

COMPORTAMIENTO DEL INTERCAMBIO GASEOSO DE *Coffea arabica* L. EN TRES ALTITUDES DE LA ZONA CAFETERA CENTRAL COLOMBIANA

Juan Carlos López-Ruiz*

RESUMEN

LÓPEZ R., J. C. Comportamiento del intercambio gaseoso de *Coffea arabica* L. en tres altitudes de la zona cafetera central colombiana. Cenicafé 55(3):202-212. 2004.

Se evaluó el comportamiento del intercambio gaseoso de la hoja del café, var. Colombia, durante su crecimiento vegetativo en tres altitudes, 1.100, 1.400 y 1.900m. La oferta de radiación fotosintéticamente activa (*RFA*), temperatura del aire (T_a), déficit de presión de vapor (*DPV*) y humedad relativa (*HR*), favorecieron una mayor fotosíntesis neta a 1.900m ($F_N = 5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), en comparación con la registrada a 1.400 y 1.100m (4,5 y $4,1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$). La *RFA* alcanzó un valor cercano al óptimo para la F_N a 1.900m ($600 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$), condición que favoreció un rendimiento cuántico de $0,0136 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1}$ fotones, superior al observado a 1.400 y 1.100m (0,0083 y $0,0073 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1}$ fotones). La transpiración (*E*), no presentó diferencias significativas entre altitudes. A 1.900m, la eficiencia en el uso del agua ($0,0126 \text{g CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{H}_2\text{O}$) fue mayor que a 1.400 y 1.100m (0,0106 y $0,0112 \text{g CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{H}_2\text{O}$), mientras que el coeficiente transpiratorio o consumo de agua para producir biomasa fue menor a 1.400 y a 1.900m ($81,2$ y $81,3 \text{g H}_2\text{O g}^{-1}$ biomasa), que a 1.100m ($104,5 \text{g H}_2\text{O g}^{-1}$ biomasa).

Palabras claves: Fotosíntesis, intercambio gaseoso, altitud, *Coffea arabica*, variedad Colombia

ABSTRACT

The behavior of the Colombia variety coffee leaf gas exchange, during its vegetative growth in three altitudes, 1,100, 1,400 and 1,900m was evaluated. The offer of photosynthetically active radiation (*PAR*), air temperature (T_a), vapor pressure deficit (*VPD*) and relative humidity (*RH*) favored a greater net photosynthesis at 1,900m ($P_N = 5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), in comparison with the one registered at 1,400 and 1,100m (4.5 and $4.1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$). The *PAR* reached a value near to the optimal for the P_N at 1,900m ($600 \mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$), condition that favored a quantum yield of $0,0136 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1}$ photons, bigger than the one observed at 1,400 and 1,100m (0.0083 and $0,0073 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1}$ photons). The transpiration (*E*) did not present significant differences among altitudes. At 1,900m, the water use efficiency ($0,0126 \text{g CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{H}_2\text{O}$) was bigger than at 1,400 and 1,100m (0.0106 and $0,0112 \text{g CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{H}_2\text{O}$). The transpiratory coefficient or water consumption to produce biomass was smaller at 1,400 and 1,900m (81.2 and $81.3 \text{g H}_2\text{O g}^{-1}$ biomass) than at 1,100m ($104.5 \text{g H}_2\text{O g}^{-1}$ biomass).

Keywords: Photosynthesis, gas exchange, altitude, *Coffea arabica*, Colombia variety.

* Asistente I de Investigación. Fisiología Vegetal. Centro Nacional de Investigaciones de Café, Cenicafé, Chinchiná, Caldas, Colombia.

Aunque la fotosíntesis del cafeto ha sido tema de estudios por muchos años en condiciones controladas de laboratorio como en el campo, poco se conoce acerca del efecto que ejercen sobre este proceso las variaciones climáticas asociadas con cambios en la altitud.

En investigaciones bajo condiciones controladas se ha observado que al aumentar la radiación sin modificar la temperatura, la actividad fotosintética del cafeto no se afecta (2, 20). Diferentes publicaciones demuestran que la temperatura óptima para la actividad fotosintética del cafeto es de 24°C, y que la saturación lumínica y el punto de compensación de luz se alcanzan con valores de radiación fotosintéticamente activa (*RFA*) entre los 250 y 400 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y entre los 8 y 18 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente (14, 17, 18, 23).

Las primeras observaciones de la fotosíntesis del café en ambientes naturales demostraron que la actividad fotosintética aumentó cuando la planta fue sometida a una moderada intensidad lumínica, pero disminuyó a plena exposición solar debido al efecto que ejerce el incremento de la radiación sobre la temperatura foliar y el comportamiento de los estomas (18, 19). Se ha establecido que para que ocurra una óptima fotosíntesis la planta de café requiere un nivel de *RFA* de 600 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2}\text{s}^{-1}$, temperatura entre 20 y 25°C, y humedad relativa cercana al 80% (13, 16), condiciones con las cuales alcanza una asimilación neta próxima a los 6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (13).

