

Capítulo VIII

Interceptación de la luz y fotosíntesis del dosel

Werner Rodríguez

Contenido

Introducción	
La fotosíntesis foliar	
Eficiencia en el uso de la radiación solar	
El índice de área foliar	
Interceptación de la radiación solar	
La fotosíntesis del dosel	
Métodos para estimar la fotosíntesis del dosel	
El uso de cubetas en el campo	
El método micrometeorológico	
Simulación de la fotosíntesis del dosel	
La fotosíntesis de capas foliares.....	
La fotosíntesis del dosel completo	
La simulación de la F_n (cultivo) requiere modelos complejos...	
Fotosíntesis no laminar.....	
Bibliografía citada	
Guía de estudio	

Introducción

Si iniciamos de lo pequeño hasta lo grande, la fotosíntesis puede ser analizada como un proceso que ocurre en los cloroplastos, en las células vegetales, en las hojas, en las plantas y en las comunidades de plantas. Obviamente, podríamos escalar más en la jerarquía de los sistemas que realizan fotosíntesis hasta abarcar la totalidad del planeta. No obstante, lo que tiene sentido para el propósito de este capítulo es plantearse la fotosíntesis como un proceso que ocurre en el nivel de una comunidad de plantas. El tema es relevante porque los cultivos constituyen comunidades de plantas cuyo desempeño puede ser parcialmente modificado mediante el manejo agronómico. Las prácticas agrícolas comunes, como el establecimiento de una determinada densidad de siembra, condicionan la cantidad y organización del material vegetal ubicado por encima del nivel del suelo y determinan, en gran medida, su productividad.

En su vida comunitaria, las plantas conforman superficies y volúmenes de tejidos capaces de interceptar la **radiación fotosintéticamente activa, *RFA*** (de 400 a 700 nm). Parte de la energía contenida en la *RFA* puede ser atrapada por las plantas verdes mediante la formación de enlaces químicos. La **fotosíntesis del dosel** es, entonces, el proceso de fijación del dióxido de carbono presente en el aire llevado a cabo por las superficies y los volúmenes de hojas constituidos por las comunidades de plantas. El término también puede aplicarse a una planta individual, en cuyo caso se refiere a la fotosíntesis que realiza la totalidad de sus hojas, tallos verdes y, en algunos casos, los frutos. La fotosíntesis de aquellos órganos distintos a las hojas es conocida como **fotosíntesis no foliar o no laminar**.

La transformación de la energía solar en energía química, según Hay y Walker (1989), requiere superar tres etapas consecutivas: (a) la interceptación de la radiación solar incidente por parte del dosel de hojas; (b) la conversión de la radiación interceptada en energía química potencial o materia seca (MS); y (c) la

partición de la MS producida entre la parte cosechable de la planta y los otros tejidos de la planta. Este capítulo enfatiza las etapas (a) y (b) anteriores y revisa los modelos disponibles para comprender la fotosíntesis, ya no en el ámbito bioquímico como en el Capítulo del Fascículo I, sino en el de las comunidades de plantas que crecen como cultivos.

La fotosíntesis foliar

La fotosíntesis foliar se caracteriza mediante una curva de respuesta a la luz. El término “**luz**”, es decir, la *RFA*, es normalmente sustituido por el de **flujo de fotones fotosintéticos, (*FFF*)**. Este segundo término destaca el carácter corpuscular de la radiación y facilita la comprensión de la excitación que experimentan los fotosistemas (PSI y PSII) como consecuencia del impacto de los fotones sobre sus antenas y la ulterior canalización de esta energía hacia esos **centros de reacción** mediante **resonancia magnética** (Fascículo I, Capítulo I, *Sección Transducción de la energía solar*). La curva de respuesta relaciona la **fotosíntesis total (*Ft*)** con la *RFA* interceptada por la hoja o *FFF* incidente.

Como se muestra en la Fig. 8.1, después de una fase lineal, el aumento del *FFF* determina incrementos progresivamente menores de la *Ft*. En términos prácticos, lo anterior significa que las hojas expuestas a mayor radiación reducen su **eficiencia fotosintética (α)**. Conforme la respuesta de una hoja a la luz se acerca a la asíntota o fotosíntesis máxima, la fotosíntesis obtenida por unidad de radiación es menor y, por lo tanto, decimos que las hojas se encuentran “saturadas” por el *FFF*. En el campo, la curva de respuesta al *FFF* se determina mediante la superposición progresiva de filtros sobre la hoja: Estos filtros de lino blanco atenúan la radiación incidente. Consecuentemente, las lecturas que se registran en el medidor portátil de la fotosíntesis o **analizador de gas infrarrojo** (IRGA, por sus siglas en inglés), decaen conforme la hoja recibe menos fotones. Los puntos obtenidos son posteriormente utilizados para ajustar algún modelo de regresión, como el de Penning de Vries *et al.*, 1989 (Fig. 8.1, línea continua). Nótese que esta función posee dos parámetros: la **fotosíntesis total máxima (*Ft*)**

max) y la eficiencia fotosintética (α). La *Ft max* constituye la asíntota a la que tiende la función; es un **límite** que depende tanto de las características genéticas de la planta como del ambiente. Por otra parte, α es igual a la tangente de la fase inicial de la curva. El parámetro α también está relacionado con el ángulo comprendido entre el eje de las abscisas y la tangente. Conforme a los datos disponibles, α es determinado por el genoma de la planta, en mayor proporción que la *Ft max*.

Las hojas no sólo fotosintetizan, también respiran y fotorrespiran (Fascículo I Capítulos I y II) **La respiración (R)**, de las hojas debe ser descontada de la *Ft* porque parte del dióxido de carbono ya fijado por la hoja vuelve a liberarse al medio. Al sustraer la respiración y la **fotorrespiración (FR)** de la *Ft* se obtiene la **fotosíntesis neta, Fn**, como se describe en la siguiente ecuación:

$$Fn = Ft - FR - R$$

8.1

La Sociedad Americana de Ciencias de los Cultivos decidió eliminar el término fotosíntesis neta y, en su lugar, utilizar el término **fotosíntesis aparente** (Shibles, 1976). Ambos términos aparecen en la literatura científica, aunque el segundo con más frecuencia en la literatura norteamericana.

Cuando se considera la incorrectamente llamada “respiración oscura” (sencillamente, el dióxido de carbono producido por la oxidación de compuestos orgánicos foliares), obtenemos la curva punteada de la Fig. 8.1. En este caso, la curva de respuesta al *FFF* comienza en un punto negativo del eje de las ordenadas que coincide con el valor de la *R* y la función describe entonces a la *Fn* y no a la *Ft*. Note que cuando la *Fn* es igual a cero, la cantidad de dióxido de carbono fijado es igual a la cantidad del mismo gas respirado. Este punto de equilibrio, que indica el *FFF* necesario para compensar la pérdida de dióxido de carbono debido a la respiración, es el llamado **punto de compensación de la luz**.

