpiración alcanzaría una asíntota en la que ya no existiría respuesta a tal incremento.

La estrecha relación entre estas dos variables ocurre porque la transpiración es un determinante primario del balance energético de la hoja y del estado hídrico de la planta (34). Este proceso comprende la evaporación del agua desde las células superficiales en el interior de los espacios intercelulares y su difusión fuera del tejido vegetal, principalmente a través de los estomas, y en menor medida a través de la cutícula y las lenticelas; junto al intercambio de dióxido de carbono, la transpiración determina la eficiencia de uso del agua de una planta (31).

Los estomas ejercen el mayor control a corto plazo en las relaciones hídricas de una planta, debido a que controlan la salida de agua que ocurre en respuesta a un fuerte gradiente de presión de vapor entre el aire y la hoja. Tanto la absorción desde suelo, por la raíces, como la transpiración, ejercen un control primario en la regulación de la conductancia estomática (24).

El comportamiento natural de la asimilación con respecto a otras variables no es estrictamente creciente o decreciente, pero generalmente existe un punto óptimo. Por tal razón, en las relaciones tridimensionales (Figura 6) se utilizó el paraboloide que describe la Ecuación <6>; en este caso, el óptimo se halló con la combinación de  $x_1$  y  $x_2$ , en la cual la asimilación ( $f$ ) es máxima. Por fuera de estos valores la asimilación es menor.

$$f = y_0 + ax_1 + bx_2 + cx_1^2 + dx_2^2 \quad <6>$$



**Figura 5.** Comportamiento de la asimilación frente a la concentración interna de  $\text{CO}_2$  de la transpiración frente a la conductancia estomática y de la conductancia estomática, con respecto al déficit de presión de vapor de agua, en las especies *E. pellita* (a, c y e) y *E. grandis* (b, d y f).

El parámetro  $y_0$  es una constante que representa la asimilación cuando las variables  $x_1$  y  $x_2$  son iguales a cero. 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 la asimilación con respecto a  $x_1$ . Igualmente,  $b$  representa el crecimiento o decrecimiento lineal de la asimilación con respecto a  $x_2$ , y “ $d$ ” representa el comportamiento parabólico de la asimilación con respecto a  $x_2$ .

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 definir 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, quiere decir que en el rango observado la asimilación no varía significativamente.

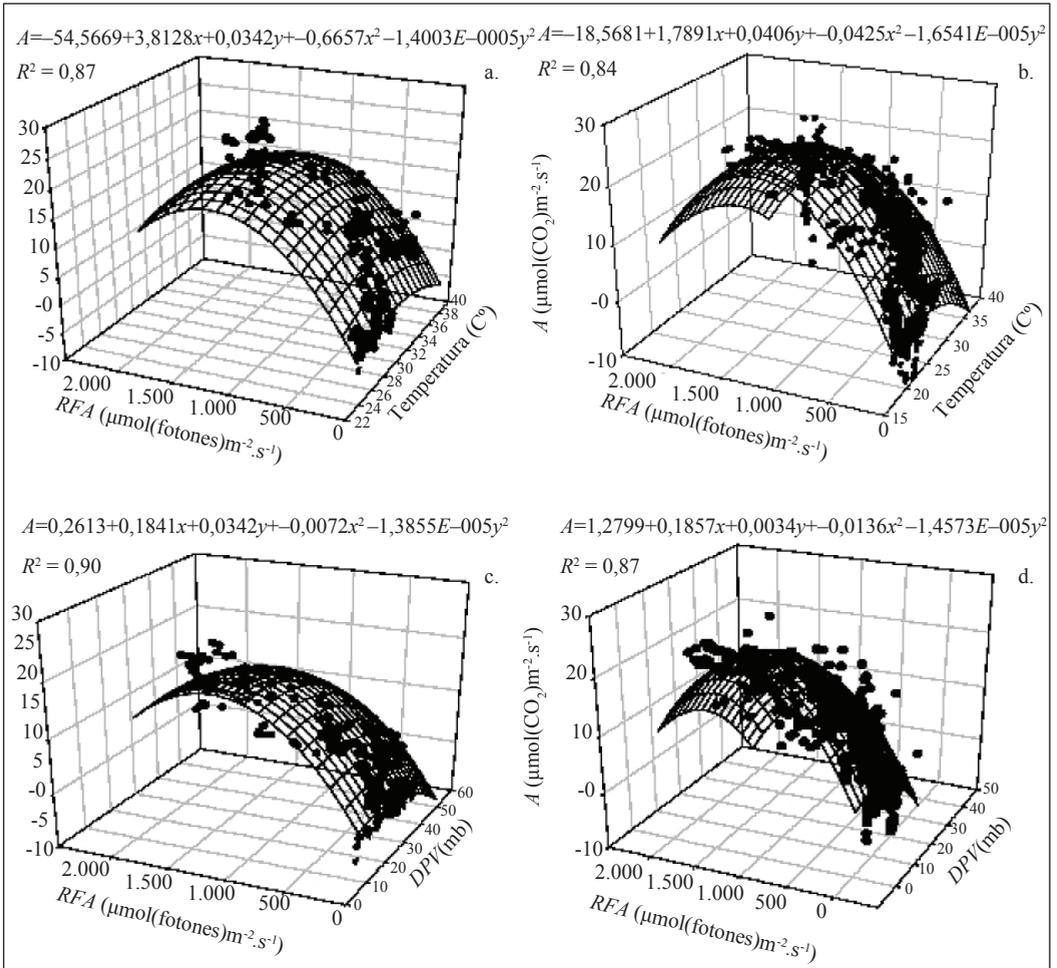
### **Respuesta de la asimilación frente a la temperatura vs la RFA**

