

INTERCAMBIO GASEOSO EN *Cordia alliodora*, *Alnus acuminata* Y *Pachira quinata* EN COLOMBIA

Angela María Castaño Marín*, Héctor Alberto Chica Ramírez**, Diego Obando Borilla***,
Néstor Miguel Riaño Herrera****

RESUMEN

CASTAÑO M., A. M.; CHICA R., H. A.; OBANDO B. D.; RIAÑO H. N. M. Intercambio gaseoso en *Cordia alliodora*, *Alnus acuminata* y *Pachira quinata* en Colombia. Revista Cenicafé 63 (1): 93-110. 2012

En *Cordia alliodora*, *Alnus acuminata* y *Pachira quinata* se evaluaron en el campo las relaciones entre la fotosíntesis o asimilación neta de CO_2 (A) con las variables transpiración (E), conductancia estomática (g_s), radiación fotosintéticamente activa (RFA), temperatura de la hoja (T_L) y déficit de presión de vapor de aire (DPV). La fotosíntesis tuvo un comportamiento asintótico con el aumento de g_s en *C. alliodora* y fue lineal con plato en *A. acuminata*. Para *P. quinata* igualmente fue lineal. Los modelos en tres dimensiones A frente a T_L versus RFA , mostraron una asimilación máxima (Am) para *C. alliodora* de $20,41 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, a $26,5^\circ\text{C}$ y $1.350 \mu\text{mol}(\text{fotones})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$. En *A. acuminata* la Am ($24,13 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) se alcanzó a $25,54^\circ\text{C}$ y $1.954,6 \mu\text{mol}(\text{fotones})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$. En *P. quinata* la Am ($13,0 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) se registró con $1.192 \mu\text{mol}(\text{fotones})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, pero para el rango de datos de T_L no fue posible determinar un valor de temperatura de saturación. Al evaluar la asimilación frente al DPV versus RFA , se encontró que en *C. alliodora* se alcanzó una Am ($26,89 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) con un ambiente saturado de humedad ($DPV=0,0\text{mb}$) a $1.320 \mu\text{mol}(\text{fotones})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, en *A. acuminata*, la Am ($22,24 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) se alcanzó con $8,21\text{mb}$ de DPV y $1.418 \mu\text{mol}(\text{fotones})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, y en *P. quinata* la Am ($16,55 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) se alcanzó a $1.276 \mu\text{mol}(\text{fotones})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, sin influencia del DPV en la Am alcanzada para el rango de datos analizados en esta especie. La significancia estadística ($p < 0,0001$) de los parámetros evaluados permite que los valores asociados puedan 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 de agua, temperatura de la hoja, radiación fotosintéticamente activa.

ABSTRACT

The relationships between photosynthesis or CO_2 assimilation (A) and the variables transpiration (E), stomatal conductance (g_s), photosynthetically active radiation (PAR), leaf temperature (T_L) and air vapor pressure deficit (VPD) were evaluated in *Cordia alliodora*, *Alnus acuminata* and *Pachira quinata* under field conditions. Photosynthesis showed an asymptotic behavior with the increase of g_s in *C. alliodora* and it was linear with plateau in *A. acuminata*. *P. quinata* was also linear. The tridimensional models A vs. T_L versus PAR showed a maximum absorption (Ma) for *C. alliodora* $20.41 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ at 26.5°C and $1.350 \mu\text{mol}(\text{photons})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$. In *A. acuminata* the Ma ($24.13 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) was reached at 25.54°C and $1,954.6 \mu\text{mol}(\text{photons})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$. In *P. quinata* the Ma ($13.0 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) was reached at $1.192 \mu\text{mol}(\text{photons})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, but it was not possible to determine a saturation temperature value for the data range of T_L . In assessing the assimilation of VPD vs. PAR , *C. alliodora* showed a Ma ($26.89 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) with a saturated humidity atmosphere ($VPD = 0.0\text{mb}$) at $1.320 \mu\text{mol}(\text{photons})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, in *A. acuminata* the Ma ($22.24 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) was reached with VPD and 8.21mb of $1.418 \mu\text{mol}(\text{photons})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, and in *P. quinata* the Ma ($16.55 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) was reached at $1.276 \mu\text{mol}(\text{photons})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ without the influence of VPD on the Ma reached for the range of data analyzed in this species. Statistical significance ($p < 0.0001$) of the evaluated parameters allows using the associated values to feed the growth and carbon sequestration model CREFT V 2.0

Keywords: Stomatal conductance, water vapor pressure deficit, leaf temperature, photosynthetically active radiation.

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

** Ingeniero Agrónomo MSc. Centro de Investigación de la Caña de Azúcar de Colombia (Cenicaña). Valle del Cauca, Colombia.

*** Ingeniero Forestal. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Palmira, Colombia.

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

La fotosíntesis es el proceso por el cual las plantas verdes, las algas y algunas bacterias utilizan la energía lumínica, el dióxido de carbono y el agua para generar carbohidratos, los cuales son la base de su crecimiento, desarrollo y reproducción. Aproximadamente el 50% de la materia seca de las plantas está compuesta de carbono fijado en la fotosíntesis, por lo tanto es vital para el crecimiento y sostenimiento de todas las plantas y, en general, para la vida en la Tierra (15). El proceso fotosintético es el principal responsable de la fijación de carbono de la atmósfera, lo cual resalta la importancia de los bosques naturales y las plantaciones forestales como grandes sumideros de CO₂, más aun cuando la Tierra se enfrenta ante un evidente cambio climático ocasionado en gran parte por el calentamiento global que causan los gases efecto invernadero, como el dióxido de carbono.

Globalmente la década de 1990 y particularmente el año 1998, han sido registrados como los años más calientes desde 1861. Estimaciones recientes de la NASA y el *National Climatic Data Center* muestran que 2005 y 2010 fueron los años más calurosos del planeta desde que las mediciones instrumentales fiables están disponibles a partir de finales del siglo XIX, superando a 1998 por unas centésimas de grado (20). La temperatura medida por sondas atmosféricas en los primeros 8 km sobre la superficie, desde 1950, muestra incrementos del orden de 0,1°C por década. A partir de 1979, los datos recolectados por satélites y sondas atmosféricas muestran que la temperatura global en los mismos 8 km ha cambiado +0,5±0,1°C por década, pero el promedio de la temperatura superficial se ha incrementado significativamente en +0,15±0,05°C por década, principalmente en las regiones tropicales y subtropicales (14). El dióxido de carbono (CO₂) se ha

incrementado en un 31% desde 1750. La tasa de incremento ha sido de 1,5 ppm año⁻¹[μmol(CO₂)mol⁻¹(aire)] en las dos décadas pasadas. Esta concentración no había sido incrementada a esa tasa durante los últimos 420.000 años y menos durante los últimos 20.000.000 de años. Alrededor de las tres cuartas partes de las emisiones antropogénicas de CO₂ a la atmósfera, durante los pasados 20 años, son debidas a la quema de combustibles fósiles, la restante tercera parte se debe a cambios en el uso del suelo, especialmente a la deforestación (14). Estimaciones recientes indican que si se mantiene el ritmo de aumento, para el año 2100 el CO₂ ambiental alcanzará valores de 540 – 970 ppm [μmol(CO₂)mol⁻¹(aire)] (6, 7, 8, 9,12, 14, 23).

La captación de CO₂ por los ecosistemas vegetales terrestres constituye un componente importante en el balance global de carbono. A escala mundial se considera que la biósfera terrestre fija cerca de 2.000.000 toneladas de CO₂ por año, valor resultante de la pequeña diferencia entre la absorción fotosintética de CO₂ y las pérdidas por respiración, por descomposición de la materia orgánica y por perturbaciones de diferente naturaleza. A este valor se le denomina producción neta de la biósfera (PNB), y es la cantidad que a largo plazo queda almacenada en el sumidero.