El parámetro R de esta segunda función (línea punteada de la Fig. 8.1) es más reducido en las plantas con metabolismo de asimilación del carbono C_4 porque, en este caso, la anatomía Kranz de las hojas y la intervención de la fosfoenol piruvato carboxilasa reducen la R a valores insignificantes (Fascículo I, Capítulo I, *Sección Fotosíntesis C_4*).

/METER FIG. 8.1 AQUÍ/

Además, el valor de los parámetros que definen la fotosíntesis foliar no es igual a lo largo de la vida de la hoja. Cuando estas son jóvenes, en virtud de la síntesis de su propia biomasa, la respiración supera, con creces, a la fotosíntesis. En este período de premadurez, la hoja constituye un sumidero más que una fuente de asimilados. Posteriormente, coincidiendo con la máxima expansión foliar, la hoja logra aportar asimilados muy por encima de sus necesidades de oxidación de dióxido de carbono (respiración). Finalmente, al sobrevenir la senescencia, la F_n de la hoja declina porque, nuevamente, la respiración aumenta debido a la necesaria degradación y transporte de moléculas útiles hacia los sumideros activos. Consecuentemente, la F_n describe una parábola cóncava hacia abajo a lo largo de la vida foliar, como la que presentó Rodríguez (2001) con base en datos de la fotosíntesis foliar del ñame (Fig. 8.2).

/METER FIG. 8.2 AQUÍ/

Eficiencia en el uso de la radiación

La **eficiencia en el uso de la radiación (*EUR*)** es igual a la pendiente $dF_n/dFFF$ de la curva de respuesta a la luz descrita por la Fig. 8.1. En términos sencillos, la *EUR* es una medida de la cantidad de dióxido de carbono fijado por unidad de *FFF*. Su análisis reitera el decrecimiento ya descrito de la *F_n* con respecto al *FFF*. Cuando el *FFF* es corregido por pérdidas debidas a la **reflexión y transmisión** de la radiación solar de la hoja, el valor del parámetro α es una buena estimación de la llamada **eficiencia cuántica**. Este valor permite comparar la eficiencia intrínseca de diferentes sistemas fotosintéticos. Por ejemplo, teóricamente se espera que las plantas *C₄* alcancen una eficiencia cuántica inferior a la de las plantas *C₃* debido a que las primeras enfrentan reacciones de carboxilación y costos de transporte adicionales (Fascículo I, Capítulo I, *Sección Fotosíntesis C₄*). Sin embargo, la fotorrespiración reduce considerablemente la eficiencia cuántica de las plantas *C₃* en función de la temperatura y la concentración de oxígeno. En el rango de los 20 a los 25 °C, bajo luz tenue y con una concentración de oxígeno en el aire igual a 21%, tanto las plantas *C₃* como las *C₄* alcanzan eficiencias cuánticas cercanas a los 0,06 μ moles de CO₂ fijados por μ mol de fotones fotosintéticos. A temperaturas menores, las plantas *C₃* son más eficientes, pero a

temperaturas más altas las plantas C_4 alcanzan valores superiores de eficiencia fotosintética.

El Índice de Área Foliar (*IAF*)

Watson introdujo, en 1947, el concepto de **índice de área foliar (*IAF*)**, definiéndolo como el área de las hojas de una población de plantas dividida por el área de terreno que estas ocupan. Como ambas áreas están dadas en metros cuadrados, el *IAF* carece de unidades. No obstante, conviene recordar que se trata del cociente de m^2 (hojas) / m^2 (terreno). Normalmente, el *IAF* es determinado con ayuda de un planímetro. Este instrumento integra el área de las hojas colocadas entre una fuente de luz y una serie de fotoceldas. A esta opción destructiva se contrapone el uso de modelos de regresión basados en algunas dimensiones de las hojas, que como el producto del largo (*l*) y el ancho (*a*), permiten calcular el área de las hojas indirectamente (Por ejemplo, $\text{área} = c \cdot l \cdot a$). Una vez establecido el modelo, es decir, al ser conocido el valor del coeficiente de regresión (*c*), basta con medir las dimensiones elegidas para estimar con ayuda de la función el área foliar. Con el advenimiento de las computadoras y los “scaners” también ha sido posible determinar el área foliar con gran precisión a partir de imágenes digitales. El Cuadro 8.1. muestra los coeficientes de regresión para estimar el área de algunos cultivos tropicales, con base en los valores *l* y *a*.

/METER CUADRO 8.1 AQUÍ/

El concepto del **IAF** tiene una serie de aplicaciones prácticas. La modificación del **IAF** como consecuencia del uso de diferentes densidades de siembra o arreglos espaciales es, quizás, el caso más obvio. En el caso de las plantas sometidas a raleos o podas, resulta evidente que estas prácticas modifican su **IAF**. En general, la mayor productividad de los cultivos está asociada con un **IAF** que permita una interceptación del **FFF** incidente por encima del 95%. Por lo tanto, gran parte del éxito que puede obtenerse en la producción vegetal, dependerá de la aplicación de prácticas agronómicas que permitan alcanzar esta cobertura o interceptación amplia en el menor tiempo posible.

La interceptación de la luz

Monsi y Saeki (1953), dos investigadores japoneses, aplicaron el concepto del **IAF** de Watson al estudio de la interceptación de la luz por parte de las plantas. Ellos hallaron que la **Ley de Lambert-Beer-Bouguer**, propuesta para estimar la concentración de un soluto disuelto en una solución que era atravesada por un haz de luz, también era útil para describir el paso de la luz a través del dosel de los cultivos. En términos simples, esta Ley establece que la luz proveniente de una fuente (**I_0**) es atenuada, exponencialmente, por la cantidad de soluto presente en la solución que atraviesa. La luz remanente al otro lado de la solución (**I**) puede ser calculada si se conoce el espesor recorrido por la luz (**x**) y el **coeficiente de extinción de luz (k)** de la solución. Monsi y Saeki hallaron que para cualquier estrato dentro del dosel, se cumplía que:

$$I = I_0 \cdot \exp (-k \cdot IAF)$$

8.2

O lo que es lo mismo:

$$\ln(I/I_0) = -k \cdot IAF$$

8.3

Monsi y Saeki determinaron que **k**, (con las unidades inversas del **IAF**, es decir, de m² de terreno por m² de área foliar) tendía a valores bajos (de 0,2 a 0,5) en los cultivos con hojas angostas y a valores altos (de 0,6 a 0,8) en los cultivos con hojas anchas. Un análisis cuidadoso reveló que, más que con el ancho de las hojas, esta variación en los valores de **k** está relacionada con el ángulo de inserción de las hojas, los cuales, tienden a ser más agudos en las monocotiledóneas que en las dicotiledóneas. Como se indica en la Fig. 8.3, la relación **I/I₀**, es decir, la proporción de la radiación interceptada por el cultivo, disminuye más rápidamente con el aumento del **IAF**, conforme el valor de **k** aumenta. El coeficiente de extinción constituye una característica relevante de cualquier comunidad de plantas, porque determina la proporción del **FFF** que es interceptada por unidad de **IAF**, es decir, indica la transparencia del dosel al paso de la luz y determina con ello la densidad de siembra óptima para cada tipo particular de estructura del dosel.

