

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
SUBDIRECCIÓN GENERAL ADJUNTA DE ENSEÑANZA
PROGRAMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

TRANSMISIÓN DE LA RADIACIÓN SOLAR Y CARACTERÍSTICAS
ARQUITECTURALES DE ERYTHRINA POEPPIGIANA Y CALLIANDRA
CALOTHYRSUS DURANTE UN CICLO DE PODA

Tesis sometida a la consideración del Comité Técnico
Académico del Programa de Estudios de Posgrado en Ciencias
Agrícolas y Recursos Naturales del Centro Agronómico
Tropical de Investigación y Enseñanza, para optar por el
grado de

MAGISTER SCIENTIAE

SILVIA LILIAN REBOTTARO

Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza
Turrialba, Costa Rica
diciembre de 1992

*Hay suficientes recursos en el mundo
para las necesidades de todos;
no hay suficiente
para la codicia de algunos.*

Gandhi

AGRADECIMIENTOS

A Pekka Nygren, profesor consejero, por su valiosa y esmerada conducción en mi trabajo de tesis.

A Pedro Oñoro y Edgar Víquez, miembros del comité asesor, por sus análisis críticos y el apoyo técnico brindado.

A los profesores Pedro Ferreira, Bryan Finegan, María Julia Mazzarino, Gustavo López, Gilda Piaggio y Fernando Ferrán, por sus valiosos aportes en mi formación profesional.

A Daniel Cabrelli, por sus vehementes discusiones durante la preparación del presente documento.

A Ovidio Novoa, por la ayuda técnica de estos dos años.

A Beatriz Sandoval (M.A.G), por su incondicional "soporte logístico" durante mi estadía en Costa Rica.

Al personal de AFN-CIID: Jael's Camacho, Vidal Coto, Manuel Brenes, Alberto Campos, Mario Jiménez y Edwin Pereira, por la colaboración prestada para el trabajo de campo.

Al Dr. Donald Kass, y por su intermedio al International Development Research Centre (IDRC) por permitirme el uso de sus experimentos.

A la Academia de Finlandia por financiar el presente trabajo.

INDICE

AGRADECIMIENTOS	iv
INDICE	v
RESUMEN	viii
ABSTRACT	x
LISTA DE CUADROS	xii
LISTA DE FIGURAS	xiv
1. INTRODUCCION	1
2. REVISION BIBLIOGRAFICA	4
2.1. Características generales de las especies en estudio	4
2.2. Arquitectura de las plantas	8
2.2.1. Un enfoque cualitativo	8
2.2.2. Un enfoque cuantitativo	10
2.3. Arquitectura y radiación solar	13
2.4. Características de sombra de las especies bajo estudio	20
3. MARCO TEORICO	23
3.1. Caracterización de la arquitectura	23
3.2. Cuantificación de la transmisión de la radiación solar	25

4. MATERIALES Y METODOS	29
4.1. Localización y características del experimento	29
4.2. Determinación de las variables arquitecturales	32
4.2.1. Variables medidas en el campo	32
4.2.1.1. Altura total	33
4.2.1.2. Tamaño de copa	33
4.2.1.3. Posición, diámetro y longitud de ramas y ramificaciones	33
4.2.1.4. Angulo de inclinación foliar	35
4.2.2. Determinación de la densidad de área foliar por árbol	35
4.2.2.1. Estimación del área foliar en <i>E. poeppigiana</i>	36
4.2.2.2. Estimación del área foliar en <i>C. calothyrsus</i>	37
4.2.3. Determinación de la densidad de área foliar por estratos	40
4.3. Mediciones de transmitancia	43
4.3.1. Transmitancia de la copa	43
4.3.2. Transmitancia de las hojas	47
4.4. Análisis de la información	49
5. RESULTADOS	51
5.1. Dimensiones de los árboles	51
5.2. Densidad de área foliar	55
5.3. Estratificación de la copa	57
5.4. Angulo de inclinación foliar	62

5.5. Mediciones de transmitancia	65
5.5.1. Transmitancia de la copa	65
5.5.1.1. Comportamiento a través del ciclo	65
5.5.1.2. Corrección por la densidad de área foliar	73
5.5.1.3. Corrección por distribución de la densidad de área foliar	76
5.5.1.4. Análisis por ángulo de elevación solar	79
5.5.2. Transmitancia de las hojas	83
5.6. Producción de biomasa	84
6. DISCUSION	86
6.1. Dimensiones de los árboles	86
6.2. Densidad de área foliar	88
6.3. Transmisión de la radiación solar	90
6.3.1. Comportamiento a través del ciclo	90
6.3.2. Corrección por densidad de área foliar	94
6.3.3. Corrección por distribución de la densidad de área foliar	96
7. CONCLUSIONES	99
BIBLIOGRAFIA	102
ANEXO	108
1. Procedimiento empleado en el cálculo del coeficiente de transmisión k, considerando la estratificación de la copa.	108
2. Programa desarrollado en SAS	118

REBOTTARO, S. 1992. Transmisión de la radiación solar y características arquitecturales de Erythrina poeppigiana y Calliandra calothyrsus, durante un ciclo de poda. Tesis M.Sc., Turrialba, Costa Rica, CATIE. 107 p. + 2 Anexos.

Palabras claves: Erythrina poeppigiana, Calliandra calothyrsus, radiación solar, transmitancia de la copa, características arquitecturales, ciclo de poda, densidad foliar, árboles fijadores de nitrógeno, diseño de sistemas agroforestales.

RESUMEN

En el marco del diseño de sistemas agroforestales, se debe considerar que la radiación solar es uno de los recursos modificados por la presencia de los árboles. Sin embargo, la información cuantitativa sobre este tema es escasa.

En este contexto, el presente trabajo tuvo como objetivo evaluar la transmisión de la radiación solar a través de la copa y su relación con características arquitecturales, a lo largo de un ciclo de poda de seis meses, en dos especies arbóreas fijadoras de nitrógeno utilizadas en sistemas agroforestales.

El trabajo de campo fue llevado a cabo en la finca experimental del CATIE, Turrialba, Costa Rica.

Las variables evaluadas fueron dimensiones de la copa, densidad foliar, inclinación foliar, patrón de ramificación y transmisión de la densidad del flujo de fotones (PFD) a través de la copa.

La evolución de las dimensiones de E. poeppigiana presentó dos fases de rápido crecimiento al inicio y al final del ciclo, y una fase de lento crecimiento entre las semanas 14 a 18 a partir de la poda. C. calothyrsus presentó un crecimiento constante a lo largo de todo el ciclo.

La densidad foliar (área foliar/volumen de copa), presentó un comportamiento decreciente a lo largo del ciclo, en ambas especies. Esta tendencia fue independientemente del tamaño de los árboles y de los valores de densidad foliar.

E. poeppigiana presentó un patrón cíclico en la transmisión de la radiación solar a través de la copa. La transmisión fue baja en las primeras semanas desde la poda, y creció hasta alcanzar su valor máximo alrededor de la semana 17, luego de lo cual volvió a bajar. El momento de

máximo valor de la transmisión coincidió con la fase de lento crecimiento y fuerte caída de hojas.

En C. calothyrsus la transmisión se incrementó a través del ciclo, acompañando inversamente a la evolución de la densidad foliar.

Las diferencias entre especies son explicadas en términos del hábito de inclinación foliar, del tipo de hojas y del patrón de ramificación.

La transmisión de PFD fue baja en ambas especies A 1.4 m de profundidad dentro de la copa la PFD con respecto a la PFD sin sombra varió entre el 1.2 y el 4 % en E. poeppigiana, y entre el 0.2 al 10 % en C. calothyrsus.

REBOTTARO, S. 1992. Solar radiation transmission and architectural characteristics of Erythrina poeppigiana and Calliandra calothyrsus during a pruning cycle. Thesis M.Sc., Turrialba, Costa Rica, CATIE. 107 p. + 2 Annex.

Key words: Erythrina poeppigiana, Calliandra calothyrsus, solar radiation, canopy transmittance, architectural characteristics, pruning cycle, foliage density, nitrogen fixing trees, agroforestry systems design.

ABSTRACT

Solar radiation should be considered to be one of the resources modified by the trees' presence in the framework of agroforestry systems designs. However, quantitative information about this aspect is scarce.

The objective of this work is to quantify the solar radiation transmission through the canopy and its relation with architectural characteristics, throughout a six month pruning cycle, in two nitrogen fixing tree used in agroforestry systems: Erythrina poeppigiana and Calliandra calothyrsus.

Field work was carried out at the experimental farm at the CATIE, Turrialba, Costa Rica.

The variables evaluated were canopy dimensions, foliage density, leaf angle, ramification pattern and canopy transmittance in form of photon flux density (PFD).

Evolution of canopy dimensions in E. poeppigiana showed two rapid growth phases, at the beginning and the end of the cycle, and a slow growth phase between weeks 14 and 18 after pruning. C. calothyrsus showed constant growth during the entire cycle.

Foliage density (leaf area/canopy volume), showed a reduction throughout the cycle, in both species. This tendency being independent of the tree size and of the values of foliage density.

E. poeppigiana showed a cyclical pattern in canopy transmittance. This variable was low in the first weeks after pruning, and increased until it reached its maximum value around week 17, and low once again at the end of the cycle. The maximum value coincided with the slow growth stage and heavy leaf drop.

In the case of C. calothyrsus, canopy transmittance increased over the cycle, affected inversely the evolution of foliage density.

Differences between species are explained in terms of leaf angle habit, leaf type and the ramification pattern.

Transmission of PFD was low in both species. At a depth of 1.4 metre within the canopy, the proportion of PFD with respect to unshaded PFD varied between 1.2 and 4% in E. poeppigiana and between 0.2 and 10% in C. calothyrsus.

LISTA DE CUADROS

pag.

Cuadro 1. Producción de biomasa (peso seco) de *E. poeppigiana*, en $\text{kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$6

Cuadro 2. Producción de biomasa de *C. calothyrsus*, en $\text{kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$7

Cuadro 3. Ecuaciones de regresión para la relación entre el área foliar en m^2 (AF) y el área transversal de ramas en mm^2 (AT), para *E. poeppigiana*.....36

Cuadro 4. Valores de la probabilidad $> X^2$ (Prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis), de la comparación entre cuadrantes de la copa, para las variables diámetro de ramas, longitud de ramas y ángulo de inclinación de ramas.....58

Cuadro 5. Volumen en m^3 (V_e) y densidad de área foliar por estratos en $\text{m}^2 \text{ m}^{-3}$ (F_e), en ambas especies.....60

Cuadro 6. Valores del coeficiente de transmisión k , provenientes del ajuste a la ecuación (2), para *E. poeppigiana*.....66

Cuadro 7. Valores del coeficiente de transmisión k , provenientes del ajuste a la ecuación (2), para *C. calothyrsus*.....66

Cuadro 8. Valores del coeficiente de penetración Γ , provenientes del ajuste a la ecuación (6), para *E. poeppigiana*.....72

Cuadro 9. Valores del coeficiente de penetración Γ , provenientes del ajuste a la ecuación (6), para *C. calothyrsus*.....72

Cuadro 10. Valores porcentuales del Componente directo de PFD (CD), calculados a partir de la ecuación (12), para dos momentos del ciclo.....73

Cuadro 11. Valores del coeficiente k , considerando la densidad de área foliar (F), ecuación (3), para el clon 2662 de *E. poeppigiana*.....74

Cuadro 12. Valores del coeficiente k , considerando la densidad de área foliar (F), ecuación (3), para el clon 2687 de *E. poeppigiana*.....74

Cuadro 13. Valores del coeficiente k , considerando la densidad de área foliar (F), ecuación (3), para *C. calothyrsus*.....75

Cuadro 14. Valores del coeficiente k , considerando la densidad de área foliar por estrato (F_e), ecuación (4), para el clon 2662 de *E. poeppigiana*.....77

Cuadro 15. Valores del coeficiente k , considerando la densidad de área foliar por estrato (F_e), ecuación (4), para el clon 2687 de *E. poeppigiana*.....77

Cuadro 16. Valores del coeficiente k , considerando la densidad de área foliar por estrato (F_e), ecuación (4), para *C. calothyrsus*.....78

LISTA DE FIGURAS

TEXTO	pag.
Figura 1. Valores de precipitación (mm), registrados durante el período del trabajo experimental y el valor promedio de cuarenta años (1942-1983).....	29
Figura 2. Representación del tratamiento geométrico de las copas para la determinación de estratos.....	42
Figura 3. Representación del procedimiento utilizado para realizar las mediciones de transmitancia de la radiación solar a través de la copa.....	45
Figura 4. Evolución del diámetro de copa promedio (en m) durante el ciclo, para ambas especies.....	52
Figura 5. Evolución de la altura de copa promedio (en m) durante el ciclo, para ambas especies.....	52
Figura 6. Evolución de la altura total promedio (en m) durante el ciclo, para ambas especies.....	54
Figura 7. Evolución del volumen de copa promedio (en m ³) durante el ciclo, para ambas especies.....	54
Figura 8. Densidad de área foliar promedio (F) en m ² m ⁻² , a través del ciclo, en <i>E. poeppigiana</i>	56
Figura 9. Densidad de área foliar promedio (F) en m ² m ⁻² , a través del ciclo, en <i>C. calothyrsus</i>	56

Figura 10. Distribución de frecuencia del ángulo de inclinación foliar, para *E. poeppigiana*, en tres momentos del día a) a las 8.00 hs, b) a las 12.00 hs, c) a las 14.30 hs.....63

Figura 11. Distribución de frecuencia del ángulo de inclinación foliar, para *C. calothyrsus*, en tres momentos del día a) a las 8.00 hs, b) a las 12.00 hs, c) a las 14.30 hs.....64

Figura 12. Evolución del coeficiente de transmisión k a través del ciclo, en *E. poeppigiana*, valores observados y estimados a partir de la ecuación (14).....68

Figura 13. Evolución del coeficiente de transmisión k a través del ciclo, en *C. calothyrsus*, valores observados y estimados a partir de la ecuación (15).68

Figura 14. Disminución de la PFD en función de la profundidad, para las semanas 12 y 13 desde la poda, en *E. poeppigiana*, y *C. calothyrsus*, respectivamente.....69

Figura 15. Intercepción de PFD en función de la profundidad, para las semana 12 y 13 desde la poda, en *E. poeppigiana* y *C. calothyrsus*, respectivamente.....70

Figura 16. Valores de k a través del ciclo, obtenidos a partir de la ecuación (2), para diferentes intervalos del ángulo de elevación solar, en *E. poeppigiana*.....80

Figura 17. Valores de k a través del ciclo, obtenidos a partir de la ecuación (2), para diferentes intervalos del ángulo de elevación solar, en *C. calothyrsus*.....80

Figura 18. Valores de k a través del ciclo, obtenidos a partir de la ecuación (3), para diferentes intervalos del ángulo de elevación solar, en el clon 2662 de E. poeppigiana.....82

Figura 19. Valores de k a través del ciclo, obtenidos a partir de la ecuación (3), para diferentes intervalos del ángulo de elevación solar, en el clon 2687 de E. poeppigiana.....82

Figura 20. Valores de k a través del ciclo, obtenidos a partir de la ecuación (3), para diferentes intervalos del ángulo de elevación solar, en C. calothyrsus.....83

ANEXO

Figura 1A. División de la copa en estratos, donde cada estrato es un a semielipsoide de radio a_i y altura b_i112

Figura 2A. Dirección de los rayos solares dentro de la copa, y coordenadas correspondientes a los puntos de entrada y salida del rayo en cada semielipsoide.....113

Figura 3A. Representación de un caso en el cual el rayo solar no pasa por uno de los estratos. Por lo tanto el largo del trayecto s_i es igual a cero.....115

1. INTRODUCCION

La implementación de un sistema agroforestal requiere del conocimiento y de la utilización de algunos elementos teóricos, a los fines de optimizar ese sistema de producción en función del objetivo planteado.

Al estudiar los sistemas agroforestales se ha de tener en cuenta la aparición de respuestas particulares, debido a las interacciones generadas en unidades de producción formadas por dos o más especies.

De manera que la elección de especies y el diseño de un sistema agroforestal dependerán de los objetivos y de las interacciones entre sus componentes.

Sin embargo, se puede generalizar que para cualquier sistema agroforestal, la maximización de los efectos positivos y la minimización de las interacciones negativas (competencia por radiación solar, nutrientes y agua), representan el medio para optimizar el o los objetivos propuestos.

El régimen de radiación solar es uno de los recursos del medio que se ve alterado por la presencia de los árboles

en el sistema. Sin embargo, la información sobre este tema en sistemas agroforestales es escasa.

En general existen evidencias indirectas acerca de la competencia por la radiación solar (IITA 1983, Kang et al. 1981, Verinumbe y Okali 1985, entre otros), pero son muy pocos los estudios de tipo cuantitativo (IITA 1984, Kang et al. 1985, Yamoah et al. 1986).

En la búsqueda de diseños óptimos, la utilización de modelos de simulación representa un método eficiente, ya que permite la exploración de un gran número de diseños, probando luego en el campo solamente los mejores (Vandermeer, 1986; 1989).

El régimen de radiación solar que llega al cultivo se halla influenciada por la estructura del sistema arbóreo, y ésta es función de: 1) las dimensiones y la arquitectura del árbol individual y 2) la densidad y distribución de los árboles sobre el terreno.

Debido a que muchos de los sistemas agroforestales son manejados mediante podas periódicas de su componente arbóreo, esto traería como consecuencia una modificación cíclica en el régimen de radiación solar; pudiendo ser, además, el comportamiento entre especies diferente.

Por lo tanto, es necesario conocer la variación en las dimensiones y características ópticas de los árboles a lo largo del ciclo de poda, cuando se quieren utilizar modelos de simulación del régimen de radiación solar, que consideran la densidad y la distribución espacial de los árboles.

En este contexto, el presente trabajo tuvo como objetivos:

1) Conocer la transmisión de la radiación solar, en plantas individuales de las leguminosas arbóreas Erythrina poeppigiana (Walpers) O.F.Cook y Calliandra calothyrsus Meissn., a lo largo de un ciclo de poda de seis meses.

2) Conocer algunas características determinantes de la arquitectura de esas especies.

3) Explicar la relación entre la transmisión de la radiación solar y las características arquitecturales.

4) Brindar información que pueda ser utilizada en la validación e implementación de modelos de simulación del régimen de radiación solar en sistemas agroforestales; y en estudios ecofisiológicos de especies arbóreas donde se requiera conocer la intercepción de la radiación solar.

2. REVISION BIBLIOGRAFICA

2.1. Características generales de las especies en estudio

E. poeppigiana es un árbol leguminoso, perteneciente a la familia Fabaceae. En crecimiento libre alcanza alturas superiores a los 25 m y diámetros mayores a los 50 cm. Su área de origen abarca desde Panamá hasta Bolivia, ocupando zonas húmedas de bajas a medianas elevaciones. Fue introducida en Costa Rica a fines del siglo XIX, y se encuentra actualmente naturalizada en este país (Holdridge y Poveda, 1975).

La especie se ha utilizado tradicionalmente en el trópico americano como componente arbóreo de sistemas agroforestales. Es usada como un árbol de sombra en cacao y en café, y asociada con pasturas (Budowski *et al.*, 1984). A nivel experimental, ha mostrado un excelente comportamiento en cultivo en callejón (Kass *et al.*, 1989; Sánchez Oviedo, 1989).

Este extensivo uso de la especie se debe fundamentalmente a su capacidad de rebrote, la resistencia a podas periódicas, el rápido crecimiento y el aporte de abono

verde rico en nitrógeno a los cultivos con ella asociados (Budowski, 1983).

C. calothyrsus pertenece a la familia Mimosoideae. Es un árbol leguminoso pequeño, que rara vez alcanza una altura superior a los 10 m, con un diámetro máximo de 20 cm. Es nativa de una extensa región de América Central (desde México a Panamá), pero no es cultivada en su área de origen (National Research Council, 1983).

En 1936, se introdujo en Indonesia semilla proveniente de Guatemala, y a partir de entonces se ha extendido su uso sobre toda la isla de Java. La especie se encuentra hasta los 1500 msnm y en sitios con precipitaciones por encima de los 1000 mm anuales. Crece en un gradiente amplio de suelos, incluyendo sitios muy ácidos (National Research Council, 1983).

En muchas partes de Java es la especie preferida para leña, ya que es de fácil establecimiento, de simple poda, de buen rebrote y de alto poder calorífico (4500-4750 kcal/Kg). Sin embargo sus usos son múltiples, ya que es utilizada para el control de la erosión supuestamente debido a su profundo y abundante sistema radicular. Además, mejora las condiciones y la productividad del suelo, a través del aporte de nitrógeno proveniente de la fijación simbiótica y del aporte de hojarasca. Ha sido utilizada en Indonesia como

alimento para el ganado, consociada con pasturas tropicales en áreas que anteriormente no toleraban ningún cultivo (National Research Council, 1983).

En los Cuadros 1 y 2 son presentados algunos datos de producción de biomasa en *E. poeppigiana* y *C. calothyrsus*, respectivamente.

Cuadro 1. Producción de biomasa (en kg ha⁻¹ año⁻¹ de materia seca) de *E. poeppigiana*.

Distancia en m	Biomasa Foliar kg ha ⁻¹	Biomasa Total año ⁻¹	Sitio	Fuente
3 x 6	4736	9676	CATIE, C.R.	Kass <i>et al.</i> 1989.
1 x 6	4600		CATIE, C.R.	Sánchez
2 x 6	3160		CATIE, C.R.	Oviedo,
3 x 6	2480		CATIE, C.R.	1989.
4 x 6	1750		CATIE, C.R.	
6 x 6		13700 ^a	C.R.	Russo,
6 x 6		22700 ^b		1983b.
2 x 2	1723	3218	Guápiles, C.R.	Herrera, 1990.

a = material podado mas hojarasca, con dos podas al año.

b = material podado mas hojarasca, con una poda al año.

El trabajo de Kass *et al.* (1989), corresponde a un experimento de cultivo en callejones donde se realizan podas cada seis meses. Los valores que aparecen en el Cuadro 1 representan los promedios de nueve podas. Los datos de Sánchez Oviedo (1989), provienen de otro experimento de cultivo en callejones, y son los promedios de 8 podas realizadas cada seis meses. El trabajo de Russo (1983b) se realizó en un cultivo de café (*Coffea* spp.) donde *E. poeppigiana* fue utilizada como árbol de sombra.

Cuadro 2. Producción de biomasa (en $\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) de *C. calothyrsus*.

Distancia en m	Biomasa Foliar $\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$	Biomasa Total $\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$	Sitio	Fuente
4 x 0.5		12120	Samoa Oeste	Rosecrance
5 x 0.5		9150	Samoa Oeste	<i>et al.</i> ,
6 x 0.5		7600	Samoa Oeste	1992.
2 x 2	6384	18600	Guápiles, C.R.	Herrera, 1990.
2 x 0.5	46200 ^v		Samoa Oeste	Kidd y Taogaga, 1984.
2 x 1		12800 ^v	CATIE, C.R.	CATIE, 1986b
1 x 2		35-65 m ³		
2 x 2		leña	Java	NAS, 1983.

Todos los datos corresponden a peso seco excepto en v.
v = biomasa verde.