En la Tabla 2, en el análisis del paraboloides ajustado puede observarse que para las dos especies forestales los coeficientes de los términos cuadráticos  $c$  y  $d$  son negativos y estadísticamente diferentes de cero ( $P < 0,0001$ ), por lo tanto, se encontró que la asimilación crece a medida que aumenta la radiación y la temperatura, alcanzando un punto máximo de 21,63 y 25,17  $\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  a los 29,01 y 21,04°C y a los 1.221 y 1.227  $\mu\text{mol}(\text{fotones}) \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  para *E. pellita* y *E. grandis*, respectivamente (Figura 6 a y b).

Se realizó el análisis del efecto combinado de temperatura y RFA hacia la asimilación, debido a que en estudios anteriores se ha encontrado que la combinación de radiación y temperaturas elevadas provoca el cese de la actividad fotosintética más rápidamente que cada punto de saturación de la asimilación de manera independiente. Kumar y Tieszan (17) en Brasil, encontraron que valores de RFA de 600  $\mu\text{mol}(\text{fotones})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  combinados con temperaturas mayores a 25°C, reducen notablemente la asimilación en *Coffea arabica* al disminuir la conductancia estomática; además notaron que a temperatura constante de 25°C no hubo reducción en la asimilación con radiaciones hasta de 1.200  $\mu\text{mol}(\text{fotones}) \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

La temperatura afecta a la fotosíntesis a nivel estomático y cloroplástico. Por un lado, el aumento de la temperatura afecta a la velocidad de las reacciones metabólicas (Q10); por el otro, si la temperatura del aire es elevada puede producirse un desequilibrio entre el estado hídrico de la hoja y el flujo de transpiración, de manera que si la demanda evapotranspirativa supera a la absorción por las raíces, los estomas se cierran y se frena el intercambio gaseoso (8, 21). Cada proceso vital está determinado a unos límites de temperatura y a una temperatura óptima de funcionamiento, de modo que si se sobrepasa, disminuye su rendimiento.

Los óptimos de la temperatura foliar para la fotosíntesis presentan ciertas variaciones según sean las condiciones climáticas y edáficas de la zona en la que se encuentran las plantas, según las características genéticas, las condiciones culturales y las condiciones previas en las que ha tenido lugar el desarrollo foliar. Marur y Faria (20) al evaluar la fotosíntesis en café, encontraron que al superar la temperatura óptima ( $>25^\circ\text{C}$  para el cultivar IAPAR 59 *Coffea arabica* L. en



**Figura 6.** Comportamiento de la asimilación en respuesta a la temperatura y la RFA, y la asimilación en respuesta del DPV y a la RFA, para las especies *E. pellita* (a, c) y *E. grandis* (b, d).

Brasil) aumentó la fotorrespiración, el DPV obtenido entre la hoja y la atmósfera mostró un patrón de comportamiento similar al de la temperatura de la hoja (20).

**Respuesta de la asimilación frente al DPV vs la RFA**

Los coeficientes de los términos cuadráticos en los dos eucaliptos son negativos y estadísticamente diferentes de cero (P

<0,0001), por lo tanto, la asimilación tuvo un comportamiento parabólico con respecto al déficit de presión de vapor y a la RFA (Figura 6 c y d). En *E. pellita* la asimilación máxima fue de 21  $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  alcanzada a una RFA de 1.187 y un DPV de 12,98 mb, en el caso de *E. grandis* la asimilación fue de 22  $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  con una RFA de 1.190 y un DPV de 6,8 mb. Por fuera de estos valores la asimilación fue menor.

