

CARACTERÍSTICAS FOTOSÍNTETICAS DE CINCO ESPECIES FORESTALES

Juan Carlos López-Ruiz*, Néstor Miguel Riaño-Herrera**, Yamel López-Foreiro***

RESUMEN

LÓPEZ R., J.C.; RIAÑO H., N.M.; LÓPEZ F., Y. Características fotosintéticas de cinco especies forestales. *Cenicafé* 52(3):161-169. 2001

Se evaluó el comportamiento diario de la fotosíntesis (P_n), transpiración (E), conductancia estomática (g_s) y eficiencia en el uso del agua ($EUA = P_n/E$) de *Cedrela odorata*, *Cordia alliodora*, *Prunus integrifolia*, *Tabebuia rosea* y *Vitex cymosa* en condiciones naturales. Se encontró alta asociación entre el aumento en la radiación fotosintéticamente activa (RFA) [783,6 a 1065,6 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$] entre las 09:00 y 10:00h y el incremento de P_n y g_s de *C. odorata* y *C. alliodora* mientras que en *T. rosea*, *P. integrifolia* y *V. cymosa* se observó un efecto negativo. Igual fue la respuesta de P_n al incremento en la temperatura del aire (T_{air}) [25,0°C a 28,2°C] y al déficit de presión de vapor (DPV) [1 a 1,39KPa]. *C. odorata* y *C. alliodora* registraron mayor E relacionada directamente con RFA durante el día. *T. rosea* presentó mayor EUA [0,0052mmol(CO₂)mmol⁻¹(H₂O)h⁻¹] que *C. odorata*, *C. alliodora*, *V. cymosa* y *P. integrifolia* [0,0050, 0,0045, 0,0042 y 0,0034mmol(CO₂)mmol⁻¹(H₂O)h⁻¹ respectivamente]. Los valores de coeficiente transpiratorio (CT) fueron para *T. rosea* [118,4g(H₂O)g⁻¹(biomasa)], *C. odorata* [122,3g(H₂O)g⁻¹(biomasa)], *C. alliodora* [137,9g(H₂O)g⁻¹(biomasa)], *V. cymosa* [146,9g(H₂O)g⁻¹(biomasa)] y *P. integrifolia* [178,0g(H₂O)g⁻¹(biomasa)].

Palabras claves: Intercambio gaseoso, árboles, especies forestales, fotosíntesis, transpiración, eficiencia en el uso del agua, coeficiente transpiratorio.

ABSTRACT

Daily behavior of photosynthesis (P_n), transpiration (E), stomata conductance (g_s) and water use efficiency ($WUE = P_n/E$) of *Cedrela odorata*, *Cordia alliodora*, *Prunus integrifolia*, *Tabebuia rosea* and *Vitex cymosa* were assessed in natural conditions. A close association between the photosynthetically active radiation increase (PAR) [783.6 to 1065.6 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$] from 09:00 to 10:00h and the P_n and g_s increase of *C. odorata* and *C. alliodora* was found, whereas in *T. rosea*, *P. integrifolia* and *V. cymosa* a negative effect was observed. Similar responses of P_n to air temperature increase (T_{air}) [25.0°C to 28.2°C] and to the vapor pressure deficit (VPD) [1 to 1.39KPa] were noticed. *C. odorata* and *C. alliodora* registered higher E directly related with PAR during the day. *T. rosea* exhibited higher WUE [0.0052mmol(CO₂)mmol⁻¹(H₂O)h⁻¹] than *C. odorata*, *C. alliodora*, *V. cymosa* and *P. integrifolia* [0.0050, 0.0045, 0.0042 and 0.0034mmol(CO₂)mmol⁻¹(H₂O)h⁻¹ respectively]. The transpiratory coefficient values (TC) were: *T. rosea* [118.4g(H₂O)g⁻¹(biomass)], *C. odorata* [122.3g(H₂O)g⁻¹(biomass)], *C. alliodora* [137.9g(H₂O)g⁻¹(biomass)], *V. cymosa* [146.9g(H₂O)g⁻¹(biomass)] and *P. integrifolia* [178.0g(H₂O)g⁻¹(biomass)].

Key words: Gas exchange, trees, forest species, photosynthesis, transpiration, water use efficiency, transpiratory coefficient.

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

** Investigador Científico II. Fisiología Vegetal. Centro Nacional de Investigaciones de Café, Cenicafé. Chinchiná, Caldas, Colombia.

*** Profesor Asociado. Universidad Nacional de Colombia. Sede Palmira.

La fotosíntesis es el motor de la productividad vegetal y gracias a este proceso ha sido posible mantener el flujo de energía que sostiene la actividad biológica del planeta. Todas las formas de actividad humana dependen directa o indirectamente de la fotosíntesis, desde la adquisición básica de energía para satisfacer las necesidades primarias, (alimentos), hasta el suministro de grandes cantidades de energía, (combustibles fósiles), para los procesos industriales. Así, la fotosíntesis es el mecanismo que puede garantizar el equilibrio ecológico del planeta, modificado negativamente por la actividad antropogénica a un grado tal que hace peligrar la supervivencia de los seres vivos.