Los datos de Rosecrance et al. (1992), pertenecen a un experimento de cultivo en callejones y son los promedios de cuatro años, donde se practicaron tres podas anuales. El valor de biomasa verde presentado por Kidd y Taogaga (1984), incluye follaje y brotes tiernos. Las plantaciones de Java destinadas a la producción de leña generalmente tienen un distanciamiento de 2 x 1 o de 2 x 2 m, realizándose cortes anuales. Los valores de producción de leña presentados en el Cuadro 2 corresponden a esa situación y para plantaciones de dos a veinte años de edad.

2.2. Arquitectura de las plantas

2.2.1. Un enfoque cualitativo

La gran diversidad de formas presentes en las especies tropicales, estaría limitando la posibilidad de sistematizar esa información si no se desarrollaran criterios de evaluación de dichas formas, de manera tal de poder agrupar a las diferentes especies en unos pocos modelos estructurales básicos.

Los estudios realizados sobre el tema comienzan con las ideas de Corner (1949), sobre el crecimiento, la forma y evolución de las plantas. Luego Hallé y Oldeman (1970),

desarrollan los primeros conceptos sobre arquitectura de las plantas y modelos arquitecturales.

La arquitectura de las plantas depende de la naturaleza y del arreglo relativo de las partes que la componen, y es la expresión de un balance entre procesos endógenos y factores exógenos (Barthélémy et al., 1989).

Más de 150 familias (de especies herbáceas y leñosas, en regiones templadas y tropicales, y cercanas o no taxonómicamente), fueron analizadas por medio de un análisis arquitectural, y éste podría constituir un método eficiente para el estudio de la organización espacial de especies arbóreas (Barthélémy et al., 1989).

A pesar que teóricamente el número de combinaciones posibles de características morfológicas es sumamente elevado (lo cual daría lugar a una gran cantidad de formas diferentes), aparentemente sólo 23 modelos arquitecturales se han encontrado en la naturaleza (Barthélémy et al., 1989).

Basados en los trabajos de Hallé y Oldeman (1970), Reffye et al. (1989), establecieron un modelo matemático de crecimiento, con base en la teoría de probabilidades, y desarrollaron un modelo que permitió clasificar a las plantas en función de su arquitectura.

2.2.2. Un enfoque cuantitativo

Una forma diferente de encarar el tema de la arquitectura, lo constituyen los trabajos realizados acerca del patrón de distribución vertical de las hojas y de órganos no fotosintéticos (para diversas comunidades vegetales). En este sentido los estudios de Monsi y Saeki (1953), representan los primeros aportes en el análisis cuantitativo de la forma de las plantas.

A partir de los trabajos de Monsi y Saeki (1953), Shinozaki *et al.* (1964a), proponen el conocimiento de la forma de los árboles en términos cuantitativos, como requisito para realizar estimaciones de biomasa, y entonces presentan los fundamentos del "Modelo de tubos".

Sobre la base fisiológica de que la tasa de transpiración del follaje es proporcional a la superficie foliar, y que la tasa de abastecimiento de agua es proporcional al área del tejido conductor, se puede presentar una expresión matemática que relacione la distribución del follaje con la distribución de los órganos no fotosintéticos (Shinozaki *et al.*, 1964a).

La cantidad de hojas presentes en una cobertura vegetal, por encima de una altura dada, sería proporcional a la suma de las áreas transversales de los tallos y ramas

presentes a la misma altura. De ello se deriva que los tallos y ramas constituyen un ensamble de unidades de tubos, las cuales poseerán una unidad determinada de órganos fotosintéticos.

Una de las características en el crecimiento de poblaciones arbóreas es la caída de las ramas inferiores debido a la deficiencia de radiación solar, provocada por el incremento en la espesura de la cobertura, a medida que el rodal madura. Entonces, los tubos o elementos conductores poco activos de las ramas que cayeron, permanecen en el tronco junto con los tubos o elementos activos conectados a las ramas vivas. De ahí que, la parte inferior del tronco contiene la mayor proporción de elementos no funcionales. Esta hipótesis fue denominada "teoría del modelo de tubos para la forma de los árboles" (Shinozaki et al., 1964a).

Debido a que la utilización del diámetro como variable de predicción de la biomasa foliar en especies arbóreas (Kittredge, 1944), había dado como resultado diferencias de acuerdo al sitio y la edad del rodal, Shinozaki et al. (1964b) sugirieron sobre la base del modelo de tubos, que la cantidad de hojas podría estar mas altamente correlacionada con la suma de las áreas transversales de los tubos vivos que las soportan, lo cual sería aproximadamente el área transversal del tronco medida inmediatamente por debajo de la rama viva mas baja.

Debido a que los tubos activos son los que transportan agua y nutrientes hacia las hojas, su área transversal estaría más correlacionada con la superficie foliar que el diámetro. Por lo tanto, la relación se basaría en un balance entre la cantidad de agua demandada por las hojas y la habilidad del tallo para conducirla.

El modelo para una planta individual seguiría el mismo patrón que para una población, y también sería válido para una rama individual.

Algunos autores han utilizado el modelo de tubos en especies forestales, ya sea con el objeto de probarlo o como una herramienta de investigación, para diversos fines (Newman, 1979; Long *et al.*, 1981; Brix y Mitchell, 1983; Marshall y Waring, 1986; Mäkelä, 1986; Long y Smith, 1988; Chapman y Gower, 1991).

Uno de los trabajos más acabados sobre el tema fue el realizado por Mäkelä (1986), quien desarrolló un modelo de crecimiento para especies leñosas considerando que, la partición del crecimiento entre el material foliar y el tejido leñoso se realiza cumpliéndose el supuesto del modelo de tubos, o sea manteniéndose constante la relación entre órganos fotosintéticos y órganos leñosos.

Analizó las consecuencias del modelo de tubos sobre la dinámica del crecimiento de los árboles en función del patrón de crecimiento longitudinal del tejido leñoso; y aplicó estos conceptos con el fin de explicar procesos tales como la competencia intraespecífica, la mortalidad y la disminución del crecimiento a nivel poblacional.

2.3. Arquitectura y radiación solar

En general, la mayoría de los trabajos en los cuales se relacionan algunas características arquitecturales con la transmisión de la radiación fueron efectuados en especies herbáceas (Warren Wilson, 1965; Philip, 1965; Lemeur, 1973).

Sin embargo, algunos conceptos teóricos se pueden utilizar para el estudio de otros tipos de estructuras.

El régimen (cantidad y distribución) de radiación fotosintéticamente activa (RAFA) que es absorbida por una cobertura vegetal, está determinado por la geometría de la misma y por la radiación incidente; y la geometría de la cobertura es posible cuantificarla a través de la distribución de claros en el follaje (Nilson, 1971).

Probablemente, la radiación es la variable ambiental que resulta de mas difícil predicción dentro del dosel,

debido a que las características de la misma (cantidad y calidad) son modificadas muy fuertemente con la profundidad dentro de la copa (Campbell, 1981).

Para formular un modelo de predicción del régimen de radiación en una cobertura vegetal se requiere conocer (Lemeur, 1973):

- 1) la cantidad de radiación incidente y su composición.
- 2) las características ópticas de las hojas.
- 3) las características estructurales de la planta.

El modelo mas simple para describir la transmisión de la radiación solar directa a través de una cobertura vegetal, es el descrito por Monsi y Saeki (1953) el cual se basa en la ley física de Beer, de transmisión de la radiación a través de un medio turbio.

Este modelo supone que la densidad foliar es horizontalmente uniforme, que los elementos se encuentran aleatoriamente distribuidos y que la inclinación foliar es constante. El modelo fue expresado matemática del siguiente modo:

$$I/I_0 = e^{-kL} \quad (1)$$

Donde:

I_0 = Irradiancia encima de la cobertura.

I = Irradiancia bajo la cobertura con un índice de
area foliar L.

L = Índice de area foliar acumulada.

k = coeficiente de transmisión.

Muchos de los estudios desarrollados posteriormente, sobre intercepción de la radiación solar, se han basado en este modelo, suponiendo una distribución uniforme del follaje. Ejemplos de ello lo constituyen los trabajos de Warren Wilson (1959, 1963), de Wit (1965), Anderson (1966), Duncan *et al.* (1967), Idso y de Wit (1970).

A pesar de su sencillez algunos autores (Thornley, 1976; y Mäkelä, 1990 entre otros), consideran que la utilización de este modelo es satisfactoria para la estimación de valores promedios de radiación, en un periodo de tiempo.

Sin embargo, la aparición de diferencias entre los valores esperados y los observados de radiación solar, pueden ser reducidas utilizando modelos en los cuales se introduzcan características relacionadas con la geometría de la cobertura (Ross y Tooming, 1968, citados por Nilson, 1971).

Los análisis de la relación entre la penetración de la radiación y la estructura de una cobertura, realizados con Medicago sativa, han dado diferencias entre los valores esperados y los observados, debido en gran parte a una distribución no aleatoria del follaje en coberturas reales (Warrren Wilson, 1965).

La dispersión del follaje depende del espaciamiento, área, forma e inclinación de hojas y tallos (Warren Wilson, 1965).

En la estimación de la distribución radial de la densidad del follaje y del índice de área foliar (IAF), para plantas individuales, realizada por Philip (1965), se utilizaron los datos de Warren Wilson (1965) para caracterizar el patrón de distribución de hojas, tallos e inflorescencias. Así, se detectó un patrón diferencial en cuanto a la densidad, en función de la posición con respecto al eje principal, lo cual indicó una distribución no uniforme del follaje.

A través de un análisis teórico, revisando la ecuación de Monsi y Saeki (1953), Anderson (1966) concluye que no se justifica suponer que el coeficiente de transmisión "k" sea constante, como sucedería en una cobertura que posee una inclinación constante de las hojas.

La inclinación foliar varía con la profundidad, los elementos no están aleatoriamente distribuidos, y aunque las condiciones medias de radiación en un nivel particular de la cobertura son constantes, existe una considerable variación espacial (Anderson, 1966).

Un análisis teórico de la transmisión de la radiación solar directa y difusa, en relación con la estructura de la cobertura fue realizado por Nilson (1971). Este autor presentó los fundamentos teóricos, relacionados con la estructura, que determinan las expresiones matemáticas que comunmente son utilizadas para representar la proporción de claros de una cobertura. Analizó los modelos basados en las distribuciones de Poisson, binomial positiva, binomial negativas y en la teoría de procesos Markovianos.

Concluye que, para conocer el modelo que mejor se ajusta a un caso particular, se debería establecer la distribución del número de contactos, por medio del punto cuadrado (Warren Wilson, 1965), y compararlo estadísticamente con los valores esperados, a través de una prueba χ^2 de bondad de ajuste.

Sin embargo, Nilson (1971) aclara que la ecuación (1) es una forma generalizada de todas las demás expresiones matemáticas utilizadas para estimar la transmisión.

De un estudio sobre la penetración de la radiación en plantas aisladas (Charles-Edwards y Thornley, 1973), donde se supone que las hojas se encuentran aleatoriamente distribuidas, se desprende que para que un modelo sea más realista deberían considerarse características tales como la distribución de la densidad foliar y la distribución del ángulo de inclinación foliar.

Lemeur (1973), ha usado la arquitectura de una cobertura de plantas para incorporarla a un modelo de predicción de radiación, en cuatro especies herbáceas (Helianthus annuus, Helianthus tuberosus, Zea mays y Glycine max). Para ello determinó, entre otros parámetros, el coeficiente de transmisión de la radiación "k" como una función del ángulo de inclinación foliar y del ángulo azimutal.

El coeficiente k varió a lo largo del día debido a los cambios en la función de distribución del ángulo foliar; y se observó que una distribución azimutal no aleatoria se refleja en una mayor varianza del coeficiente.

Además, se detectaron errores en la predicción cuando los cálculos se basaban en una inclinación foliar uniforme. Sin embargo, se admite que ésta simplificación sería válida cuando se efectúan cálculos de absorción total diaria.

En un estudio para plantas aisladas, cuyo objetivo era obtener la proyección de la distribución del follaje sobre un plano, conociendo la distribución espacial del mismo, se compararon varias estructuras foliares (Mann *et al.*, 1979). El modelo suponía que las plantas poseían una copa de forma elipsoidal, y se compararon diferentes patrones de distribución de la densidad foliar.

Del análisis surgieron diferencias de hasta un 43%, entre los valores de coberturas con distribución normal y los valores correspondientes a coberturas con distribución uniforme del follaje (aplicándose a ésta la ley de Beer).

Los autores sugieren que es importante la localización y la orientación de las hojas en el espacio, y enfatizan en la necesidad de técnicas experimentales para la estimación de la distribución espacial del follaje.

Con el objetivo de corregir los efectos de una distribución no uniforme Mann *et al.* (1980) y Norman y Welles (1981), han realizado un análisis tratando a la cobertura como una agrupación de elipsoides, donde cada uno tiene un coeficiente "k" particular. Sin embargo, debido a la dificultad en la determinación de la distancia de la trayectoria del rayo dentro de cada elipsoide, para cada elevación y ángulo azimutal, su uso práctico resultó limitado.

2.4. Características de sombra de las especies bajo estudio

El primer reporte en E. poeppigiana sobre intercepción de la radiación por parte de la copa, fue efectuado por Daccarett (1967) y por Daccarett y Blydenstein (1968). Las mediciones habían sido realizadas con un fotómetro para cámara fotográfica, y el trabajo se efectuó en pasturas que se encontraban bajo árboles cuyas dimensiones eran de 15 m de altura promedio, y de 10.5 m de diámetro de copa promedio.

Los resultados indicaron que los árboles interceptaron alrededor del 55.6 por ciento de la radiación. Sin embargo, debido a que para las mediciones se había utilizado un instrumental cuya respuesta espectral corresponde a la del ojo humano, los datos resultan cuestionables desde el punto de vista de la fisiología vegetal.

Posteriormente, se efectuó un trabajo cuyo objetivo era medir y modelar el efecto que tenían los surcos de E. poeppigiana sobre el flujo de fotones potencial que llega al cultivo, en un sistema de cultivo en callejones (Nygren, 1990).

Las mediciones de la transmitancia de la copa se realizaron con un ceptómetro, en árboles que habían sido

sometidos a poda y evaluándose un solo clon. Los resultados indicaron que la transmitancia de la especie fue baja y que el coeficiente de transmisión presentó un comportamiento cíclico a lo largo de un ciclo de poda de seis meses.

El autor infiere que los resultados contradictorios con respecto a las mediciones hechas por Daccarett (1967), son en parte debidos a la utilización de instrumental con diferente respuesta espectral, y por otro lado a que se trabajó con árboles de diferentes dimensiones que los utilizados por Daccarett.

En C. calothyrsus, en un sistema de cultivo en callejones, Rosecrance et al. (1992) realizaron un estudio sobre el efecto que tiene la especie en el crecimiento de malezas, las propiedades del suelo y el rendimiento de malanga (Colocasia esculenta).

El trabajo experimental se llevó a cabo en callejones de 4, 5 y 6 m de ancho, utilizándose parcelas sin árboles como testigo.

El callejón de 6 m de ancho tuvo mayor cantidad de malezas que el control sin árboles, y los autores argumentan que esto era producto de un mínimo sombreado combinado con un mejoramiento de las condiciones del suelo.

Además, encontraron que la población de malezas en callejones de 4 m de ancho era significativamente menor, y argumentaron que ello se debía al elevado cerramiento de la copa en la época de barbecho entre dos ciclos sucesivos de cultivo, lo cual redujo la "infiltración" de la radiación solar a niveles del orden de 1/10 a 1/60 de la RAFA que llegaba en una situación sin sombra.

De este trabajo habría que considerar que: 1) si bien los autores hacen referencia a la RAFA, no se especifica el instrumental utilizado ni la forma de medición; 2) ellos hablan de "infiltración" de la RAFA, siendo éste un término que no es utilizado en la literatura para designar este tipo de proceso.

3. MARCO TEORICO

Con el objeto de evaluar y comparar el comportamiento de E. poeppigiana y C. calothyrsus, con respecto a la transmisión de la radiación fotosintéticamente activa por parte de la copa y, de relacionar ésto con las características arquitecturales de la misma, era necesario efectuar:

- 1) La caracterización de la arquitectura.
- 2) La cuantificación de la radiación transmitida.

Ello debía realizarse para diferentes momentos del ciclo de poda, con el fin de conocer las posibles modificaciones a través del mismo, es decir tomando en consideración la dinámica del proceso.

3.1. Caracterización de la arquitectura

De acuerdo con los objetivos planteados, se consideró que para la caracterización de la arquitectura se debía evaluar las dimensiones de los árboles, y cuantificar, ubicar y caracterizar a los elementos foliares.

Se utilizó como medida cuantitativa de los elementos foliares la densidad de área foliar (F), en m^2 de superficie foliar por m^3 de copa. Su estimación requería de los datos de volumen y área foliar.

Para estimar el volumen de copa se supuso que la misma poseía una forma semielipsoide, ya que ésta representa una simplificación de la forma encontrada en las especies bajo estudio, y además la fórmula utilizada para su cálculo se adecuaba también a una semiesfera.

Para la estimación del área foliar debía utilizarse alguna metodología que cumpliera con los siguientes requisitos: 1) que tuviera un firme soporte teórico, 2) que fuera de relativamente fácil determinación en el campo, y 3) que no fuera necesario un análisis destructivo durante el ciclo.

Debido a que la estimación del área foliar basada en el modelo de tubos (Shinozaki *et al.* 1964a; 1964b), cumplía con los requisitos mencionados anteriormente, se decidió utilizar esa metodología. Cada rama y cada ramificación fue empleada como unidad de estimación, y por lo tanto el diámetro, en cada una de ellas, se midió inmediatamente debajo de la rama u hoja viva más baja.

La localización de los elementos foliares requería de la ubicación de ramas y ramificaciones dentro de la copa.

Otra propiedad ligada a la arquitectura de las plantas que se quería evaluar era el hábito de inclinación foliar.

A los fines de detectar diferencias dentro de la copa, suponiendo que ellas existieran, se realizó una estratificación de la misma.

Las copas fueron tratadas como cuerpos semielipsoides. Los estratos fueron determinados como una sobreposición de semielipsoides, cada uno de ellos con una densidad foliar particular. La explicación acerca de la determinación de estratos será presentada en detalle en el Capítulo de Materiales y Métodos.

3.2. Cuantificación de la transmisión de la radiación solar

Para cuantificar la transmisión de la radiación solar a través de la copa se utilizó una ecuación modificada de la ecuación de transmisión de la radiación a través del follaje (Thornley, 1976). Esto se hizo utilizándose una medida de radiación solar que tuviese representatividad desde el punto

de vista biológico. Por lo tanto, se midió la radiación solar en términos de densidad de flujo de fotones (PFD).

Se probó primeramente un modelo que representa la expresión mas simplificada del fenómeno, a través de la siguiente ecuación (Nygren, 1990):

$$PFD_i = PFD_0 \cdot e^{-k \cdot s} \quad (2)$$

donde:

PFD_i = Densidad media del flujo de fotones para la profundidad i dentro de la copa ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{seg}^{-1}$)

PFD_0 = Densidad del flujo de fotones sin sombra ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{seg}^{-1}$).

k = coeficiente de transmisión.

s = distancia recorrida por el rayo dentro de la copa, hasta la profundidad i .

El coeficiente k incluye el efecto de: la densidad foliar y su distribución, la orientación e inclinación de las hojas y las característica ópticas de las hojas (reflectancia, absorbancia y transmitancia).

Luego, con el objeto de eliminar del coeficiente k , el efecto de la densidad de área foliar (F), se utilizó la ecuación:

$$PFD_1 = PFD_0 \cdot e^{-k \cdot F} \quad (3)$$

donde F es la densidad de área foliar de la copa, en $m^2 m^{-2}$.

Tanto e^{-k} como $e^{-k \cdot F}$, representan la probabilidad de que un fotón no sea absorbido por algún elemento foliar.

Tomando en cuenta la estratificación de la copa se utilizó la densidad de área foliar de cada estrato (F_e) para ajustar el siguiente modelo:

$$PFD_1 = PFD_0 \cdot e^{-k \cdot F_e} \quad (4)$$

Con el objeto de modelar la disminución de la frecuencia de puntos solares (FPS) a través de la copa, lo cual caracteriza sólo a la radiación solar directa, se utilizó la siguiente ecuación:

$$FPS_1 = e^{-r} \quad (5)$$

donde: Γ es el coeficiente de penetración, y $e^{-k \cdot z}$ representa la probabilidad de presencia de puntos solares a la profundidad z dentro de la copa.

Por último, la intercepción de la PFD fue estimada utilizando los mismos valores de k empleados en el cálculo de la transmisión, transformando la ecuación (2) a la forma:

$$PFD_{int} = PFD_0 \cdot (1 - e^{-k \cdot z}) \quad (6)$$

donde PFD_{int} es la PFD interceptada hasta la profundidad z dentro de la copa.

De manera que las variables que requerían ser cuantificadas en el campo fueron:

- 1) Dimensiones de la copa (diámetro y altura), en diferentes momentos del ciclo.
- 2) Diámetro de ramas y ramificaciones, en diferentes momentos del ciclo.
- 3) Ubicación de ramas y ramificaciones.
- 4) Angulo de inclinación foliar.
- 5) Transmisión de la radiación por parte de la copa y hora solar de su medición.

4. MATERIALES Y METODOS

4.1. Localización y características del experimento

El trabajo de campo se llevó a cabo en la finca experimental del CATIE ($9^{\circ}53' N$, $83^{\circ}39' O$, 600 msnm), en la sección "La Montaña", cuya precipitación media anual es de 2600 mm, con una temperatura media anual de $22.3^{\circ}C$, y suelos Humitropept Typic.

En la Figura 1 se presentan los registros de precipitación para el periodo de estudio, y el valor promedio de 40 años (1942-1983), para los mismos meses.

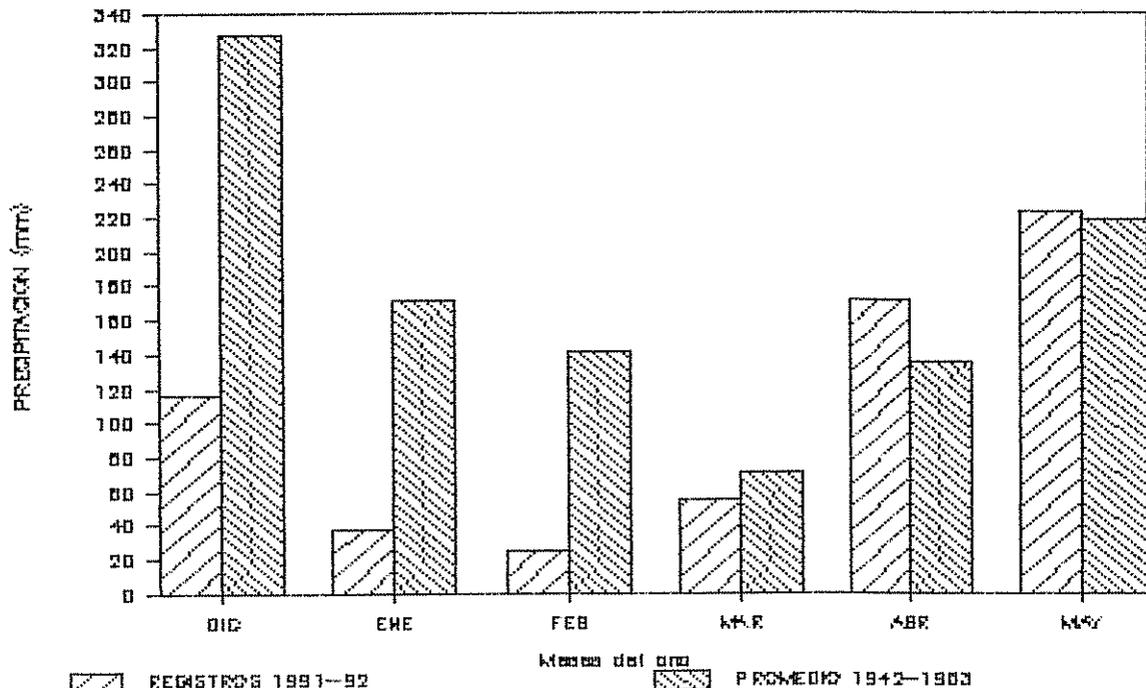


Figura 1. Valores de precipitación (mm) registrados durante el periodo del trabajo experimental, y el valor promedio de 40 años (1942 - 1983).