El CO₂ secuestrado por las plantas es el resultado de las diferencias entre el CO₂ atmosférico absorbido durante el proceso de la fotosíntesis y el CO₂ emitido a la atmósfera durante la respiración. Esta diferencia es convertida en biomasa y suele oscilar entre el 45%-50% del peso seco de la planta. Por lo tanto, mientras el crecimiento esté activo, la vegetación natural, los cultivos agrícolas y las plantaciones forestales se convierten en los sumideros de carbono.

Teniendo esto en cuenta, la agricultura se puede convertir en un mecanismo efectivo para mitigar el incremento del CO₂ atmosférico (27).

Dentro de la búsqueda de estrategias que ayuden a mitigar efectos del cambio climático como el calentamiento global, por gases como el CO₂, se han desarrollado modelos computacionales que predicen la interceptación de carbono de algunas especies de plantas. Uno de estos modelos es el CREFT “modelo de crecimiento y captura de carbono para especies forestales en el trópico”, el cual es una herramienta diseñada en Colombia, 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) (22).

Dentro de las especies que se han trabajado en el desarrollo del modelo CREFT, se encuentran *Cordia alliodora*, *Alnus acuminata* y *Pachira quinata*.

El nogal cafetero (*C. alliodora*) es una de las especies más importantes en áreas de reforestación en el país, y es utilizada principalmente en la zona cafetera en asocio con café (*Coffea arabica* L.) para establecimiento de sombrío y aprovechamiento comercial de su madera. Crece desde el norte de México hasta Paraguay, sur de Brasil y el norte de Argentina, y está ampliamente distribuido en

las islas del Caribe. Esta especie se adapta mejor en zonas de bosque húmedo tropical y bosque muy húmedo tropical, donde el rango de la precipitación media anual es desde 1.000 a 4.000 mm y la temperatura media anual es de 25,0°C. El rango altitudinal del nogal se extiende desde casi el nivel del mar, en varios países, hasta una elevación de 1.900 metros en zonas altas de Colombia (1).

A. acuminata, conocido como aliso o cerezo en Colombia, es una especie importante para la recuperación de cuencas hidrográficas, además de tener un gran potencial en la producción de madera. Esta especie es ampliamente distribuida en América en zonas de media y alta montaña, desde México hasta el norte de Argentina, en Colombia se encuentra en las cordilleras Central y Oriental. Puede plantarse con altitudes entre 1.600 y 3.200 m, con una temperatura media anual entre 4 y 18°C tolerando temperaturas máximas de 27,0°C (2).

La ceiba tolua (*P. quinata*) crece naturalmente en el sur de Honduras, al oeste de Nicaragua y Costa Rica, en la zona central de Panamá, en Venezuela y al Norte y Este de Colombia. Su rango altitudinal está entre los 0 y 400 m, con precipitaciones medias entre 800 y 3.000 mm anuales y temperatura promedio anual de 27,5°C. Es una especie muy apreciada por su durabilidad y facilidad para trabajarla (29).

El objetivo de este estudio fue cuantificar y determinar para estas tres especies nativas la fotosíntesis (Asimilación (*A*) y Respiración oscura (*Rd*)) y su relación con la transpiración (*E*), la Radiación Fotosintéticamente Activa (*RFA*), la conductancia estomática (*gs*), la concentración de CO₂ intercelular (*Ci*), la temperatura de la hoja (*T_l*) y el déficit de presión de vapor de agua (*DPV*). Los valores hallados actualizarán y alimentarán

la base de datos del CREFT V. 0.2., y junto con otras variables no analizadas en este artículo, como el índice de área foliar (*IAF*), arquitectura de la planta, volumen de árboles, distribución y pérdida de biomasa, son la base para las predicciones que arroja el modelo. Adicionalmente, los resultados de esta investigación contribuirán a la alimentación de parámetros fisiológicos que podrán ser incluidos en planes de establecimiento de estas especies al utilizar agricultura de precisión, la cual podría aumentar los beneficios económicos y reducir el impacto ambiental.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para cada una de las especies estudiadas se realizaron evaluaciones entre los años 2009 y 2011, en su hábitat natural en los siguientes sitios: *Cordia alliodora* en la finca La Chinita en zona del proyecto Procuencia, ubicada en la vereda San Peregrino, perteneciente al municipio de Manizales departamento de Caldas, con latitud 5° 06' N y 75° 56' W. *Alnus acuminata* en el sector de Sabinas, municipio de Manizales, con latitud 5° 02' N y longitud 75° 25' W, a 2.485 m.s.n.m. *Pachira quinata* en predios comerciales de la Reforestadora Monterrey, en el municipio de Zambrano, departamento de Bolívar, con latitud N 09°43'03,6" y longitud W 74°51'13,5", a 5 m de altitud.

Se realizaron curvas diarias de fotosíntesis y respiración, mediante el equipo portátil de intercambio gaseoso, LCI - ADC BioScientific Ltd, el cual calcula los valores de g_s , C_i , T_L , RFA , E , entre otras variables. Para las mediciones se escogieron tres árboles por especie, con más de 3 años de edad, cada hora se escogieron aleatoriamente tres hojas maduras de la parte media de cada árbol donde se registraron cinco datos por hoja (45 datos por especie). Las mediciones se realizaron entre las 4:30 a.m. y las 9:00 p.m., durante 3 días consecutivos.

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

$$DPV = e_s - e_a \quad \langle\langle 1 \rangle\rangle$$

Donde:

e_a = Presión de vapor actual (mb)

e_s = Presión de vapor a saturación (mb), que se calcula como se indica en la Ecuación <<2>>

$$e_s = 6,1403 + 0,4057t + 0,0196t^2 + 0,00002t^3 + 0,000007xt^4 \quad \langle\langle 2 \rangle\rangle$$

Donde:

t = Temperatura media del aire (°C)

Análisis de las variables. Se calcularon los parámetros de Am , RFA y ε , ajustando los datos de asimilación de CO_2 y RFA mediante el modelo por descrito en la Ecuación <<3>> (13).

$$A = (Am + Rd) \left(1 - e^{-\frac{\varepsilon RFA}{Am + Rd}} \right) - Rd \quad \langle\langle 3 \rangle\rangle$$

Donde:

A : Asimilación neta de CO_2 en hojas individuales ($\mu\text{mol}(CO_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)

Am : Asimilación máxima de CO_2 como la asíntota de la regresión que describe la relación entre la radiación fotosintéticamente activa (RFA) y la asimilación instantánea de CO_2 en hojas individuales ($\mu\text{mol}(CO_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)

Rd : Respiración oscura ($\mu\text{mol}(CO_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)

ε : 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_2 en hojas individuales)

Las demás relaciones empíricas de dos variables se hicieron ajustando modelos no lineales con el algoritmo de Levenberg-

Marquardt (18), utilizando Sigmaplot 10. Los modelos ajustados se muestran en la Tabla 1.