El conocimiento de este proceso se ha adquirido a partir de investigaciones realizadas casi en su totalidad sobre plantas herbáceas o individuos jóvenes de plantas leñosas, siendo el segundo grupo cuantitativamente más importante ya que la mayor proporción de energía convertida, O_2 liberado y CO_2 fijado la llevan a cabo las comunidades vegetales arbóreas.

En América tropical las especies nativas más estudiadas en sistemas agroforestales con cultivos como el café (*Coffea* sp.) y el cacao (*Theobroma* sp.) han sido el cedro (*Cedrela odorata*) y el nogal (*Cordia alliodora*) (1, 2, 11). Estos estudios se han realizado principalmente para conocer el comportamiento de la asociación entre estas especies y la productividad de biomasa, aporte de materia orgánica al medio y reciclaje de nutrimentos (6, 8, 10, 13, 27, 32). Sin embargo, las investigaciones relacionadas con la actividad fotosintética y los factores que la afectan son prácticamente desconocidas.

Con el objetivo de generar información acerca de los factores involucrados en la productividad de especies forestales nativas se estudiaron algunas características fotosintéticas de *Cedrela odorata*, *Cordia alliodora*, *Prunus integrifolia*, *Tabebuia rosea* y *Vitex*

cymosa. Estas especies forestales son utilizadas para múltiples propósitos tanto en la zona cafetera colombiana como en otras regiones del neotrópico americano.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localización. El estudio se realizó en el Centro Nacional de Investigaciones de Café, Chinchiná, localizado a $5^{\circ}01'N$, $75^{\circ}36'W$, 1425m de altitud, temperatura media $21,3^{\circ}C$, temperatura máxima $26,9^{\circ}C$, temperatura mínima $17,2^{\circ}C$, humedad relativa 79,8%, 2473mm de precipitación anual acumulada y 1.451h de brillo solar acumulado (9).

Material Vegetal. Se sembraron plantas de cedro (*Cedrela odorata*), nogal cafetero (*Cordia alliodora*), trapiche (*Prunus integrifolia*), guayacán rosado (*Tabebuia rosea*) y aceituno (*Vitex cymosa*) de un año de edad en canecas plásticas de $0,048m^3$ de capacidad, que contenían un sustrato suelo-pulpa de café descompuesta en relación 3:1 v/v.

En la Tabla 1 se presentan algunas características botánicas, condiciones ambientales requeridas y usos para cada una de estas especies.

Mediciones del intercambio gaseoso y variables relacionadas. Estas se realizaron bajo condiciones naturales en hojas completamente expandidas de 5 plantas de cada especie a intervalos de 1h (07:00 a 19:00h), registrando 5 observaciones por hora y especie durante tres días mediante un equipo portátil de fotosíntesis [ADC-LCA4 (*Analytical Development Co. Ltd. Hoddesdon, Hertz, England*)] que consta de un analizador infrarrojo de gases para CO_2 y H_2O , una cámara de hojas de $6,25cm^2$ y un microprocesador. Las variables evaluadas fueron radiación fotosintéticamente activa (RFA), temperatura del aire (T_{air}), humedad relativa (HR), fotosíntesis neta (P_n), transpiración (E)

TABLA 1. Características de las especies forestales evaluadas (1).

Nombre vulgar	Aceituno	Cedro	Guayacán	Nogal	Trapiche
Nombre científico	<i>Vitex cymosa</i>	<i>Cedrela odorata</i>	<i>Tabebuia rosea</i>	<i>Cordia alliodora</i>	<i>Prunus integrifolia</i>
Familia botánica	Verbenaceae	Meliaceae	Bignoniaceae	Boraginaceae	Rosaceae
Altura (m)	15 - 25	20 - 25	20 - 25	25 - 40	25 - 30
Adaptación (msnm)	800 - 1500	0 - 1700	0 - 1500	800 - 1800	1500 - 2400
Temperatura (°C)	20 - 26	18 - 28	19,5 - 28	18,5 - 26	15 - 19,5
Usos	Construcción obras civiles, ebanistería	Ebanistería asociado con café y plátano	Reforestación, maderable	Reforestación Sombrio de café, construcción cacao, asociado con plátano	Reforestación obras civiles

y conductancia estomática (g_s). El déficit de presión de vapor (DPV) se calculó según Von Caemmerer & Farquhar (30) y la eficiencia en el uso del agua (EUA) se estimó mediante la relación P_N/E . Para el cálculo de la relación entre la masa de agua consumida por biomasa producida (Coeficiente Transpiratorio, CT), se determinó el área bajo la curva de P_N y E para un período de 12:00h, y se usó un factor de conversión de 1,5g de CO_2 para la producción de 1g de biomasa (28).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La RFA se incrementó desde las 07:00h [$200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$] hasta un máximo a las 11:00h [$1459 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$]. En el mismo período el incremento en T_{aer} de $21,1^\circ\text{C}$ a 32°C estuvo asociado con aumentos en DPV (0,7 a 2,3 KPa) y disminuciones en HR (72,3% a 54,3%) y luego de las 11:00h se presentaron disminuciones de RFA, T_{aer} y DPV e incrementos en HR (Figura 1).