Para E. poeppigiana el trabajo experimental se llevó a cabo en el lote 11, de la sección "La Montaña", en el cual se encuentra el experimento "Modelo dinámico de crecimiento de Erythrina poeppigiana". El ensayo consta de cuatro clones y una familia de polinización abierta, representados por un total de 60 árboles, los cuales fueron plantados al azar a una distancia de 4 x 4 m.

La plantación fue realizada en marzo de 1991, utilizándose estacas enraizadas por medio de acodos aéreos de 1.5 m de longitud.

La mitad del ensayo está constituida por un área que se mantiene libre de malezas, y donde el sistema radicular de cada árbol se encuentra separado del de sus vecinos hasta un metro de profundidad, por medio de láminas. En la otra mitad del experimento se permite el establecimiento de vegetación espontánea, sometiéndose a cortes de limpieza cada dos meses.

Para el presente trabajo se utilizaron 12 árboles correspondientes a los clones 2662 y 2687 (seis árboles por clon), que provenían de los dos sectores del ensayo (con malezas y sin malezas). Los árboles fueron podados totalmente a 1.5 m de altura el 12 de diciembre de 1991, nueve meses después de la plantación. Las mediciones fueron

realizadas durante los seis meses posteriores a esa primera poda total.

En C. calothyrsus el trabajo experimental se llevó a cabo en un experimento permanente de cultivo en callejones del proyecto Arboles fijadores de nitrógeno AFN-CIID, situado en el lote cinco de la sección "La Montaña". Los callejones son de 6 m de ancho y tienen una orientación Este - Oeste. Los árboles dentro del surco se encuentran a una distancia promedio de un metro.

El ensayo consiste en un cultivo secuencial de maíz (junio - octubre) y frijol (diciembre - febrero), donde son probadas diferentes variedades de los cultivos.

El diseño experimental es en bloques completamente aleatorizados con 3 repeticiones. La plantación se realizó en enero de 1991, utilizándose plántulas proveniente de semillas.

El 13 de diciembre de 1991, 11 meses después de la plantación, los árboles fueron podados totalmente a 1.5 m de altura. Las mediciones se efectuaron durante el ciclo del frijol, en los seis meses posteriores a la primera poda total.

Las mediciones se llevaron a cabo sobre 12 árboles pertenecientes a dos de los tres bloques (seis árboles por bloque). Uno de los bloques no fue elegido debido al escaso desarrollo de los árboles en él establecidos. Se utilizaron tres surcos de cada bloque y se eligieron al azar dos árboles por surco.

4.2. Determinación de las variables arquitecturales

4.2.1. Variables medidas en el campo

Las mediciones se efectuaron en seis momentos del ciclo, excepto las variables diámetro de copa, altura de copa y altura total, que fueron determinadas en ocho momentos.

Luego de efectuada la poda se llevaron registros, en todos los árboles de ambas especies, de las siguientes variables:

- 1) Altura total del árbol.
- 2) Tamaño de la copa (diámetro y altura).
- 3) Posición, diámetro y longitud de las ramas y las ramificaciones.
- 4) Angulo de inclinación foliar.

4.2.1.1. Altura total

La evaluación de la altura total se consideró desde el punto de vista de los objetivos del presente trabajo. El objetivo no era evaluar la altura como medida de elongación del tallo, sino como componente de la arquitectura. Entonces bajo ese criterio se consideró a la altura como el valor, en metros, desde la base del tallo hasta la altura de las hojas ubicadas en el punto más alto.

4.2.1.2. Tamaño de copa

El diámetro de copa, en metros, fue evaluado como resultante del promedio de dos mediciones perpendiculares entre sí (con orientación norte - sur y este - oeste).

La altura de copa se consideró desde la altura donde se encontraban las hojas correspondientes a la rama mas baja, hasta la altura de las hojas ubicadas en el punto más alto.

4.2.1.3. Posición, diámetro y longitud de ramas y ramificaciones

Cada rama o ramificación fue marcada con una cinta que llevaba un número para su identificación y seguimiento a través del ciclo de poda.

La posición de cada rama fue evaluada por medio de: la altura de inserción en el tallo, el ángulo de inclinación medido en grados con respecto a la horizontal, y el ángulo de orientación medido en grados con respecto al norte.

Con las ramas secundarias se procedió de igual modo, solo que la referencia para establecer la posición era el punto de inserción con respecto a la rama principal.

El diámetro de cada rama o ramificación fue medido por debajo de la hoja o ramificación viva mas baja, utilizando un calibrador con una precisión en décimas de milímetro. Esta medición del diámetro se efectuó con el fin de utilizar su valor para el cálculo del área transversal, y emplear esta variable en la estimación del área foliar, según lo presentado en el Capítulo 3 sobre el modelo de tubos (Shinozaki et al., 1964a; 1964b).

La longitud de la rama primaria o secundaria se midió desde su ápice hasta la base (punto de inserción con respecto al tallo o con respecto a la rama primaria, respectivamente). A partir del momento en que se observó el comienzo de la caída de las hojas, además de la longitud total de la rama, se midió la longitud desde el ápice hasta la hoja o ramificación viva más baja (o sea hasta el punto de medición del diámetro). Por lo tanto, por diferencia

entre estas mediciones se contaba con el valor de la longitud de rama libre de hojas.

4.2.1.4. Angulo de inclinación foliar

Con el objeto de evaluar la posible variación de la distribución del ángulo de inclinación foliar con la hora del día, se eligieron al azar aproximadamente 30 hojas, cada una de las cuales fue identificada con un número. A cada hoja marcada se le midió, con un transportador, el ángulo formado entre el plano que contenía a la nervadura central y la horizontal paralela al suelo. Esto fue realizado en tres momentos del ciclo.

4.2.2. Determinación de la densidad de área foliar por árbol

La determinación de la densidad de área foliar en $m^2 m^{-3}$ (F), se efectuó para cada árbol, en seis momentos del ciclo. Esto requería de dos variables: el volumen de la copa y la superficie foliar contenida en la misma.

En ambas especies, para obtener el volumen se consideró a la copa como un cuerpo con forma semielipsoide, y se aplicó a la ecuación de la misma, los valores de diámetro y altura de copa medidos en cada momento.

4.2.2.1. Estimación del área foliar en E. poeppigiana

Para estimar el área foliar en E. poeppigiana se utilizaron los coeficientes de regresión de las ecuaciones obtenidas por Nygren et al.*, que relacionan el área foliar con el área transversal de una rama, y cuyos valores aparecen en el Cuadro 3.

Debido a que se habían llevado los registros del diámetro de cada rama, se calculó el área transversal de la misma y con ella se estimó el área foliar.

Cuadro 3. Ecuaciones de regresión para la relación entre el área foliar en m^2 (AF) y el área transversal de una rama en mm^2 (AT), para E. poeppigiana.

Clon	Rama	Ecuación
2662	Primaria	$AF = 0.00550 \cdot AT$
2662	Secundaria	$AF = 0.00397 \cdot AT$
2687	Primaria	$AF = 0.00565 \cdot AT$
2687	Secundaria	$AF = 0.00442 \cdot AT$

Fuente: Nygren et al.*

* Nygren, P.; Rebottaro, S. & Chavarria, R. "Application of the pipe model theory to non-destructive estimation of leaf biomass and leaf area of pruned agroforestry trees", trabajo sometido a Agroforestry Systems.

4.2.2.2. Estimación del área foliar en C. calothyrsus

En C. calothyrsus, la estimación del área foliar requería de la determinación de las ecuaciones de regresión que relacionan el transversal de una rama en mm^2 (AT) con el área foliar en m^2 (AF) soportada por la misma.

Para ello se realizó un muestreo al final del ciclo, el cual coincidió con la segunda poda total de los árboles, ocurrida entre el 11 y el 13 de junio de 1992.

El muestreo se efectuó en forma aleatoria, evaluándose aproximadamente el 30 por ciento de las ramas pertenecientes a los 12 árboles utilizados en el experimento.

A cada rama se le midió su diámetro por debajo de la hoja o ramificación viva mas baja. Luego fueron separados tallos, folíolos y pecíolos, y se colocaron en bolsas de papel con un código que identificaba a cada rama. Posteriormente las bolsas se llevaron a estufa a 70°C hasta constancia de peso; después de lo cual el material de cada bolsa fue pesado en una balanza con una precisión de miligramos.

De manera que con este procedimiento se pudo determinar la relación entre el área transversal de una rama y la biomasa que dicha rama llevaba.

Como la mayoría de las ramas tenían ramificaciones, éstas fueron tratadas por separado con el objeto de calcular las ecuaciones de regresión correspondientes a los dos tipos de ramas (primarias y secundarias).

Los resultados del muestreo descrito anteriormente se reflejan en las siguientes ecuaciones:

$$BF_p = 0.486 \cdot AT_p \quad (7)$$

$$BF_s = 0.316 \cdot AT_s \quad (8)$$

donde:

BF = biomasa foliar, en gr.

AT = área transversal de una rama, en mm².

Los subíndices p y s representan rama primaria y secundaria. Los coeficientes de determinación fueron de 0.96 y 0.99 para rama primaria y secundaria, respectivamente.

Luego fue necesario determinar el coeficiente de regresión correspondiente a la relación entre el área y la biomasa del folíolo. Para ello, a partir de cuatro árboles

se eligieron al azar ocho ramas y de éstas se escogieron al azar 69 hojas ubicadas en diferentes posiciones de la rama. En este muestréo no se consideraron los primordios foliares ni las hojas con síntoma de senescencia (amarillamiento). Es decir que, el coeficiente de regresión obtenido expresó la relación área/biomasa de hojas adultas.

El peciolo fue separado del foliolo y el área de éste fue medida inmediatamente, utilizándose un medidor de área Li-Cor Li-3100 (Li-Cor inc, Lincoln, Neb., USA). Luego el foliolo se secó en estufa y se determinó su peso de acuerdo al procedimiento descrito anteriormente.

La ecuación resultante fue:

$$AF = 101.0 \cdot BF \quad (9)$$

donde:

AF = área foliar, en cm^2 .

BF = peso seco, en gr.

El coeficiente de determinación para la regresión fue de 0.92.

El coeficiente de regresión (101.0) de la ecuación (9), se utilizó para la estimación del área foliar de cada rama,

y a partir de ello se determinaron las siguientes relaciones:

$$AF_p = 0.00472 \cdot AT_p \quad (10)$$

$$AF_s = 0.00307 \cdot AT_s \quad (11)$$

donde:

AF = área foliar, en m².

AT = área transversal de una rama, en mm².

Los subíndices p y s representan rama primaria y secundaria. El coeficiente de determinación para ambas ecuaciones fue de 0.99.

Las ecuaciones (10) y (11) fueron las utilizadas para la estimación del área foliar en C. calothyrsus.

4.2.3. Determinación de la densidad de área foliar por estratos

Se efectuó una partición de la copa en estratos con el objeto de conocer si existían diferencias en los valores de la densidad foliar entre estratos. Esto fue realizado en cada árbol, y en los mismos momentos en los que se efectuó la determinación de la densidad de área foliar por árbol (F).

Del mismo modo que para la determinación de F , la determinación de la densidad de área foliar por estrato en $m^2 m^{-3}$ (F_e), requería del conocimiento del volumen de cada estrato y la superficie foliar contenida en el mismo.

El criterio utilizado para realizar la estratificación de la copa se basó en la suposición de que, las diferencias estarían dadas por la posición con respecto a un gradiente radial desde el punto de altura y diámetro cero hacia la periferia de la copa.

Esto puede considerarse válido en árboles que son podados periódicamente, ya que algunas características de las ramas seguirán ese gradiente (por ejemplo edad de las hojas, zona de ramificación).

Debido a que, para diferentes momentos de ciclo de poda, se habían llevado los registros de las dimensiones (diámetro y altura) de la copa de cada árbol, entonces se contaba con el valor del incremento en volumen entre dos momentos sucesivos.

Entonces, el tratamiento geométrico teórico de la copa fue el siguiente: ya que en todo momento la copa se supuso como un cuerpo semielipsoide, se tenía una sobreposición de semielipsoides de diferentes tamaños. El espacio ocupado por el incremento volumétrico entre dos momentos sucesivos (o

sea el espacio comprendido entre dos semielipsoides), representaba un estrato. Por lo cual hubo tantos estratos como número de mediciones: para la primera medición había un estrato, para la segunda medición dos estratos y así sucesivamente.

En la Figura 2 se presenta en forma gráfica el tratamiento de la copa explicado anteriormente, suponiendo la presencia de tres estratos.

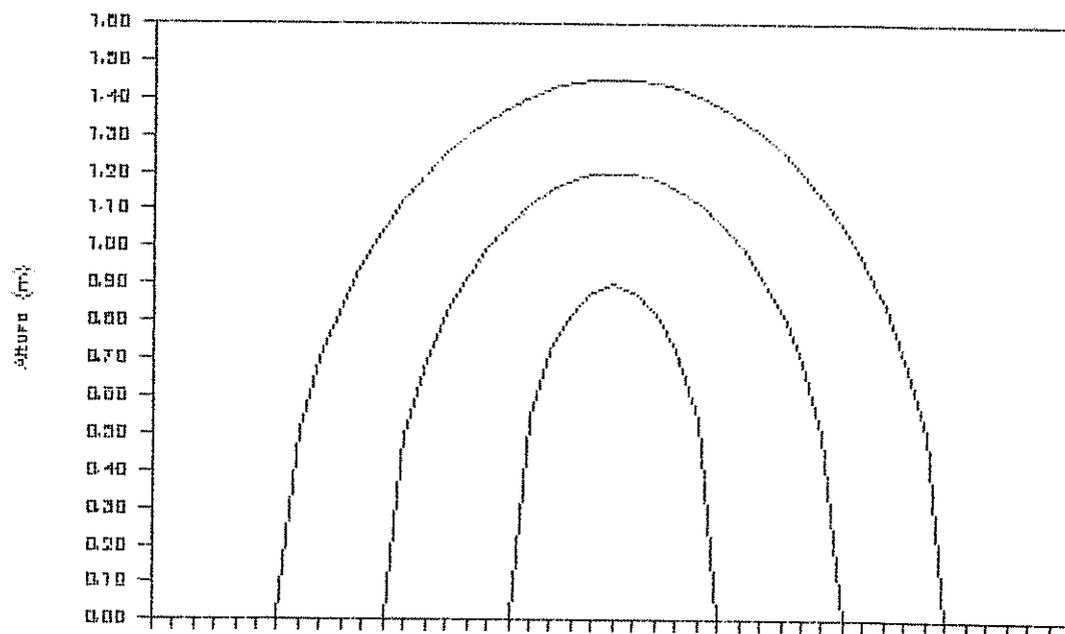


Figura 2. Representación del tratamiento geométrico de las copas para la determinación de estratos.

La otra variable que necesitaba ser estimada era el área foliar de cada estrato. Entonces, con los registros de la localización de ramas, explicadas en el punto 4.2.1.3., y la estimación del área foliar, se podía conocer la localización del área foliar dentro de la copa. Por lo tanto, se contaba con una estimación del AF en cada estrato.

4.3.. Mediciones de transmitancia

4.3.1. Transmitancia de la copa

Las mediciones de transmitancia de la copa se efectuaron en todos los árboles, en 4 momentos del ciclo de poda. Esto se hizo cuando no había nubes que interceptaran la radiación solar directa y en condiciones de viento débil, o sea cuando el viento no movía las ramas, según el criterio utilizado por Nygren (1990).

Las mediciones fueron realizadas con un ceptómetro, "Sunfleck ceptometer" (Decagon Devices Inc. Pullman, Wa, EE.UU.), con el cual se registra la radiación fotosintéticamente activa (400 - 700 nm), en términos de densidad de flujo de fotones (PFD). El instrumental consiste de una unidad central con un microprocesador y memoria RAM de 22 kB, y de un tubo con 40 sensores de quantum, cada uno de los cuales posee una cabeza sensitiva de 10 x 10 mm.

El microprocesador registra la PFD promedio de los 40 sensores, y la proporción de éstos expuestos a la radiación solar directa o frecuencia de puntos solares (FPS). Un sensor cuyo valor de PFD era igual o mayor a la mitad de la PFD sin sombra, fue considerado expuesto a radiación solar directa.

Las mediciones de transmitancia a través de la copa, se hicieron siempre sobre una trayectoria paralela a la dirección del flujo directo de fotones, y atravesando el centro de la copa. Esto se realizó para ángulos de elevación solar de aproximadamente 20, 35, 45, 55, 65, 75, 80 y 90° con una variación de $\pm 2.5^\circ$.

Al principio del ciclo de poda (cuando las copas eran pequeñas), las lecturas se tomaron en el borde superior de la copa (PFD_0) y a intervalos de 10 cm dentro de la misma (PFD_1). Para las mediciones posteriores las lecturas se tomaron en el borde superior (PFD_0) y a intervalos de 20 cm dentro de la copa (PFD_1).

En la Figura 3 se puede observar la representación gráfica de la forma de medición de la transmitancia de la radiación solar dentro de la copa.

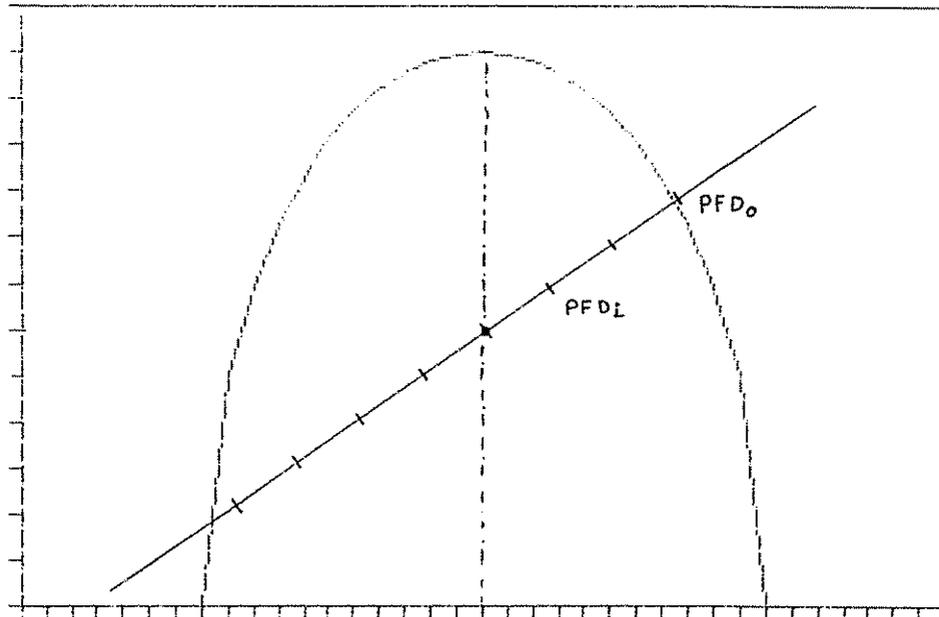


Figura 3. Representación del procedimiento utilizado para realizar las mediciones de transmitancia de la radiación solar a través de la copa.

Debido a que el instrumento no permite medir el componente difuso y directo de PFD por separado, se utilizó la frecuencia de puntos solares para efectuar una estimación de la proporción del componente directo dentro de la copa del siguiente modo:

$$CD_i = PFD_0 \cdot FPS_i / PFD_L \quad (12)$$

donde:

CD_i = proporción del componente directo de la PFD a la profundidad i dentro de la copa.

PFD_0 = densidad de flujo de fotones sin sombra
($\mu\text{mol m}^{-2} \text{seg}^{-1}$).

FPS_i = frecuencia de puntos solares a la profundidad
i dentro de la copa.

PFD_i = densidad media de flujo de fotones a la
profundidad i dentro de la copa ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{seg}^{-1}$)

Para realizar el ajuste de los datos a la ecuación (4), la cual considera la densidad de área foliar por estrato, fue necesario utilizar el mismo criterio que en la estratificación para el cálculo de la densidad de área foliar, o sea suponer a la copa como una sobreposición de semielipsoides, y calcular el largo del trayecto del rayo dentro de cada estrato.

El largo de la trayectoria del rayo en cada estrato, para un mismo día, varía con la posición solar, es decir que a los fines metodológicos, varía con la hora solar en que fue realizada la medición.

Esta variación, a lo largo de un día para un mismo estrato del mismo árbol, tiene dos causas: 1) las copas no son siempre semiesféricas, ya que en ese caso el radio sería igual a la altura de la copa, y en cualquier punto de la copa el ancho del estrato sería el mismo, por lo tanto la longitud de la trayectoria del rayo, para cualquier hora del

día, también lo será. 2) Aunque la copa fuera semiesférica, en un momento del ciclo de poda, pero no lo fuese en el tiempo anterior o posterior, entonces la longitud de la trayectoria del rayo también variará con la posición solar.

De manera que era necesario calcular el ángulo de elevación solar, lo cual se hizo por medio de los registros del día y la hora solar de cada medición. Luego, con el ángulo de elevación solar y las dimensiones de los árboles en cada momento del ciclo de poda, se calculó el largo del trayecto del rayo dentro de cada estrato, y se adjudicó a cada estrato el valor de su densidad de área foliar correspondiente.

En los Anexos 1 y 2 se presenta la explicación del procedimiento para el cálculo anteriormente mencionado, y el programa desarrollado en SAS (SAS, Institute Inc., 1986).

4.3.2. Transmitancia de las hojas

Con el fin de cuantificar la transmitancia de hojas individuales en *E. poeppigiana*, se realizó un muestreo en la semana 24 desde la poda.

Para ello se eligieron al azar 83 hojas adultas y 28 hojas jóvenes provenientes de cuatro árboles, y de

diferentes ubicaciones y orientaciones dentro de los árboles.

Para la medición se utilizó el mismo ceptómetro que el empleado en la medición de transmitancia de la copa, el cual presenta la opción de usar solamente el sensor que se encuentra en el extremo, y de este modo efectuar mediciones puntuales.

Para cada hoja se registraba en la memoria del instrumento el valor de PFD sin sombra, e inmediatamente el valor de PFD promedio de cinco mediciones tomadas debajo de la hoja, de forma tal que la misma envolviera al sensor para no permitir la llegada de radiación difusa en forma lateral.

Entonces, para cada hoja se tenía que:

$$T = \text{PFD}_h / \text{PFD}_o \quad (13)$$

donde:

T = transmitancia de la hoja.

PFD_h = densidad de flujo de fotones transmitida por la hoja ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{seg}^{-1}$).