Se asoció la asimilación con las variables temperatura de la hoja (T_L) y radiación fotosintéticamente activa (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, según la Ecuación <<4>>:

$$f = y_0 + ax + by + cx^2 + dy^2 \quad \ll 4 \gg$$

Para obtener los máximos se igualaron las derivadas parciales a cero, como lo indica la Ecuación << 5>>, calculando los puntos críticos y después se reemplazaron en la función original.

$$\begin{aligned} \frac{\partial f}{\partial x} &= a + 2cx = 0 \\ \frac{\partial f}{\partial y} &= b + 2dy = 0 \end{aligned} \quad \ll 5 \gg$$

En el caso de *A. acuminata* la relación entre la asimilación, la RFA y T_L se ajustó mediante el modelo gaussiano bivariado (Ecuación <<6>>).

$$f = ae \left[-0,5 \left(\frac{x-x_0}{b} \right)^2 - 0,5 \left(\frac{y-y_0}{c} \right)^2 \right] \quad \ll 6 \gg$$

Donde

A : Asimilación máxima

X_0 : Temperatura óptima

Y_0 : Radiación óptima

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

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 (13), la cual relaciona algunos parámetros generados en mediciones de hojas individuales con el IAF , la RFA y el coeficiente de extinción de la luz, k (Ecuación <<7>>), para obtener una estimación aproximada del valor de la asimilación instantánea de CO_2 en la planta completa.

$$A_p = \frac{Am}{k} \ln \left(\frac{Am + \epsilon k RFA}{Am + \epsilon k RFA e^{-kIAF}} \right) AFT \quad \ll 7 \gg$$

Donde:

A_p : Asimilación instantánea de CO_2 en la planta completa ($\mu\text{mol}(CO_2) \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)

Am : Asimilación máxima como la asíntota de la regresión que describe la relación entre la RFA y la asimilación instantánea de CO_2 en hojas individuales ($\mu\text{mol}(CO_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)

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_2 en hojas individuales ($\mu\text{mol}(CO_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)

k : Coeficiente de extinción de la luz

IAF : Índice de área foliar (parámetro que ingresa al modelo en función del tiempo térmico)

AFT : Área foliar total (m^2)

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Comportamiento de la asimilación de CO_2 , la respiración y la transpiración a través del día. En las tres especies forestales la asimilación aumentó desde las primeras horas de la mañana, presentando los máximos valores alrededor de las 11:00 am para *C. alliodora* y *P. quinata* y a las 9:00 am para *A. acuminata*, con asimilaciones en las tres especies entre 17 y 25 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Figura 1).

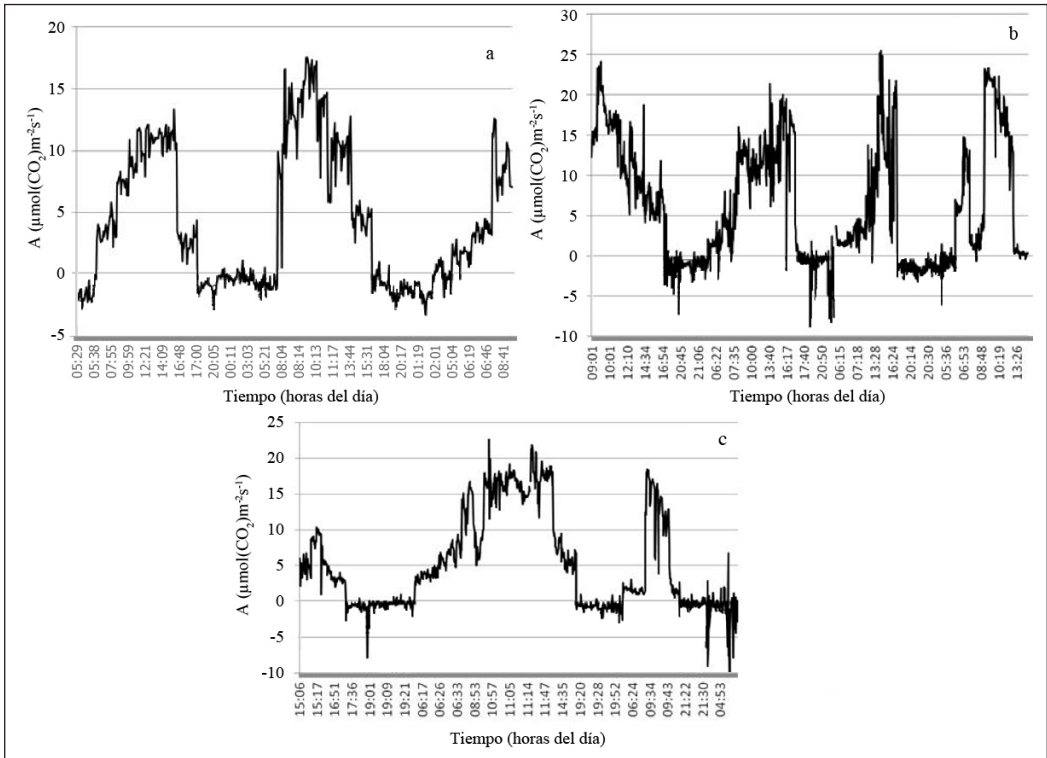


Figura 1. Comportamiento diario de la fotosíntesis en a. *C. alliodora*; b. *A. acuminata*; c. *P. quinata*.

El hecho por el cual la fotosíntesis en hojas bien expuestas a la luz aumenta desde las primeras horas de la mañana hasta alcanzar un máximo y disminuir posteriormente durante el resto del día o recuperarse parcialmente avanzada la tarde, es el resultado de un efecto complejo de la interacción de muchos factores internos y externos (28). Este fenómeno es común en plantas superiores y es un efecto principalmente del cierre estomático que causa el *DPV* (5). En un estudio en Islas Canarias en la especie forestal *Persea indica*, se demostró que en días con alto *DPV* se reflejaban dos valores pico de *A*, uno al final de la mañana y otro en la tarde con depresión al medio día (11). Otro factor físico influyente es la exposición de la planta a intensidades lumínicas y a temperaturas

superiores a las de saturación (3). Por otro lado, los factores bioquímicos también podrían ser responsables en la disminución de la tasa fotosintética del medio día. Una disminución en la eficiencia, expresada en el parámetro de fluorescencia de la clorofila *Fv/Fm*, fue paralela a la depresión del mediodía de *A* y *gs* (4).

La transpiración en las tres especies se incrementó a medida que avanzaba el día, alcanzando valores máximos alrededor del mediodía y decreció totalmente alrededor de las 5:00 pm (Figura 2). Este comportamiento puede explicarse ya que el proceso de transpiración es también conducido y regulado por los estomas. Dentro de la hoja, el agua que se encuentra rodeando las células del

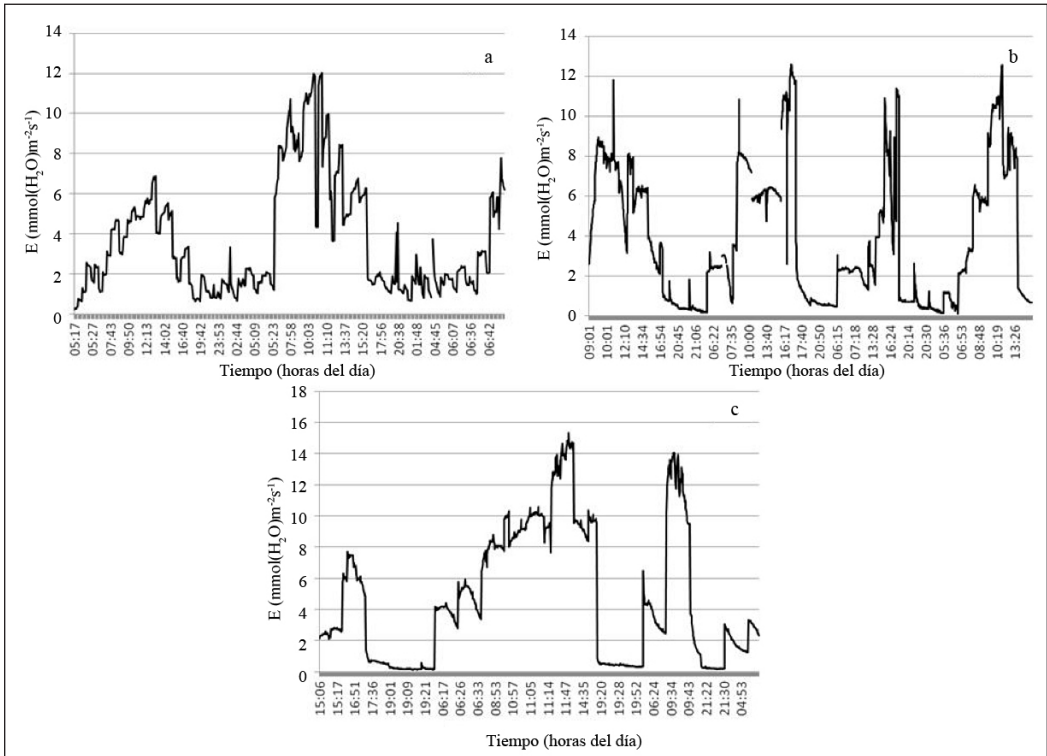


Figura 2. Comportamiento diario de la transpiración en **a.** *C. alliodora*; **b.** *A. acuminata*; **c.** *P. quinata*.

mesófilo se evapora y difunde hacia los espacios intercelulares que existen en el parénquima. Si los estomas están abiertos, la diferencia de presión de vapor provoca la pérdida de vapor de agua hacia la atmósfera. Las moléculas de CO_2 siguen esta misma ruta pero con una dirección contraria, marcando la condición de simultaneidad del proceso de fotosíntesis y transpiración (21).