Hagamos un ejercicio mental para comprender mejor el concepto del coeficiente de extinción **k**. Supongamos que un haz de luz incide, en forma totalmente normal, sobre una hoja horizontal ficticia de un metro cuadrado de área colocada sobre un metro cuadrado de terreno. En este caso, obtendríamos un valor de **k** igual a 1, es decir, la transparencia de esa hoja sería igual a cero. Si, posteriormente, inclináramos esa hoja hipotética de un metro cuadrado hasta colocarla a 45 grados con respecto a la normal, entonces, nuestra hoja ya no sería capaz de “bloquear” o interceptar la totalidad de la luz incidente sobre el metro cuadrado de terreno, pues parte del haz de luz lograría alcanzar el suelo que ahora no logra cubrir la hoja inclinada. En este segundo caso, el valor de **k** habría disminuido. En términos prácticos, lo anterior significa que una planta de maíz, por ejemplo, debido al agudo ángulo de inserción de las hojas, atenúa menos luz

por unidad de IAF que una planta de frijol, de foliolos relativamente horizontales. Por lo tanto, el maíz resulta más “transparente” a la luz que el frijol, porque permite el paso de más luz a los estratos de hojas inferiores. A los cultivos como el maíz, por poseer una orientación vertical de las hojas, se les denomina **erectofilicos**, y a los que poseen un follaje con orientación horizontal, como el frijol, **planofilicos**. El Cuadro 8.2 muestra los valores de k de algunos cultivos tropicales.

/METER CUADRO 8.2 AQUÍ/

En general, los cultivares con valor bajo de k , dentro de una misma especie, pueden cultivarse a densidades de siembra más altas que los cultivares con valores de k más altos, porque, a pesar del hacinamiento en que crecen estas plantas, las estructuras de sus doseles de hojas logran distribuir la luz incidente en una mayor proporción de su área foliar. En otros términos, las hojas superiores de las plantas erectofílicas dejan luz remanente no interceptada que es aprovechada por los estratos inferiores de hojas. Aplicando el concepto anterior de la curva de respuesta a la luz podríamos decir que tanto las hojas superiores como inferiores de una planta erectofílica logran mantenerse por debajo de la asíntota de saturación. Por el contrario, en una planta planofílica, la poca transparencia de las

hojas superiores deja poca luz remanente para los estratos inferiores. En este caso, la luz incidente resulta mal distribuida y estas plantas demandan, por lo tanto, espaciamientos amplios que le permitan a los estratos inferiores recibir luz por los costados. Podemos concluir que la ventaja de distribuir la luz en una mayor proporción del área foliar solamente tiene sentido cuando el FFF es alto.

El ángulo de inserción de las hojas y el coeficiente k también poseen repercusiones ecológicas interesantes. Las plantas erectofílicas suelen ser plantas de sol obligadas, como la caña de azúcar y el maíz. Por el contrario, las plantas planofílicas prosperan mejor en los ambientes de umbría parcial. Cuando la luz incidente es escasa, por ejemplo en el sotobosque tropical, las hojas verticales no interceptan suficiente luz como para superar el punto de compensación de luz. Por lo tanto, no pueden subsistir bajo estas condiciones por razones termodinámicas; es decir, porque asimilarían menos dióxido de carbono que el que llegarían a liberar al medio como producto de la respiración. No es casual, entonces, que la mayor parte de las plantas adaptadas a los hábitat sombríos posean hojas grandes y horizontales. Por otra parte, una planta planofílica suele ser más competitiva por el recurso luz que una planta erectofílica, como lo evidencian las malezas de hojas anchas que logran prosperar en los potreros cubiertos por pastos de poca altura.

La determinación de k puede realizarse a partir de mediciones de I_0 e I en cultivos de IAF conocido. Para ello, se coloca un radiómetro de punto por encima del dosel del cultivo (lectura de I_0) y un radiómetro lineal por debajo de este (lectura de I) sobre el suelo. Repitiendo esta operación en parcelas del mismo cultivo sembradas a diferentes densidades, es decir, con diversos IAF , es posible obtener puntos para regresionar el $\ln(I/I_0)$ contra el IAF . La pendiente de la línea recta así obtenida es igual al coeficiente de extinción k . Aplicando este método a plantas sembradas en macetas fue posible obtener los valores de k de 0,29 y 0,55 para el maíz y el frijol, respectivamente (Fig. 8.4).

/METER FIG. 8.4 AQUÍ/

El deseo de maximizar la productividad de los cultivos bajo condiciones de elevado FFF ha estimulado el estudio de la relación entre valores bajos de k y elevadas densidades de siembra. Los resultados han mostrado que las reducciones del valor de k no necesariamente aumentan la capacidad fotosintética de las comunidades de plantas porque ésta también depende de otros factores, tales como: limitaciones debidas al tamaño del sumidero, disponibilidad de dióxido de carbono, distancia hoja – sumidero, edad de las hojas y múltiples situaciones de estrés. En relación con el ángulo de inserción de las hojas, ha resultado evidente el incremento de la productividad como consecuencia del efecto de hojas más erectas tanto en arroz como en maíz, pero no en otros cereales (Trenbath y Angus, 1975). En todo, caso este efecto tan sólo comienza a ser notorio cuando el IAF supera el valor mínimo de 4. Posiblemente, el mayor logro asociado con el desarrollo de cultivares con follaje erectofílico ha sido el incremento en la densidad de población que estos permiten. En zonas geográficas con radiación solar baja durante la época de siembra, el uso de cereales con valor bajo de k , ha sido económicamente importante.