PFD_o = densidad de flujo de fotones sin sombra ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{seg}^{-1}$)

Debido a las características de las hojas de C. calothyrsus, las cuales son bipinadas y presentan foliólulos muy pequeños, la medición en esta especie no fue realizada. Al tener el sensor una dimensión de 10 x 10 mm, éste era de mayor tamaño que el ancho del foliólulo.

4.4. Análisis de la información.

Para las variables cuyos valores se distribuían normalmente se realizaron comparaciones mediante análisis de varianza, pruebas t y de Duncan.

Para variables sin distribución normal las comparaciones fueron realizadas mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.

Los valores medidos de PFD se utilizaron para ajustar los valores de k a las ecuaciones (2), (3) y (4).

Los valores de FPS se utilizaron para ajustar los valores de Γ a la ecuación (5).

El ajuste a las ecuaciones se realizó por el método de los mínimos cuadrados para un modelo no lineal, utilizando el método DUD del procedimiento NLIN del programa para análisis estadístico SAS (SAS, Institute Inc. 1986).

El análisis se realizó en los siguientes niveles: para cada semana en la cual se hizo la medición, para cada árbol dentro de cada semana, y para diferentes ángulos de elevación solar en cada semana.

El ajuste de las ecuaciones se evaluó por medio de : los intervalos de confianza, el valor del coeficiente de correlación entre los valores observados y estimados, la distribución de los residuos, y la prueba T para la H_0 que la media de los residuos es igual a cero.

5. RESULTADOS

5.1. Dimensiones de los árboles.

En las Figuras 4 y 5 se presenta la evolución de las dimensiones promedio de la copa (diámetro y altura), para ambas especies, a través del ciclo.

En C. calothyrsus los coeficientes de variación (CV) entre árboles para la variable diámetro de copa fueron del 15 % al inicio del ciclo hasta llegar al 8 % al final, y para la altura de copa del 27 % al inicio hasta el 15 % al final del ciclo.

En E. poeppigiana los CV para el diámetro de copa estuvieron en el orden del 14 % al principio alcanzando el 38 % al final del ciclo, y para la altura de copa fueron de alrededor del 27 al 40 %.

Se observa que C. calothyrsus incrementó sus dimensiones en forma lineal, y a un ritmo superior. En cambio, E. poeppigiana presentó un período de lento crecimiento, sobre todo en la variable altura de copa, siendo este fenómeno muy marcado en el clon 2687.

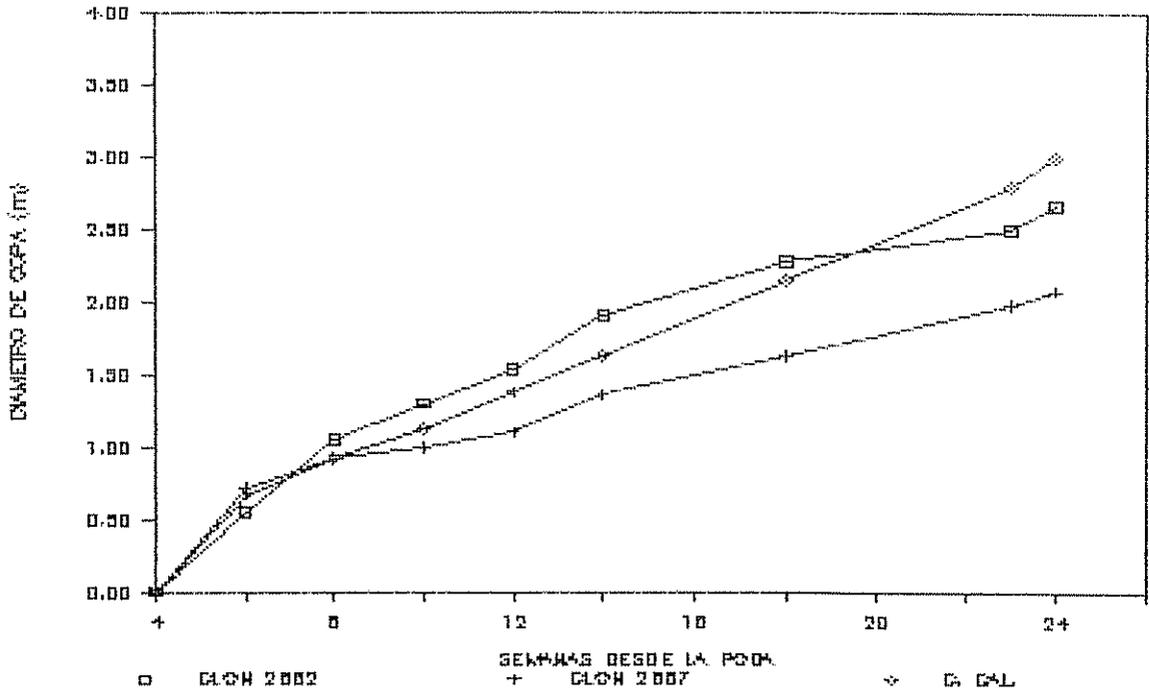


Figura 4. Evolución del diámetro de copa promedio (en m) durante el ciclo, para ambas especies.

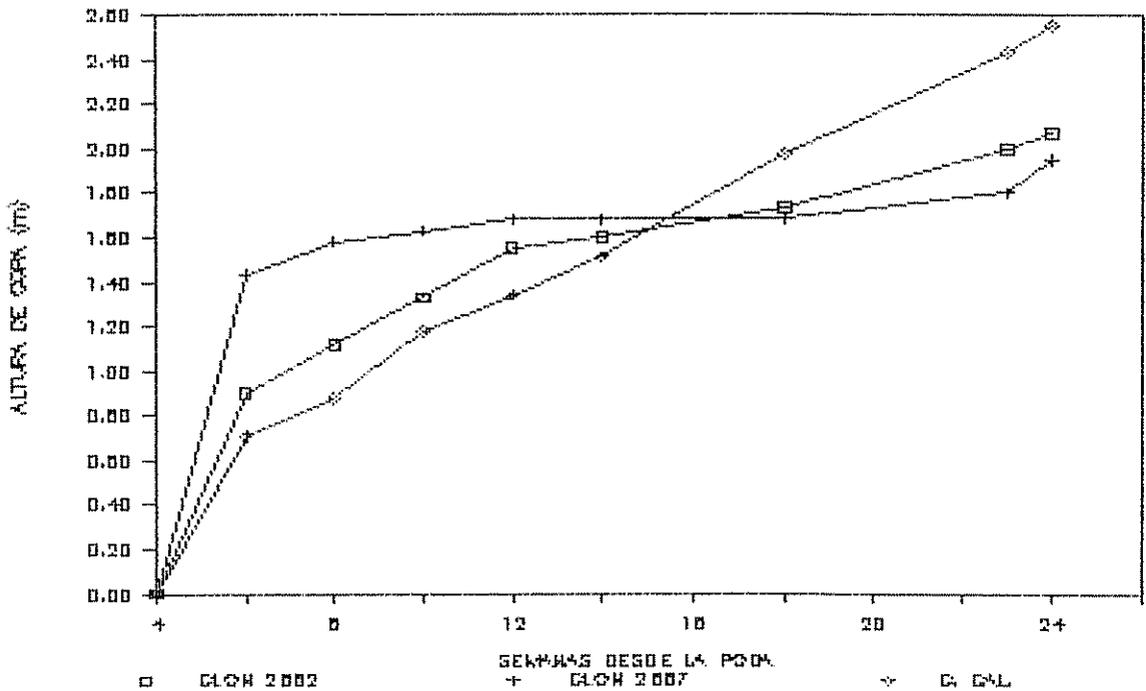


Figura 5. Evolución de la altura de copa promedio (m) durante el ciclo, para ambas especies.

Debido a que las variables diámetro de copa, altura de copa, altura total y volumen poseían una distribución normal, se utilizó la prueba t para realizar las comparaciones entre especies y entre clones.

Para la variable diámetro de copa las diferencias entre especies no fueron significativas, en ningún momento del ciclo.

Para la variable altura de copa las diferencias entre especies resultaron significativas sólo en la semana 8 desde la poda (Prueba t, al 5 %), siendo superior en E. poeppigiana. Las diferencias entre clones de E. poeppigiana fueron significativas solamente en la semana 6 (Prueba t, al 5 %), habiendo sido superior la altura en el clon 2687.

La relación diámetro/altura de copa en C. calothyrsus se mantuvo alrededor de uno durante todo el ciclo; mientras que en E. poeppigiana fue de 0.63 al inicio del ciclo hasta alcanzar el valor de 1.18 en la última medición. Este aumento en el valor de la relación se registró en todos los árboles.

En la Figura 6 se presenta la evolución de la altura total de los árboles a través del ciclo. Los CV estuvieron en el orden del 10 al 25 % en E. poeppigiana y del 11 al 13% en C. calothyrsus. Las diferencias entre especies no

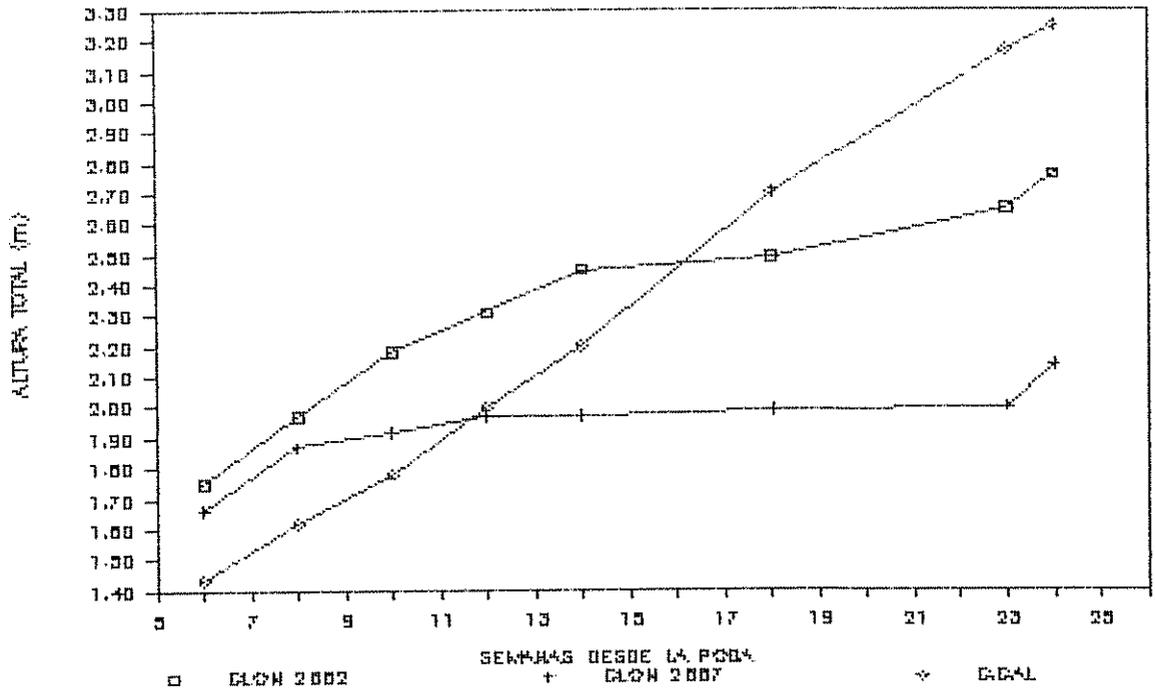


Figura 6. Evolución de la altura total promedio (en m) durante el ciclo, para ambas especies.

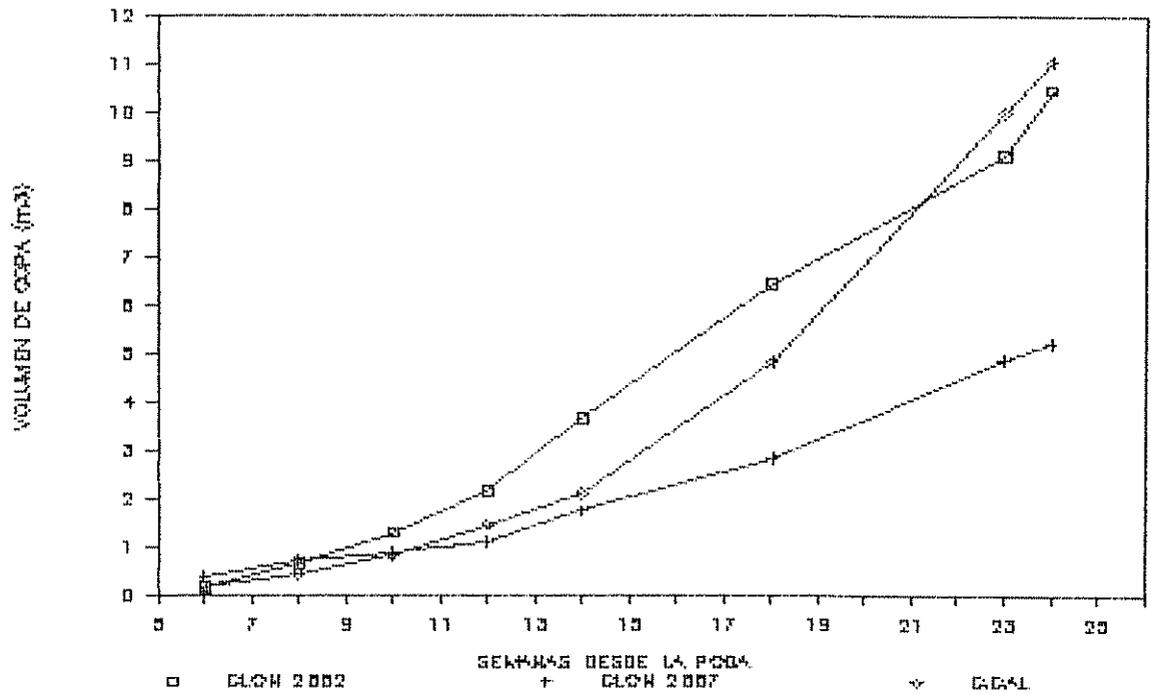


Figura 7. Evolución del volumen de copa promedio (en m³) durante el ciclo, para ambas especies.

resultaron significativas, probablemente como consecuencia de la variabilidad entre árboles de E. poeppigiana.

La Figura 7 presenta la evolución del volumen promedio de copa. Las diferencias entre especies para esta variable resultaron significativas solamente en la semana 8 (Prueba t, al 5 %), como sucedió también con la altura de copa.

De los resultados anteriores se desprende que C. calothyrsus tuvo un ritmo de crecimiento constante a través del ciclo, mientras que E. poeppigiana presentó una etapa inicial y otra final de mayor crecimiento, y una fase de lento desarrollo entre las semanas 14 a 18. Para la última especie el momento de lento crecimiento coincidió con una pronunciada caída de hojas, y la fase final de mayor crecimiento con un fuerte rebrote en el extremo de las ramas.

5.2. Densidad de área foliar.

La evolución de la densidad de área foliar promedio (F) se presenta en las Figuras 8 y 9. Se observa una disminución de esta variable a través del ciclo, para ambas especies, y esa tendencia se produjo en todos los árboles, independientemente de su tamaño y de los valores de F.

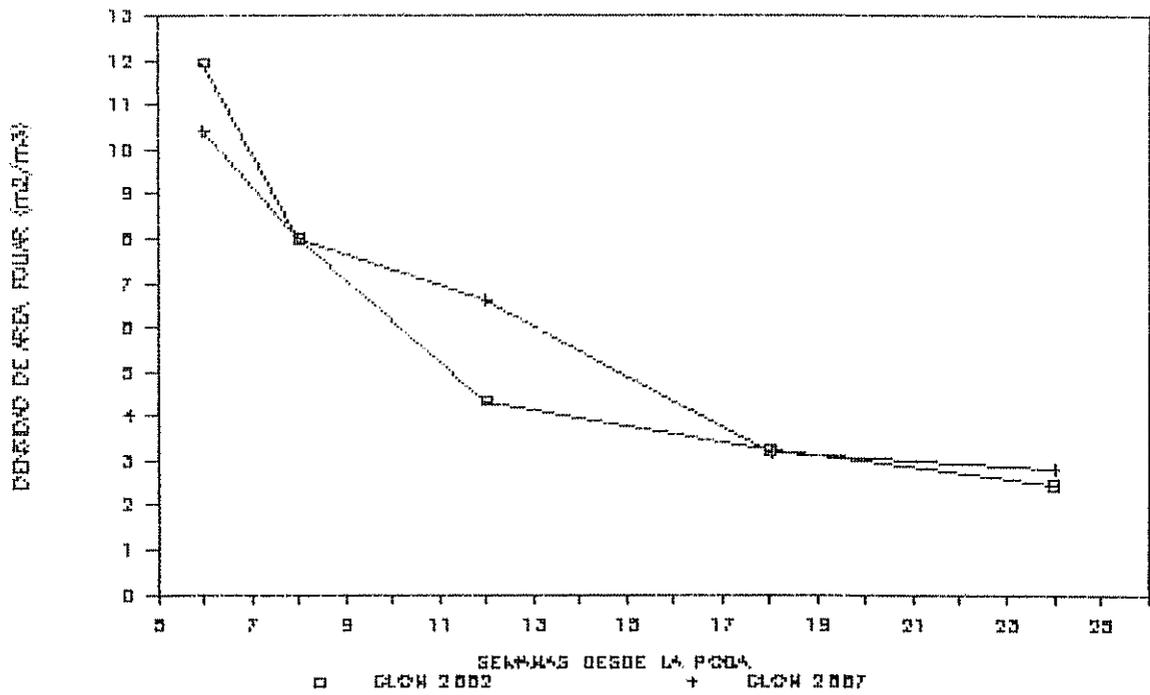


Figura 8. Densidad de área foliar promedio (F), en m² m⁻³, a través del ciclo, en *E. poeppigiana*.

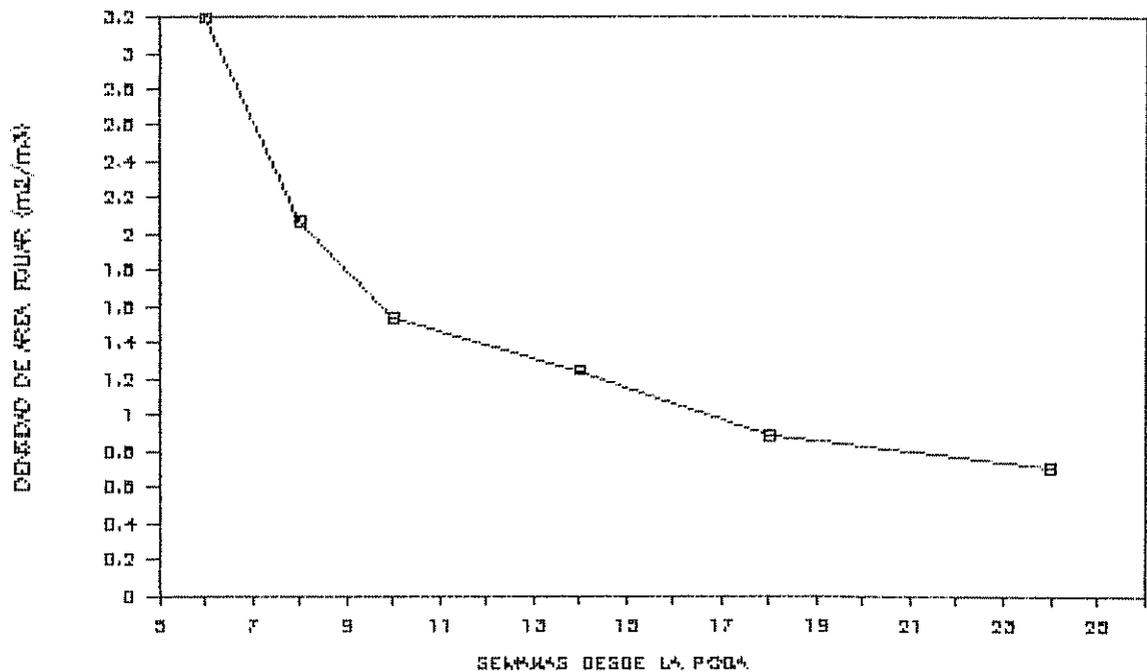


Figura 9. Densidad de área foliar promedio (F) en m² m⁻³ a través del ciclo, en *C. calothyrsus*.

Los CV entre árboles para la variable F en E. poeppigiana fueron del orden del 15 al 80 %, siendo éste último valor alcanzado en la semana 18. En C. calothyrsus el CV fue del 44 % al inicio hasta el 30 % al final del ciclo.

Las diferencias de F entre clones de E. poeppigiana solamente resultaron significativas en la semana 12 (Prueba t, al 5 %). Probablemente, como consecuencia de la variación entre árboles de un mismo clon, las diferencias no fueron significativas para los demás momentos del ciclo.

5.3. Estratificación de la copa.

La distribución de las variables diámetro de ramas y longitud de ramas se tornaba asimétrica negativa (la mediana tenía un valor superior a la media), a medida que avanzaba el ciclo; y la distribución del ángulo de inclinación de ramas fue asimétrica para cualquier momento de ciclo. Por lo tanto, estas variables fueron tratadas mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, para comparar poblaciones que no poseen una distribución normal.

Entonces se realizó un análisis considerando a la copa dividida en cuatro cuadrantes de 90° cada uno, y se efectuó una comparación entre ellos, donde cada cuadrante representaba un tratamiento y cada árbol una repetición.

Los cuadrantes fueron comparados mediante las variables anteriormente mencionadas. Esto se hizo en las dos especies y para los diferentes momentos del ciclo.

Como producto de la comparación no se encontraron diferencias entre cuadrantes para ninguna de las variables, en ningún momento del ciclo.

En el Cuadro 4 se presentan los resultados de este análisis.

Cuadro 4. Valores de la probabilidad $> X^2$ (Prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis), de la comparación entre cuadrantes de la copa, para las variables diámetro de ramas, longitud de ramas y ángulo de inclinación de ramas.

S	Diámetro			Longitud			Angulo		
	2662	2687	Cal.	2662	2687	Cal.	2662	2687	Cal.
6	0.62	0.57	0.33	0.38	0.27	0.23	0.66	0.54	0.09
8	0.28	0.83	0.29	0.35	0.18	0.39	0.30	0.19	0.05
10	-	-	0.69	-	-	0.56	-	-	0.13
12	0.22	0.73	-	0.14	0.27	-	0.33	0.62	-
14	-	-	0.95	-	-	0.55	-	-	0.64
18	0.86	0.97	0.42	0.25	0.51	0.38	0.63	0.45	0.82
24	0.30	0.28	0.11	0.22	0.15	0.23	0.28	0.44	0.67

S: semana desde la poda

Por otro lado, debido a que la variable diámetro de copa tenía una distribución normal, se realizó un análisis de varianza donde los dos tratamientos considerados fueron la orientación en la cual se había hecho la medición del diámetro (Norte-Sur y Este-Oeste), y donde cada árbol era una repetición.

Así, se detectaron diferencias significativas entre los valores del diámetro a diferente orientación en C. calothyrsus, para la semana 24 desde la poda, o sea al final del ciclo ($F= 20.39$; $Prob > F= 0.0002$). Para este momento, el diámetro correspondiente a la orientación Norte-Sur fue mayor.

Como resultado de la estratificación de la copa en forma radial, es decir desde el interior hacia el exterior de la misma, se generaron los resultados que aparecen en el Cuadro 5. Allí se presentan los valores promedios de volúmen (V_e) y de densidad de área foliar por estratos (F_e) en diferentes momentos del ciclo.