Se observó que las variaciones en las condiciones climáticas afectaron diferencialmente la fotosíntesis. *C. odorata* y *C. alliodora* re-

gistraron tasas máximas de asimilación de CO_2 [$13,5$ y $13,9 \mu\text{mol (CO}_2\text{)m}^{-2}\text{s}^{-1}$] superiores a las de *T. rosea*, *P. integrifolia* y *V. cymosa* [$9,6$; $6,1$ y $6,8 \mu\text{mol (CO}_2\text{)m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente] al aumentar la RFA en horas de la mañana. Al medio día la P_N disminuyó en todas las especies debido a alta RFA, T_{aer} y DPV y baja HR, aunque hacia las 15:00h se presentó un leve aumento pero sin alcanzar los valores registrados en la mañana (Figura 2a).

El incremento en E estuvo relacionado directamente con P_N en *C. alliodora* y *C. odorata* y alcanzó valores máximos [$3,8$ y $3,1 \text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente] entre las 10:00h y las 11:00h. En *T. rosea*, *P. integrifolia* y *V. cymosa* el incremento de la transpiración luego de las 09:00h correlacionó negativamente con P_N registrando máximos de 1,7; 2,0 y 1,7 $\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2}\text{s}^{-1}$ respectivamente entre las 11:00h y las 12:00h (Figura 2b).

La máxima g_s de *C. odorata* y *C. alliodora* [$0,181$ y $0,18 \text{mol (H}_2\text{O) m}^{-2}\text{s}^{-1}$] correspondió con la mayor P_N (10:00h), y luego de esta hora disminuyó hasta las 13:00h. En *P. integrifolia*, *T. rosea* y *V. cymosa*, la máxima g_s [$0,097$, $0,113$ y $0,129 \text{mol (H}_2\text{O) m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente] se presentó una hora antes de la máxima P_N ,

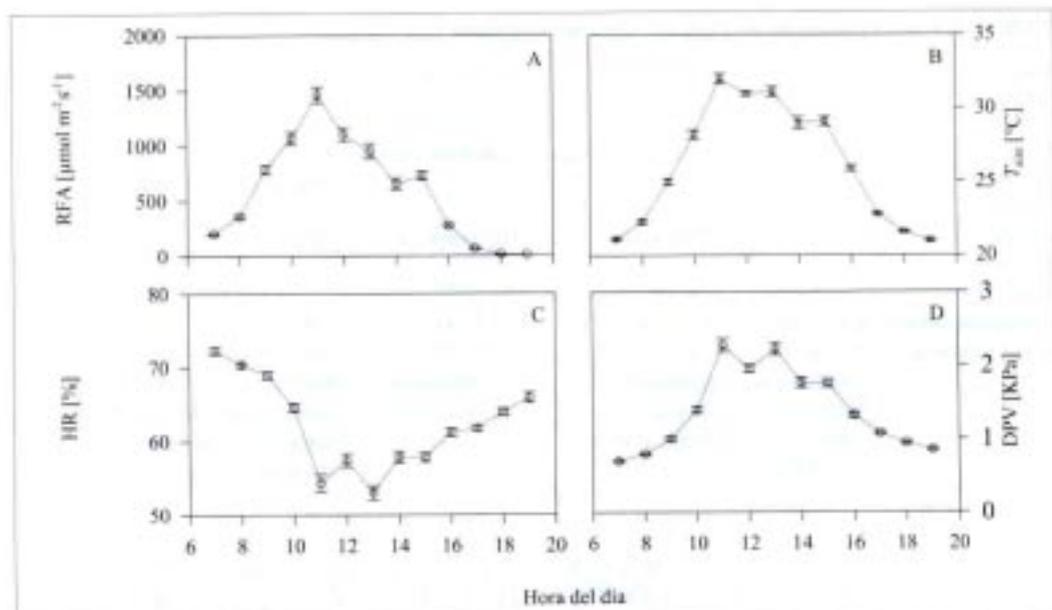


Figura 1. Comportamiento diario de la radiación fotosintéticamente activa, RFA (A); temperatura del aire, T_{amb} (B); humedad relativa, HR (C) y déficit de presión de vapor DPV (D). Barras verticales indican el error estándar del promedio.