La fotosíntesis del dosel

Si la tasa fotosintética fuera proporcional a la *RFA* y si todas las hojas tuvieran las mismas propiedades, entonces, la fotosíntesis del dosel sería igual al producto de la *RFA* interceptada por la eficiencia en el uso de la radiación (*EUR*). La realidad no es tan simple. Las hojas muestran una respuesta no lineal a la radiación (Fig. 8.1) y no son idénticas ni mantienen la misma productividad a lo largo de su vida (Fig. 8.2). El dosel de los cultivos muestra una respuesta fotosintética curvilínea aun más compleja que la de las hojas que lo componen. En el dosel las hojas interactúan entre sí y con el medio al interceptar luz y absorber dióxido de carbono, haciendo con ello el estudio de la fotosíntesis más azaroso. No obstante, resulta útil establecer una analogía entre la fotosíntesis foliar (Fascículo I, Capítulo I, *Sección Las reacciones de difusión*) y la de doseles de hojas. Esta analogía podría ser formulada así:

$$Fn(\text{cultivo}) = (C_a - C_d) / r'_a = (C_d - C_i) / r'_d \quad 8.4$$

$Fn(\text{cultivo})$ es el flujo neto de CO_2 dentro del dosel (fotosíntesis neta). C_a y C_d son la concentración de dióxido de carbono en el aire y en el dosel, respectivamente. El término r'_a es igual a la resistencia aerodinámica a la transferencia de CO_2 del aire a la superficie de las hojas. C_i representa la concentración de dióxido de carbono en las cavidades subestomáticas de las hojas. Finalmente, r'_d es igual a la resistencia del dosel considerando que todas las hojas actúan en paralelo. Tanto r'_a como r'_d pueden ser estimadas a partir de las resistencias análogas del vapor de agua (r_a y r_d) multiplicadas por 1,6.

En cultivos densos que alcanzan tasas fotosintéticas elevadas, la C_d puede bajar hasta 250 ppm, es decir, cerca de 100 ppm menos que la C_a . Estas reducciones

severas ocurren especialmente cuando no corre el viento. Bajo estas condiciones, la concentración del dióxido de carbono en el dosel restringe la fotosíntesis. Por el contrario, en los cultivos con follaje menos denso o disperso en grupos de hojas, la carencia de CO₂ no es tan drástica.

Métodos para determinar la fotosíntesis del dosel

La fotosíntesis del dosel es igual a la suma de las tasas fotosintéticas de todas las hojas involucradas. Básicamente, han sido desarrollados dos métodos para determinarla: (a) el uso de cubetas en el campo y (b) el uso de información micrometeorológica. En el primer caso, el ambiente en el que crecen las plantas resulta modificado por la cubeta, limitación que afortunadamente el segundo enfoque supera.

El uso de cubetas en el campo

La fotosíntesis del dosel puede medirse mediante cubetas transparentes grandes, capaces de encerrar grupos de plantas en el campo. Estos sistemas de medición reproducen, a gran escala, los **sistemas abiertos** portátiles utilizados para medir la fotosíntesis foliar. Por lo tanto, la cubeta se conecta a una bomba que inyecta aire con una concentración de dióxido de carbono conocida a la cubeta, y estima la fotosíntesis del dosel con base en la diferencia entre este valor y aquel que se mide al salir el aire del sistema (sistema abierto). Para evitar interferencias indeseables, debidas a la actividad microbiana del suelo y a las raíces, normalmente, se aísla el suelo del área cubierta por la cubeta con algún material impermeable al dióxido de carbono. Obviamente, también es factible utilizar **sistemas cerrados** y de autocompensación del dióxido de carbono consumido. Con frecuencia, las cubetas alteran, considerablemente, las condiciones naturales en las que crecen las plantas, pues modifican la **presión de vapor de agua** en el

aire circundante, reducen la radiación incidente y aumentan la temperatura. Además, en todos los casos, es necesario inyectar aire dentro de la cubeta. Con ello disminuye la **resistencia aerodinámica del dosel** (r'_d) y aumenta, artificialmente, la fotosíntesis.

El método micrometeorológico

El cultivo actúa como un sumidero del CO_2 que lo rodea. Con algunos puntos de medición sobre el cultivo y dentro de él, es posible establecer que la intensidad del flujo (Q) es igual al producto de un **coeficiente de difusión** (K ; el concepto inverso al de la **resistencia aerodinámica**, r'_a) por el cambio de la concentración del dióxido de carbono (ΔC) con respecto a la altura (Δz).

El problema clave para resolver es: ¿Cómo determinar K ? Este coeficiente de difusión varía con la altura y su magnitud es proporcional a la **turbulencia atmosférica** que, a su vez, depende de la velocidad del viento, la rugosidad de la superficie y la inestabilidad térmica. K puede ser derivado a partir de datos de la distribución del área foliar en función de la altura y del perfil de la velocidad promedio del viento a lo largo de intervalos discretos de tiempo (de 10 a 20 minutos). Consecuentemente, la fotosíntesis del dosel (F_d) sería igual a:

$$F_d = -K * (\Delta C / \Delta z) \quad 8.4$$

La ventaja más notoria del método meteorológico, con respecto al de la cubeta, es que perturba muy poco el ambiente natural en el que crecen las plantas. No obstante, presenta las siguientes limitaciones: (a) requiere un área de cultivo uniforme y extensa; (b) las condiciones ambientales de la medición no pueden ser

modificadas a voluntad; (c) es difícil establecer la contribución de hojas o estratos de hojas individuales a la fotosíntesis del dosel; (d) no es posible apreciar cambios en la productividad a largo plazo con base en fluctuaciones que ocurren en un corto plazo.

Simulación de la fotosíntesis del dosel

Como lo indican los datos de Stewardt y Dwyer (1993), el área foliar y su distribución en el espacio determinan, en gran medida, la fotosíntesis del dosel y la acumulación de la materia seca. La geometría del dosel, a pesar de su complejidad, puede ser descrita, facilitando con ello el análisis matemático de la fotosíntesis del dosel.

Davidson y Phillip (1958) fueron los primeros en combinar el perfil de extinción exponencial de la luz por parte del follaje (Ecuación 8.3, propuesta por Monsi y Saeki, 1953) con la respuesta foliar de las hojas al *FFF* (Fig. 8.1). Por esta vía es posible calcular tanto la fotosíntesis total (*F_t*) de capas o estratos de hojas como de la totalidad del dosel. El cálculo de la fotosíntesis neta (*F_n*) requiere conocer la respiración (*R*). En una primera aproximación, podría asumirse que el valor de *R* es igual para todas las hojas, lo cual, obviamente, no es cierto.