Cuadro 5. Volumen en m^3 (Ve), y densidad de área foliar por estratos en $m^2 m^{-3}$ (Fe), en ambas especies.

Estrato	C. cal		E: 2662		E:2687			
	S	Ve	Fe	S	Ve	Fe	Ve	Fe
1	6	0.168	3.20	6	0.162	11.95	0.401	10.41
1	8	0.168	3.29	8	0.162	12.28	0.401	11.23
2		0.244	1.28		0.470	2.99	0.302	4.53
1	10	0.168	3.47	12	0.162	12.15	0.401	11.18
2		0.244	1.39		0.470	4.75	0.302	5.15
3		0.399	0.84		1.510	3.23	0.377	5.66
1	14	0.168	3.47	18	0.162	1.90	0.401	2.63
2		0.244	1.60		0.470	3.25	0.302	5.04
3		0.399	1.60		1.510	2.24	0.377	11.88
4		1.297	0.91		4.282	3.02	1.663	2.90
1	18	0.168	2.44	24	0.162	0.33	0.401	0.00
2		0.244	1.69		0.470	0.72	0.302	2.21
3		0.399	1.85		1.510	3.19	0.377	12.82
4		1.297	1.52		4.282	4.69	1.663	3.60
5		2.709	0.45		4.043	1.93	2.479	3.26
1	23	0.168	0.98					
2		0.244	1.52					
3		0.399	1.80					
4		1.297	1.53					
5		2.709	1.72					
6		5.173	0.39					

S: semana desde la poda.

1: siempre es el estrato interno.

El aumento geométrico en el volumen de la copa fue notorio en C. calothyrsus.

Ambas especies registraron una disminución de Fe en el estrato interno a partir del momento de caída de hojas en ese sector. Sin embargo, se observa que en E. poeppigiana esa disminución de Fe en el estrato interno resultó más drástica.

Para los dos clones de E. poeppigiana, las diferencias entre el estrato interno con respecto a los demás resultaron significativas en las semanas 8 y 12. Para la semana 24 y en el clon 2687 las diferencias se presentaron entre el tercer estrato y los demás (ANDEVA y prueba Duncan, al 5 %).

Se observa que en C. calothyrsus se registraron valores de Fe mas uniformes entre los diferentes estratos. Las diferencias resultaron significativas sólo entre el estrato interno con respecto a los demás hasta la semana 14; y entre el estrato externo con respecto a los demás para la semana 18 (ANDEVA y prueba de Duncan al 5 %).

E. poeppigiana tuvo un proceso de fuerte ramificación en el extremo de las ramas primarias, a partir de la semana 19 desde la poda; mientras que C. calothyrsus produjo ramas secundarias a partir de las semanas 13-14, y en forma continua durante todo el ciclo.

5.4. Angulo de inclinación foliar.

En las Figuras 10 y 11 se presentan las distribuciones de frecuencia del ángulo de inclinación foliar para diferentes horas del día, donde 0° representa la posición horizontal.

Se observa que *E. poeppigiana* presenta una distribución donde los ángulos superiores a 45° se encuentran representados, y además las hojas de esta especie registran una reacción que conduce a la modificación del ángulo de inclinación foliar con la hora del día.

En cambio, *C. calothyrsus* presenta un hábito planófilo, el cual no se ve fuertemente modificado por la hora del día.

Figura 10. Distribución de frecuencia del ángulo de inclinación foliar, para *E. poeppigiana*, en tres momentos del día. a) a las 8.00 hs, b) a las 12.00 hs, c) a las 14.30 hs (página 63).

Figura 11. Distribución de frecuencia del ángulo de inclinación foliar, para *C. calothyrsus*, en tres momentos del día. a) a las 8.00 hs, b) a las 12.00 hs, c) a las 14.30 hs (página 64).

Los diferentes momentos del ciclo (semanas desde la poda) se hallan representados dentro de cada gráfico con diferentes símbolos.

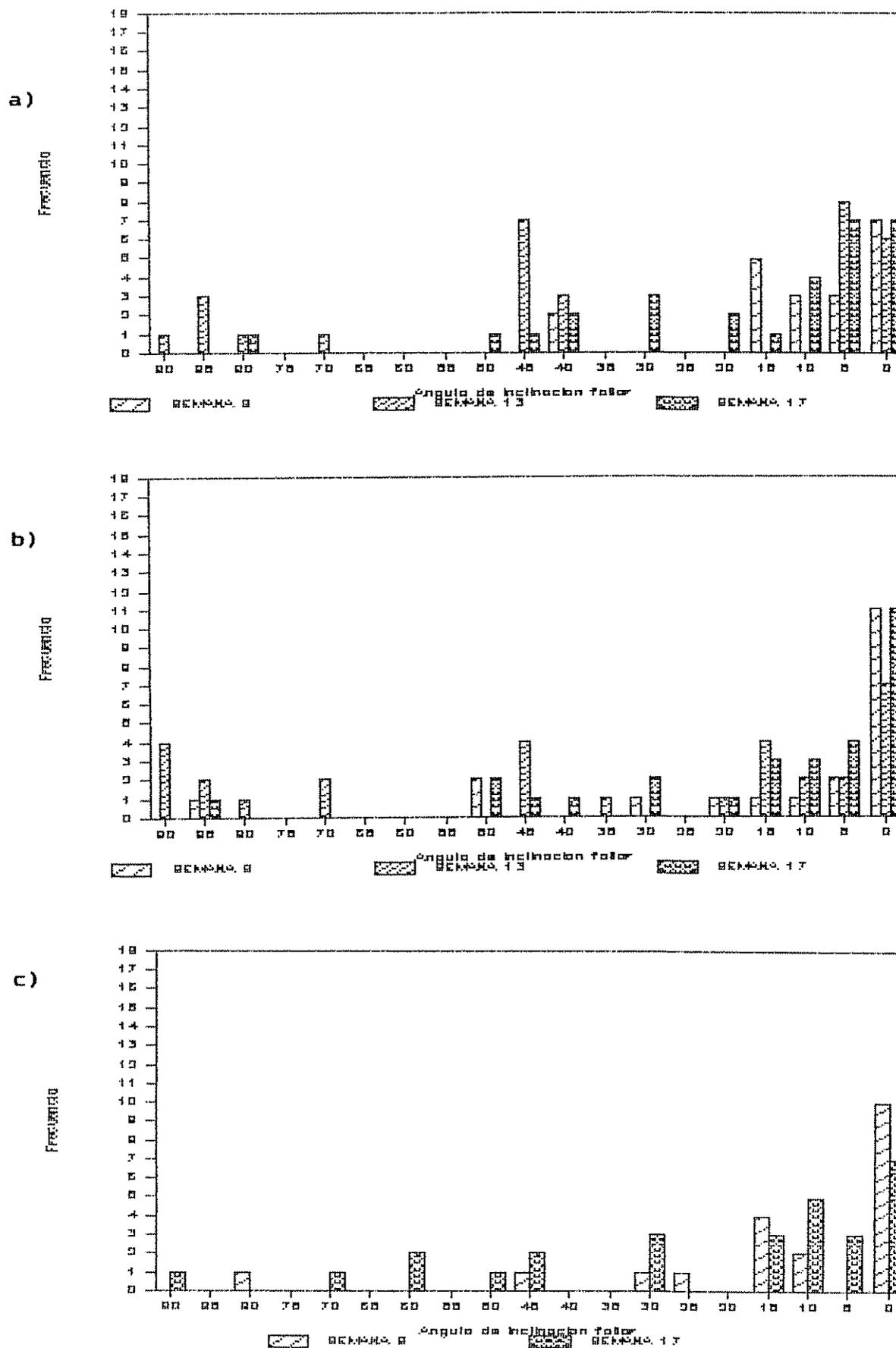


Figura 10.

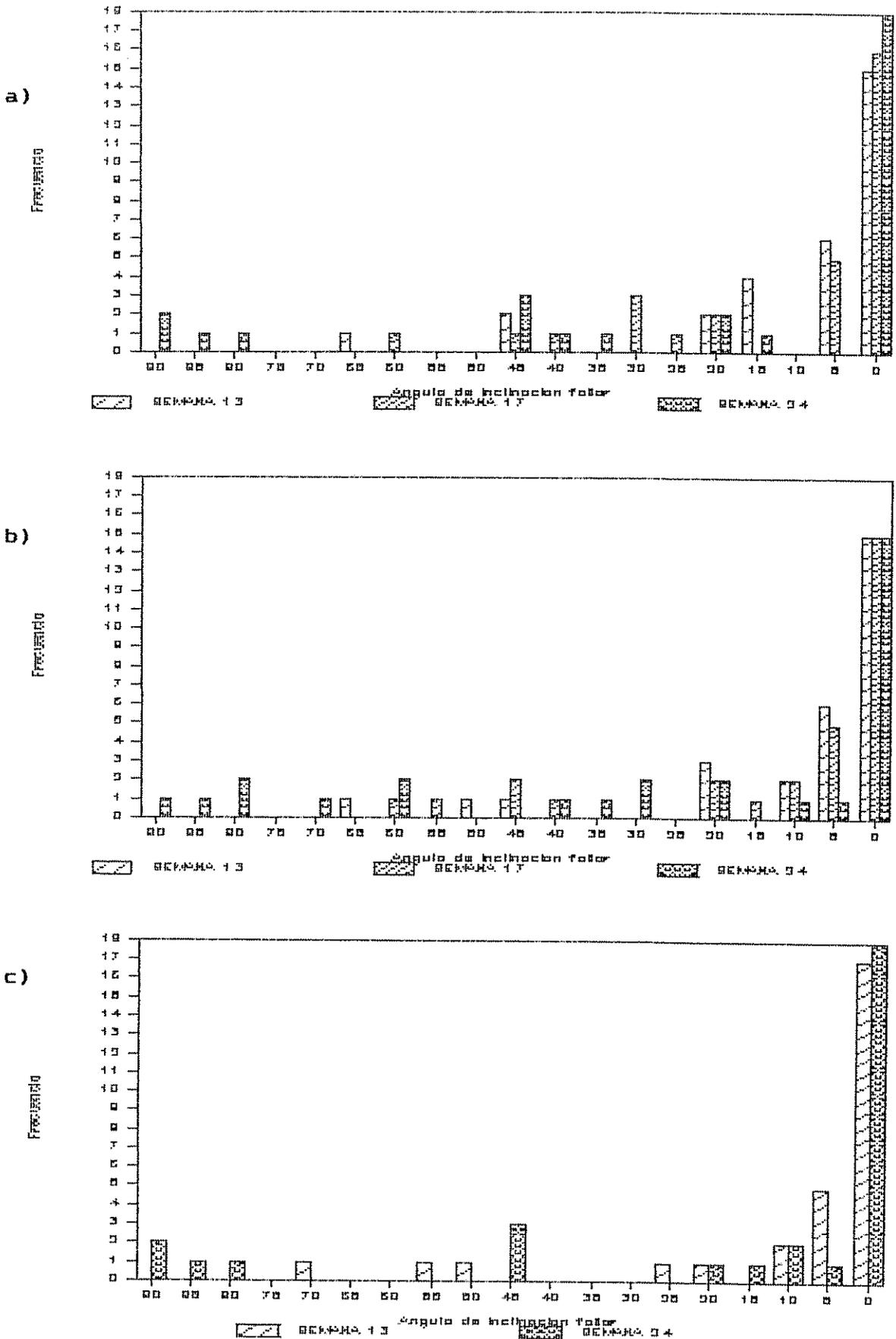


Figura 11.

5.5. Mediciones de transmitancia

5.5.1. Transmitancia de la copa

5.5.1.1. Comportamiento a través del ciclo

En los Cuadros 6 y 7 se presentan los valores de k provenientes del ajuste de la ecuación (2), y los resultados de su validación estadística.

Debido a que, en todas las semanas analizadas los intervalos de confianza de los valores del parámetro de los dos clones de *E. poeppigiana* se superponían, se efectuó un análisis de varianza de residuos (Mead y Curnow, 1983), el cual no mostró diferencias significativas para los valores del parámetro. Por lo tanto, en el Cuadro 6 aparecen los resultados proveniente del análisis conjunto de los datos de los dos clones, para cada semana.

Los valores de k en *E. poeppigiana* presentaron un patrón cíclico: fue alto al inicio del ciclo, luego disminuyó hasta alcanzar un valor mínimo alrededor de la semana 17 desde la poda (momento que coincidió con una fuerte caída de hojas); y volvió a subir al final del ciclo, cuando se produjo el rebrote en el extremo de las ramas primarias.

Cuadro 6. Valores del coeficiente de transmisión k , provenientes del ajuste a la ecuación (2), para *E. poeppigiana*.

S	N	k	r	CV	M R	t	Prob > t
8	382	3.17 (3.03-3.31)	0.85	13.20	4.71	0.49	0.62
12	251	3.09 (2.92-3.26)	0.81	18.30	3.72	0.28	0.77
17	263	2.23 (2.09-2.36)	0.78	38.30	-5.55	-0.37	0.71
25	343	3.09 (2.92-3.26)	0.68	23.80	19.08	1.45	0.14

Cuadro 7. Valores del coeficiente de transmisión k , provenientes del ajuste a la ecuación (2), para *C. calothyrsus*.

S	N	k	r	CV	M R	t	Prob > t
10	148	4.48 (4.10-4.86)	0.71	47.14	8.63	0.38	0.70
13	302	1.90 (1.80-1.99)	0.85	22.17	-1.62	-0.13	0.90
16	271	1.65 (1.56-1.73)	0.86	24.07	-2.71	-0.22	0.82
24	174	1.74 (1.62-1.85)	0.83	27.54	-10.84	-0.66	0.51

S: semanas desde la poda.

N: número de observaciones.

r: coeficiente de correlación de Spearman entre valores observados y estimados.

CV: coeficiente de variación entre árboles.

MR: media de residuos.

La siguiente ecuación fue utilizada para describir esa variación en *E. poeppigiana*:

$$k = a + b \cdot (\text{sen}(c \cdot (t - d))). \quad (14)$$

donde t es el número de semanas desde la poda.

Los valores de los parámetros a , b , c , y d fueron 2.71, 0.56, 0.36 y 5.29 respectivamente.

En *C. calothyrsus* el coeficiente k presentó un valor alto al inicio del ciclo, luego del cual sufrió una fuerte caída y alcanzó un valor casi constante.

A los fines de describir la variación de k a través del ciclo en esa especie, se ajustó la siguiente ecuación:

$$t/k = a + b \cdot t + c \cdot t^2 \quad (15)$$

donde t es el número de semanas desde la poda.

Los parámetros a , b y c adquirieron los valores -19.01, 2.68 y -0.055, respectivamente.

En las Figuras 12 y 13 se observa la representación del ciclo de k para ambas especies, obtenido a partir de las ecuaciones (14) y (15).

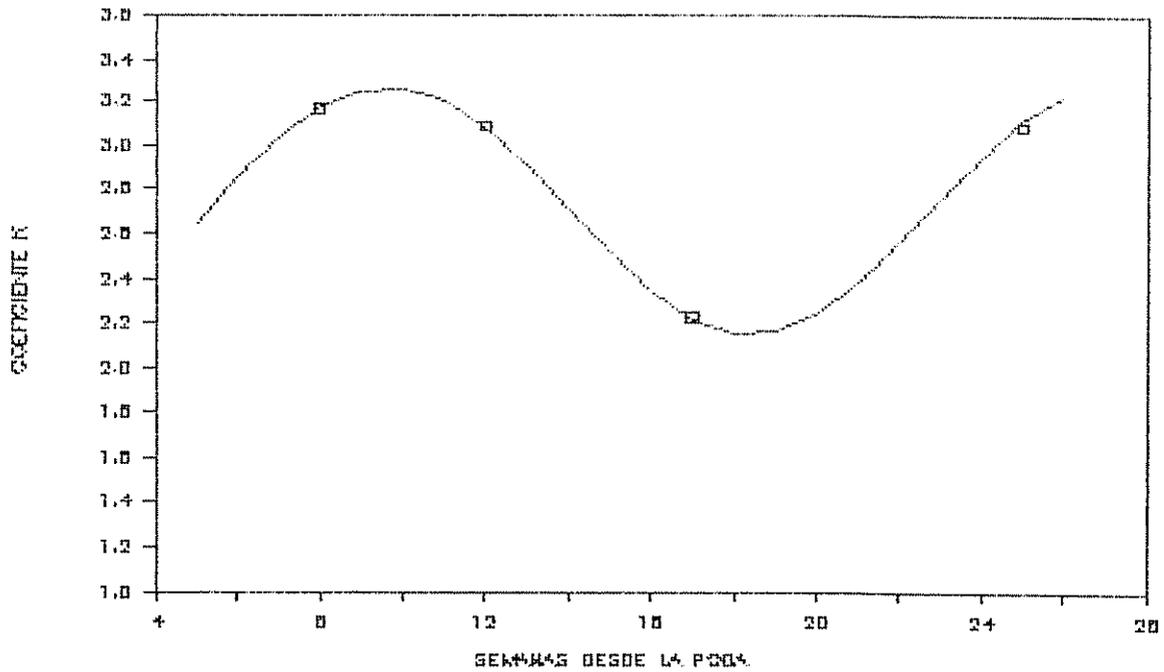


Figura 12. Evolución del coeficiente de transmisión k a través del ciclo, en *E. poeppigiana*, valores observados y estimados a partir de la ecuación (14)

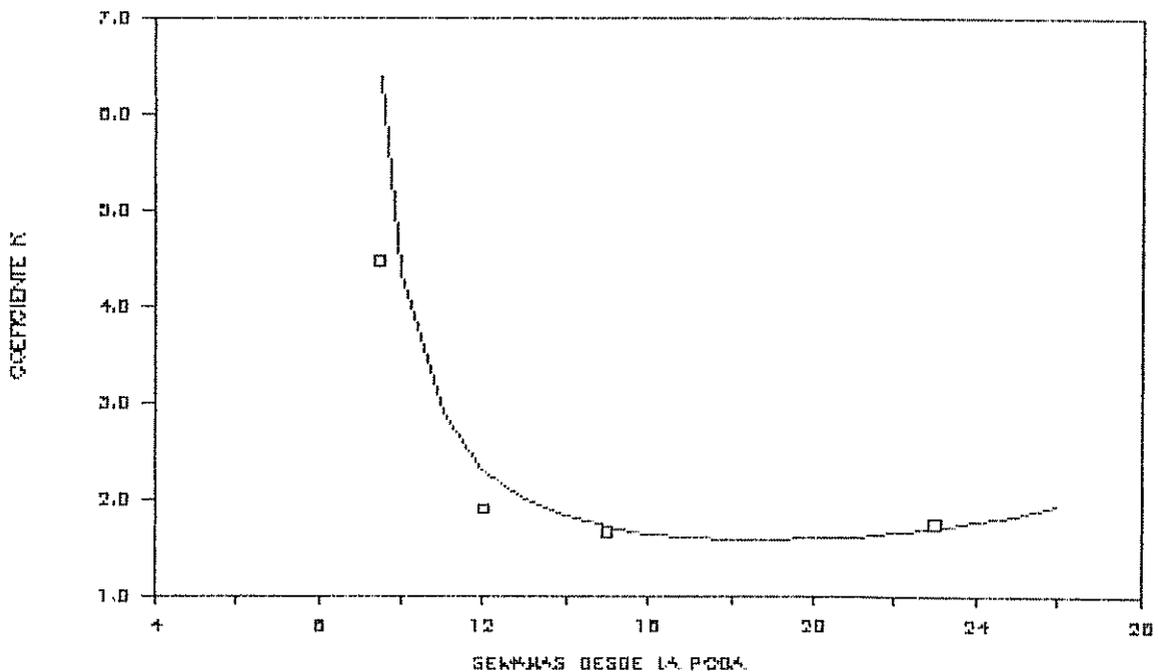


Figura 13. Evolución del coeficiente de transmisión k a través del ciclo, en *C. calothyrsus*, valores observados y estimados a partir de la ecuación (15)

La Figura 14 muestra la disminución de PFD con la profundidad obtenida a través de la ecuación (2), aplicándose los valores de k correspondientes a la semana 12 ($k = 3.09$) en *E. poeppigiana*, y a la semana 13 ($k = 1.90$) en *C. calothyrsus*. Para este momento del ciclo a un metro de profundidad dentro de la copa, la proporción de PFD con respecto a PFD no sombreado fue de 5 y de 16 %, respectivamente.

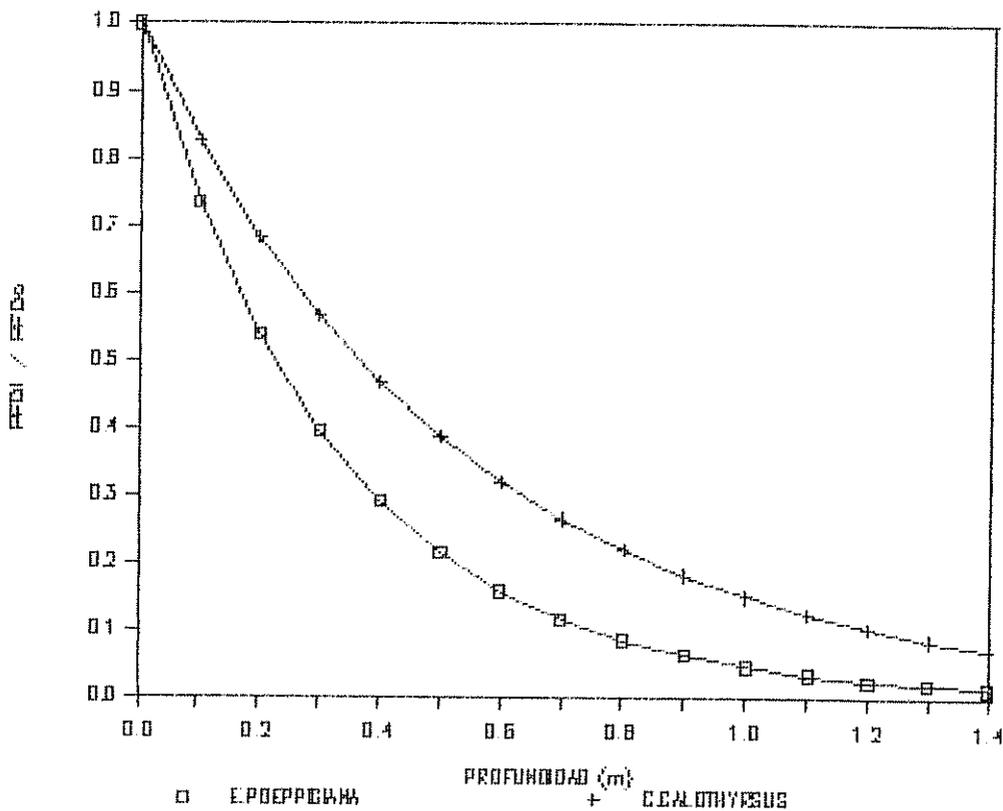


Figura 14. Disminución de la PFD, en función de la profundidad, para las semanas 12 y 13 desde la poda, en *E. poeppigiana* y *C. calothyrsus*, respectivamente.

Con los mismos valores de k utilizados en el cálculo de la transmisión de la radiación solar, se estimó la intercepción de la PFD dentro de la copa, aplicándose la ecuación (6), y para las mismas semanas elegidas en la representación de la disminución de PFD (Figura 15).