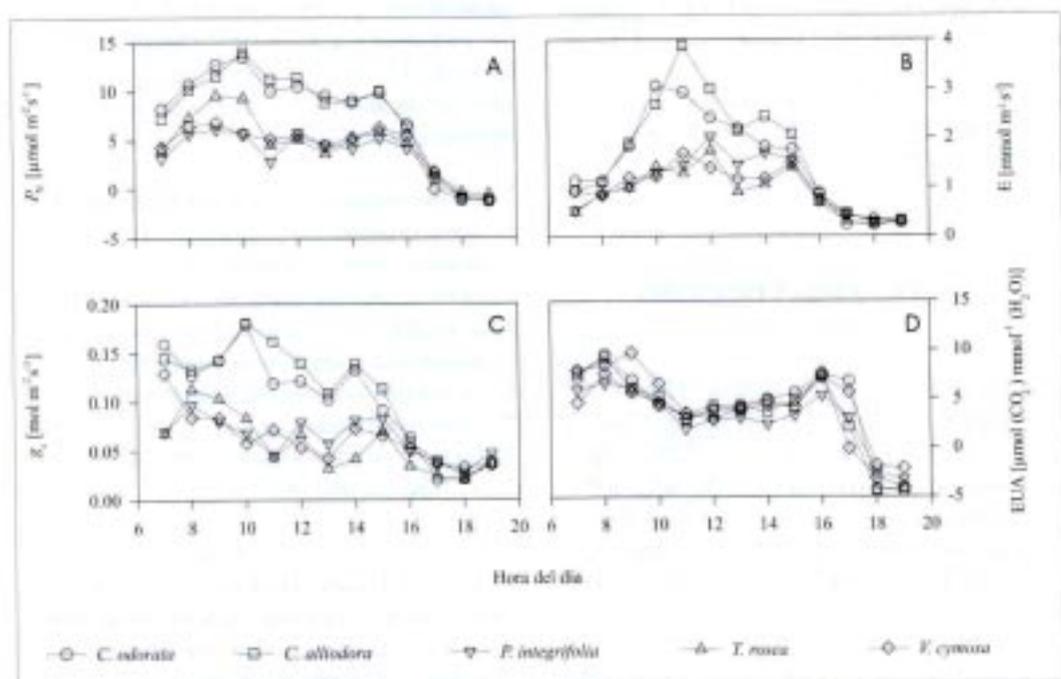


Figura 2. Comportamiento de la fotosíntesis neta, P_n (A); transpiración E , (B); conductancia estomática, g_s (C) y eficiencia en el uso del agua, EUA (D).

y luego disminuyó hasta el medio día. Hacia las 15:00h todas las especies registraron un ligero aumento en g_s que coincidió con incrementos de P_N (Figura 2c).

A pesar de las diferencias en las tasas de intercambio gaseoso y transpiración, la EUA entre especies fue similar, lo que parece indicar que la incorporación neta de CO_2 en cada una de ellas está relacionada directamente con el consumo de agua por transpiración (Figura 2d). Independientemente de la magnitud de P_N y E , al estimar la EUA integrada para 12 horas, cada especie obtuvo una ganancia neta de 0,0052mmol (CO_2) en *T. rosea*, 0,0050mmol (CO_2) en *C. odorata*, 0,0045mmol (CO_2) en *C. alliodora*, 0,0042mmol (CO_2) en *V. cymosa* y 0,0034mmol (CO_2) en *P. integrifolia* por mmol (H_2O) transpirada por hora respectivamente.

El efecto de la transpiración se reflejó en la producción de biomasa estimada como coeficiente transpiratorio (CT) durante el tiempo del experimento. Según los resultados, *T. rosea* consumió 118,4g (H_2O), *C. odorata* 122,3g (H_2O), *C. alliodora* 137,9g (H_2O), *V. cymosa* 146,9g (H_2O) y *P. integrifolia* 178,0g (H_2O) para producir 1g de biomasa, respectivamente.

Tanto la RFA de saturación como la P_N fueron mayores en *C. odorata* y *C. alliodora* que en *T. rosea*, *P. integrifolia* y *V. cymosa*. A valores de RFA entre 600 y 800 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$, *C. odorata* y *C. alliodora* presentaron una asimilación cercana a 10 $\mu mol (CO_2) m^{-2} s^{-1}$, en tanto que a valores entre 400 y 500 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ la fotosíntesis de *T. rosea*, *P. integrifolia* y *V. cymosa* alcanzó máximos entre 5 y 6 $\mu mol (CO_2) m^{-2} s^{-1}$ (Figura 3).

Las tasas de P_N de *C. odorata*, *C. alliodora* y *T. rosea* fueron superiores a las registradas en otros estudios en los cuales estas especies presentaron valores de 6,5; 5,0 y 4,0 $\mu mol (CO_2) m^{-2} s^{-1}$, respectivamente (14, 22, 26).