Cuando las variables climáticas son limitantes, como en el caso de una radiación excesiva, ocurre una saturación lumínica que altera el funcionamiento de los fotosistemas transportadores de la energía requerida para la fotosíntesis, además de un incremento en la temperatura de la hoja y una disminución de su potencial hídrico, condiciones que determinan el cierre de los estomas (3) y por consiguiente, reducción en la fotosíntesis.

Los estudios demuestran que los estomas de la hoja del cafeto son sensibles a cambios en el déficit de presión de vapor (*DPV*), considerándose que variaciones entre 1 y 1,5 kilopascales (KPa) conducen al cierre temporal de los estomas (9, 12, 15).

La variación en la altitud se relaciona con cambios en la interacción de los factores climáticos que determinan condiciones favorables o desfavorables para el proceso fotosintético. Así, la interacción de una radiación alta, asociada con una temperatura ambiental alta, lo cual aumenta el déficit de presión de vapor del agua al interior de la hoja que favorece un incremento en la transpiración (*E*). Una temperatura alta también puede inactivar la enzima Rubisco si la temperatura foliar excede el nivel óptimo para su funcionamiento (8), u originar una movilización de asimilados que pueden actuar como inhibidores competitivos de esta enzima, factores que limitan finalmente la fotosíntesis (11). Además, cuando la planta se encuentra bajo niveles de radiación y temperatura que causan estrés, ocurren variaciones en la apertura de los estomas que afectan la incorporación del CO_2 y en consecuencia, la eficiencia en el uso del agua (5).

En Colombia, el café se cultiva entre 01° y 10°LN, en una faja altitudinal entre los 1.000 y los 2.000m, donde la temperatura media disminuye de 1 a 2°C por cada grado de incremento en la latitud y 0,6°C por cada 100m de incremento en la altitud. En esta zona el sol brilla entre 11,5 y 12 horas diarias, alcanzando un promedio de 1.600 a 1.800 horas luz año⁻¹ dependiendo de la nubosidad, la velocidad del viento y la topografía (10). Otro factor que varía es la lluvia, que aumenta hasta alcanzar valores máximos en el rango de 1.300 a 1.500m de altitud, nivel por encima del cual disminuye (10). Como consecuencia, se espera que ocurran diferencias debidas a los cambios en la oferta climática requerida para el proceso fotosintético.

Este estudio tuvo como propósito evaluar el comportamiento de la fotosíntesis del cafeto durante su crecimiento vegetativo en tres sitios de la Cordillera Central colombiana, a diferentes altitudes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localización y material vegetal. El estudio se realizó en la Cordillera Central de Colombia, en tres sitios ubicados en la cuenca del río Chinchiná, Departamento de Caldas y con diferentes altitudes (Tabla 1).

En cada sitio se sembraron plantas de café var. Colombia de seis meses de edad, en un arreglo espacial en triángulo a una distancia de 1,42 x 1,42m, una planta por sitio a libre exposición solar (5.000 plantas ha⁻¹).

Metodología. En cada sitio se establecieron parcelas de 818m² (324 plantas), se seleccionaron aleatoriamente 10 plantas y de cada una se escogió una hoja desarrollada del cuarto par a partir del ápice de la rama. Según Kumar y Tieszen (13), las hojas de este par se encuentran maduras fisiológicamente. A cada hoja seleccionada se le tomaron 2 registros del intercambio gaseoso (fotosíntesis neta $F_N = \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, transpiración $E = \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$, conductancia estomática $g_s = \text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$, y concentración subestomática de CO_2 $C_i = \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$), empleando un sistema

portátil de medición de fotosíntesis que incluye un analizador infrarrojo de gases ($\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$) LCA-4 (Analytical Development Co., Hoddesdon, England) y sensores para determinar la radiación fotosintéticamente activa ($RFA = \mu\text{mol fotonos m}^{-2}\text{s}^{-1}$), la temperatura del aire ($T_a = ^\circ\text{C}$), y la humedad relativa ($HR = \%$).

Con base en los registros anteriores, se calculó el déficit de presión de vapor (DPV) a partir de la temperatura y la humedad relativa (24), el rendimiento cuántico $RC = F_N/RFA$, la eficiencia en el uso del agua $EUA = F_N/E$ en gramos, y el coeficiente de transpiración $CT = \text{g H}_2\text{O/g biomasa}$, para el cual se tuvo en cuenta un requerimiento de 1,5g de CO_2 para producir 1g de biomasa (21).

Las mediciones se llevaron a cabo en tres horas del día (09:00, 13:00 y 15:00 horas) y dos etapas del crecimiento vegetativo de la planta: la primera (ciclo 1), al mes y medio de establecido el cultivo (plantas de 7,5 meses de edad), y la segunda (ciclo 2), a los cuatro meses y medio después del ciclo 1 (plantas de 12 meses de edad).