Relación entre la fotosíntesis y la radiación fotosintéticamente activa. En las tres especies la relación entre la asimilación de CO_2 y la *RFA* está dada por un modelo exponencial asintótico, en el cual la máxima asimilación se alcanza siguiendo un comportamiento logarítmico (Figura 3) el cual implica que en la medida que la *RFA* es superior al

punto de compensación de luz, la tasa de fotosíntesis se va haciendo menor hasta llegar al nivel máximo (*Am*), a partir del cual hay saturación lumínica y la fotosíntesis se estabiliza. En el caso de *C. alliodora* la *Am* tuvo un valor de $14,0 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, este mismo valor lo encontraron López *et al.* (16) al evaluar las características fotosintéticas en esta especie. El valor de *RFA* en el que la fotosíntesis neta es máxima se denomina punto de saturación de luz. Los valores de radiación de saturación (valor de la *RFA* requerido para alcanzar el 99% de la asimilación máxima), de la asimilación para cada especie se presentan en la Tabla 2 y corresponden a 586, 1.108 y $813 \mu\text{mol}(\text{fotones})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para *C. alliodora*, *A. acuminata* y *P. quinata*, respectivamente.

Después del punto de asimilación máxima no hay aumento en la fotosíntesis por más que aumente la *RFA*.

Existe entonces una rápida respuesta a la luz o una mayor eficiencia en la utilización de la radiación por los cloroplastos con bajos niveles de *RFA*; esta tasa de cambio en la fase inicial equivale al rendimiento cuántico (ϵ), con valores de 0,08 para *C. alliodora* y 0,05 para las otras dos especies. Quiere decir por ejemplo, para el caso de *A. acuminata* que, por cada μmol de fotones la especie asimila $0,05 \mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. En un estudio para determinar diferencias en las tasas de asimilación de tres especies (*P. fortunei*, *A. acuminata* y *G. robusta*) en Kenia, se encontró para *A. acuminata* una eficiencia cuántica de 0,031 (19).

Relación entre la fotosíntesis y la conductancia estomática. En *C. alliodora* la relación entre la asimilación y la conductancia estomática está descrita por un modelo exponencial asintótico (Figura 3b) en el que inicialmente se nota una rápida respuesta de la fotosíntesis al aumentar g_s , luego esta reacción se hace más lenta hasta alcanzar un máximo valor de asimilación de $21,89 \mu\text{moles de CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a $1 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (conductancia de saturación), a partir del cual no hay respuesta al incremento de g_s .

En *A. acuminata* esta misma respuesta frente a la conductancia está dada por una relación lineal con platoó (Figura 3d). Ésta se caracteriza porque la asíntota se alcanza en un punto de discontinuidad (conductancia de saturación alcanzada a los $0,655639 \text{ moles de H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) a partir del cual no aumenta la asimilación. La tasa de incremento lineal equivale a $3,9 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ por cada décima parte de una $\text{mol de H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ que aumente la conductancia estomática.

En *P. quinata* se observó una relación lineal para el rango de datos tomados durante los 3 días de medición. La pendiente de la línea recta que asocia estas dos variables fue de 0,9 lo cual significa que para el rango de datos analizados la asimilación aumenta $0,9 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ por $1 \text{ mol}(\text{H}_2\text{O}) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ que aumente la conductancia estomática.

Smart y Robinson (25) resumen el efecto de las condiciones ambientales en el comportamiento estomático, en que los estomas se abren y se cierran como respuesta a la radiación. El aumento que se produce en las primeras horas de la mañana se debe principalmente a la luz (17). A medida que avanza el día la planta transpira, y cuando es incapaz de traslocar el agua suficiente desde las raíces para satisfacer las tasas de transpiración, cerrará parcial o totalmente los estomas. Avanzada la tarde, si las condiciones ambientales vuelven a ser propicias, la planta abrirá de nuevo los estomas. Pero en cualquier caso, al atardecer como consecuencia de la caída de la luz, éstos se cerrarán y permanecerán así durante toda la noche.

El flujo de agua a través de la planta responde entonces a dos ambientes distintos. Por un lado, el ambiente aéreo a que está expuesta la hoja y que puede ser definido en términos de radiación, temperatura, diferencia de presión de vapor, contenido de CO_2 y condición de la capa límite. Por otro lado, las raíces comúnmente generan señales de estrés hídrico, las que sumadas a las señales en la conductividad hidráulica del xilema también controlan la pérdida de agua por la hoja (26).

Respuesta de la fotosíntesis a la relación E/DPV. En las tres especies forestales la respuesta de la asimilación frente a la relación de la transpiración con el déficit de presión de vapor de agua está

explicada por el modelo lineal con platoó (Figura 4 a, c y e). En su fase inicial la asimilación se incrementa linealmente a medida que el cociente de esta relación es mayor, alcanzando su máxima asíntota a los 0,53; 0,81 y 0,61 moles de H₂O de transpiración por cada milibar de DPV para *C. alliodora*, *A. acuminata* y *P. quinata*, respectivamente. En otras palabras, la asimilación se incrementa en 34,58; 31,56 y 22,15 $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ por cada unidad de la relación E/DPV para cada especie, respectivamente.

Relación entre la asimilación y la concentración de CO₂ intercelular. En las tres especies la relación entre la asimilación de CO₂ y C_i está dada por un modelo exponencial decreciente (Figura 4 b, d y f), en el cual a medida que la concentración intercelular de CO₂ se incrementa, la asimilación se hace menor hasta el punto en el que se detiene la fotosíntesis. En muchas especies de plantas la apertura de estomas es inversamente proporcional a la concentración de CO₂ interno, tanto en condiciones de luz y oscuridad, el incremento de CO₂ a nivel intercelular causa el cierre, mientras que su disminución induce la apertura de los estomas, permitiendo la asimilación de carbono por la planta (24). Sin embargo, los estomas responden al CO₂ tanto en la luz como en la oscuridad, lo cual deja claro que la respuesta no depende únicamente de la fotosíntesis.

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 es exponencial decreciente; en las Figura 5 a, c y e se observa que a medida que el DPV se incrementa para las tres especies forestales, los valores de conductancia estomática se reducen, hasta que finalmente no hay respuesta.

Relación entre la transpiración y la conductancia estomática. En las especies *C. alliodora* y *A. acuminata* para el rango de datos observados, el comportamiento de la transpiración con respecto a la conductancia estomática está explicado por el modelo exponencial (Figura 5 b y d). A medida que aumenta la conductancia estomática también se incrementa la transpiración.

En *P. quinata* la relación entre estas dos variables presenta un modelo exponencial asíntótico. En esta especie se alcanza un valor máximo de transpiración de 11,67 milimoles de agua a una conductancia de saturación equivalente a 1,12 $\text{mol}(\text{H}_2\text{O})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, después de este valor de g_s , la transpiración no presenta respuesta positiva al incremento de la conductancia estomática (Figura 5f).

La importancia de relacionar estas dos variables radica en que a partir del conocimiento del valor de una, se podría conocer el valor de la otra, ya que a veces es dificultoso realizar mediciones directas en el campo de alguna de estas variables, especialmente de la transpiración.