La fotosíntesis de capas de hojas

Consideremos una capa o estrato del dosel de una planta. A una profundidad *L* dentro del dosel (acumulamos el valor del *IAF* de la parte superior de la planta hacia su base), la irradiancia media de un flujo descendente de fotones que caen sobre un sensor es igual a $I_0 \cdot \exp(-k \cdot L)$. Al aumentar la profundidad dentro del dosel a $(L + \Delta L)$, el flujo de fotones decaería a $[I_0 \cdot \exp(-k \cdot (L + \Delta L))]$. La diferencia

entre estos dos flujos sería la irradiancia media absorbida por la capa ΔL , es decir, $k \cdot I_0 \cdot \exp(-k \cdot L)$. Puesto que las hojas no son capaces de absorber toda la radiación que reciben, la irradiancia incidente sobre las hojas sería igual a $k \cdot I_0 \cdot \exp(-k \cdot L) / (1 - m)$, donde m es el coeficiente de transmisión foliar de la luz.

En forma similar, es posible estimar un flujo ascendente de fotones. Considerando ambos flujos (el descendente y el ascendente), la irradiancia media que recibe la hoja en sus dos caras sería igual a $(1 + \Phi) \cdot k \cdot I_0 \cdot \exp(-k \cdot L) / (1 - m)$, en donde, Φ es el coeficiente de reflexión foliar. La fotosíntesis neta por unidad de área foliar $[Fn(h)]$ debida al incremento de área foliar al profundizar L en el dosel sería igual a:

$$Fn(h) = \{[Ft \max \cdot \alpha k \beta \cdot I_0 \cdot \exp(-kL)] / [\alpha k \beta \cdot I_0 \cdot \exp(-kL) + Ft \max]\} \cdot R \quad 8.5$$

En este caso, β es igual a $(1 + \Phi) / (1 - m)$ y, usualmente, posee un valor de 1,2, ya que $m = \Phi = 0,1$ para la radiación incidente en la mayor parte de las hojas.

La fotosíntesis del dosel completo o de todos los estratos

Con base en lo anterior, la fotosíntesis de todo un dosel por unidad de área de terreno $[Fn(\text{cultivo})]$ sería igual a la suma de la asimilación de CO_2 de todas las capas que la componen. Esta suma puede llevarse a cabo mediante la integración analítica de la ecuación 8.5 a lo largo de toda el área foliar L . Así obtenemos:

$$F_n(\text{cultivo}) = F_t \max \cdot \ln\{(\alpha k l_0 + \beta \cdot F_t \max) / [\alpha k l_0 \cdot \exp(-kL) + \beta \cdot F_t \max]\} / (k - L \cdot R) \quad 8.6$$

Esta fórmula describe la fotosíntesis del dosel en respuesta al ambiente (I_0), la estructura del dosel (IAF , k , m , Φ) y el intercambio foliar de dióxido de carbono ($F_t \max$, α , R). Por lo tanto, puede ser utilizada para estudiar perfiles de fotosíntesis dentro del dosel en respuesta a la radiación incidente, la estructura del dosel y la respuesta foliar fotosintética. El modelo muestra que el IAF en plantas grandes puede ser dividido en dos partes: los estratos o capas superiores donde la $F_t > R$ y los estratos inferiores, donde ocurre lo contrario ($F_t < R$). La línea de división entre los dos estratos representaría el **punto de compensación de la luz**, es decir, la cantidad de radiación que compensa, por fotosíntesis, exactamente la pérdida de dióxido debida a la respiración. Davidson y Phillip (1958) denominaron “productivas” a las hojas superiores del dosel, y “parásitas” a las inferiores. Esta diferenciación permitió interpretar otros datos disponibles en la época, según los cuales, la tasa de crecimiento de un cultivo en función del IAF mostraba una respuesta del tipo óptimo, es decir, parabólica (Fig. 8.5). Se dijo que a valores elevados de IAF una proporción creciente de las hojas resultaba “parásitas” y, por ello, la tasa de crecimiento del cultivo tendía a bajar después de haber alcanzado un máximo (IAF óptimo).

/METER FIG. 8.5 AQUÍ/

Otras investigaciones han modificado esta interpretación inicial. Se ha podido establecer que la R es ajustada por los cultivos según la radiación incidente, la cual es a su vez modificada por el IAF . Un conjunto de plantas bien espaciadas continúan con una R elevada aun después de varias horas de haber sido agrupadas o hacinadas mediante el uso de espaciamientos menores. Posteriormente, las plantas, ahora sometidas a menor radiación, ajustan su R y logran con ello una F_n similar a la obtenida anteriormente, cuando estaban más espaciadas y expuestas a la luz. Por lo tanto, la respuesta de la F_n de los cultivos al incremento del IAF es del tipo asintótico. A este tipo de respuesta se le conoce como **IAF crítico** (Fig. 8.5). Las respuestas del tipo parabólico u óptimo sólo ocurrirían si las hojas bajas mantuvieran tasas de respiración superiores a sus tasas fotosintéticas, lo cual difícilmente ocurre. Aparentemente, en muchos casos estas respuestas parabólicas son producto de observaciones de corto plazo. No existe evidencia de que las hojas maduras importen asimilados ni que las hojas bajas continúen sintetizando compuestos como “**hojas parásitas**” en el sentido planteado por Davidson y Phillip (1958). Tampoco existe certeza de que las hojas viejas respiren su propia masa, comportamiento que sería otra de las posibles explicaciones para argumentar a favor de la existencia de un IAF óptimo.

El modelo de la fotosíntesis del dosel expuesto también dilucida la importancia de la arquitectura de la planta. Los doseles con hojas horizontales (es decir, con un k alto) reciben mucha radiación en los estratos superiores y sus hojas, puesto que el valor de α es constante, resultan saturadas con facilidad cuando la $F_t \max$ es reducida. Por otra parte, las plantas con hojas erectas (k bajo) logran una mejor distribución de la radiación disponible entre sus hojas y, por lo tanto, estas no alcanzan a saturarse y la fotosíntesis por unidad de radiación interceptada se mantiene alta a cualquier valor de $F_t \max$.