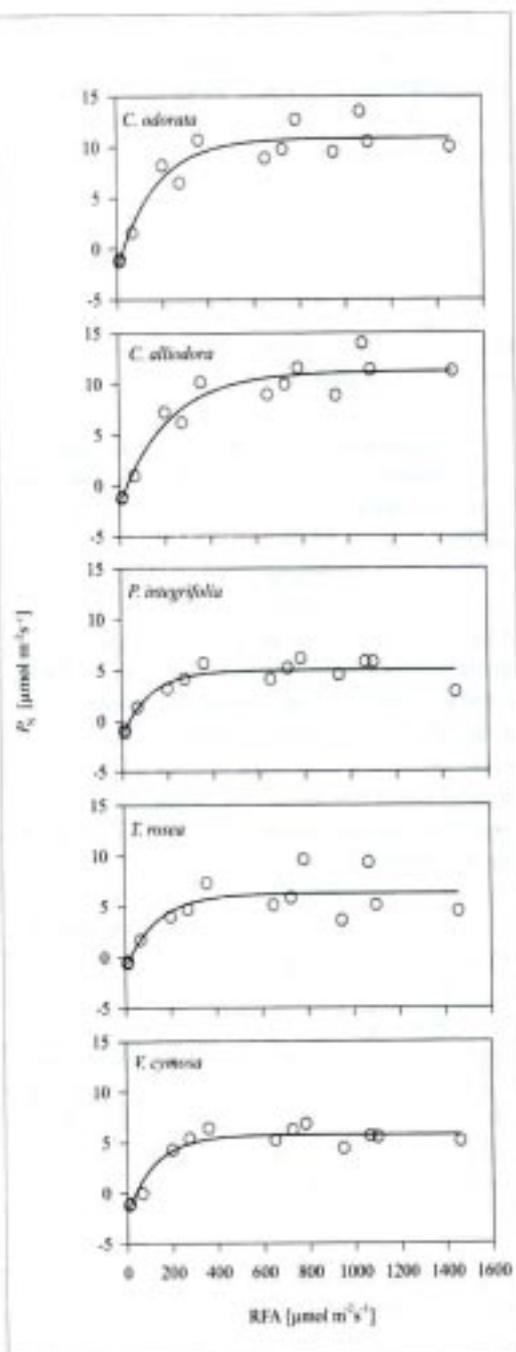


Figura 3. Respuesta de la fotosíntesis neta (P_N) a la radiación fotosintéticamente activa (RFA).

La respuesta de P_N a T_{air} fue cuadrática (Tabla 2), con valores óptimos para máxima asimilación de CO_2 entre 28°C y 30°C para *C. odorata* y *C. alliodora*, y entre 26°C y 28°C para *P. integrifolia*, *T. rosea* y *V. cymosa* (Figura 4).

Los cambios observados en las condiciones climáticas determinaron efectos diferentes en el comportamiento fotosintético y variables fisiológicas relacionadas con el proceso de las especies evaluadas.

La variación de P_N durante el día estuvo relacionada con la radiación de saturación, la cual fue mayor en *C. odorata* y *C. alliodora* que en *P. integrifolia*, *T. rosea* y *V. cymosa* (Figura 3). Según los valores de r^2 (Tabla 3), las variaciones fotosintéticas en todas las especies pueden explicarse en más del 69% por efecto de cambios en RFA. Un efecto similar de RFA y DPV sobre el comportamiento fotosintético se ha observado en *Eucalyptus grandis* (23) y *Alchornea triplinervia* y *Decussocarpus rospigliosii* (16). Aparentemente la especie cuya P_N dependió en mayor proporción de RFA fue *V. cymosa* ($r^2 = 0,93$).

Es posible que las diferencias en la saturación lumínica se deban a que la radiación tuvo un efecto fotoinhibitorio sobre la P_N de *T. rosea*, *P. integrifolia* y *V. cymosa* pero no en *C. odorata* y *C. alliodora*, ya que se observó una relación directa entre los incrementos de g_s y E con P_N , lo cual indica que en estas últimas no se presentó fotoinhibición por aumentos en RFA hasta valores cercanos a $1000\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Figuras 1a y 2a)

Las variaciones en la actividad fotosintética también se pueden atribuir a diferencias (incrementos) en la concentración de compensación de CO_2 (τ_{CO_2}), la cual varía entre especies y es afectada por la radiación (12), temperatura foliar (3) y concentración de CO_2 del aire (21). El incremento en τ_{CO_2} por efecto de la temperatura