Análisis estadístico. La comparación de promedios de las condiciones climáticas, variables de intercambio gaseoso, rendimiento cuántico, eficiencia en el uso del agua y coeficiente de transpiración por etapa del crecimiento vegetativo (ciclo de medición),

Tabla 1. Ubicación geográfica y características climáticas de los sitios estudiados en la cuenca del río Chinchiná^(*)

Altitud	Latitud Norte	Longitud Oeste	Lluvia mm año ⁻¹	Brillo solar horas luz año ⁻¹	Temperatura (°C)		
					Máxima	Mínima	Media
1.100m ¹	05°06'	75°41'	2.074	1.791,4	28,4	17,7	22,5
1.400m ²	04°59'	75°39'	3.013	1.534,2	27,2	17,0	21,5
1.900m ³	05°10'	75°35'	2.300	1.630,0	23,8	13,4	18,1

*Federación Nacional de Cafeteros de Colombia (6)

¹ Santágueda. Palestina, Caldas

² Estación Central Naranjal, Chinchiná, Caldas

³ Vereda Bajo Tablazo, Manizales, Caldas

entre altitudes, para los tres periodos del día (horas) en la misma altitud y para el mismo período del día (hora) en las tres altitudes, y la detección de diferencias estadísticas entre ellos se hizo a través de la prueba de Duncan al 5%.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Comportamiento del intercambio gaseoso en dos etapas del crecimiento vegetativo. En las tres altitudes, las plantas de café estuvieron sometidas a diferentes niveles de RFA , T_a , DPV y HR . En los dos ciclos de medición estas variables tuvieron efectos significativos sobre el intercambio gaseoso; en el ciclo 1 a 1.100m, donde se registró mayor T_a y DPV , la F_N fue menor que en las otras altitudes, en las cuales a pesar del cambio en las condiciones climáticas, la F_N no presentó variaciones significativas (Tabla 2).

En el ciclo 1, aunque la F_N presentó diferencias entre altitudes, éstas solamente estuvieron relacionadas con modificaciones en la C_i . En este ciclo, la C_i fue mayor a 1.100 y 1.900m, incremento que a baja altitud puede

explicarse por un efecto de la alta T_a sobre la actividad de Rubisco que estaría favoreciendo más la función oxigenasa (respiración) que la carboxilasa de ésta enzima. Aunque entre los 1.900 y 1.100m la C_i no presentó diferencias estadísticas, debe tenerse en cuenta que a 1.900m la T_a fue menor y cercana al valor óptimo para el funcionamiento de Rubisco.

En el ciclo 2, las diferencias climáticas también influyeron sobre el intercambio gaseoso (Tabla 2). A 1.100m, donde la RFA , la T_a y el DPV alcanzaron valores superiores a los observados a 1.900m, la F_N fue menor. Si bien entre los 1.100 y 1.400m la oferta climática presentó variaciones significativas, no se observaron efectos de ésta sobre la F_N , E y g_s . Al comparar la F_N , E , g_s y C_i entre los 1.400 y 1.900m, los promedios fueron superiores a 1.900m, donde se registró menor RFA , T_a y DPV y mayor HR .

Comparación del intercambio gaseoso para tres momentos del día en la misma altitud. De acuerdo con los resultados de la Tabla 3, puede afirmarse que en cada altitud a las 09:00 horas del día se presentó la interacción de RFA , T_a ,

Tabla 2. Condiciones climáticas y de intercambio gaseoso, de cafetos sembrados en diferentes altitudes de la cuenca del río Chinchiná, durante dos ciclos de medición*.

	Ciclo 1						Ciclo 2					
	1.100m		1.400m		1.900m		1.100m		1.400m		1.900m	
	\bar{x}	C.V.	\bar{x}	C.V.	\bar{x}	C.V.	\bar{x}	C.V.	\bar{x}	C.V.	\bar{x}	C.V.
Condiciones climáticas												
RFA	893,60 a**	68,2	864,60 a	70,5	667,60 b	80,0	1.099,00 a	53,2	972,30 b	59,3	522,10 c	83,6
T_a	31,20 a	11,3	29,90 b	10,3	27,00 c	9,4	33,10 a	6,4	31,70 b	7,4	26,80 c	7,3
HR	61,70 b	13,2	62,00 b	12,6	63,60 a	8,8	53,70 c	12,1	56,90 b	19,2	65,60 a	16,3
DPV	1,70 a	38,3	1,60 b	37,7	1,40 c	21,0	2,40 a	19,4	2,10 b	31,1	1,30 c	37,5
Intercambio gaseoso												
F_N	3,97 b	48,5	4,51 a	50,4	4,62 a	50,9	4,24 b	51,9	4,41 b	45,0	5,38 a	38,0
E	1,07 a	56,5	1,15 a	52,4	1,07 a	55,6	1,37 b	54,8	1,34 b	47,5	1,51 a	47,3
g_s	0,07 a	91,8	0,08 a	66,1	0,08 a	61,9	0,06 b	53,5	0,06 b	72,4	0,21 a	147,5
C_i	256,80 a	25,9	229,80	b17,7	258,70 a	20,8	205,70 c	24,6	240,50 b	19,7	288,80 a	25,4

* Valores promedio de 240 repeticiones

** Promedios con la misma letra entre altitudes no presentan diferencias significativa (Duncan, 5%).

C.V. = coeficiente de variación.