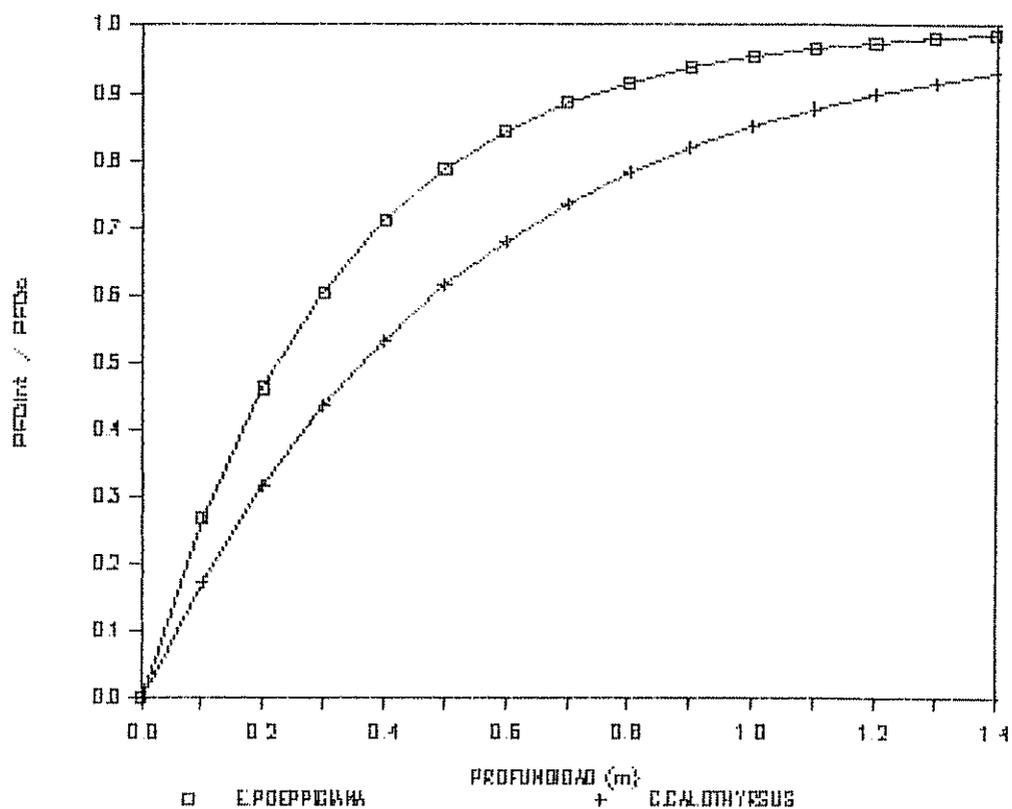


Figura 15. Intercepción de la PFD en función de la profundidad, para las semanas 12 y 13 desde la poda, en *E. poeppigiana* y *C. calothyrsus*, respectivamente.

En los Cuadros 8 y 9 se presentan los valores del coeficiente de penetración Γ , provenientes del ajuste de los datos a la ecuación (5), la cual permite el cálculo de la Frecuencia de Puntos Solares (FPS) a una dada profundidad dentro de la copa.

El parámetro Γ presentó un ciclo similar al presentado por el coeficiente k , aunque con valores superiores, lo cual es de esperar ya que Γ solamente afecta a la disminución del componente directo de la PFD.

Como producto del cálculo de la proporción del componente directo de la PFD (CD), proveniente de la ecuación (12), se observó una disminución de dicho componente con la profundidad dentro de la copa, en ambas especies. En el Cuadro 10 se presentan los valores correspondientes a la primera y la última semana de medición.

Se observa una caída más fuerte del CD con la profundidad en *C. calothyrsus* para la primera semana de medición, llegando a valores de 9.4 % a los 50 cm, contra 54.5 % en *E. poeppigiana* para la misma profundidad. En cambio en la última semana los valores del CD resultaron superiores en *C. calothyrsus*.

Cuadro 8. Valores del coeficiente de penetración Γ , provenientes del ajuste a la ecuación (5), para *E. poeppigiana*.

S	N	Γ	r	CV	M R	t	P > t
8	382	3.58 (3.39-3.78)	0.82	11.00	0.002	0.26	0.79
12	251	3.68 (3.45-3.91)	0.80	17.70	-0.004	-0.43	0.66
17	263	2.65 (2.46-2.84)	0.74	42.70	-0.002	-0.18	0.86
25	343	3.48 (3.26-3.70)	0.66	23.90	0.004	0.41	0.68

Cuadro 9. Valores del coeficiente de penetración Γ , provenientes del ajuste a la ecuación (5), para *C. calothyrsus*.

S	N	Γ	r	CV	M R	t	P > t
10	148	5.50 (4.90-6.11)	0.70	62.04	0.000	0.03	0.98
13	302	2.50 (2.34-2.66)	0.81	27.52	-0.001	-0.13	0.89
16	271	2.18 (2.03-2.32)	0.80	18.39	0.001	0.06	0.95
24	174	2.37 (2.18-2.56)	0.75	29.45	0.001	0.06	0.96

S: semanas desde la poda.

N: número de observaciones.

r: coeficiente de correlación de Spearman entre valores observados y estimados.

CV: coeficiente de variación entre árboles.

MR: media de residuos.

Cuadro 10. Valores porcentuales del Componente directo de la PFD (CD), calculados a partir de la ecuación (12), para dos momentos del ciclo.

Semana	8	10	25	24
Profund (m)	E. poep	C. cal	E. poep	C. cal
0.10	99.30	89.30		
0.20	93.50	68.40	88.40	91.30
0.30	81.40	54.90		
0.40	66.00	30.30	68.10	78.60
0.50	54.50	9.40		
0.60	37.30	0.00	50.70	58.70
0.70	29.60			
0.80	27.80		47.60	42.40
0.90				
1.00			30.00	35.50
1.10				
1.20			24.60	30.90
1.30				
1.40			7.50	25.50

5.5.1.2. Corrección por la densidad de área foliar

Cuando se efectuó el ajuste de los datos de PFD a la ecuación (3), donde la densidad de área foliar promedio (F) deja de ser un componente del coeficiente k, se generaron los resultados que aparecen en los Cuadros 11, 12 y 13.

Cuadro 11. Valores del coeficiente k , considerando la densidad de área foliar (F), ecuación (3), para el clon 2662 de *E. poeppigiana*.

S	N	F	k	r	MR	t	Prob > t
8	170	7.984	0.42 (0.39-0.45)	0.83	10.448	0.706	0.48
12	133	4.342	0.72 (0.67-0.77)	0.82	4.253	0.256	0.80
17	131	3.247	0.67 (0.61-0.74)	0.75	-3.732	-0.166	0.87
25	200	2.442	1.30 (1.20-1.39)	0.64	22.18	1.254	0.21

Cuadro 12. Valores del coeficiente k , considerando la densidad de área foliar (F), ecuación (3), para el clon 2687 de *E. poeppigiana*.

S	N	F	k	r	MR	t	Prob > t
8	212	7.986	0.38 (0.36-0.40)	0.89	1.236	0.098	0.92
12	118	6.631	0.46 (0.42-0.50)	0.83	3.282	0.158	0.87
17	132	3.166	0.71 (0.66-0.77)	0.81	-7.586	-0.382	0.70
25	143	2.533	1.17 (1.07-1.27)	0.76	14.679	0.755	0.45

S: semanas desde la poda.

N: número de observaciones.

r: coeficiente de correlación de Spearman entre valores observados y estimados.

MR: media de residuos.

Cuadro 13. Valores del coeficiente k , considerando la densidad de área foliar (F), ecuación (3), para C. calothyrsus.

S	N	F	k	r	MR	t	Prob > t
10	148	1.543	2.90 (2.66-3.15)	0.78	8.63	0.385	0.70
13	302	1.248	1.52 (1.44-1.60)	0.87	-1.62	-0.13	0.90
16	271	0.987	1.67 (1.58-1.76)	0.88	-2.713	-0.223	0.82
24	174	0.712	2.44 (2.27-2.60)	0.86	-10.84	-0.66	0.51

S: semanas desde la poda.

N: número de observaciones.

r: coeficiente de correlación de Spearman entre valores observados y estimados.

MR: media de residuos.

Observamos que C. calothyrsus (Cuadro 13) presentó en todo momento valores de k superiores a cualquiera de los dos clones de E. poeppigiana (Cuadros 11 y 12). Si comparamos estos resultados con los provenientes de los Cuadros 7 y 8, donde el valor de k llevaba incluida la densidad foliar, se desprende claramente el efecto de otras características del follaje sobre la variable respuesta, que en este caso es la transmisión de la radiación solar dentro de la copa. Características tales como el tipo de hojas, el patrón de

ramificación y las características ópticas de las hojas influirán en este comportamiento, y ello será discutido más adelante.

En E. poeppigiana (Cuadros 11 y 12) el coeficiente k aumentó a lo largo del ciclo, y no hubo superposición en los valores de los intervalos de confianza entre los clones, salvo en la semana 17 desde la poda.

En C. calothyrsus (Cuadro 13) hubo dos momentos donde el coeficiente k presentó los valores más altos: uno al principio y otro al final del ciclo.

La corrección por densidad foliar de la ecuación (3) mejoró levemente, en ambas especies, los coeficientes de correlación entre los valores observados y estimados, con respecto a los obtenidos a partir de la ecuación (2).

5.5.1.3. Corrección por la distribución de la densidad de área foliar.

Como producto del análisis mediante el cual se adjudicó a cada estrato su valor de densidad foliar promedio (F_e), y por los tanto se supone que con ello se logra eliminar el efecto de la distribución de la densidad foliar, ecuación (4), se generaron los resultados que aparecen en los Cuadros 14, 15 y 16.

Cuadro 14. Valores del coeficiente k , considerando la densidad de área folia por estrato (Fe), ecuación (4), para el clon 2662 de *E. poeppigiana*

S	N	k	r	MR	t	Prob > t
8	170	0.38 (0.31-0.44)	0.81	-45.275	-1.64	0.10
12	133	0.83 (0.76-0.91)	0.77	39.860	2.14	0.03
17	131	0.95 (0.87-1.03)	0.77	3.707	0.17	0.86
25	200	2.01 (1.77-2.25)	0.62	65.335	2.88	0.004

Cuadro 15. Valores del coeficiente k , considerando la densidad de área foliar por estrato (Fe), ecuación (4), para el clon 2687 de *E. poeppigiana*

S	N	k	r	MR	t	Prob > t
8	212	0.30 (0.28-0.32)	0.84	-24.254	-1.75	0.08
12	118	0.35 (0.31-0.40)	0.75	10.816	0.41	0.68
17	132	0.75 (0.69-0.81)	0.76	15.878	0.77	0.44
25	143	1.09 (0.95-1.24)	0.50	16.990	0.59	0.55

S: semanas desde la poda.

N: número de observaciones.

r: coeficiente de correlación de Spearman entre valores observados y estimados.

MR: media de residuos.

Cuadro 16. Valores del coeficiente k , considerando la densidad de área foliar por estrato (Fe), ecuación (4), para *C. calothyrsus*.

S	N	k	r	MR	t	Prob > t
10	148	4.60 (4.10-5.11)	0.68	49.90	1.99	0.05
13	302	1.22 (1.13-1.30)	0.80	14.14	0.99	0.32
16	271	0.99 (0.92-1.06)	0.82	8.94	0.63	0.53
24	174	1.28 (1.14-1.42)	0.81	-54.29	-2.48	0.014

S: semanas desde la poda.

N: número de observaciones.

r: coeficiente de correlación de Spearman entre valores observados y estimados.

MR: media de residuos.

Se observa que *E. poeppigiana* (Cuadros 14 y 15), mantuvo la tendencia a incrementar el valor de k a medida que avanzaba el ciclo, al igual que lo observado en los Cuadros 11 y 12. Sin embargo, el ajuste no resultó mejor que el obtenido por medio de la ecuación (3), y esto fue muy notorio para la semana 25 en el clon 2662, donde la media de residuos resultó muy significativamente diferente de cero.

En el caso de *C. calothyrsus* (Cuadro 16), el ajuste también resultó cuestionable para la semana 24, desde el punto de vista de la significancia de los residuos. Sin embargo, también se mantuvo la tendencia en los valores del coeficiente k , si se comparan con los del Cuadro 13. Es decir que nuevamente se presentaron los valores más altos de k al inicio y al final de ciclo. Pero, el valor de k de la primera medición (semana 10), fue bastante mayor que el obtenido a través de la ecuación (3).

5.5.1.4. Análisis por ángulo de elevación solar.

En las Figuras 16 y 17 se presentan valores de k a través del ciclo, para diferentes intervalos del ángulo de elevación solar, provenientes de la ecuación (2), en *E. poeppigiana* y *C. calothyrsus*, respectivamente.

Se observa que, en general, los valores de k mantienen la mismas tendencias presentadas en las Figuras 12 y 13, o sea que para los distintos intervalos del ángulo de elevación solar se registró el comportamiento característico de la especie. La excepción la constituye *E. poeppigiana*, para la semana 25, donde para los ángulos entre 30° - 45° , k resultó menor.

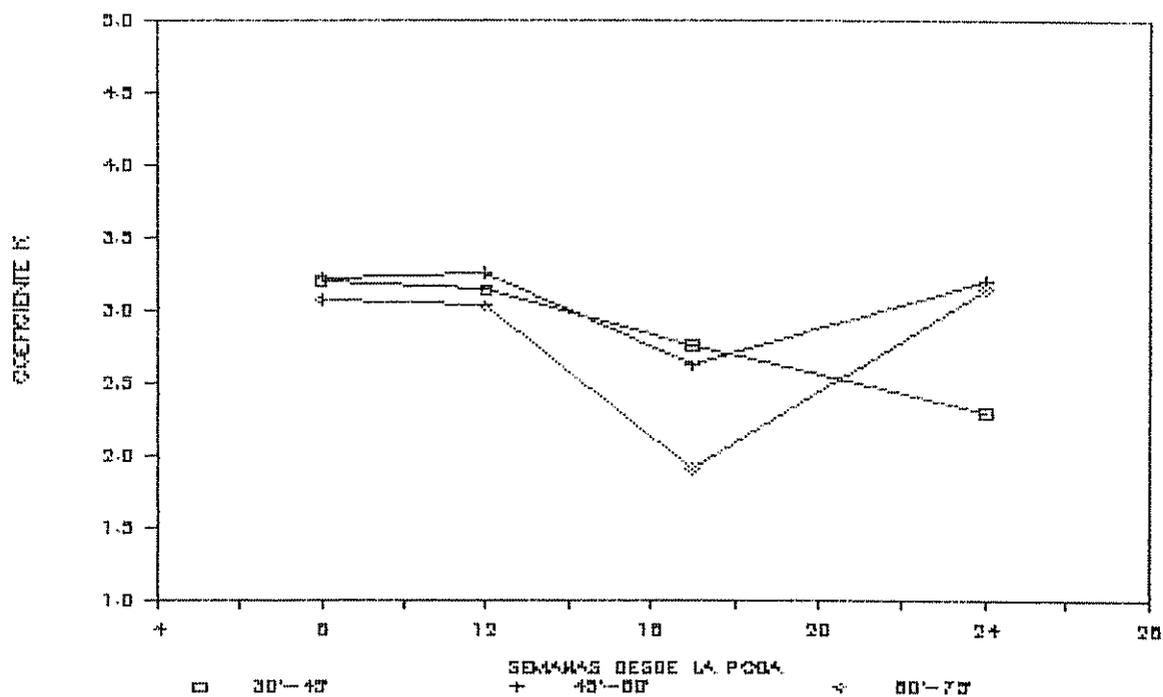


Figura 16. Valores de k a través del ciclo, obtenidos a partir de la ecuación (2), para diferentes intervalos del ángulo de elevación solar, en *E. poeppigiana*.

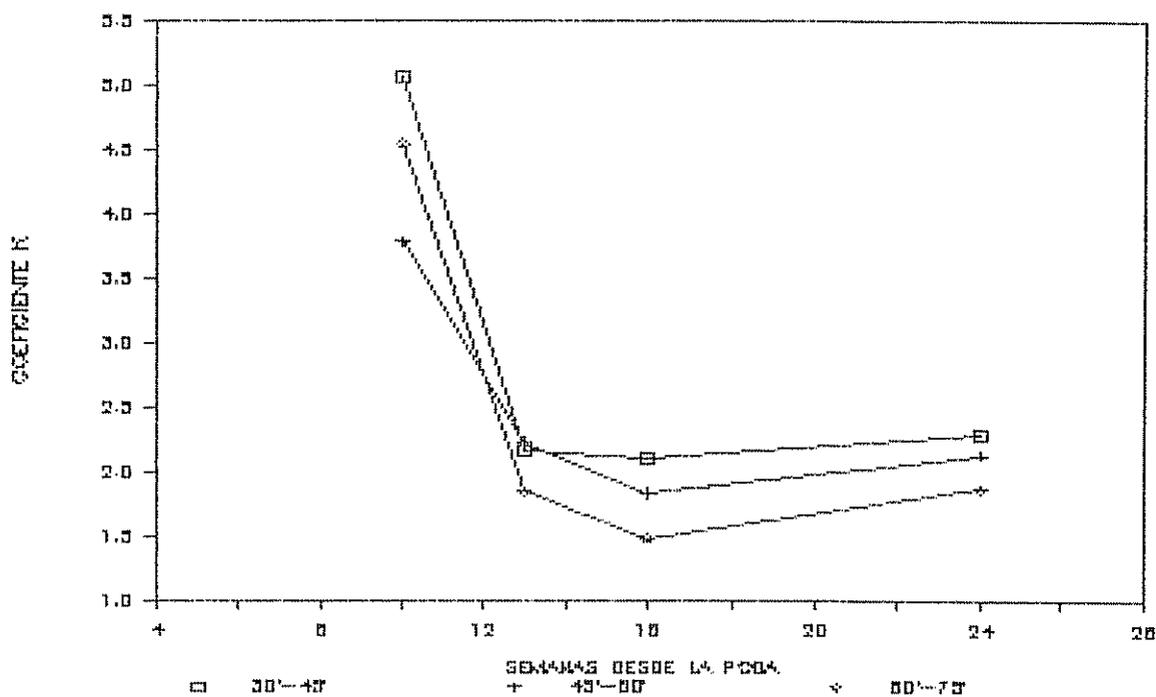


Figura 17. Valores de k a través del ciclo, obtenidos a partir de la ecuación (2), para diferentes intervalos del ángulo de elevación solar, en *C. calothyrsus*.

En general, los valores mas bajos de k se registran para los valores mas altos de elevación solar. Aunque en C. calothyrsus al inicio del ciclo, cuando k era mas alto, este comportamiento se modificó, y se produjo una mayor transmitancia a ángulos de elevación solar entre 45 a 60°.

En las Figuras 18, 19 y 20 se presenta la evolución de k para diferentes intervalos del ángulo de elevación solar, obtenidos a partir de la ecuación (3).

Los valores de k para los diferentes intervalos, mantuvieron los comportamientos registrados por los valores semanales de k (Cuadros 12, 13 y 14).

En todos los casos k aumentó a través del ciclo en E. poeppigiana (salvo en la semana 25 para el clon 2687); y presentó los valores más altos al inicio y al final del ciclo en C. calothyrsus.

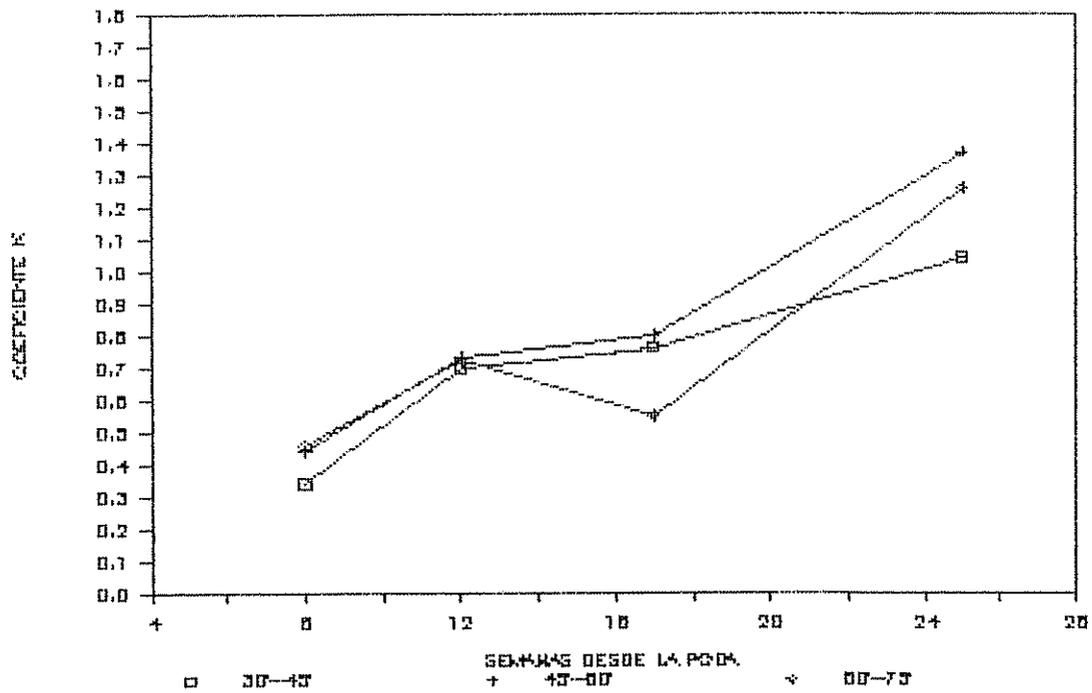


Figura 18. Valores de k a través del ciclo, obtenidos a partir de la ecuación (3), para diferentes intervalos del ángulo de elevación solar, en el clon 2662 de *E. poeppigiana*.

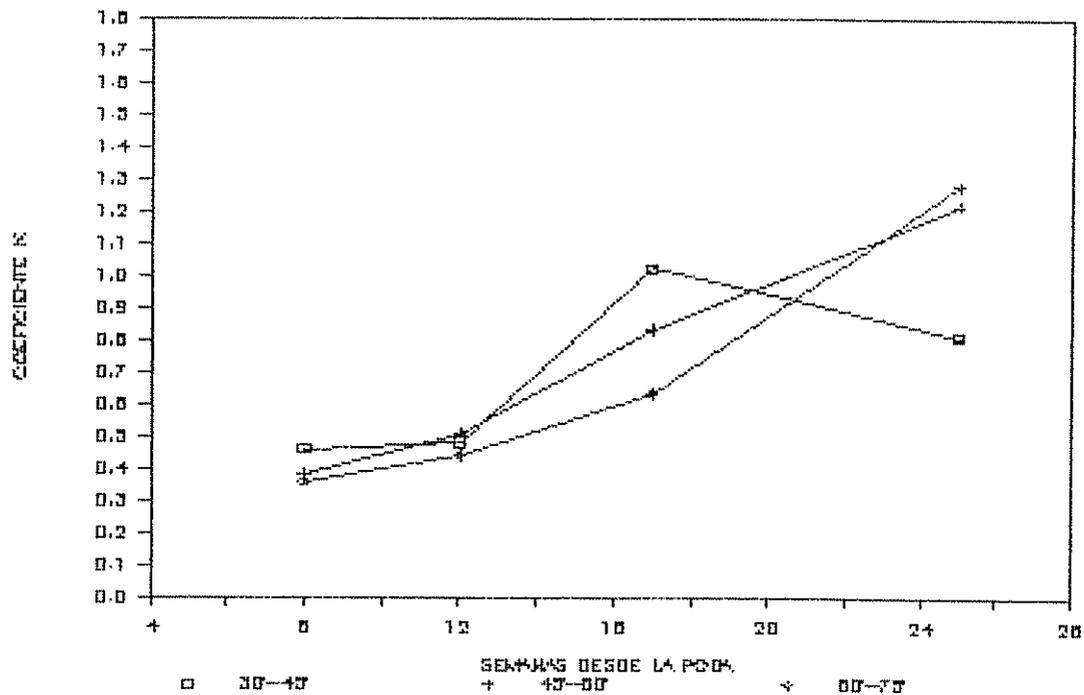


Figura 19. Valores de k a través del ciclo, obtenidos a partir de la ecuación (3), para diferentes intervalos del ángulo de elevación solar, en el clon 2687 de *E. poeppigiana*.