Puede concluirse que:

- Las máximas asimilaciones de CO<sub>2</sub> registradas para las dos especies de eucaliptos fueron alrededor de 25 μmol(CO<sub>2</sub>)m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>.
- El rendimiento cuántico (ε) en *E. pellita* y *E. grandis* fue de 0,0546 y 0,0784 μmol(CO<sub>2</sub>)m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> asimilados por cada μmol de fotones de RFA, respectivamente.
- Con valores máximos de conductancia estomática de 0,9 y 1,4 molH<sub>2</sub>Om<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> se encontraron valores de asimilación de 26,94 y 22,87 μmol(CO<sub>2</sub>)m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> en *E. pellita* y *E. grandis*, respectivamente. Con los datos obtenidos en los días de medición no fue posible establecer la conductancia de saturación (valor de la conductancia en el cual la asimilación de carbono es máxima).
- Con valores máximos de la relación *E*/*DPV* de 0,8 y 1,5 moles de H<sub>2</sub>O de transpiración por cada milibar de *DPV*, se encontraron valores de asimilación de 26,38 y de 24,06 μmol(CO<sub>2</sub>)m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> en *E. pellita* y *E. grandis*, respectivamente. Con los datos obtenidos en los días de medición no fue posible establecer el valor de la relación *E*/*DPV* de saturación en el cual la asimilación es máxima.
- La asimilación crece a medida que aumenta la radiación y la temperatura alcanzando un punto máximo de 21,63 y 25,17 μmol(CO<sub>2</sub>)m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> a los 29,01 y 21,04°C y a los 1.221 y 1.227 μmol(fotones) m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> para *E. pellita* y *E. grandis*, respectivamente.
- El intercambio gaseoso en el eucalipto y en todas las plantas, en general, no es un proceso aislado, ya que depende de la interacción de variables fisiológicas y ambientales. En este estudio se avanzó

en el conocimiento de la ecofisiología del eucalipto, logrando establecer los puntos óptimos de algunas relaciones entre la fotosíntesis y variables climáticas y fisiológicas en dos regiones de Colombia. Sin embargo, se recomienda para posteriores trabajos realizar mediciones en diferentes niveles altitudinales con el objetivo de ampliar el rango de respuesta de la planta.

- La significancia estadística (p-valor <0,0001) de todos los parámetros evaluados con respecto a la fotosíntesis, permite tener valores asociados a niveles de probabilidad que pueden ser utilizados para alimentar el modelo CREFT V 2.0.

## 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 de Café, Cenicafé, a Smurfit Kappa – Cartón de Colombia y a la Reforestadora del Caribe por toda la colaboración en la toma de la información.

## LITERATURA CITADA

1. AMBROSIO, N.D., ARENA, C., SANTO, A.V. De: Temperature response of photosynthesis, excitation energy dissipation and alternative electron sinks to carbon assimilation in *Beta vulgaris* L. 55, 248–257 (2006).
2. BOTKIN, D.: Prediction of Net Photosynthesis of Trees From Light Intensity and Temperature. *Ecology*. 50, 854–858 (1969).
3. BOWYER, J.R., LEEGOOD, R.: Photosynthesis. *Plant Biochem*. 49–110 (1997).