Tabla 3. Condiciones climáticas y de intercambio gaseoso de plantas de café evaluadas en tres altitudes, durante tres períodos del día*.

		Altitud			Altitud			Altitud		
		1.100m			1.400m			1.900m		
		09:00	13:00	15:00	09:00	13:00	15:00	09:00	13:00	15:00
horas										
Condiciones climáticas										
<i>RFA</i>	\bar{X}	1.255,30a*	1.217,50a	523,90b	966,20b	1.202,30a	586,30c	894,10a	637,70b	209,20c
	C.V.	49,80	42,50	59,60	55,40	53,20	71,60	58,80	69,00	59,60
T_a	\bar{X}	32,10b	34,00a	31,60b	29,00c	32,30a	30,90b	27,00b	27,90a	25,70c
	C.V.	12,20	6,20	6,30	8,20	7,20	9,50	8,70	7,10	7,50
<i>HR</i>	\bar{X}	58,70a	59,10a	54,80b	63,70a	59,50b	55,50c	67,50a	65,90a	59,50b
	C.V.	15,90	12,60	13,40	17,70	12,60	15,50	11,40	11,70	13,40
<i>DPV</i>	\bar{X}	1,95b	2,19a	2,09a	1,45b	1,99a	2,04a	1,22b	1,34a	1,40a
	C.V.	37,10	27,30	29,10	42,00	28,30	31,90	33,10	28,90	25,70
Intercambio gaseoso										
F_N	\bar{X}	4,93a	4,08b	3,28c	6,13a	4,33b	2,97c	6,25a	5,25b	3,22c
	C.V.	34,90	60,40	49,50	32,50	40,50	43,20	35,00	33,10	50,20
<i>E</i>	\bar{X}	1,69a	1,21b	0,76c	1,62a	1,31b	0,81c	1,75a	1,18b	0,87c
	C.V.	37,80	57,10	52,60	34,20	42,10	60,70	36,10	50,70	60,50
g_s	\bar{X}	0,10a	0,06b	0,04c	0,11a	0,06b	0,04c	0,25a	0,10b	0,07b
	C.V.	69,80	55,10	71,20	51,40	53,50	43,80	139,20	81,50	60,20
C_i	\bar{X}	257,90a	219,20b	212,50b	252,70a	224,40b	228,80b	302,40a	253,40b	262,90b
	C.V.	30,10	22,80	23,50	17,80	16,80	19,70	22,30	25,40	19,90

* Valores promedio de 160 repeticiones.

** Promedios con la misma letra entre horas para una misma altitud, no presentan diferencias significativas (Duncan, 5%).

C.V. = Coeficiente de variación.

HR y *DPV*, más favorable para la fotosíntesis. Además, la disminución de la F_N en cada altitud entre las 09:00 y 13:00 horas estuvo asociada con un aumento significativo en la T_a . La reducción de la F_N y la *E* entre las 13:00 y 15:00 horas en cada altitud, se relacionó directamente con variaciones significativas en la *RFA*, la T_a y la *HR*. La g_s presentó un comportamiento similar al anterior entre las mismas horas, pero solamente a los 1.100 y 1.400m; mientras que la C_i no mostró cambios significativos entre las 13:00 y 15:00 horas en ninguna de las altitudes.

Comportamiento del intercambio gaseoso para el mismo momento del día en las tres altitudes.

Al comparar las condiciones climáticas y el intercambio gaseoso durante el mismo período

del día en las tres altitudes (Tabla 4), se observó que a las 09:00 horas a los 1.100m, la menor F_N estuvo asociada con valores de *RFA*, T_a y *DPV*, significativamente mayores a los registrados a los 1.400 y 1.900m. Sin embargo, las diferencias climáticas a esta hora, no tuvieron efectos significativos sobre la *E*, entre altitudes, ni sobre g_s y C_i entre los 1.100 y 1.400m. En el mismo período del día, los valores de F_N y *E* entre los 1.400 y 1.900m, no presentaron variaciones significativas a pesar de la disminución en la T_a y el *DPV* y al aumento en la *HR*, mientras que los de g_s y C_i se incrementaron significativamente.

A las 13:00 horas, la disminución significativa en las condiciones climáticas a 1.900m comparada con las condiciones observadas a los 1.400 y 1.100m estuvo asociada con aumen-

tos en F_N , g_s y C_i , mas no con variaciones en la E (Tabla 4).

A las 15:00 horas, la F_N no mostró variaciones significativas entre altitudes a pesar del cambio en la T_a ; sin embargo, a esta hora la C_i se incrementó al disminuir la T_a por efecto de la altitud (Tabla 4). El aumento de la g_s entre los 1.100 y 1.900m y entre los 1400 y 1.900m estuvo asociado con una disminución de la RFA , la T_a y el DPV , y con un aumento en la HR .