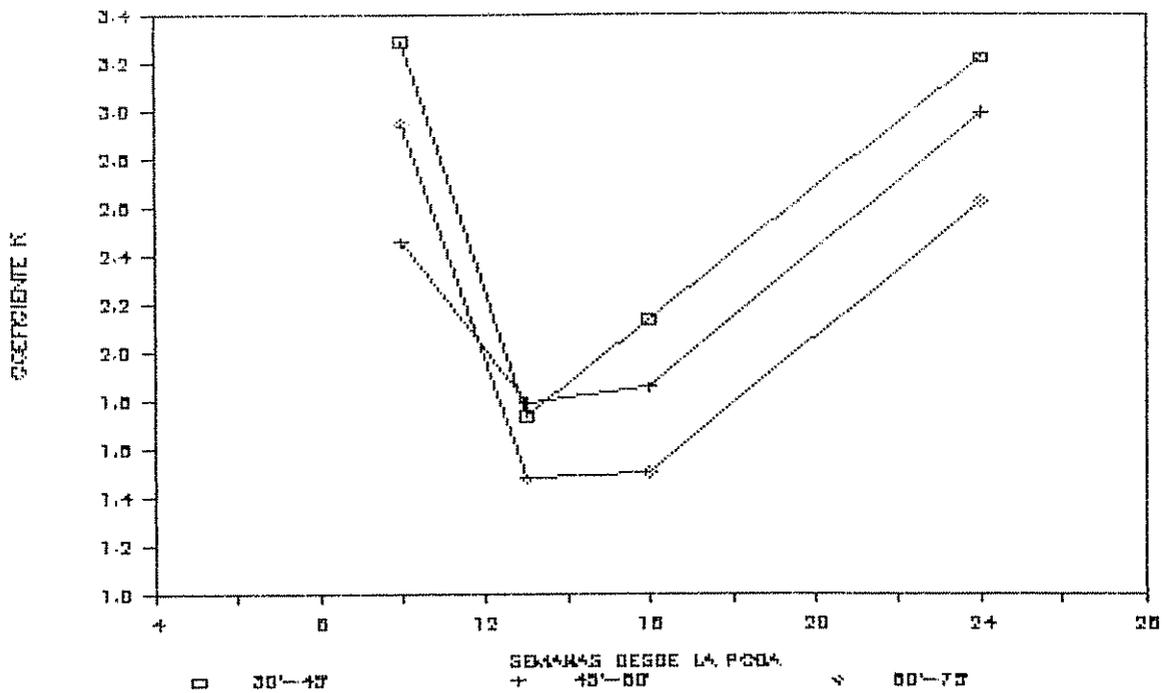


Figura 20. Valores de k a través del ciclo, obtenidos a partir de la ecuación (3), para diferentes intervalos del ángulo de elevación solar, en *C. calothyrsus*.

5.5.2. Transmitancia de las hojas

Como producto de las mediciones de transmitancia de las hojas, en *E. poeppigiana*, se obtuvieron los siguientes resultados:

a) para hojas adultas $T = 0.06$, con un coeficiente de variación de 25.36 % .

b) para hojas jóvenes $T = 0.15$, con un coeficiente de variación de 29.54 %.

Es decir que las hojas adultas permiten el pasaje del seis por ciento de la PFD que llega a la condición sin sombra, y las hojas jóvenes permiten el pasaje del 15 por ciento.

5.6. Producción de biomasa.

Por medio de las ecuaciones de regresión (7) y (8), las cuales permiten estimar la biomasa foliar a través del área transversal de la rama, se determinó, en *C. calothyrsus*, la biomasa de hojas producida por cada árbol al final del trabajo experimental, es decir inmediatamente antes de la segunda poda total.

Como producto de la estimación de la biomasa foliar de los doce árboles utilizados en el experimento, se obtuvo una producción promedio de 0.98 kg por árbol, con un coeficiente de variación (CV) de 24 %. Para el distanciamiento del presente experimento (6 x 1 m), ello implica una producción de 1633 Kg ha⁻¹ de materia seca.

En *E. poeppigiana* la producción (en peso seco) de hojas por árbol fue de 1.858 Kg con un CV de 56 % en el clon 2662; y de 1.075 Kg por árbol con un CV de 64 %. para el clon 2687. La abundante pérdida de hojas producida en esta

especie se tradujo en un total de 1.023 Kg de biomasa foliar por árbol a lo largo de todo el ciclo, siendo este valor el promedio de los 60 árboles del experimento*.

* Nygren, P. Comunicación personal. CATIE, octubre de 1992.

6. DISCUSION

6.1. Dimensiones de los árboles

En general, se observó que no hubo diferencias, tanto entre clones como entre especies, en cuanto a las dimensiones de los árboles. Esto se puede atribuir a la alta variabilidad existente entre árboles de E. poeppigiana, como lo muestran los altos coeficientes de variación.

En E. poeppigiana el material utilizado en el ensayo era clonal, por lo tanto la variación presentada entre los árboles de un mismo clon tienen un origen ambiental. Esta variación puede ser explicada por el hecho de que, algunos de los árboles utilizados en este experimento se encontraban establecidos en un área libre de vegetación y otros en un área con malezas.

De los dos clones, el 2687 tuvo mayores dimensiones al principio del ciclo, lo cual indicó una reacción más rápida a la poda practicada, habiendo sido luego superado por el clon 2662. La fase de lento desarrollo, ocurrida entre las semanas 14 a 18, resultó mas notoria en el clon 2687, siendo la altura de copa mas afectada que el diámetro.

Aunque el material de origen de C. calothyrsus eran semillas, y los árboles utilizados provenían de dos bloques

que habían sido diferenciados antes del presente trabajo, esta especie presentó una menor variabilidad en las dimensiones de los árboles. Además, la especie mostró un comportamiento satisfactorio en cuanto a su crecimiento a través de todo el ciclo, lo cual indicó una buena reacción a la poda total practicada en las condiciones de este experimento.

El diámetro de copa fue grande en el clon 2662 y en C. calothyrsus, sobre todo a partir de la semana 18, y en esta última especie ello significaba una extensión de la copa sobre el callejón, o sea sobre el cultivo. Esto podría tener implicancias debido al efecto sobre el cultivo asociado (de acuerdo a su ciclo), o por el potencial de control de malezas durante el barbecho entre dos ciclos sucesivos de cultivo.

Debido a que, en C. calothyrsus, para la semana 24 desde la poda, el diámetro en la dirección Norte - Sur fue mayor, y sabiendo que la orientación del callejón era Este - Oeste, se podría suponer que con el espaciamiento promedio entre árboles dentro de la línea (1 m) del presente experimento, se presentaron síntomas de competencia entre ellos, para las dimensiones alcanzadas por los árboles al final del ciclo.

6.2. Densidad de área foliar

E. poeppigiana tuvo mayor superficie foliar por unidad de volumen de copa que C. calothyrsus. Esto puede ser explicado en parte a las diferencias en el hábito de inclinación foliar, ya que aquella especie posee una tendencia erectófila. Esto es coincidente con los conceptos teóricos de que tanto el Índice de Área Foliar (IAF) máximo alcanzado por una especie, como el IAF de máxima productividad, son función del hábito de inclinación foliar (Nobel y Long, 1985).

Aunque la relación área foliar/biomasa foliar es una característica específica, la gran diferencia existente entre las dos especies, en cuanto a la densidad de área foliar (F), también se traduciría en una mayor densidad de biomasa foliar, en unidades de peso de hojas por unidad de volumen de copa, para E. poeppigiana. Ello se ve reflejado en la producción de biomasa foliar, la cual fue mayor en esta especie. Esta sería otra característica a tener en cuenta en aquellos sistemas agroforestales donde los árboles son utilizados para la provisión de abono verde.

La variabilidad entre árboles de E. poeppigiana para la densidad de área foliar fue alta, sobre todo alrededor de la fase de lento crecimiento y caída de hojas.

La F siguió un patrón decreciente a través del ciclo, y esta característica fue independiente de las dimensiones de los árboles y de los valores de F , en ambas especies.

Parecería, entonces, que esa tendencia se presenta como una característica en árboles que son podados periódicamente. Al inicio del ciclo, cuando comienza el rebrote de los árboles, éstos poseen un follaje concentrado ocupando un pequeño volumen de copa. A medida que la copa crece, la elongación de las ramas contribuye a incrementar las variables determinantes del volumen de copa en mayor proporción que el incremento en área foliar. En el caso de *E. poeppigiana*, además, a medida que las hojas crecen se produce también una marcada elongación de los pecíolos, y entonces las hojas se encuentran más alejadas entre sí.

Los valores de F , en los dos clones de *E. poeppigiana*, fueron superiores a los reportados para el clon 2660 por Nygren (1990), y ello puede deberse al hecho que la producción de biomasa del clon 2660, en ese experimento, había sido baja.

En *E. poeppigiana* se observó una alta densidad foliar en el estrato interno al inicio del ciclo, y una disminución como producto de la caída de hojas en ese sector a partir de la semana 17. Al final del ciclo, la superficie foliar

estuvo concentrada en los estratos externos, debido al rebrote ocurrido en el extremo de las ramas primarias.

Si bien en C. calothyrsus también se registró una disminución de la densidad foliar en el estrato interno a medida que avanzaba del ciclo, esa disminución no fue tan pronunciada, ya que tampoco lo fue la pérdida de hojas. Además, la densidad dentro de la copa fue más uniforme.

Esta diferencia entre especies, en cuanto a la uniformidad en la densidad foliar, puede ser explicada en términos del patrón de ramificación del siguiente modo: E. poeppigiana presentó una fuerte ramificación en el extremo de las ramas primarias al final del ciclo; mientras que C. calothyrsus produjo continuamente ramas secundarias a partir de la semana 13-14 desde la poda. De manera que en este caso el incremento en volumen fue acompañado de la ocupación de superficie foliar.

6.3. Transmisión de la radiación solar

6.3.1. Comportamiento a través del ciclo

Como consecuencia del ajuste de los datos de la densidad del flujo de fotones (PFD) a la ecuación (2), se vió que E. poeppigiana mostró un patrón cíclico en la

transmisión de la radiación solar a través de la copa para un ciclo de podas semestrales.

Al principio, cuando la copa era pequeña y densa, presentó una baja transmisión (alto valor de k). A medida que la copa aumentaba su tamaño y disminuía la densidad foliar, la transmisión también aumentó (o sea que k disminuyó), hasta alcanzar la máxima transmisión alrededor de la semana 17 desde la poda, la cual coincidió con la fase de lento crecimiento y caída de hojas. En este momento se registró la mayor variación entre árboles con respecto al coeficiente k y, como fue presentado anteriormente, la mayor variación de F . De manera que, los árboles tuvieron un comportamiento diferente en este momento.

Al final del ciclo, como producto del fuerte rebrote ocurrido en el extremo de las ramas, la transmisión de la radiación solar volvió disminuir (o sea que k aumentó), a pesar de la disminución de F . Esto sucedió debido a que, el supuesto de uniformidad de la densidad foliar dentro de la copa, considerado en la ecuación (2), no fue válido en esta etapa, como lo muestran los resultados de los valores de densidad foliar por estratos.

Independientemente del clon, de las dimensiones y de los valores de F , todos los árboles experimentaron el mismo ciclo del coeficiente k .

Este ciclo es coincidente con lo presentado por Nygren (1990), para el clon 2660 de E. poeppigiana, aunque los valores de k fueron de menor magnitud. Esto puede deberse a que el clon 2660 había presentado una baja producción de biomasa foliar, lo cual podría haber influido en los valores de la densidad foliar, y en consecuencia en los valores de k . Por lo tanto, este comportamiento cíclico, muy ligado a la duración de vida de las hojas, se presentaría como una característica específica en árboles podados semestralmente.

C. calothyrsus tuvo una muy baja transmisión de la radiación solar (alto valor de k) al inicio del ciclo, y en ese momento se presentó la mayor variación entre árboles, tanto para el coeficiente k como para la variable F . Luego el coeficiente sufrió una fuerte caída hasta alcanzar un valor casi constante, al final del ciclo.

Este patrón acompañó en forma inversa al comportamiento de la densidad foliar durante todo el ciclo, al contrario de lo sucedido en E. poeppigiana. El patrón de ramificación en C. calothyrsus, como fue explicado anteriormente, hace posible la validez del supuesto de uniformidad del follaje dentro de la copa, de la ecuación (2).

En general, los valores de los coeficientes de transmisión y de penetración (k y Γ), resultaron superiores en E. poeppigiana, indicando que esta especie produjo una

mayor disminución con la profundidad, de la PFD y de la Frecuencia de Puntos Solares (FPS).

Debido a que la densidad foliar (F) era un componente de k, podría esperarse que ello suceda debido a gran diferencias entre especies en los valores de F. Sin embargo, al inicio del ciclo C. calothyrsus, teniendo un menor valor de F que E. poeppigiana, tuvo una menor transmisión (o sea un mayor valor de k). Ya que en esta etapa no se había registrado la aparición de ramas secundarias en ninguna de las dos especies, es de esperar que la diferencia esté dada por las características de las hojas.

En ese momento también se produjo, en C. calothyrsus, una caída muy fuerte de la participación del componente directo de la radiación, con la profundidad. Probablemente el hábito foliar erectófilo, en E. poeppigiana, sea responsable de la presencia de mayor Frecuencia de Puntos Solares (FPS) para una misma profundidad, comparado con C. calothyrsus. La alta densidad foliar y el tipo de hojas bipinadas de C. calothyrsus, generan una menor entrada de radiación directa en esta etapa y, además, hacen posible la presencia del componente de penumbra dentro de la PFD total (Anderson y Miller, 1974; Ross, 1981).

Desde el punto de vista práctico, en esta etapa del ciclo el impacto negativo, que la muy baja transmisión de

radiación solar tendría sobre el cultivo asociado, no sería importante debido a que las dimensiones de la copa en este momento no eran grandes (por ej: en C. calothyrsus para la semana 10 el diámetro promedio fue de 1.13 m, y en E. poeppigiana para la semana 8 de 1 m).

Si bien en las siguientes etapas y para ambas especies, los valores de k fueron más bajos que al principio del ciclo, en términos absolutos siguen siendo altos y, además se debe considerar que el tamaño de la copa en las etapas sucesivas es superior. De manera que, esto último tiene un doble efecto: 1) será mayor el trayecto del rayo dentro de la copa, lo cual dará como resultado una baja PFD transmitida, y 2) la superficie proyectada de sombra también será superior.

Por lo tanto se puede considerar que, en general, la transmisión de la radiación solar a través de la copa, fue baja en las dos especies.

6.3.2. Corrección por densidad de área foliar

Al eliminar el efecto de F , ecuación (3), los valores de k resultaron superiores en C. calothyrsus, de manera que otras características de tipo cualitativo deben considerarse. En parte la distribución foliar mas uniforme,

y por otro lado el hábito foliar planófilo de esta especie, podrían ser responsables de ese fenómeno (Nobel y Long, 1985).

Por lo tanto, los valores del IAF o de la F, no son suficientes para evaluar y comparar la transmisión de la radiación entre especies, ya que también deben considerarse las características de los elementos foliares, y su distribución espacial.

E. poeppigiana incrementó el valor de k en el transcurso del ciclo, y acompañó en forma inversa la evolución de F hasta la semana 17. Esto fue válido para los dos clones, y por lo tanto se presenta como una característica específica, tal vez altamente ligada a las propiedades ópticas de las hojas. Como lo muestran los resultados de transmitancia, las hojas adultas transmiten menor PFD que las hojas jóvenes.

El salto en el valor de k ocurrido entre la semana 17 y 25, pone aún más en evidencia el incremento del coeficiente k de la ecuación (2), ocurrido al final del ciclo a pesar de la disminución de F. Esto fue muy notorio en el clon 2662, donde k duplicó su valor. De manera que ello refuerza la explicación dada anteriormente, de que el final del ciclo la distribución de F dentro de la copa no sería uniforme para esta especie.

6.3.3. Corrección por distribución de la densidad de área foliar

Al realizar el ajuste a la ecuación (4), adjudicando a cada estrato el valor de su densidad foliar promedio (F_e), se observó que ese procedimiento no mejoró el ajuste. Sin embargo, el ciclo se mantuvo en las dos especies luego de haberse eliminado el efecto de la distribución de la densidad foliar.

En el clon 2662, para la semana 25, se notó un empobrecimiento del ajuste, desde el punto de vista de la significancia de la media de residuos y, el valor de k fue sustancialmente superior que el obtenido mediante la ecuación (3). Sin embargo, se debe tener en cuenta que en esta etapa no se habían detectado diferencias significativas entre estratos en los valores de densidad foliar, para este clon.

En el clon 2687, para la semana 25, se notó un empobrecimiento en el valor del coeficiente de correlación entre los valores esperados y los observados, a pesar de que se había detectado diferencias entre el tercer estrato y los demás.

La variación de F_e entre árboles para los estratos externos, que es donde se produce la mayor disminución de

PFD, podría ser en parte responsable de este fenómeno. Por otro lado el tratamiento geométrico de las copas pudo haber tenido una simplificación muy fuerte.

Debido a que, como resultado de la comparación de F_e entre estratos en C. calothyrsus, se obtuvo que las diferencias no fueron significativas para la última medición, entonces la variación entre árboles dentro de un estrato fue mayor que la variación entre estratos. Por lo tanto, la utilización de F , ecuación (3), sería satisfactoria en esta especie.

Tal vez, esto debería considerarse desde el punto de vista metodológico cuando se realiza un análisis de la transmisión de la radiación, en especies estructuralmente similares a C. calothyrsus.

Por lo tanto, se observa que no se presentó una modificación en el ciclo, si lo comparamos con los resultados de la ecuación (3), luego de la corrección por la distribución foliar. Entonces, se puede pensar que características tales como la transmitancia de las hojas y el hábito de inclinación foliar, las cuales siguen estando presentes como componentes del coeficiente k , tienen un lugar importante en el comportamiento diferencial entre especies.

A los fines de obtener resultados sobre las características ópticas de la copa, para ser utilizados en la estimación de la transmisión de la radiación solar, el uso de la relación más simplificada para explicar el proceso ($PDF_z = PFD_0 e^{-k z}$), es una herramienta válida.

Cuando se desea explicar las diferencias en el comportamiento entre especies, la corrección por los valores de densidad foliar permite inferir qué características estructurales siguen actuando en la manifestación de esas diferencias.

En el caso de estudios ecofisiológicos, donde se requiere conocer los valores del coeficiente de intercepción en diferentes sectores de la copa, se justifica la realización de una estratificación, sugiriéndose además la utilización de modelos que tomen en cuenta la transmitancia de las hojas y, la inclinación foliar, por ejemplo por medio del ángulo de incidencia.

7. CONCLUSIONES

1) La variabilidad entre árboles de un mismo clon de E. poeppigiana fue alta.

2) La evolución de las dimensiones en E. poeppigiana, durante un ciclo de poda semestral, tuvo dos fases de rápido crecimiento: una al inicio y otra al final del ciclo, interrumpidas por una fase de lento crecimiento entre las semanas 14 a 18 desde la poda.

3) C. calothyrsus presentó un crecimiento constante durante todo el ciclo, lo cual indicó una reacción satisfactoria a la poda total practicada en este experimento.

4) El diámetro de copa en el clon 2662 y en C. calothyrsus, fue grande a partir de la semana 18. Esto podría tener efecto sobre el cultivo asociado (de acuerdo al ciclo), o en el control potencial de malezas durante el barbecho entre dos ciclos sucesivos de cultivo.

5) E. poeppigiana tuvo mayor superficie foliar por unidad de volumen de copa, y mayor producción de biomasa foliar. Esta característica debería ser considerada cuando

uno de los objetivos del sistema es la provisión de abono verde.

6) El patrón decreciente de la densidad de área foliar (F) a través del ciclo fue independiente del tamaño de los árboles y de los valores de F, en ambas especies. Este parecería ser un comportamiento típico en árboles que son podados periódicamente.

7) La densidad de área foliar (F) dentro de la copa de C. calothyrsus, fue más homogénea que en E. poeppigiana.

8) La transmisión de la radiación solar en E. poeppigiana, presentó un patrón cíclico acompañando al ciclo de la densidad foliar hasta la semana 17, luego de lo cual la transmisión volvió a disminuir, a pesar de la disminución de F.

9) La evolución de la transmisión de la radiación solar para C. calothyrsus, acompañó la evolución de F a través de todo el ciclo.

10) La transmisión de la radiación solar fue baja en ambas especies, a pesar que C. calothyrsus tenía menor F.

11) La expresión simplificada ($PF D_1 = PF D_0 e^{-k s}$), para describir la disminución de la radiación solar con la profundidad, presentó un ajuste satisfactorio.

12) Se sugiere la utilización de los resultados de las características ópticas de la copa y de dimensiones, en la validación y empleo de modelos de simulación de patrones de sombra, que consideran la densidad y distribución espacial de los árboles sobre el terreno.

BIBLIOGRAFIA

- Anderson, M. 1966. Stand structure and light penetration. II. A theoretical analysis. *J. Appl. Ecol.* 3: 41 - 54.
- Anderson, M. & Miller, E. 1974. Forest cover as a solar camera: penumbral effects in plants canopies. *J. Appl. Ecol.* 11: 691 - 697.
- Barthélémy, D.; Edelin, C. & Hallé, F. 1989. Architectural concepts for tropical trees. In *Tropical forests*. p. 89 - 100.
- Brix, H. & Mitchell, A.K. 1983. Thinning and nitrogen fertilization effects on sapwood development and relationships of foliage quantity to sapwood area and basal area in Douglas-fir. *Can. J. For.* 13: 384 - 389.
- Budowski, G. 1983. An attempt to quantify some current agroforestry practices in Costa Rica. In *Plant research and agroforestry*. Ed. by P.A. Huxley. Nairobi, ICRAF, p. 43 - 62.
- Budowski, G.; Kass, D.C.L. & Russo, R.O. 1984. Leguminous trees for shade. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 19: 205 - 222.
- Campbell, G.S. 1981. Fundamentals of radiation and temperature relations. In *Physiological plant ecology I. Responses to the physical environment*. Ed. by O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler. Berlin, Alemania, Springer-Verlag. p. 11 - 40. (Encyclopedia of plant physiology, New series 12A.)
- Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). 1986b. Silvicultura de especies promisorias para la producción de leña en América Central: resultados de cinco años de investigación. CATIE Serie Técnica. Informe Técnico N° 86. 228 p.
- Charles-Edwards, D.A. & Thornley, J.H.M. 1973. Light interception by an isolated plant a simple model. *Ann. Bot.* 37: 919 - 928.