En las relaciones tridimensionales (Figura 6) que se describen a continuación, se utilizó para la mayoría de los casos un paraboloides de acuerdo con la Ecuación <<8>>:

$$f = y_0 + ax_1 + bx_2 + cx_1^2 + dx_2^2 \quad \ll 8 \gg$$

Esto se hizo porque el comportamiento natural de la asimilación con respecto a las otras variables no es estrictamente creciente o decreciente, lo normal es que exista un punto óptimo, en este caso una combinación de x_1 y x_2 , en la cual la asimilación (f) es máxima. Por fuera de estos valores la asimilación es menor.

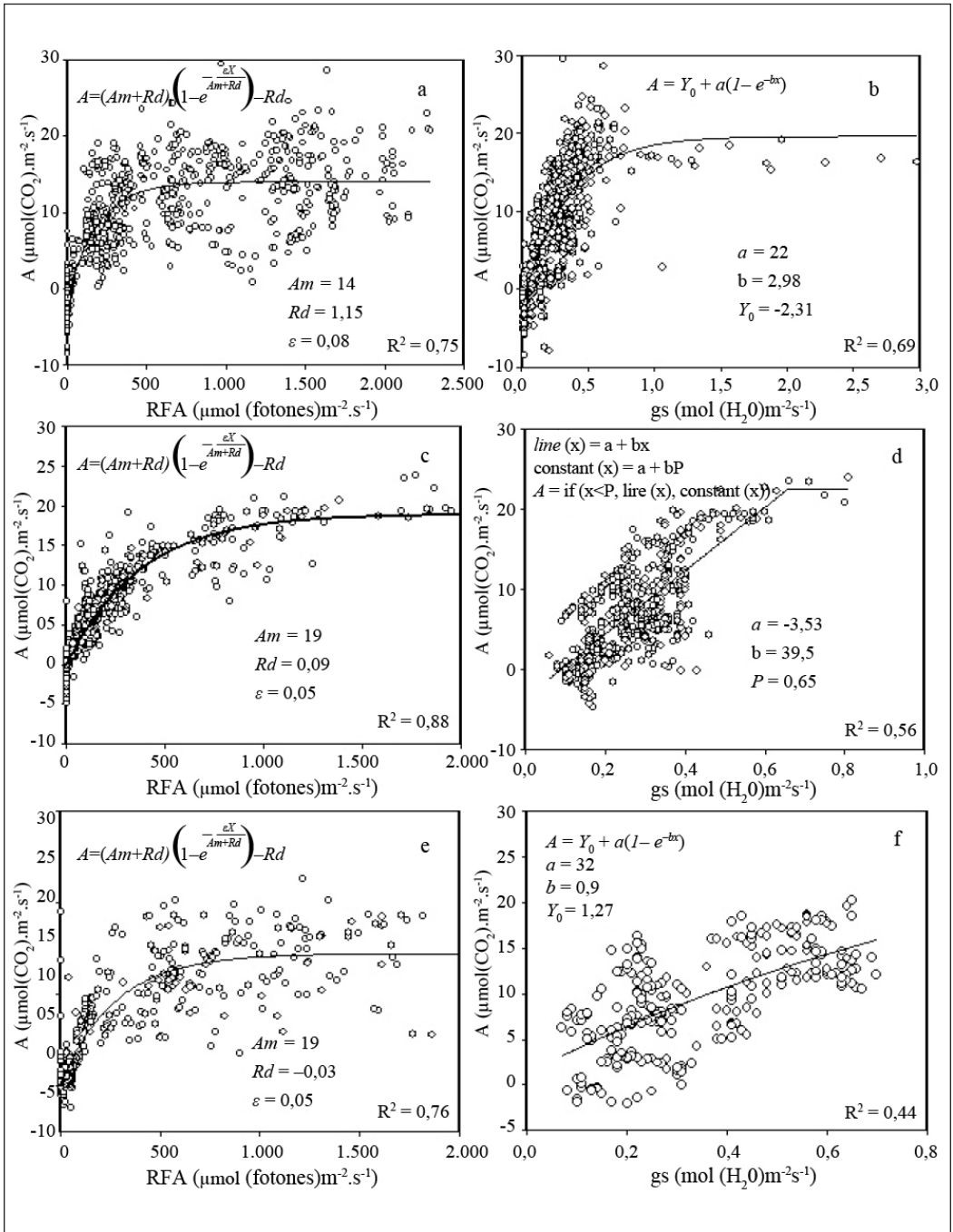


Figura 3. Respuesta de la asimilación a la radiación fotosintéticamente activa y a la conductancia estomática en las especies *C. alliodora* (ab), *A. acuminata* (cd) y *P. quinata* (ef).

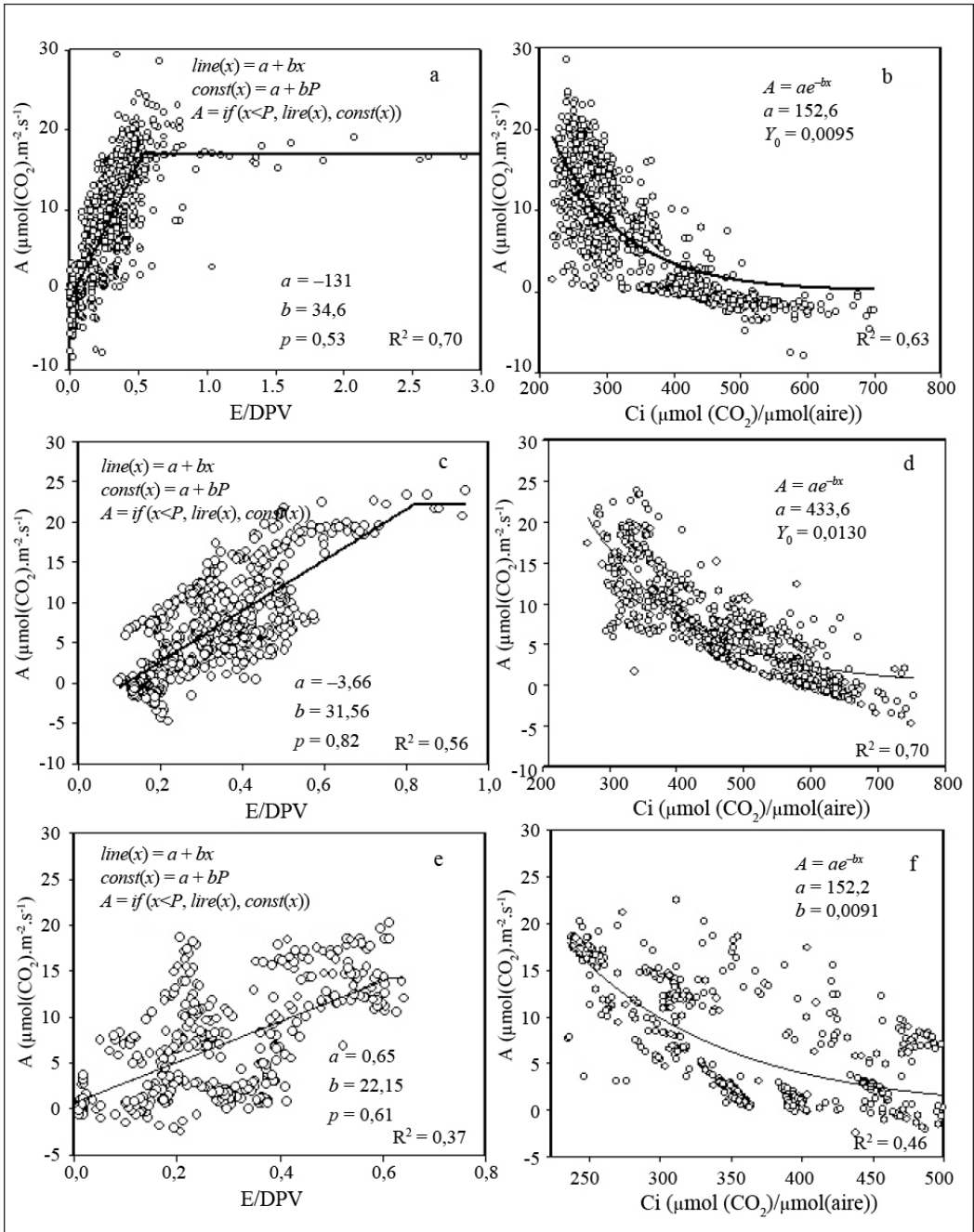


Figura 4. Comportamiento de la asimilación frente a la relación de la transpiración (E) y el Déficit de Presión de Vapor (DPV), y respuesta de la asimilación a la concentración intercelular de CO_2 para las especies *C. alliodora* (ab), *A. acuminata* (cd) y *P. quinata* (ef).