Intercambio gaseoso del café en las tres altitudes. A partir de los resultados de la Tabla 5, puede considerarse que la interacción entre la disminución en la RFA , la T_a y el DPV , y el incremento en la HR al ascender en altitud, favoreció la F_N . Cuando se relaciona la F_N a 1.100m con la de las otras dos altitudes, se

observa que esta variable se incrementa en un 9,8 y 22,0%, al ascender a 1.400 y 1.900m, respectivamente. Sin embargo, este aumento estuvo asociado solamente con un incremento significativo en la g_s y la C_i entre los 1.000 y los 1.900m. Al ascender de los 1400m a los 1900m, la F_N se incrementó en un 11,1%, variación que estuvo relacionada con un aumento significativo en la g_s y C_i .

Al comparar el rendimiento cuántico entre altitudes, éste tuvo incrementos del 86,3% entre los 1.900 y 1.100m y de 63,9% entre los 1.900 y 1.400m. Con relación a los 1.100 y 1.400m, la eficiencia en el uso del agua a los 1.900m se incrementó en un 12,5 y 18,8%, correspondientemente. El coeficiente transpiratorio fue mayor a 1.100m que a 1.400 y 1.900m, con reducciones del 22,3% y 22,2% al aumentar la altitud en cada caso (Tabla 6).

Tabla 4. Condiciones climáticas y de intercambio gaseoso de las plantas de café evaluadas durante tres momentos del día, en tres altitudes de la cuenca del río Chinchiná*.

		09:00horas			13:00horas			15:00horas		
		Altitud			Altitud			Altitud		
		1.100m	1.400m	1.900m	1.100m	1.400m	1.900m	1.100m	1.400m	1.900m
Condiciones climáticas										
RFA	\bar{x}	1.255,30a**	966,20b	894,10b	1.217,50a	1202,30a	637,70b	523,90a	586,30a	209,20b
	C.V.	49,80	55,40	58,80	42,50	53,20	69,00	59,60	71,60	59,60
T_a	\bar{x}	31,10a	29,00b	27,00c	34,00a	32,30b	27,90c	31,60a	30,90b	25,70c
	C.V.	12,20	8,20	8,70	6,20	7,20	7,10	6,30	9,50	7,50
DPV	\bar{x}	1,95a	1,45b	1,22c	2,19a	1,99b	1,34c	2,09a	2,04a	1,40b
	C.V.	37,10	42,00	33,10	27,30	28,30	28,90	29,10	31,90	25,70
HR	\bar{x}	58,70c	63,70b	67,50a	59,10b	59,50b	65,90a	54,80b	55,50b	59,50a
	C.V.	15,90	17,70	11,40	12,60	12,60	11,70	13,40	15,50	13,40
Intercambio gaseoso										
P_N	\bar{x}	4,93b	6,13a	6,25a	4,08b	4,33b	5,25a	3,28a	2,97a	3,22a
	C.V.	34,90	32,50	35,00	60,40	40,50	33,10	49,50	43,20	50,20
E	\bar{x}	1,69a	1,62a	1,75a	1,21a	1,31a	1,18a	0,76a	0,81a	0,87a
	C.V.	37,80	34,20	36,10	57,10	42,10	50,70	52,60	60,70	60,50
g_s	\bar{x}	0,10b	0,11b	0,25a	0,06b	0,06b	0,10a	0,04b	0,04b	0,07a
	C.V.	69,80	51,40	139,20	55,10	53,50	81,50	71,20	43,80	60,20
C_i	\bar{x}	257,90b	252,70b	302,40a	219,20b	224,40b	253,40a	212,50c	228,80b	262,90a
	C.V.	30,10	17,80	22,30	22,80	16,80	25,40	23,50	19,70	19,90

* Valores promedio de 160 repeticiones.

** Promedios con la misma letra entre altitudes no presentan diferencias significativas (Duncan, 0,05).

C.V. = Coeficiente de variación.

Tabla 5. Condiciones climáticas y de intercambio gaseoso de plantas de café, en tres altitudes de la cuenca del río Chinchiná*.

Condiciones climáticas								Intercambio gaseoso							
RFA		T_a		DPV		HR		F_N		E		g_s		C_i	
\bar{x}	CV	\bar{x}	CV	\bar{x}	CV	\bar{x}	CV	\bar{x}	CV	\bar{x}	CV	\bar{x}	CV	\bar{x}	CV
999,8	a*60,5	32,2	a 9,5	2,07	a 31,5	57,5	c 14,5	4,1	c 50,5	1,23	a 57,1	0,07	b 79,6	230,3	b 27,8
917,8	b 64,9	30,8	b 9,4	1,83	b 36,2	59,5	b 16,5	4,5	b 47,8	1,24	a 50,4	0,07	b 69,4	235,1	b 18,9
597,4	c 82,8	26,9	c 8,5	1,32	c 29,7	64,5	a 13,1	5,0	a 44,9	1,28	a 53,9	0,14	a 159,7	273,2	a 24,0

* Valores son el promedio de 480 repeticiones.

** Promedios con la misma letra entre altitudes no presentan diferencias significativas (Duncan, 5%).

C.V. = Coeficiente de variación.

Tabla 6. Relaciones de rendimiento cuántico (RC), eficiencia en el uso del agua (EUA) y coeficiente transpiratorio (CT) de plantas de café sembradas en tres altitudes. Valores son el promedio de 480 repeticiones.