La simulación de la F_n (cultivo) requiere el uso de modelos más complejos

La expresión analítica de la fotosíntesis neta de un cultivo (Ecuación 8.6) asume que tanto la fotosíntesis total como la respiración son iguales en cada una de las capas o estratos del dosel. Desde luego, esto no es lo que sucede en el campo. Por lo tanto, es necesario hallar soluciones numéricas para estimar la F_n de cada una de las capas. No obstante los ajustes que se puedan lograr en la forma anterior, el modelo expuesto presenta varias limitaciones importantes: i) Resulta inapropiado cuando el dosel no está distribuido en forma homogénea como suele ser el caso en los cultivos sembrados en hileras o que aún no han “cerrado” el dosel. ii) El cálculo de la distribución de la luz dentro del dosel requiere un valor diferente de k para cada hora del día, pues la Tierra cambia su posición con respecto al Sol constantemente y los haces de luz deben atravesar volúmenes diferentes de dosel. iii) El modelo predice la irradiancia media que reciben las hojas, pero no considera ni las manchas de sol ni la radiación difusa. Puesto que una buena parte de las hojas resultan saturadas con los valores medios de la radiación incidente, el modelo conduce a una sobre-estimación de la fotosíntesis del dosel. Estas limitaciones pueden ser superadas con el uso de modelos más complejos. Por ejemplo, el modelo YamSim (Rodríguez, 1997) incorpora correcciones del valor de k para cada posición del sol durante el día y estima el aporte de la radiación difusa a la fotosíntesis del dosel. La simulación de la F_n en cultivos no homogéneos requeriría el diseño de nuevos modelos.

Fotosíntesis no laminar

La fotosíntesis no es un proceso exclusivo de las láminas foliares. Otros tejidos de la planta que poseen clorofila, como los tallos, los pecíolos y los frutos, fotosintetizan y contribuyen, en algunos casos en forma importante, con el aporte de carbohidratos a las estructuras reproductivas.

Conceptualmente, cabe replantearse la definición de **sumidero** aplicado a las partes reproductivas de algunas plantas, especialmente los cereales, pues estos órganos no se desarrollan, exclusivamente, a expensas de la fotosíntesis que tiene lugar en las hojas.

Cabe destacar las espigas de los cereales, que por su posición estratégica en la parte terminal del tallo, contribuyen, significativamente, con su propia producción de materia seca (hasta 50% de su propio peso). En algunos casos, el aporte de las inflorescencias y de los frutos no se debe, solamente, a la capacidad que estos órganos tengan de incorporar el CO₂ atmosférico, sino a su capacidad para reciclar el carbón respirado. Debe recordarse que los frutos en crecimiento manifiestan altas tasas de respiración; la capacidad que los frutos tengan de reutilizar este elemento es de gran beneficio para su propia conformación. En el arroz, se ha informado de una alta capacidad de reciclaje del CO₂ respirado, por parte de la **espiga**, no así de la capacidad fotosintética de este órgano.

Contrario a lo que ocurre con los cereales, las leguminosas de grano, como la arveja, la soya y el frijol común, por tener sus frutos ubicados dentro del dosel y poco expuestos a la radiación solar, no exhiben tasas fotosintéticas altas en sus **carpelos**. No obstante, existe información de tasas relativamente altas de reciclaje del CO₂ respirado en estas tres especies.

Se ha informado de la incorporación de CO₂ en muchos frutos tropicales como los cítricos, el tomate, el aguacate y el café, así como en tallos de té y tallos de árboles maderables que poseen clorofila en su corteza.

Bibliografía citada

- Davidson, J.L. y J.R. Phillip. 1958. Light and pasture growth. *Arid Zone Res.* 11: 181-187.
- Monsi, M. y T. Saeki. 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.* 14: 22-52.
- Rodríguez, M. W. 2001. Botánica, domesticación y fisiología del cultivo de ñame (*Dioscorea alata*). *Agronomía Mesoamericana* 11 (2) : 133-152.
- Shibles, R.M 1976. Terminology pertaining to photosynthesis. *Crop Sci.* 16: 437-440.
- Steward, D.W. y L.M. Dwyer. 1993. Mathematical characterization of maize canopies. *Agriculture Forest Meteo.* 66: 247-265.
- Trenbath, B.R. y J. F. Angus. 1975. Leaf inclination and crop production. *Field Crop Abst.* 28: 231-244.

Revisiones y Libros

- Hay, R.K.M. y A.J. Walker. 1989. *An introduction to the physiology of crop yield*. New York, Longmans Scientific and Technical. 292 p.
- Johnson, I.R. 1994. *Plant Mod 2.1; exploring the physiology of plant communities*. Australia, Greenhat Software. 136 p.
- Penning de Vries, F.W.T., D.M. Jansen, H.F.M. Berge Ten y A. Bakema. 1989. *Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops*. Wageningen, PUDOC. 271 p. (Simulation Monographs 29).
- Rodríguez, M. W. 1997. 1997. *Crop Physiology of the Greater Yam (Dioscorea alata L.)*. Stuttgart, Verlag Grauer, Universität Hohenheim, PhD Thesis. 151 p.

Guía de estudio

1. La llamada curva de respuesta a la luz muestra un comportamiento asintótico. ¿Qué factores podrían determinar que la fotosíntesis neta por unidad de *RFA* incidente tienda a bajar en esa relación?
2. Es un hecho comprobado que el coeficiente de extinción k cambia a lo largo del día. Con base en la definición de k y el cambio en los ángulos de incidencia de la *RFA*, proponga una explicación para ese comportamiento.
3. ¿Será también diferente el valor de k para cada estrato del dosel? Explique.
4. ¿Qué parámetros de un cultivo están asociados con la fotosíntesis de su dosel? Explique los tres parámetros que considere más relevantes.
5. Las hojas que crecen en condiciones de excesiva sombra en el interior del dosel de una planta suelen desprenderse. Justifique esta “poda natural” con base en el concepto de punto de compensación de la luz.
6. Con base en la ecuación 8.2 y con ayuda de una hoja de cálculo, determine qué valor de k sería necesario para que un cultivo de frijol de $IAF = 3,5$ y expuesto a $1000 \text{ } \mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de *RFA* intercepte el 95 % de esa radiación incidente. Tome en cuenta que $1-(I/I_0)$ es igual a la proporción de la *RFA* interceptada por el cultivo.
7. Discuta la relación existente entre el valor de k de una maleza y su capacidad de competencia por luz.
8. ¿Por qué un bajo valor de k no necesariamente está asociado con una alta productividad (kg de materia seca por unidad de área y tiempo)?
9. ¿Qué implicaciones prácticas podría usted derivar de los conceptos de *IAF* óptimo e *IAF* crítico?
10. Se ha podido comprobar que la fotosíntesis del dosel de muchos cultivos es proporcional a la *RFA* incidente y que no muestra saturación bajo condiciones óptimas de crecimiento. ¿Por qué, en este caso, la respuesta de la fotosíntesis neta a la radiación no es asintótica?