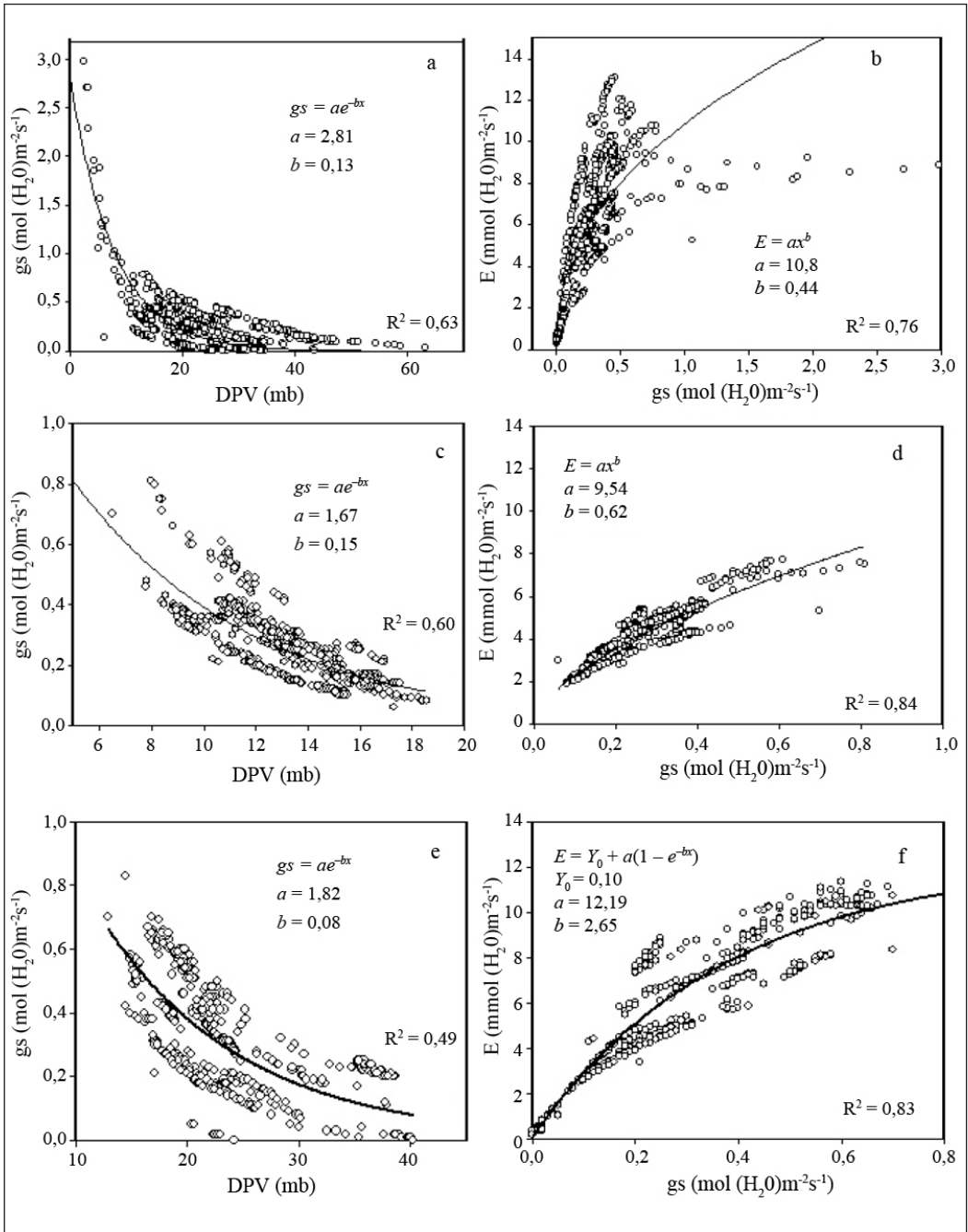


Figura 5. Comportamiento de la conductancia estomática (g_s) con relación al déficit de presión de vapor (DPV) y la transpiración (E) frente a la conductancia estomática para las especies *C. alliodora* (ab), *A. acuminata* (cd) y *P. quinata* (ef).

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 tiene un comportamiento parabólico con su

respectivo máximo. En este caso "a" y "b" no se interpretan. En caso contrario significa que no existe comportamiento parabólico y se debe mirar si "a" y "b" son diferentes de cero. Si lo son, quiere decir que la asimilación solamente crece (a y b positivos) o solamente decrece (a y b negativos) en el rango observado de x_1 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.

Relación entre la fotosíntesis, T_L y la RFA. En *C. alliodora*, el análisis del paraboloides ajustado muestra que los coeficientes de los términos cuadráticos "c" y "d" son negativos

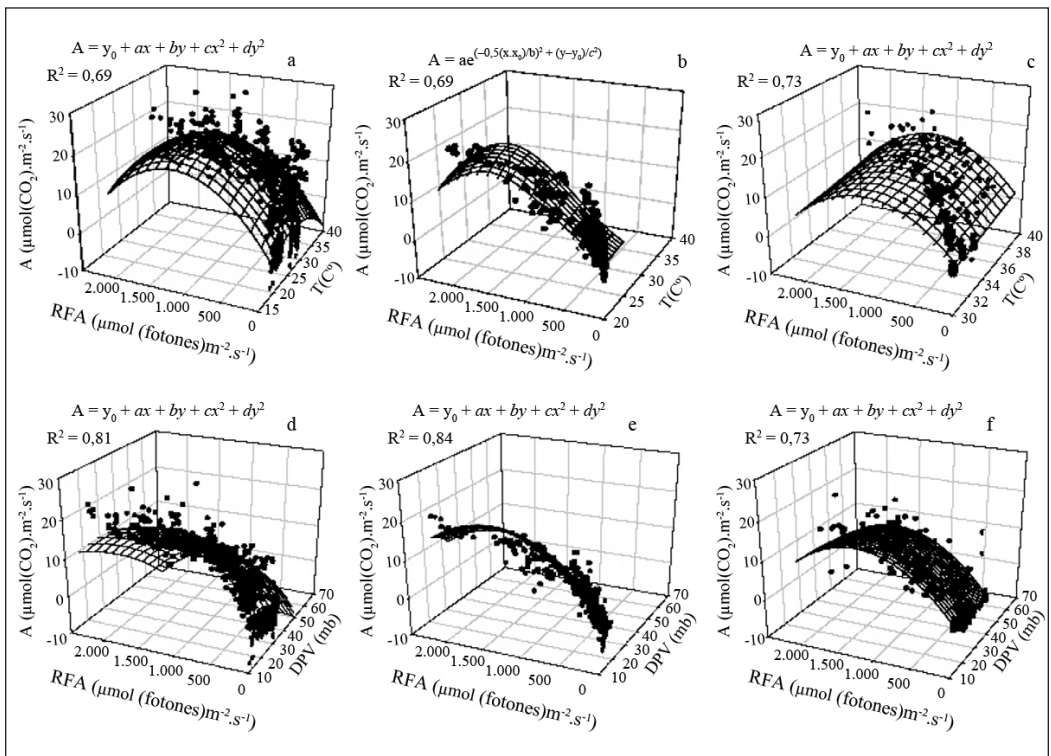


Figura 6. Comportamiento de la asimilación en respuesta a la temperatura (T) y la RFA, y la asimilación en respuesta del DPV y la RFA, para las especies *C. alliodora* (ad), *A. acuminata* (be) y *P. quinata* (cf).

y estadísticamente diferentes de cero (Tabla 1), lo que determina la existencia de una asimilación máxima de $20,41 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ alcanzada a una temperatura de $26,5^\circ\text{C}$ y a una radiación de $1.350 \mu\text{mol}(\text{fotones})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Figura 6a).