Altitud	RC		EUA		CT	
	\bar{x}	C.V.	\bar{x}	C.V.	\bar{x}	C.V.
	(μmolCO ₂ μmol ⁻¹ fotones)		(gCO ₂ g ⁻¹ H ₂ O)		(gH ₂ Og ⁻¹ biomasa)	
1.100m	\bar{x}	0,0073b*	\bar{x}	0,0112b	\bar{x}	104,5a
	C.V.	95,8	C.V.	88,5	C.V.	102,6
1.400m	\bar{x}	0,0083b	\bar{x}	0,0106b	\bar{x}	81,3b
	C.V.	87,3	C.V.	62,2	C.V.	57,6
1.900m	\bar{x}	0,0136a	\bar{x}	0,0126a	\bar{x}	81,2b
	C.V.	69,8	C.V.	83,5	C.V.	88,9

* Promedios con la misma letra entre altitudes no presentan diferencias significativas (Duncan 0,05)

C.V. = coeficiente de variación.

La radiación y la temperatura son variables climáticas que influyen sobre la fijación del CO₂ atmosférico por los vegetales. En especies con metabolismo C3, la radiación solar muy alta afecta la eficiencia fotosintética, en el sentido de que su incremento determina saturación e inhibición de los fotosistemas que transforman la energía lumínica en la energía química requerida para la reducir el dióxido de carbono. Igualmente, en estas especies un aumento de la temperatura superior a 28°C, inhibe la actividad enzimática de Rubisco, lo que repercutirá negativamente en la tasa de asimilación de CO₂. Además, la alta temperatura favorece un mayor DPV, el cual afectará el potencial hídrico foliar y la apertura de los estomas limitando la transpiración.

El comportamiento del intercambio gaseoso en el gradiente altitudinal evaluado, donde las condiciones climáticas varían debido a la influencia de la nubosidad, la velocidad del viento y el efecto valle-montaña (10), muestra que a las 09:00 horas en cada altitud, ocurrió la interacción de elementos climáticos que favoreció una mayor F_N .

Al medio día, debido a la posición perpendicular del sol se presenta un incremento de la radiación que determina a su vez un incremento en la T_a que limita la fotosíntesis debido a que éste favorece el cierre de los estomas y por tanto, una menor difusión del CO₂ hacia el interior de la hoja. Esta variación climática y su efecto sobre el intercambio gaseoso se

registró a las 13:00 horas en las tres altitudes (Tabla 3).

A las 15:00 horas, a pesar de la disminución de la *RFA* en cada una de las altitudes, el mantenimiento de un alto *DPV* y la reducción en la *HR* fueron factores determinantes para que se presentaran menores valores de F_N y *E* con relación a los valores registrados al medio día (Tabla 3).

Al comparar el comportamiento de las condiciones climáticas para el mismo momento del día entre altitudes, se observó que a las 09:00 horas a 1.100m se registraron valores de *RFA*, T_a y *DPV* superiores a los considerados como óptimos para la fotosíntesis, condición que explica que a esta altitud la asimilación neta de CO_2 haya sido menor a la de las otras dos altitudes (Tabla 4). A las 13:00 horas la disminución de las condiciones climáticas a los 1.900m con relación a la de los 1.400 y 1.100m estuvo asociada inversamente con la F_N , la g_s y la C_i . Las diferencias de la F_N entre estas altitudes pueden ser el resultado del efecto fotoinhibitorio que ejercen la alta *RFA* y T_a sobre la actividad enzimática de Rubisco.

Una respuesta particular a destacar a las 13:00 horas, es que a los 1.100 y 1.400m aunque se presentaron niveles de *RFA* que podrían causar fotoinhibición de la fotosíntesis, ésta no mostró diferencias, lo que permite considerar que el café bajo ciertas condiciones ambientales exhibe características de planta adaptada al sol (altos niveles de radiación propios de bajas altitudes), en conjunto con los atributos de planta aclimatada a la sombra como lo indican Fahl *et al.*(4).

El que a las 15:00 horas aún con condiciones climáticas diferentes, principalmente de T_a , no se hayan presentado diferencias significativas en la F_N entre altitudes, permitiría considerar que el café puede activar un mecanismo de compensación de la inhibición

de la actividad enzimática de Rubisco por efecto del incremento de la radiación y la temperatura durante el día, que estaría relacionado con un aumento en la actividad de la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPC) (5).

En ambos ciclos de medición a 1.900m, hubo interacción de condiciones climáticas más favorable para F_N . Los estudios de la respuesta de la fotosíntesis a la *RFA* concluyen que la máxima asimilación neta de CO_2 se alcanza con valores cercanos a $600\mu\text{moles fotones m}^2 \text{s}^{-1}$ (1, 7, 17, 22, 25), como se observó a los 1.900m donde se registraron los valores más cercanos a este nivel de *RFA*. Igualmente, a esta altitud la T_a alcanzó un promedio cercano al considerado como el más favorable para la fotosíntesis del café (20 a 25°C), de acuerdo a lo señalado por Kumar y Tieszen (13). A partir del comportamiento del intercambio gaseoso, particularmente en el ciclo 2, se confirma que el café posee notable sensibilidad estomáica a cambios en el *DPV*, como lo indican Hernández *et al.* (9). En este ciclo la reducción en el *DPV* al aumentar la altitud, estuvo asociada con un incremento en la *E* y la g_s , lo que indica que el bajo valor de *DPV* favoreció una mayor apertura estomáica y en consecuencia un aumento en la asimilación neta de CO_2 .