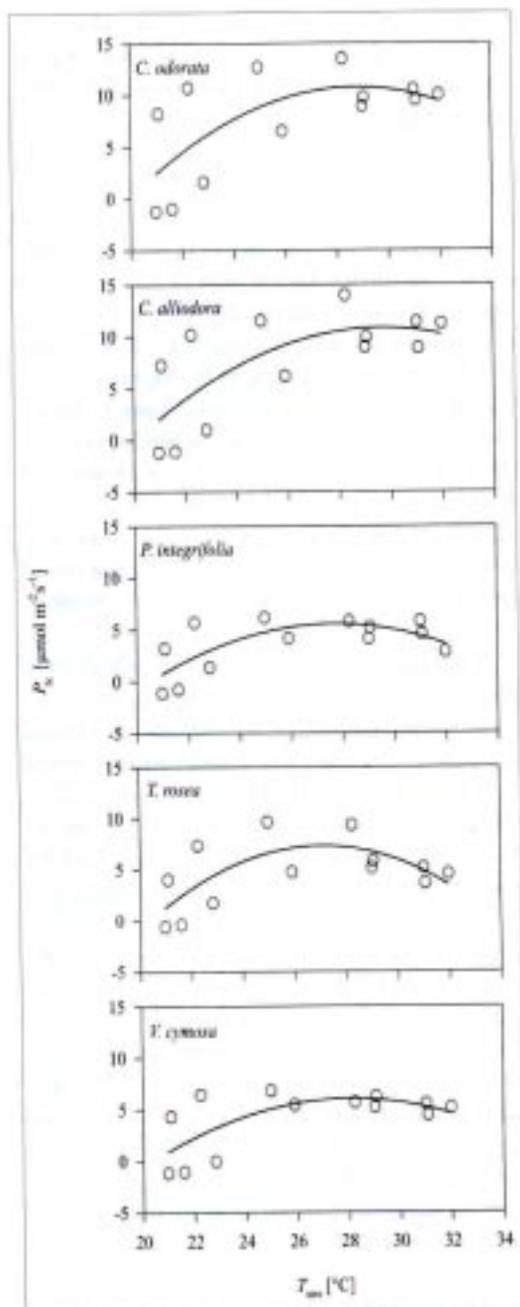


Figura 4. Respuesta de la fotosíntesis neta (P_N) a la temperatura del aire (T_{air}).

TABLA 2. Relación entre la fotosíntesis neta (P_N) y la temperatura del aire (T_{air}) para las especies evaluadas.

Especie	Modelo	r^2	p
<i>C. odorata</i>	$P_N = -102,7 + (7,88 T_{\text{air}}) + (-0,137 T_{\text{air}}^2)$	0,45	0,0498
<i>C. alliodora</i>	$P_N = -92,2 + (6,95 T_{\text{air}}) + (-0,117 T_{\text{air}}^2)$	0,51	0,0280
<i>P. integrifolia</i>	$P_N = -76,4 + (5,92 T_{\text{air}}) + (-0,107 T_{\text{air}}^2)$	0,51	0,0284
<i>T. rosea</i>	$P_N = -73,7 + (5,67 T_{\text{air}}) + (-0,101 T_{\text{air}}^2)$	0,45	0,0481
<i>V. cymosa</i>	$P_N = -111,6 + (8,77 T_{\text{air}}) + (-0,162 T_{\text{air}}^2)$	0,45	0,0486

TABLA 3. Relación entre la fotosíntesis neta (P_N) y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) para las especies evaluadas.

Especie	Modelo	r^2	p
<i>C. odorata</i>	$P_N = -2,04 + 12,6 [1 - \exp(0,0059 RFA)]$	0,91	<0,0001
<i>C. alliodora</i>	$P_N = -1,89 + 13,1 [1 - \exp(0,0047 RFA)]$	0,92	<0,0001
<i>P. integrifolia</i>	$P_N = -1,49 + 6,46 [1 - \exp(0,0081 RFA)]$	0,86	<0,0001
<i>T. rosea</i>	$P_N = -1,09 + 7,35 [1 - \exp(0,0072 RFA)]$	0,69	0,0028
<i>V. cymosa</i>	$P_N = -2,10 + 7,82 [1 - \exp(0,0082 RFA)]$	0,93	<0,0001

puede estar relacionado con ajustes de la actividad de la enzima Ribulosa 1,5 bisfosfato carboxilasa - oxigenasa (RuBPCO) debido a un incremento en la relación CO_2/O_2 de la fase líquida y producción de CO_2 por fotorrespiración (17, 19, 21, 24, 31). Así mismo, las diferencias en el comportamiento diario de P_N pueden tener relación con diferencias en actividad enzimática y, en particular con las enzimas involucradas en la fotorrespiración. *C. odorata* y *C. alliodora* al parecer poseen mecanismos distintos a los de *T. rosea*, *P. integrifolia* y *V. cymosa* que les permiten tolerar más efectivamente los efectos de la temperatura sobre el proceso fotorrespiratorio. Se considera que la disminución de P_N al medio día puede estar relacionada con incrementos en el DPV, y que la inhibición de la asimilación de CO_2 puede ser causada por efecto de retroalimentación negativa inducida por la acumulación de carbohidratos (4, 15). Sin embargo, aunque el aumento en DPV determina reducciones en g_s debido al cierre estomático y por consiguiente disminuciones en P_N , algunos autores indican que el proceso fotosintético también puede ser afectado por los aumentos en el déficit hídrico a nivel del mesófilo (20).

A partir del comportamiento de P_N se puede establecer que la asimilación total (integral bajo la curva) fue mayor ($p < 0,01$) en *C. odorata* y *C. alliodora* que en *T. rosea*, *P. integrifolia* y *V. cymosa*, lo que sugiere que a largo plazo los valores más altos de P_N en las dos primeras especies permitirán una mayor tasa de crecimiento relativo, es decir, que en ellas la acumulación de CO_2 será mayor en el mismo período de tiempo (29).