En *A. acuminata* el modelo gaussiano bivariado (Figura 6b) determina una máxima asimilación de $24,13 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ la cual se alcanza a una temperatura de $25,54^\circ\text{C}$ y a una RFA de $1.454,6 \mu\text{mol}(\text{fotones})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

En el caso de *P. quinata* el término cuadrático para la RFA es negativo y estadísticamente diferente de cero, y para T_L es positivo pero no es posible afirmar que es diferente de cero ($p = 0,4893$). Igualmente, no es posible afirmar que el coeficiente lineal de la temperatura es diferente de cero ($p=0,6576$), por lo tanto para el rango de datos observados, la asimilación crece a medida que aumenta la radiación, alcanzando un punto máximo ($13,0 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) a una radiación de $1.192 \mu\text{mol}(\text{fotones})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, a partir del cual la asimilación decrece. En el caso de la respuesta a la temperatura, al no ser estadísticamente significativa, no es posible llegar a una conclusión del comportamiento de la asimilación con respecto a la temperatura, al relacionar las tres variables (A , T_L y RFA).

Relación de la asimilación con el DPV y la RFA. En *C. alliodora* y *A. acuminata* los coeficientes de los términos cuadráticos son negativos y estadísticamente diferentes de cero ($P < 0,0001$), por lo tanto, la asimilación tiene un comportamiento parabólico con respecto al déficit de presión de vapor y la RFA (Figura 6 d y e).

En *C. alliodora*, para el rango de datos observados, la asimilación decrece en la medida que aumenta el DPV y alcanza un

valor máximo de $26,89 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ con un valor de DPV de $-32,67\text{mb}$ y una radiación de $1.320 \mu\text{mol}(\text{fotones})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$. El valor negativo indica que para los datos analizados la asimilación es máxima cuando DPV es cero, lo que fisiológicamente implica que el ambiente se encuentre saturado de humedad.

En *A. acuminata* el máximo de asimilación es $22,24 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y se alcanza a los $8,21\text{mb}$ de DPV y una RFA de $1.418 \mu\text{mol}(\text{fotones})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, a partir de estos valores, la asimilación decrece.

En el caso de *P. quinata* el término cuadrático para la RFA es negativo y estadísticamente diferente de cero ($P < 0,0001$) y el del DPV es positivo y no es estadísticamente significativo ($P=0,5156$) al igual que el coeficiente lineal ($p=0,7777$); por lo tanto, la asimilación se incrementa hasta un máximo de $16,55 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ cuando la radiación llega a $1.276 \mu\text{mol}(\text{fotones})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Con respecto al DPV, para el rango de datos observados, no es posible establecer una relación entre estas dos variables.

Finalmente se concluye que:

- Los valores de asimilación máxima de CO_2 para las especies *C. alliodora* y *P. quinata* fueron de $14 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, diferentes al de *A. acuminata*, la cual fue de $18 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$.
- Las tasas de fotosíntesis a lo largo del día mostraron, en general, una tendencia unimodal. Sin embargo, los valores son muy fluctuantes entre una hora y otra, debido principalmente a las condiciones cambiantes de nubosidad.
- La relación entre la asimilación de CO_2 y la conductancia estomática estuvo explicada

Tabla 1. Modelos y parámetros de las relaciones entre la fotosíntesis, conductancia estomática, radiación fotosintéticamente activa, temperatura, concentración intercelular de CO₂, déficit de presión de vapor y transpiración para las especies forestales evaluadas.

Especie	Rta	Exp	Modelo	X ₀	Y ₀	a	b	c	d	P	Y	X	p-valor	R ²	
<i>A. alliodora</i>	A	gs	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$	-2,3100	21,89	2,9763							<0,0001	0,69	
	A	Ci	$f = a * \exp(-b*x)$	152,57	0,0095								<0,0001	0,63	
	gs	DPV	$f = a * \exp(-b*x)$	2,8168	0,1286								<0,0001	0,63	
	A	REA vs T	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	-35,9773	2,8281	0,0280	-0,0534	-1,0345E-005				1350	26,48	<0,0001	0,69
	A	REA vs DPV	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	7,0514	-0,1895	0,0254	-0,0029	-9,6289E-006				1320	-32,67	<0,0001	0,81
	E	Gs	$f=a*x^b$	10,8469	0,4405									<0,0001	0,70
	A	E/VPD	$\text{line}(x)=a+b*x$ $\text{constant}(x)=a+b*P$ $f=\text{if}(x<P,\text{line}(x),\text{constant}(x))$	-1,3106	34,588					0,5282				<0,0001	0,70
	A	gs	$\text{line}(x)=a+b*x$ $\text{constant}(x)=a+b*P$ $f=\text{if}(x<P,\text{line}(x),\text{constant}(x))$	-3,5280	39,505					0,6556				<0,0001	0,56
	A	E/VPD	$\text{line}(x)=a+b*x$ $\text{constant}(x)=a+b*P$ $f=\text{if}(x<P,\text{line}(x),\text{constant}(x))$	-3,6620	31,561					0,8195				<0,0001	0,56
	A	Ci	$f = a * \exp(-b*x)$	433,67	0,0130									<0,0001	0,70
<i>A. acuminata</i>	gs	DPV	$f = a * \exp(-b*x)$	1,6776	0,1456								<0,0001	0,60	
	E	Gs	$f=a*x^b$	9,5359	0,6166								<0,0001	0,84	
	A	REA vs T	$f = a * \exp(-.5 * ((x-x_0)/b)^2 + (y-y_0)/c)^2$	1454,6	24,1379	8,9320	808,5054					1455	25,54	<0,0001	0,69
	A	REA vs DPV	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	25,54	0,3137	0,5252	0,0279	-0,0320	-9,8404E-006			1418	8,21	<0,0001	0,84
	A	gs	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$	1,2743	31,3761	0,8963							<0,0001	0,44	
	A	E/VPD	$\text{line}(x)=a+b*x$ $\text{constant}(x)=a+b*P$ $f=\text{if}(x<P,\text{line}(x),\text{constant}(x))$	0,6511	22,150					0,6124				<0,0001	0,37
	A	Ci	$f = a * \exp(-b*x)$	152,26	0,0091									<0,0001	0,46
	gs	DPV	$f = a * \exp(-b*x)$	1,8204	0,0782									<0,0001	0,49
	E	Gs	$f=y_0+a*(1-\exp(-b*x))$	0,1013	12,19	2,6515								<0,0001	0,83
	A	REA vs T	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	5,0304	-0,4458	0,0209	0,0110	-8,7642E-006				1192	20,26	<0,0001	0,73
A	REA vs DPV	$f=y_0+a*x+b*y+c*x^2+d*y^2$	1,5161	0,0512	0,0231	-0,0022	-9,0486E-006				1276	11,64	<0,0001	0,73	

Tabla 2. Modelos y parámetros de las relaciones entre la asimilación y la radiación fotosintéticamente activa de las tres especies forestales evaluadas.