TITULOS DE LAS FIGURAS

Fig. 8.1. Curva de respuesta de la fotosíntesis al flujo de fotones fotosintéticos (FFF). La línea continua muestra la fotosíntesis total (F_t) estimada a partir del modelo propuesto por Penning de Vries *et al.*, 1989. La línea discontinua muestra el mismo modelo pero corregido mediante la sustracción de la respiración oscura (R) a la F_t . El parámetro $F_t \max$ es igual a la fotosíntesis total máxima; α es la eficiencia fotosintética inicial, donde pequeños cambios en el FFF , inducen cambios grandes en la fotosíntesis.

Fig. 8.2. Efecto de la edad de la hoja sobre la F_n del ñame *Dioscorea alata*. Rodríguez (2001).

Fig. 8.3. Decrecimiento del flujo de fotones fotosintéticos (FFF) expresado en $\mu\text{moles} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ en función del índice de área foliar (IAF) según el programa Plant Mod 2.1 (Johnson, 1994). La atenuación de la luz difiere en función del coeficiente de extinción: línea continua $k = 0,7$; línea discontinua $k = 0,3$.

Fig. 8.4. Atenuación de la luz por parte de dos cultivos con coeficientes de extinción (k) contrastantes. Datos provenientes de una práctica de campo llevada a cabo en Turrialba, Costa Rica. Nótese que, al prolongar imaginariamente las líneas hasta el eje X para un valor bajo de k , más capas foliares participarían para interceptar el 95% de la radiación incidente.

Fig. 8.5. Tasa de crecimiento del cultivo (TCC) en función del IAF . La línea continua muestra la respuesta de un cultivo con un IAF óptimo; la línea discontinua señala la respuesta de un cultivo con un IAF crítico. El área comprendida por la llave es igual a la pérdida de crecimiento asociada con

la respuesta del *IAF* crítico.

TITULO DE LOS CUADROS

Cuadro 8.1 Coeficientes utilizados para estimar el área foliar de diversos cultivos a partir del producto del largo por el ancho máximo de sus hojas.

Cuadro 8.2 Coeficientes de extinción determinados en algunos cultivos tropicales. En todos los casos, los cultivos ya habían alcanzado una buena cobertura y las mediciones fueron llevadas a cabo cerca del mediodía.

Cuadro 8.1

ESPECIE	COEFICIENTE
Algodón	0,70
Arroz	0,66-0,73
Banano (cv. 'Williams')	0,75
Girasol	0,68-0,76
Maíz	0,70-0,85
Palma Aceitera	0,55-0,65
Sorgo	0,75

Cuadro 8.2

Especie	Coeficiente de extinción (k)
Banano (cv. 'Williams')	0,68
Frijol	0,55
Maíz	0,29
Palma aceitera	0,66
Papa (cv. 'Birrisito')	0,45