A pesar de que *C. odorata* y *C. alliodora* presentaron mayor P_N , su alta E afectó negativamente la EUA y por tanto, el comportamiento diario de esta variable fue similar al de *T. rosea*, *P. integrifolia* y *V. cymosa*. Sin embargo, en todas las especies se observó que la EUA fue mayor durante la mañana ya que hubo un menor gasto de agua por transpiración.

Aunque para algunos autores la EUA esta estrechamente relacionada con DPV (5, 7), los resultados no muestran un efecto evidente de los cambios diarios en DPV sobre la economía hídrica a pesar de que el aumento en DPV tuvo un efecto directo sobre la transpiración.

Por el comportamiento de g_s se puede considerar que *P. integrifolia*, *T. rosea* y *V. cymosa* fueron más influenciadas por los cambios en RFA, T_{aer} y DPV. Este resultado confirma datos en donde se encontró que la g_s puede ser controlada por variaciones en los factores ambientales anteriormente indicados (18).

En las especies evaluadas se observó una sensibilidad diferencial de g_s al DPV. Mientras que en *C. odorata* y *C. alliodora* los aumentos en DPV superiores a 1KPa no afectaron el comportamiento de g_s , en *P. integrifolia*, *T. rosea* y *V. cymosa* se observó un efecto negativo a pesar que P_N no se vio afectada. Sin embargo, en otras especies forestales se ha registrado que no sólo g_s sino también P_N pueden responder en forma negativa al aumento en DPV (25), aunque se considera que el DPV es el principal factor que controla g_s (23).

En general, los cambios en las condiciones climáticas afectaron en forma diferente el comportamiento fotosintético de las especies. Aunque *C. odorata* y *C. alliodora* presentaron una mayor asimilación de CO_2 al aumentar la RFA y T_{aer} de igual forma fueron las que mayor cantidad de agua consumieron en comparación con *P. integrifolia*, *T. rosea* y *V. cymosa*. *T. rosea* a pesar de haber sido una de las especies más influenciadas por las variaciones en DPV registró mayor EUA y menor CT (menor gasto de agua para la producción de biomasa).

Según los resultados, las condiciones de oferta ambiental deben ser tenidas en cuenta al momento de seleccionar las especies forestales más adecuadas para una determinada zona y/o asociación con otros cultivos (café, cacao), ya que como se observó entre estas especies existen diferencias en los requerimientos de radiación y temperatura para la fotosíntesis y procesos fisiológicos relacionados.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación se llevó a cabo con equipos y personal cofinanciado con recursos del proyecto 2251-07-002-93 patrocinado por COLCIENCIAS y la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia.

LITERATURA CITADA

1. ACERO D, L.E. Árboles de la zona cafetera Colombiana. Bogotá, Ediciones Fondo Cultural Cafetero, 1985. 312 p.
2. ALPIZAR, L.; FASSBENDER, H. W.; HEUVELOP, J.; FOLSTER, H.; ENRIQUEZ, G. Modelling agroforestry systems of cacao (*Theobroma cacao* L.) with laurel (*Cordia alliodora*) and poro (*Erythrina poeppigiana*) in Costa Rica. I. Inventory of organic matter and nutrients. *Agroforestry Systems* 4: 3-15, 1986.
3. AZCON-BIETO, J. The control of photosynthetic gas exchange by assimilate accumulation in wheat. In: MARCELLE, R.; CLINSTERS, H.; POUCKEM, VON (eds.) Biological control of photosynthesis. Dordrecht, Martinus Nijhof, 1986. sp.
4. AZCON-BIETO, J.; FARQUHAR, G.D.; CABALLERO, A. Effects of temperature, oxygen concentration, leaf age and seasonal variations on the CO_2 compensation point of *Lolium perenne*. Comparison with a mathematical model including non-photorespiratory CO_2 production in the light. *Planta* 152:497-504. 1981.
5. BALDOCHIL, D.D.; VERMA, S.B.; ANDERSON, D.E. Canopy photosynthesis and water use efficiency in a deciduous forests. *Journal Applied Ecology* 24:251-260. 1987.
6. BARRADA, V.L.; FANJUL, L. Microclimatic characterization of shade and open-grown coffee (*Coffea arabica* L.) plantations in Mexico. *Agricultural and Forest Meteorology* 38:101-112. 1986.
7. BATTAGLIA, M.; SANDS, P. Modeling site productivity of *Eucalyptus globulus* in response to climatic and site factors. *Australian Journal Plant Physiology* 24:831-850. 1997.
8. BEER, J.; MUSCHLER, R.; KASS, D.; SOMARRIBA, E. Shade management in coffee and cacao plantations. *Agroforestry Systems* 38:139-164. 1998.