De acuerdo con la respuesta de la fotosíntesis a las condiciones climáticas registradas en el ciclo 1 (Tabla 2), puede afirmarse que además de la *RFA*, la variación de la temperatura entre altitudes tuvo una influencia considerable sobre la F_N . Según estudios realizados por Nunes *et al.*(17), en café bajo condiciones controladas, el incremento en la temperatura por encima de 24°C favorece un aumento en la C_i . Esta afirmación puede tenerse en cuenta solamente para los resultados obtenidos en el ciclo 1, entre los 1.400 y 1.100m, mas no para aquellos entre los 1.400 y 1.900m y los 1.100 y 1.900m en el mismo ciclo, ni para los resultados del ciclo 2. Contrario

a lo indicado, el aumento en la T_a entre los 1.900 y 1.400m estuvo asociado con una reducción en la C_i .

En general, a través del gradiente altitudinal evaluado, las condiciones climáticas presentaron variaciones que influyeron significativamente sobre el intercambio gaseoso de la hoja del cafeto. A baja altitud, el alto nivel de radiación solar característico en estas zonas determinó incrementos en la T_a y en los valores de DPV , que limitaron la apertura estomática y por tanto, la difusión del CO_2 requerido para los procesos a partir de los cuales la planta sintetiza compuestos orgánicos para el crecimiento, desarrollo y acumulación de biomasa. En la medida que la planta se ubicó a mayor altitud, se observó que el intercambio gaseoso fue mayor en términos de ganancia neta de CO_2 , ya que al disminuirse la radiación y los efectos que esta variable ejerce sobre la T_a , el DPV y la HR , se facilitó la apertura de los estomas y la difusión de CO_2 hacia el cloroplasto para el proceso fotosintético.

Los resultados del rendimiento cuántico y de la eficiencia en el uso del agua entre altitudes, permiten afirmar que a mayor altitud el café utiliza más eficientemente la RFA para los procesos fotoquímicos del ciclo de reducción del CO_2 y asimila mayor cantidad de CO_2 por unidad de agua transpirada. La mayor eficiencia en el uso del agua a 1.900m, se debió más a la alta tasa de fotosíntesis que a las variaciones en la E , debido a que esta última variable no presentó cambios significativos entre altitudes (Tabla 5). Igualmente, a mayor altitud se observó que el coeficiente de transpiración fue menor, situación que representa un menor gasto energético para la planta.

Puede considerarse que a 1.900m, la interacción de los factores climáticos que influyen sobre la fotosíntesis permite una mayor

asimilación neta de CO_2 , en comparación con la que se alcanza bajo las condiciones climáticas a menores altitudes (1.100 y 1.400m). Los resultados de F_N del experimento están en concordancia con lo observado por Nutman (18), quien considera que la fotosíntesis del café en condiciones de campo se incrementa con una moderada intensidad lumínica (condiciones de alta montaña), en comparación con la saturación que ésta puede presentar bajo condiciones de alta intensidad lumínica (condiciones de baja altitud). Yamaguchi y Friend (25), consideran que la F_N del café es mayor cuando aumenta la radiación y, que la máxima fotosíntesis se alcanza en plantas adaptadas al sol. Esto equivaldría a decir que de acuerdo a las condiciones de radiación a baja altitud es de esperarse que allí la F_N sea mayor, respuesta que no fue la observada en este experimento, ya que a 1.100m, por el contrario, la alta RFA registrada estuvo asociada con una F_N menor a la de las otras altitudes.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación se llevó a cabo en el marco del proyecto 2251-07-002-93 cofinanciado por COLCIENCIAS y la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia.

LITERATURA CITADA

1. BIERHUIZEN J., F.; NUNES M., A.; PLOEGMAN, C. Studies on productivity of coffee. II. Effect of soil moisture on photosynthesis and transpiration of *Coffea arabica* L. Acta Botanica Neerlandica 18:367-374. 1969.
2. DECKER, J. P.; TIO, M. A. Photosynthetic surges in coffee seedlings. Journal of the Agriculture of the University of Puerto Rico 43:50-55. 1959.
3. ELHERINGER, J. R.; COOK, C. S. Photosynthesis in *Encelia farinosa* Gray in response to decreasing leaf water potential. Plant Physiology 75:688-693. 1984.