4. CARVALHO CARELLI, L., FAHL, J.I., TRIVELIN, P.C.O., QUEIROZ-VOLTAN, R.B.: Carbon isotope discrimination and gas exchange in coffee species grown under different irradiance regimes 1. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* 11, 63–68 (1999).
5. CENICAFÉ: Guías silviculturales para el manejo de especies forestales con miras a la producción de madera en la zona andina colombiana. *El Eucalipto*. Centro Nacional de Investigaciones del Café CENICAFÉ (2006).
6. CONIF. Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal. 1st ed.; AGRICULTURA, M. DE, PROEXPORT, Eds.; 2009.
7. CORPOICA: Eucaliptus Pellita, Especie multipropósito al servicio de la ganadería de los llanos orientales. (2007).
8. Cunningham, S.C.: Effects of vapour pressure deficit on growth of temperate and tropical evergreen rainforest trees of Australia. *Acta Oecologica*. 30, 399–406 (2006).
9. EDWARDS, G., KU, S., FOSTER, J.G.: Physiological constraints to maximum yield potential. In: Kommedahl, T. and Williams, P.H. (eds.) *American Phytopathological Society*. pp. 105–119 (1983).
10. GARDNER, F.P.: Carbon fixation by crop canopies. *Physiol. Crop Plants*. 31–57 (1985).
11. GOUDRIAAN, J.: Crop production and plant growth in optimal conditions. Potential production process. In: Wageningen (ed.) *Simulation of plant growth and crop production*. p. 308. , Holanda (1982).
12. GOUDRIAAN, J.: A simple and fast numerical method for the computation of daily totals of crop photosynthesis. *Agric. For. Meteorol.* 38, 249–254 (1986).
13. GROSSI, H.: Distribución espacial de la radiación fotosintéticamente activa en Argentina. *Av. en Energías Renov. y Medio Ambient.* 29, 27–36 (2004).
14. HUNT, M. A., BATTAGLIA, M., DAVIDSON, N.J., UNWIN, G.L.: Competition between plantation Eucalyptus nitens and Acacia dealbata weeds in northeastern Tasmania. *For. Ecol. Manage.* 233, 260–274 (2006).
15. JARAMILLO, Á.: La temperatura. In: FEDERACAFÉ (ed.) *Clima andino y café en Colombia*. pp. 63–74. Chinchiná (2005).
16. KALLARACKAL, J., SOMEN, J.: An ecophysiological evaluation of the suitability of Eucalyptus grandis for planting in the tropics. *For. Ecol. Manage.* 95, 53–61 (1997).
17. KUMAR, D., TISZEN, L.L.: Photosynthesis in coffee arabica: effects of Light and temperature, (1980).
18. LANDSBERG, J.J., WARING, R.H.: A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *For. Ecol. Manage.* 95, 209–228 (1997).
19. MARQUARDT, D.: An Algorithm for Least Squares Estimation of Parameters. *J. Soc. Ind. Appl. Math.* 431–441 (1963).
20. MARUR, C.J., FARIA, R.T. De: Photosynthesis of individual leaves in a coffee plant. *Acta Sci. Agrono.* 28, 331–335 (2006).
21. MATHUR, S., AGRAWAL, D., JAJOO, A.: Photosynthesis: Response to high temperature stress. *J. Photochem. Photobiol. B*. 137, 116–26 (2014).
22. MIELKE, M.S., ALMEIDA, A.F. DE, GOMES, F.P.: Photosynthetic Traits of Five Neotropical Rainforest Tree Species : Interactions between Light Response Curves and Leaf-To-Air Vapour Pressure Deficit. 48, 815–824 (2005).
23. OLIOSO, A., CARLSON, T.N., BRISSON, N.: Simulation of diurnal transpiration and photosynthesis of a water stressed soybean crop. *Agric. For. Meteorol.* 81, 41–59 (1996).
24. OP DE BEECK, M., LÖW, M., DECKMYN, G., CEULEMANS, R.: A comparison of photosynthesis-dependent stomatal models using twig cuvette field data for adult beech (*Fagus sylvatica* L.). *Agric. For. Meteorol.* 150, 531–540 (2010).
25. ORGANIZACION DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA AGRICULTURA Y LA ALIMENTACION - FAO: Evapotranspiración del cultivo, (2006).
26. PALLARDY, S.G.: Photosynthesis. *Physiology of Woody Plant*. pp. 107–167 (2007).
27. PALLARDY, S.G.: Transpiration and Plant Water Balance. *Physiology of Woody Plant*. pp. 325–366 (2007).
28. PEARCE, R., SCHULZE, E., ZIMMERMANN, R.: Measurement of transpiration and leaf conductance. In: Chapman and Hall (ed.) *Plant Physiological*

- Ecology: Field methods and instrumentation. pp. 137–153. , New York (1989).
29. RIAÑO, N.M., TANGARIFE, G., OSORIO, O.I., GIRALDO, J.F., OSPINA, C.M.: CREFT: Captura de Carbono para Especies Forestales en el Trópico, (2005).
  30. SHIRGURE, A.K.S.: Water management in citrus. Evapotranspiration Principles and Applications for Water Management. pp. 273–303 (2014).
  31. TALLEC, T., BÉZIAT, P., JAROSZ, N., RIVALLAND, V., CESCHIA, E.: Crops' water use efficiencies in temperate climate: Comparison of stand, ecosystem and agronomical approaches. Agric. For. Meteorol. 168, 69–81 (2013).
  32. THOLEN, D., ZHU, X.-G.: The mechanistic basis of internal conductance: a theoretical analysis of mesophyll cell photosynthesis and CO<sub>2</sub> diffusion. (2011).
  33. WHITEHEAD, D., BEADLE, C.L.: Physiological regulation of productivity and water use in Eucalyptus: a review. For. Ecol. Manage. 193, 113–140 (2004).
  34. ZHANG, B., LIU, Y., XU, D., CAI, J., LI, F.: Evapotranspiration estimation based on scaling up from leaf stomatal conductance to canopy conductance. Agric. For. Meteorol. 151, 1086–1095 (2011)