9. CENTRONACIONAL DE INVESTIGACIONES DE CAFÉ. Cenicafé. Anuario Meteorológico 1998. Chinchiná, Cenicafé, 1999. 515 p.
10. CUENCA, G.; ARANGUREN, J.; HERRERA, R. Root litter decomposition in a coffee plantation under shade trees. *Plant and Soil* 71:477-486. 1983.
11. CHAMORRO T., G.; GALLO C., A.; LÓPEZ A., R. Evaluación económica del sistema agroforestal café asociado con nogal. *Cenicafé* 45(4): 165-170. 1994.
12. DOEHLERT, D.C.; WALKER, R.B. Photosynthesis and respiration in Douglas-fir as influenced by irradiance, CO₂ concentration and temperature. *Forest Science* 27:641-650. 1981.
13. FASSBENDER, H. W. Nutrient cycling in agroforestry systems of coffee (*Coffea arabica* L.) with shade trees in the Central Experiment of CATIE. In: BEER J.; FASSBENDER, H.; HEUVELDOP, J. (eds.) *Advances in Agroforestry Research*. Turrialba, CATIE, 1987. p. 155-165.
14. FETCHER, N.; OBERBAUER, S.F.; ROJAS, G.; STRAIN, B.R. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 35(suppl.):97-110. 1987.
15. FOYER, C.H. Feedback inhibition of photosynthesis through source-sink regulation in leaves. *Plant Physiology and Biochemistry* 26:483-492. 1988.
16. GARCIA, N.C.; AZÓCAR, A.; RADA, F. Photosynthetic acclimation to light in juveniles of two cloud forest tree species. *Trees* 2:114-124. 1995.
17. HALL, N.P.; KEYS, A.J. Temperature dependence of the enzymatic carboxylation and oxygenation of ribulose 1,5-bisphosphate in relation to effects of temperature on photosynthesis. *Plant Physiology* 72:945-948. 1983.
18. HINCKLEY, T.M.; BRAATNE, J.H. Stomata. In: WILKINSON, R.E. (ed.) *Plant environment interactions*. New York, Marcel Dekker, 1994. p.323-355. 1994.
19. KU, S.B.; EDWARDS, G.E. Oxygen inhibition of photosynthesis. I. Temperature dependence and relation to O₂/CO₂ solubility ratio. *Plant Physiology* 59:986-990. 1977.
20. KUBISKE, M.E.; ABRAMS, M.D. Ecophysiological analysis of woody species in contrasting temperature communities during wet and dry years. *Oecologia* 98:303-312. 1994.
21. LAING, W.A.; OGREN, W.L.; HAGEMAN, R.H. Regulation of soybean net photosynthetic CO₂ fixation by interaction of CO₂, O₂ and ribulose 1,5-diphosphate carboxylase. *Plant Physiology* 54:678-685. 1974.
22. MARTIN, C.E.; LOESCHEN, V.S.; BORCHERT, R. Photosynthesis and leaf longevity in trees of a tropical deciduous forest in Costa Rica. *Photosynthetica* 3:341-351. 1994.
23. MIELKE, M.S.; OLIVA, M.A.; DE BARROS, N.F.; PENCHEL, R.M.; MARTINEZ, C.A.; DA FONSECA, S.; DE ALMEIDA, A.C. Leaf gas exchange in a clonal eucalypt plantation as related to soil moisture, leaf water potential and microclimate variables. *Trees* 14:263-270. 2000.
24. PEISKER, M.; APEL, P. Dark respiration and effect of oxygen on CO₂ compensation concentration in wheat leaves. *Z. Pflanzenphysiol.* 100:389-395. 1980.
25. PEREIRA, J.S.; TENHUNEN, J.D.; LANGE, O.L. Stomatal control of photosynthesis of *Eucalyptus globulus* Labill. Trees under field conditions in Portugal. *Journal Experimental Botany* 38:1678. 1987.
26. RAMOS, J.; GRACE, J. The effects of shade on the gas exchange of seedlings of four tropical trees from Mexico. *Functional Ecology* 4:667-677. 1990.
27. SABOGAL, C. Observaciones sobre la combinación de *Cedrela odorata* con café en Tabarcia-Palmichal (Cantón Puriscal). In: HEUVELDOP, J.; ESPINOZA, L. (eds.) *El componente arbóreo en Acosta y Puriscal*, Costa Rica, Turrialba, CATIE, 1983. p. 90-101.
28. SESTAK, Z.; CATSKY, J.; JARVIS, P.G. Plant photosynthetic production manual of methods. The Hague, W. Junk N.V., 1971. 818p.
29. VANDERWERF, A. Growth analysis and photo-assimilate partitioning. In: ZAMSKY, E.; SCHAEFFER, A.A. (eds.) *Photo-assimilate distribution on plants and crops: Source-sink relationships*. New York, Marcel Dekker, 1996. p. 1-20.
30. VON CAEMMERER, S.; FARQUHAR, G.C. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153:376-387. 1981.
31. WEBBER, J.A.; TENHUNEN, J.D.; LANGE, O.L. Effects of temperature at constant air dew point on leaf carboxylation efficiency and CO₂ compensation point of different leaf types. *Planta* 66:826-829. 1985.
32. WILLEY, R.W. The use of shade in coffee, cocoa and tea. *Horticultural Abstracts* 5:791-798. 1975.