Especie	Respuesta (F)	Explicativa (X)	Modelo	RFA de saturación al 95% de la asíntota	Am	Rd	ε	R ²	p-valor
<i>C. alliodora</i>	Asimilación	RFA	$f = (Am + Rd) \left(1 - e^{-\frac{\epsilon X}{Am + Rd}} \right) - Rd$	586	14,0233	1,1479	0,0795	0,7499	<0,0001
<i>A. acuminata</i>	Asimilación	RFA	$f = (Am + Rd) \left(1 - e^{-\frac{\epsilon Y}{Am + Rd}} \right) - Rd$	1.108	18,9259	0,0931	0,0515	0,8810	<0,0001
<i>P. quinata</i>	Asimilación	RFA	$f = (Am + Rd) \left(1 - e^{-\frac{\epsilon Y}{Am + Rd}} \right) - Rd$	813	14,4100	-0,0344	0,0529	0,7624	<0,0001

por modelos diferentes para cada una de las especies, lo cual sugiere la importancia de las mediciones *in situ* cuando se quieren determinar parámetros de comportamiento fisiológico de alguna especie.

- La significancia estadística (p-valor <0,0001) de los parámetros evaluados en la relación *A* versus *RFA*, permite tener valores asociados a niveles de probabilidad que pueden ser utilizados para alimentar el modelo CREFT V 2.0.
- Con el presente trabajo de investigación se aporta al conocimiento acerca de la actividad fotosintética de las tres especies evaluadas, lo cual es de gran importancia si se tiene en cuenta que los bosques tropicales componen una gran parte de la biomasa terrestre y estudios como éste son necesarios para cuantificar la dinámica del carbono a nivel regional y mundial.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural - MADR, al Centro Nacional de Investigaciones del Café-Cenicafé y a la Reforestadora Pizano S.A., por toda la colaboración en la toma de la información.

LITERATURA CITADA

1. BERMÚDEZ, J.C.; TANAKA, C.; OHTANI, T.; OKAI, R.; USUKI, H. El maquinado de nogal (*Cordia alliodora*) crecido en Colombia. [En línea]. Disponible en internet: <http://www.unicauca.edu.co/biotecnologia/ediciones/vol4/11.pdf>. Consultado en el 2006
2. CENICAFÉ. Guías silviculturales para el manejo de especies forestales con miras a la producción de madera en la zona andina colombiana: El aliso o Cerezo. Chinchiná : CENICAFÉ, 2005. 35 p.
3. D'AMBROSIO, N.; ARENA, C.; DE SANTO, A. Temperature response of photosynthesis, excitation

- energy dissipation and alternative electron sinks to carbon assimilation in *Beta vulgaris* L. *Environmental and experimental botany* 55:248–257. 2006.
4. DEMMIG, A.; III, W.W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual review of plant physiological plant molecular biology* 43:599–626. 1992
 5. FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual review plant physiology* 33:317–345. 1982.
 6. GIECC. Climate change: Contribution of WG I to the second assesment report of the IPCC. Cambridge : Cambridge university press, 1996.
 7. GIECC. Implicaciones de las propuestas de limitación de emisiones de CO₂: Grupo intergubernamental de expertos sobre el cambio climático. Ginebra [Suiza] : Organización meteorológica mundial : Programa de las Naciones Unidas para el medio ambiente, 1997a. 51 p.
 8. GIECC. Estabilización de los gases atmosféricos de efecto invernadero: Implicaciones físicas, biológicas y socioeconómicas: Grupo intergubernamental de expertos sobre el cambio climático. Ginebra [Suiza] : Organización meteorológica mundial : Programa de las Naciones Unidas para el medio ambiente, 1997b. 63 p.
 9. GIECC. Uso de la tierra, cambio de uso de la tierra y silvicultura: Grupo intergubernamental de expertos sobre el cambio climático. Ginebra [Suiza] : Organización meteorológica mundial : Programa de las Naciones Unidas para el medio ambiente, 2000a. 30 p.
 10. GIECC. Informe especial del IPCC escenarios de emisiones: Grupo intergubernamental de expertos sobre el cambio climático. Ginebra [Suiza] : Organización meteorológica mundial : Programa de las Naciones Unidas para el medio ambiente, 2000b. 27 p.
 11. GONZÁLEZ, A.M.; MORALES, D.; JIMÉNEZ, M.S. Leaf gas exchange characteristics of a Canary laurel forest tree species [*Persea indica* (L.) K. Spreng.] under natural conditions. *Journal of plant physiology* 159:695–704. 2002.
 12. GOODESS, C.M.; PALUTIKOF, J.P. The development of regional climate scenarios and ecological impact of greenhouse gas warming. *Advances in ecology res.* 22:33-62. 1992.
 13. GOUDRIAAN, J. A simple and fast numerical method for the computation of daily totals of crop photosynthesis: Short communication. *Agricultural and forest Meteorology* 38(1/3):180–182. 1986.
 14. IPCC. Climate change: Impacts, adaptation, and vulnerability. Technical summary, a reporting of working group II of the intergovernmental panel of climate change, 2001.
 15. LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.S.; PONS, T.L. Photosynthesis, respiration, and long-distance transport in plant physiological ecology. New York : Springer, 1998.
 16. LÓPEZ R., J.C.; RIAÑO H., N.M.; LÓPEZ F., Y. Características fotosintéticas de cinco especies forestales. *Cenicafé* 52(3):161-169. 2001.
 17. LOVEYS, B.R. Stomatal patchiness of field-grown Sultana leaves: Diurnal changes and light effects. *Vitis* 35:7-10. 1996.
 18. MARQUARDT, D.W. An algorithm for least squares estimation of parameters. *Journal of the society of industrial and applied mathematics* 11:431-441. 1963.
 19. MUTHURI, C.W.; ONG, C.K.; CRAIGON, K.; MATI, B.M.; NGUMI, V.W.; BLACK, C.R. Gas exchange and water use efficiency of trees and maize in agroforestry systems in semi-arid Kenya. *Agriculture, ecosystems and environment* 129:497–507. 2009.
 20. NASA. Research finds 2010 tied for warmest year on record. [En línea]. Disponible en internet: <http://www.nasa.gov/topics/earth/features/2010-warmest-year.html>. Consultado el 21 de Agosto de 2011.
 21. PEARCY, R.W.; SCHULZE, E.D.; ZIMMERMANN, R. Measurement of transpiration and leaf conductance. P.137-153. En: PEARCY, R.W.; EHLERINGER, J.; MOONEY, H.A.; RUNDEL, P.W. *Plant physiological ecology: Field methods and instrumentation*. New York : Chapman and Hall, 1989.
 22. 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. Chinchiná : Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural : Federación Nacional de Cafeteros : CENICAFÉ : CONIF, 2005. 51 p.

23. SARALABAY, V.C.; VIVEKANANDAN, M.; SURESH B., R. Plant responses to high CO₂ concentration in the atmosphere. *Photosynthetica* 33:7-35. 1997.
24. SQUEOL, F.A.; LEON, M.F. Transpiración en: *Fisiología vegetal*. La Serena : Universidad de La Serena, 2007.
25. SMART, R.; ROBINSON, M. Sunlight into wine: A handbook for winegrape canopy management. *Winetitles* : Adelaide, 1991.
26. SPERRY, J.S.; ADLER, F.R.; CAMPBELLO, G.S.; COMSTOCK, J.P. Limitation of plant water use by rhizosphere and xylema conductance: Resultados from model. *Plant, cell and environment* 21:347-359. 1998.
27. UNESA. Forestación y reforestación: Sumideros de carbono. En: RIVERO T., P.; LEÓN, G.; EICHHAMER, W.; DEPUTY, G.; MATEOS, J.L.; GONZÁLEZ S., J.M.; FERRANDO B., G.; CISNEROS G., P.; PÉREZ P., D. Metodologías para la implementación de los mecanismos flexibles de Kioto: Mecanismo de desarrollo limpio en Latinoamérica. Madrid : UNESA, 2005.
28. XU D., Q.; SHEN, Y.K. Midday depression of photosynthesis. p. 451-459. En: PESSARAKLI, M. *Handbook of photosynthesis*. New York : Marcel Dekker, 1996.
29. Ceiba Tolúa. [En línea]. Disponible en internet: http://elsemillero.net/nuevo/index.php?option=com_wrapper&view=wrapper&Itemid=212. Consultado el 19 de Diciembre de 2012.