Fig. 8.1

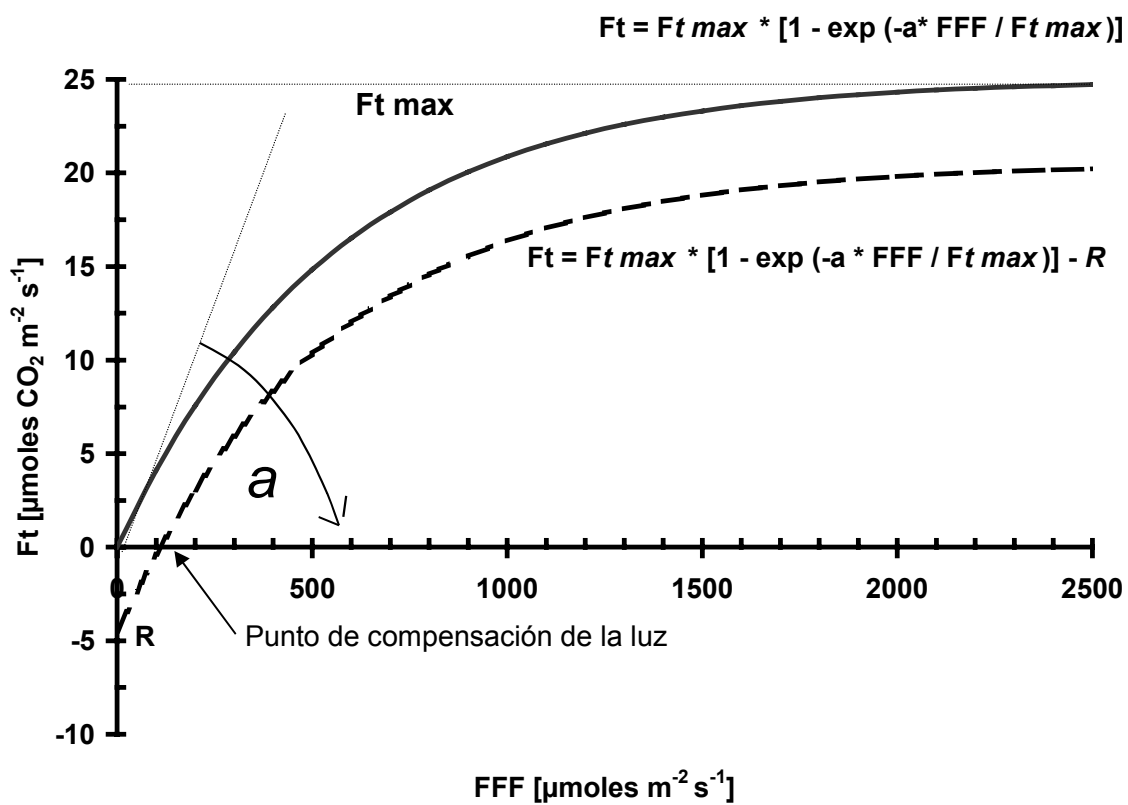


Fig. 8.2

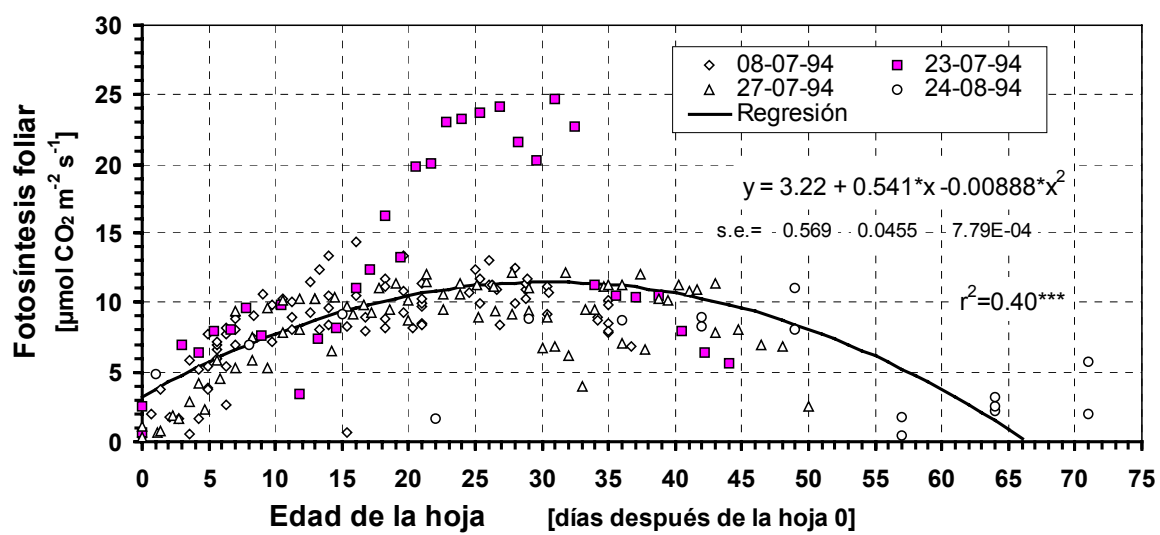


Fig. 8.3

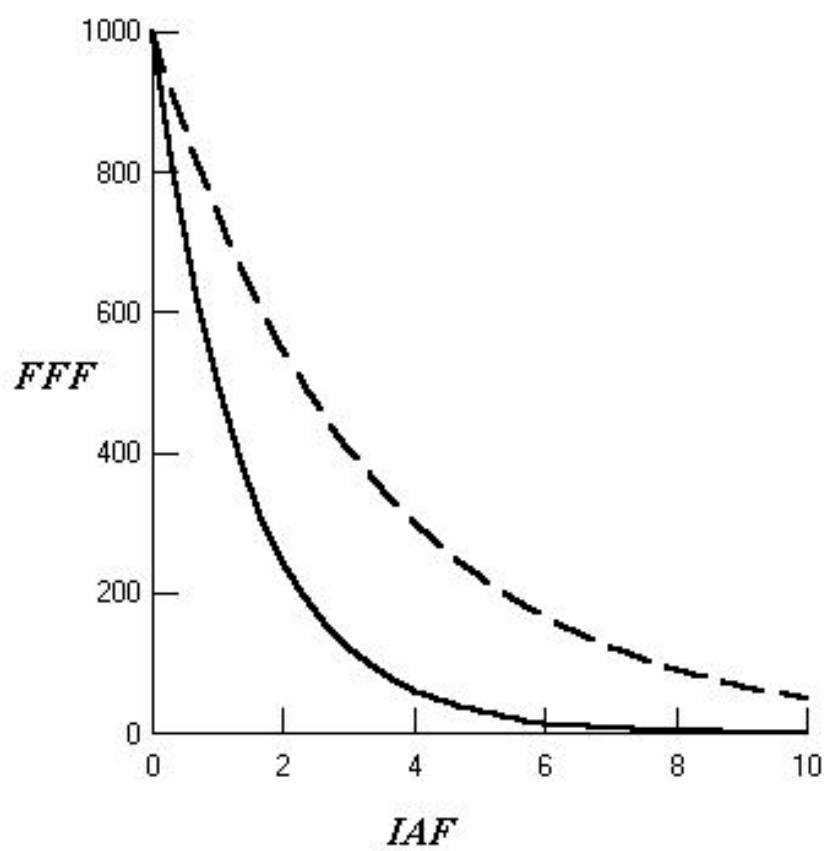


Fig. 8.4

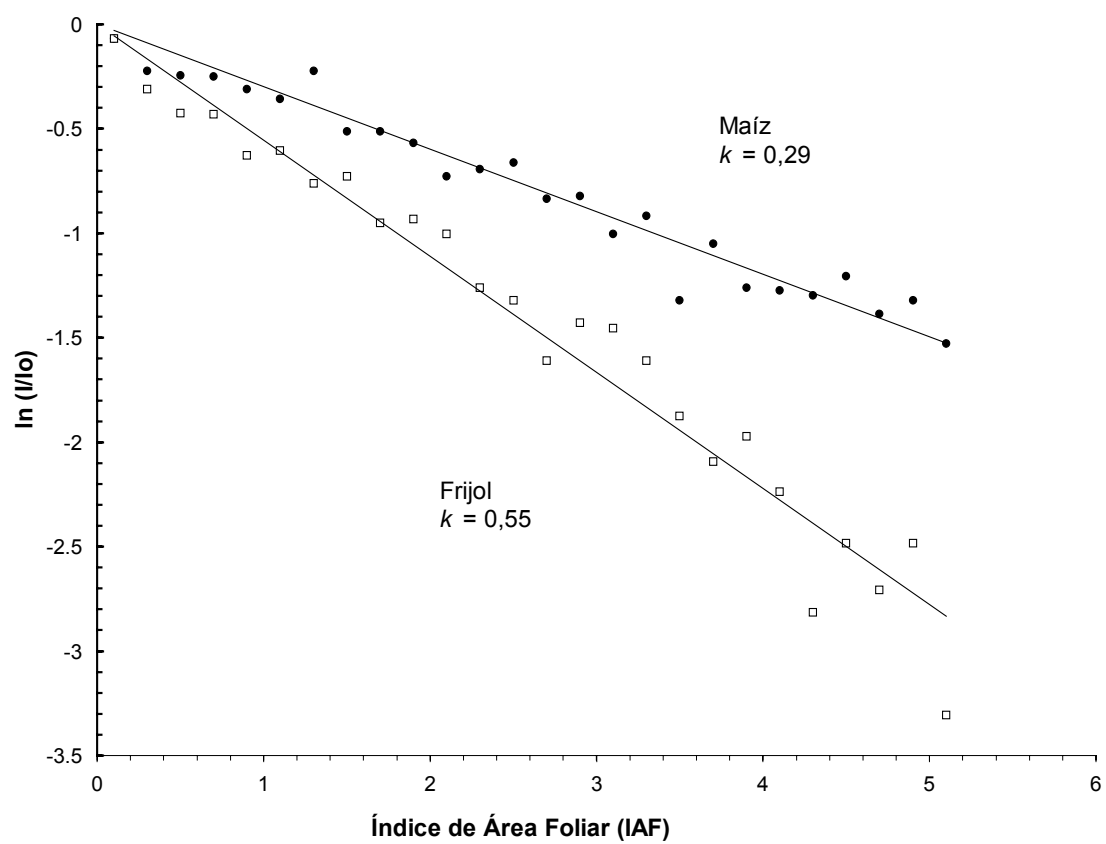


Fig. 8.5