4. FAHL, J. I.; CARELLI, M. L. C.; VEGA, J.; MAGALHÃES, A.C. Nitrogen and irradiance levels affecting net photosynthesis and growth of young coffee plants *Coffea arabica* L. *Journal of Horticultural Science* 69:161-169. 1994.
5. FARQUHAR, G. D.; HUBICK, K. T.; CONDON, A. G.; RICHARDS, R. A. Carbon isotope fractionation and plant water use efficiency. *In*: RUNDEL, P.W. ; EHLERINGER JR., NAGY, K. A. (eds.). *Stable isotopes in ecological research*. New York, Springer-Verlag, 1988. p. 21-40. (Ecological Studies Vol. 68).
6. FEDERACIÓN NACIONAL DE CAFETEROS DE COLOMBIA. BOGOTÁ. COLOMBIA; CENTRO NACIONAL DE INVESTIGACIONES DE CAFÉ. Anuario meteorológico cafetero 1996. Chinchiná, Cenicafé, 1997. 476 p.
7. FRIEND, D.J.C. Shade adaptation of photosynthesis in *Coffea arabica*. *Photosynthesis Research* 5:325-334. 1984.
8. HALL, N.P.; KEYS, A.J. Temperature dependence of the enzymic carboxylation and oxygenation of ribulose 1,5-bisphosphate in relation to effects of temperature on photosynthesis. *Plant Physiology*. 72:945-948. 1983.
9. HERNÁNDEZ, A. DEL P.; COCK, J.H. ; EL-SHARKAWY, M. A. The response of leaf gas exchange and stomatal conductance to air humidity in shade-grown coffee, tea and cacao plants as compared with sunflower. *Revista Brasileira de Fisiología Vegetal* 2:155-161. 1989.
10. JARAMILLO R., A. Características climáticas de la zona cafetera. *In*: CENTRO NACIONAL DE INVESTIGACIONES DE CAFÉ – CENICAFÉ. CHINCHINÁ. COLOMBIA. Tecnología del cultivo del café. Chinchiná, Cenicafé, 1986. p.7-55.
11. JENSEN, R. G. Ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase: mechanisms, activation and regulation. *In*: DENNIS, D.T.; TURPIN, D.H. (eds). *Plant physiology, biochemistry and molecular biology*. New York, Longman Scientific & Technical, 1990. p. 224-238.
12. KANECHI, M.; UCHIDA, N.; YASUDA, T.; YAMAGUCHI, T. Water stress effects of *Coffea arabica* L. under different irradiance conditions. *In*: Colloque Scientifique International sur le Café, 16. Kyoto, Avril 9-14, 1995. Paris, ASIC, 1995. p. 520-527.
13. KUMAR, D.; TIESZEN, L.L. Some aspects of photosynthesis and related processes in *Coffea arabica*. *Kenya Coffee* 41:309-315.1976.
14. KUMAR, D.; TIESZEN, L.L. Photosynthesis in *Coffea arabica*. I. Effects of light and temperature. *Experimental Agriculture* 16:13-19. 1980.
15. KUMAR, D.; TIESZEN, L.L. Photosynthesis in *Coffea arabica*. II. Effects of water stress. *Experimental Agriculture* 16:21-27. 1980b.
16. LÓPEZ R., J. C. Comportamiento fotosintético diario de la hoja del cafeto (*Coffea arabica* L.) cv. Colombia. *In*: CENTRO NACIONAL DE INVESTIGACIONES DE CAFÉ. CENICAFÉ. Informe anual de labores de la Disciplina de Fisiología Vegetal 1998-1999. Chinchiná, Cenicafé, 1999. p. 119.
17. NUNES, M. A.; BIERHUIZEN, J. F.; PLOEGMAN, C. Studies on productivity of coffee. I. Effect of light, temperature and CO₂ concentration on photosynthesis of *Coffea arabica*. *Acta Botánica Neerlandica* 2:93-102. 1968.
18. NUTMAN, J. F. Studies of the physiology of *Coffea arabica*. I. Photosynthesis of coffee leaves under natural conditions. *Annals of Botany* 1:353-367. 1937.
19. NUTMAN, J. F. Studies of the physiology of *Coffea arabica*. II. Transpiration rates of whole trees in relation to natural environment conditions *Annals of Botany* 5:59-81. 1941.
20. SAMBONGI, K.; YASUDA, T.; YAMAGICHI, T. Effect of shading on photosynthesis of *Coffea arabica* L. *Japanese Tropical Agriculture* 30:149-152. 1986.
21. SESTAK, Z.; CATZKY, J.; JARVIS, P. G. *Plant photosynthetic production manual of methods*. The Hague, W. Junk N.V., 1971. 818 p.
22. SONDAL, M. R.; CROCOMO, O. J.; SODEK, L. Measurements of ¹⁴C incorporation by illuminated intact leaves of coffee plants from gas mixtures containing ¹⁴CO₂. *Journal of Experimental Botany* 27:1187-1195. 1976.

23. TIO, M.A. Effect of light intensity on the rate apparent photosynthesis in coffee leaves. Journal of the Agriculture of the University of Puerto Rico 46:159-66. 1962.
24. VON CAEMMERER, S.; FARQUHAR G., C. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and gas exchange of leaves. Planta 153:376-378. 1981.
25. YAMAGUCHI, T.; FRIEND D., J., C. Effect of leaf age and irradiance on photosynthesis of *Coffea arabica*. Photosynthetica 13(3):271-278. 1979.