- Chapman, J.W. & Gower, S.T. 1991. Aboveground production and canopy dynamics in sugar maple and red oak trees in southwestern Wisconsin. *Can. J. For. Res.* 21: 1533 - 1543.
- Corner, E.J.H. 1949. The Durian theory, or the origin of the modern tree. *Ann.Bot., N.S.*, 13, 52: 367 - 414.
- Daccarett, D. M. 1967. La influencia de árboles leguminosos y no leguminosos sobre el forraje que crece bajo ellos. Tesis M. Sc., Turrialba, C.R., IICA. 34 p.
- Daccarett, M. & Blydenstein, J. 1968. La influencia de árboles leguminosos y no leguminosos sobre el forraje que crece bajo ellos. *Turrialba (C.R.)* 18: 405 - 408.
- de Wit, C.T. 1965. Photosynthesis of leaf canopies. *Agricultural Res. Rep. (Wageningen)* N° 663. 57 p.
- Duncan, W.B.; Loomis, R.W.; Williams, W.A. & Hanau, R. 1967. A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia* 4: 181 - 205.
- Hallé, F. & Oldeman, R.A.A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris.
- Herrera Z., M.E. 1990. Análisis del comportamiento de 12 especies arbóreas de uso múltiple en Guápiles de Costa Rica. Tesis M. Sc., Turrialba, C.R., CATIE. 106 p.
- Holdridge, L.R. & Poveda A., L.J. 1975. Árboles de Costa Rica. San José, C.R., Centro Científico Tropical. 546 p.
- Idso, S.B. & de Wit, C.T. 1970. Light relations in plant canopies. *Appl. Optics.* 9: 177 - 184.
- International Institute for Tropical Agriculture (IITA). 1983. Annual report for 1982. Ibadan, Nigeria. p. 153 - 159.
- International Institute for Tropical Agriculture (IITA). 1984. Annual report for 1983. Ibadan, Nigeria. p. 176 - 184.

- Kang, B.T.; Grimme, H. & Lawson, T. 1985. Alley cropping sequentially cropped maize and cowpea with *Leucaena* on a sandy soil in Southern Nigeria. *Plant and Soil* 85: 267 - 277.
- Kang, B.T.; Wilson, G.F. & Sipkens, L. 1981. Alley cropping maize (*Zea mays* L.) and *Leucaena* (*Leucaena leucocephala* Lam.) in Southern Nigeria. *Plant and Soil* 63: 165 - 179.
- Kass, D.L.; Barrantes, A.; Bermúdez, W.; Campos, W.; Jiménez, M. & Sánchez, J. 1989. Resultados de seis años de investigación de cultivo en callejones (alley cropping) en la Montaña, Turrialba. *El Chasqui* (19): 4 - 15.
- Kidd, T.J. & Taogaga, T. 1984. Survival and herbage yield of six nitrogen-fixing trees intercropped with taro in Western Samoa. *Nitrogen Fixing Tree Research Reports*, Vol. 2: 22 - 23.
- Kittredge, J. 1944. Estimation of the amount of foliage of trees and stands. *F. For.* 42: 905 - 912.
- Lemur, R. 1973. A method for simulating the direct solar radiation regime in sunflower, Jerusalem artichoke, corn and soybean canopies using actual stand structure data. *Agric. Meteorol.* 12: 229 - 247.
- Long, J.N.; Smith, F.W. & Scot, D.R.M. 1981. The role of Douglas-fir stem sapwood heartwood in the mechanical and physiological support of crowns and development of stem form. *Can. J. For. Res.* 11: 459 - 464.
- Long, J.N. & Smith, F.W. 1988. Leaf area - sapwood area relations of lodgepole pine as influenced by stand density and site index. *Can. J. For. Res.* 18: 247 - 250.
- Marshall, J.D. and Waring, R.H. 1986. Comparison of methods of estimating leaf area index in old-growth douglas-fir. *Ecology* 67: 975 - 979.

- Mann, J.E.; Curry, G.L. & Sharpe, P.J.H. 1979. Light interception by isolated plants. *Agric. Meteorol.* 20: 205 - 214.
- Mann, J.E.; Curry, G.L.; De Michele, D.W. & Baker, D.N. 1980. Light penetration in a row crop with random plant spacing. *Agron. J.* 72: 131 - 142.
- Mead, R. & Curnow, R.N. 1983. *Statistical methods in agriculture and experimental biology.* London: Chapman and Hall.
- Monsi, M. & Saeki, T. 1953. über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.* 14: 22 - 52.
- Mäkelä, A. 1986. Implications of the Pipel Model Theory on Dry Matter Partitioning and Height growth in Trees. *J. theor. Biol.* 123: 103 - 120.
- Mäkelä, A. 1990. Adaptation of light interception computations to stand growth models. In *Modelling to understand forest functions* (Ed. M. Jozefek). University of Joensuu, Joensuu. p. 221 - 239.
- National Research Council. 1983. *Calliandra: A Versatile Small Tree for the Humid Tropics.* National Academy Press, Washington, D.C.
- Newman, K. 1979. Sapwood basal area as an estimator of individual tree growth. M. Sc. thesis, Oregon State University, Corvallis, Or.
- Nilson, T. 1971. A theoretical analysis of the frequency of the gaps in plants stands. *Agric. Meteorol.* 8: 25 - 38.
- Nobel, P.S. & Long, S.P. 1985. Canopy structure and light interception *In* J. Coombs, D.O.Hall, S.P. Long & J.M.O. Scurlock (Ed.). *Techniques in bioproductivity and photosynthesis.* Oxford: Pergamon Press. p. 41 - 49.
- Norman, J.M. & Welles, J.M. 1983. Radiative transfer in an array of canopies. *Agron.J.* 75: 481 - 488.

- Nygren, P. 1990. Modelo de patrones de sombra de surcos de Erythrina poeppigiana (Walpers) O.F. Cook en sistemas de cultivo en callejones. M.Sc. thesis, Turrialba, C.R., CATIE. 143 p.
- Philip, J.R. 1965. The distribution of foliage density on single plants. *Aust. J. Bot.* 13: 411 - 418.
- Reffye, P. de; Edelin, C. & Jaeger, M. 1989. La modélisation de le croissance des plantes. *La Recherche* 207: 158 - 168.
- Rosecrance, R.C.; Rogers, S. & Tofinga M. 1992. Effects of alley cropped Calliandra calothyrsus and Gliricidia sepium hedges on weed growth, soil properties, and taro yields in Western Samoa. *Agroforestry Systems* 19: 57 - 66.
- Ross, J. & Tooming, H. 1968. Oslabenie pryamoi i summarnoi radiatsii vnutri posevov sel'skokhozyaistvennek kul'tur i opisovayuschie ee poluempiricheskie formuly. In *Aktinometriya i optida atmosfery*. Valgus, Tallinn, p. 183 - 187.
- Ross, J. 1981. The radiation regime and architecture of plant stands. The Hague, Holanda, Dr W. Junk Publishers. 391 p.
- Russo, R. 1983b. Efecto de la poda de Erythrina poeppigiana (Walpers) O.F.Cook (poró), sobre la nodulación, producción de biomasa y contenido de nitrógeno en el suelo en un sistema agroforestal café-poró. Tesis M. Sc., Turrialba, Costa Rica, UCR-CATIE. 108 p.
- Sánchez Oviedo, J.F. 1989. Análisis de la estabilidad y dinámica de sistemas de cultivo en callejones. Tesis M.Sc., Turrialba, C.R., CATIE. 174 p.
- SAS 1986. SAS User's Guide: Statistics. Version 5 Edition. Cary, N.C., EE.UU., SAS Institute Inc.
- Shinozaki, K.; Yoda, K.; Hozumi, K. & Kira, T. 1964a. A quantitative analysis of plant form - the pipel model theory I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology* 14: 97 - 105.

- Shinozaki, K.; Yoda, K.; Hozumi, K. & Kira, T. 1964b. A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Japanese Journal of Ecology* 14: 133 - 139.
- Sunfleck Ceptometer. 1989. User's Manual. Decagon Devices Inc., Pullaman, Wa, EE.UU.
- Thornley, J.H.M. 1976. Mathematical models in plant physiology. London, G.B., Academia Press. 318 p.
- Vandermeer, J. 1986. A computer-based technique for rapidly screening intercropping designs. *Experimental Agriculture* 22: 215 - 232.
- Vandermeer, J. 1989. The ecology of intercropping. Cambridge G.B., Cambridge University Press. 237 p.
- Verinumbe, I. & Okali, D.U.U. 1985. The influence of coppiced teak (*Tectona grandis* L.F.) regrowth and roots on intercropped maize (*Zea mays* L.). *Agroforestry Systems* 3: 381 - 386.
- Warren Wilson, J. 1959. Analysis of the distribution of foliage area in grassland In J.D. Ivins (Editor), *The measurement of grassland productivity*. Butterworth, London, p. 51 - 61.
- Warren Wilson, J. 1963. Estimation of foliage denseness and foliage angle by inclined point quadrats. *Aust. J. Bot.* 11: 95 - 105.
- Warren Wilson, J. 1965. Stand structure and light penetration I. Analysis by point quadrats. *J. Appl. Ecol.* 2: 383 - 390.
- Yamoah, C.F.; Agboola, A.A. & Mulongoy, K. 1986. Decomposition, nitrogen release and weed control by prunings of selected alley cropping shrubs. *Agroforestry Systems* 4: 239 - 246.

ANEXO 1

PROCEDIMIENTO EMPLEADO EN EL CALCULO DEL COEFICIENTE DE TRANSMISION k , CONSIDERANDO LA ESTRATIFICACION DE LA COPA

1. ENTRADA DE LOS DATOS

El archivo de datos utilizado para el cálculo del coeficiente de transmisión k tenía ocho variables:

tree = número del árbol.
 week = número de semanas desde la poda.
 date = fecha de la medición de transmitancia, formada por ocho caracteres (00/00/00).
 time = hora solar de la medición de transmitancia, formada por cinco caracteres (00:00).
 PFD_0 = densidad del flujo de fotones sin sombra.
 depth = profundidad dentro de la copa.
 PFD_i = densidad del flujo de fotones a la profundidad i .
 sunfleck = frecuencia de puntos solares a la profundidad i .

Entonces, cada registro estaba formado por los valores de PFD_0 , PFD_i y sunfleck, correspondientes a la profundidad i dentro de la copa, para una dada semana desde la poda, a una determinada fecha y hora solar, para cada árbol.

La identificación de cada árbol permitió realizar el cálculo del coeficiente k de cada árbol, y con ello el cálculo del coeficiente de variación entre árboles, para un momento dado.

La fecha y hora de las mediciones se utilizaron para efectuar la estimación del ángulo de elevación solar.

2. CALCULO DEL ANGULO DE ELEVACION SOLAR

El ángulo de elevación solar es función del movimiento anual y diario de la tierra alrededor del sol, y de la latitud del lugar.

El ángulo de elevación solar se define como el ángulo formado entre la dirección de los rayos solares y la horizontal.

Para su estimación se requieren los siguientes cálculos:

2.1. Cálculo del día juliano

El día juliano es utilizado en el cálculo del ángulo de declinación solar.

El día juliano se define como el número de días contados desde el 1° de enero de cada año (por ejemplo el día 12 de enero, es el día juliano 12).

Al incorporar la fecha de la medición (por ejemplo 12/01/92), el programa SAS considera a esa fecha como el número de días contados desde el 1° de enero de 1960. Por lo tanto éste fue utilizado en los cálculos, y representado con el símbolo J.

2.2. Factor de conversión a radianes

Con el objeto de transformar los ángulos dados en grados (en notación decimal) a radianes, se utilizó el factor de conversión:

$$c = \pi / 180 \quad (1)$$

2.3 Cálculo del seno y coseno del ángulo de declinación solar

El ángulo de declinación solar es el ángulo formado entre el plano de la elíptica que contiene al movimiento de la Tierra alrededor del sol, y el plano que contiene al ecuador terrestre (Quesada *et al.*, 1987).

El ángulo de declinación solar es estimado como una función del día juliano, y su valor varía entre -23.45° y 23.45° (en notación decimal):

$$\text{sindelta} = 0.39785 * \sin (c * (278.9709 + 0.9856 * J + 1.9163 * \sin (c * (356.6153 + 0.9856 * J)))) \quad (2)$$

$$\text{cosdelta} = \sqrt{1 - \text{sindelta}^2} \quad (3)$$

donde: sindelta = seno del ángulo de declinación solar.
cosdelta = conseno del ángulo de declinación solar.

2.4. Cálculo del seno y coseno de la latitud

La latitud de Turrialba es 9.88° (en notación decimal). Este valor debe transformarse a radianes, para lo cual se utilizó el factor de conversión c .

$$\text{silambda} = \sin (9.88 * c) \quad (4)$$

$$\text{colambda} = \cos (9.88 * c) \quad (5)$$

donde: silambda = seno de la latitud.
 colambda = coseno de la latitud.

2.5. Cálculo del coseno del ángulo horario

El ángulo horario describe el movimiento de rotación de la Tierra con respecto al sol.

Dada una hora del día, el sistema SAS toma el tiempo en segundos contados desde el segundo uno de la hora cero, para cualquier día. Entonces se utilizó:

$$\text{tunti} = (43200 - \text{time}) / 3600; \quad (6)$$

$$\text{costunti} = \cos ((15 * \text{tunti}) * c) \quad (7)$$

donde: costunti = coseno del ángulo horario.

2.6. Cálculo del ángulo de elevación solar

Conociendo el seno y el coseno del ángulo de declinación solar y de la latitud del lugar, y el coseno del ángulo horario, se puede calcular el seno del ángulo de elevación solar del siguiente modo (Ducrey, 1975):

$$\text{sinfii} = \text{sindel} * \text{silambda} + \text{cosdel} * \text{colambda} * \text{costunti} \quad (8)$$

$$\text{fii} = \text{arsin} (\text{sinfii}) \quad (9)$$

$$fiigra = (\arcsin(\sin fii)) * (1/c) \quad (10)$$

donde: $\sin fii$ = seno del ángulo de elevación solar.
 fii = ángulo de elevación solar en radianes.
 $fiigra$ = ángulo de elevación solar en grados.

3. ENTRADA DE LAS DIMENSIONES DE LOS ARBOLES: radio y altura de cada semielipsoide

Ya que se había supuesto que la copa estaba compuesta por una sobreposición de semielipsoides, se incorporó al programa los valores de radio (a_i) y altura (b_i) de cada una de ellas, para cada árbol, correspondientes a la semana desde la poda que se estaba analizando (Figura 1A).

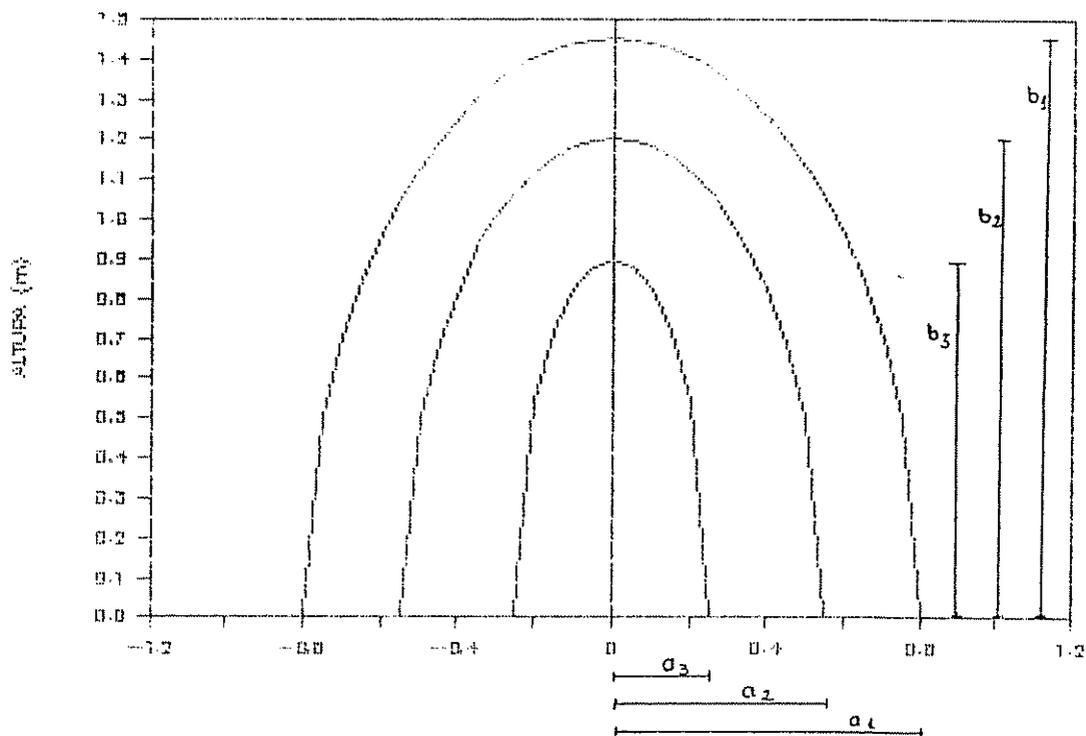


Figura 1A. División de la copa en estratos, donde cada estrato es una semielipsoide de radio a_i y altura b_i .

4. CALCULO DEL LARGO DE LA TRAYECTORIA DEL RAYO DENTRO DE CADA SEMIELIPSOIDE, PARA CADA ANGULO DE ELEVACION SOLAR

4.1. Cálculo del centro de la copa

Debido a que las mediciones fueron realizadas a lo largo de una línea paralela a la dirección de los rayos solares, y atravesando el centro de la copa, este criterio fue utilizado en los cálculos (Figura 2A).

De manera que debía indicársele al programa la consideración de un trayecto que pasaba por el punto z :

$$z = 1/2 * b_1 \quad (11)$$

donde z es la mitad de la altura de la copa, o sea la mitad de la altura b_1 (altura de la semielipsoide externa). El valor de z variará conforme varía el tamaño de la copa, es decir que dependerá del momento del ciclo que se esté analizando.

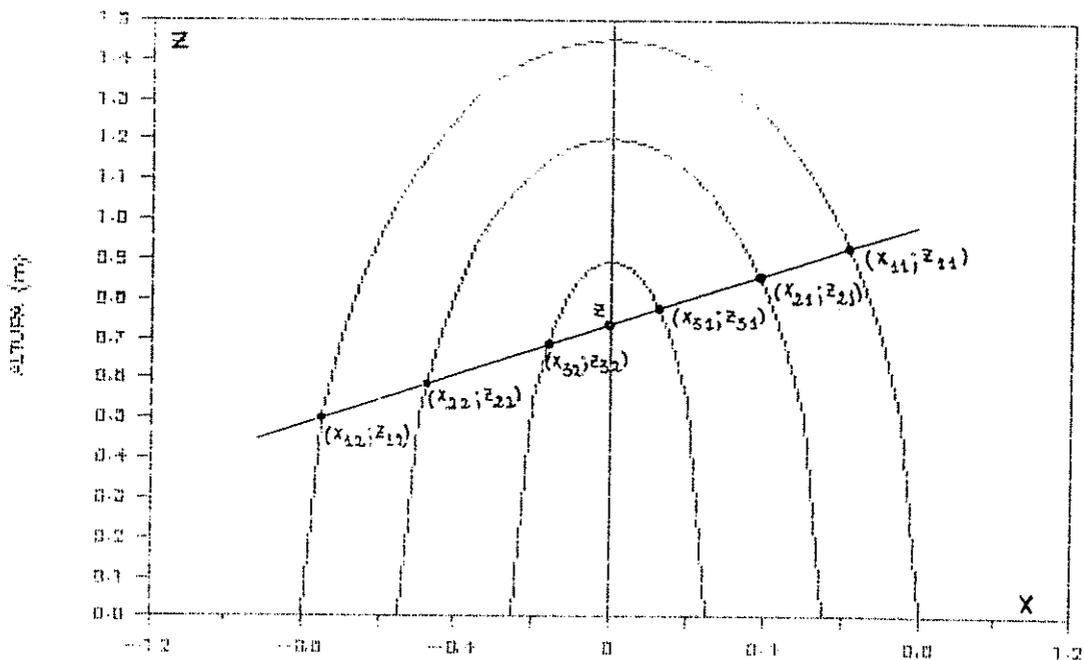


Figura 2A. Dirección de los rayos solares dentro de la copa, y coordenadas correspondientes a los puntos de entrada y de salida del rayo en cada semielipsoide.

4.2. Cálculo de las coordenadas correspondientes a los puntos de entrada y salida del rayo, en cada semielipsoide.

Los valores de a_i , b_i y del ángulo de elevación solar, fueron utilizados para determinar las coordenadas correspondientes a los puntos de entrada y salida del rayo en cada semielipsoide (Figura 2A)

Los puntos nominados con x definen valores pertenecientes al eje horizontal y, los puntos nominados con z al eje vertical (Figura 2A).

Cada punto x o y lleva los subíndices $i-j$. El primero (i) identifica a la semielipsoide i , y el segundo (j) toma dos valores posibles: 1 y 2. Los subíndices 1 y 2 definen a las coordenadas correspondientes a los puntos de entrada y salida, respectivamente, del rayo en la semielipsoide i .

Por ejemplo, x_{i1} define la coordenada del eje horizontal (x) del punto de entrada del rayo solar a la semielipsoide i , y x_{i2} define la coordenada del eje horizontal (x) del punto de salida del rayo solar para la misma semielipsoide. De igual modo es para z_{i1} y z_{i2} , las cuales definen las coordenadas del eje vertical (z).

Entonces, se debía calcular x_{i1} , x_{i2} , z_{i1} y z_{i2} , para poder determinar el largo del trayecto del rayo solar (s_i) en cada semielipsoide i .

Ello se obtiene calculando primeramente las coordenadas correspondientes a los puntos de entrada y salida del rayo en una elipsoide con iguales valores de a_i y b_i que la semielipsoide i .

Esto se consigue con la solución de las siguientes ecuaciones:

$$da_i = (b_i^2) + (a_i^2) * (\tan^2 \theta_i) \quad (12)$$

$$db_i = 2 * (a_i^2) * z * \tan \theta_i \quad (13)$$

$$dc_i = (a_i^2) * ((z^2) - (b_i^2)) \quad (14)$$

Los valores de da_i , db_i y dc_i son utilizados para el cálculo de las coordenadas de entrada y salida del rayo dentro de la elipsoide, del siguiente modo:

$$xi1 = (-db_i + \sqrt{(db_i)^2 - (4 * da_i * dc_i)}) / (2 * da_i) \quad (15)$$

$$xi2 = (-db_i - \sqrt{(db_i)^2 - (4 * da_i * dc_i)}) / (2 * da_i) \quad (16)$$

$$zi1 = z + (\tan f_{ii} * xi1) \quad (17)$$

$$zi2 = z + (\tan f_{ii} * xi2) \quad (18)$$

A partir de ésto habría dos alternativas posibles:

A) Supongamos que la mitad de la altura total de la copa (z) fuese mayor que la altura de la semielipsoide i (b_i). Entonces, para algunos ángulos de elevación solar, el rayo no atravesará la semielipsoide i .

Este sería el caso de la Figura 3A. Véase que el rayo no atraviesa el estrato interno. Entonces, $s_i = 0$.

Si ésto sucede, el término $\sqrt{(db_i)^2 - (4 * da_i * dc_i)}$, es negativo. Por lo tanto, se debió agregar al programa un condicionante que contemple esta situación.

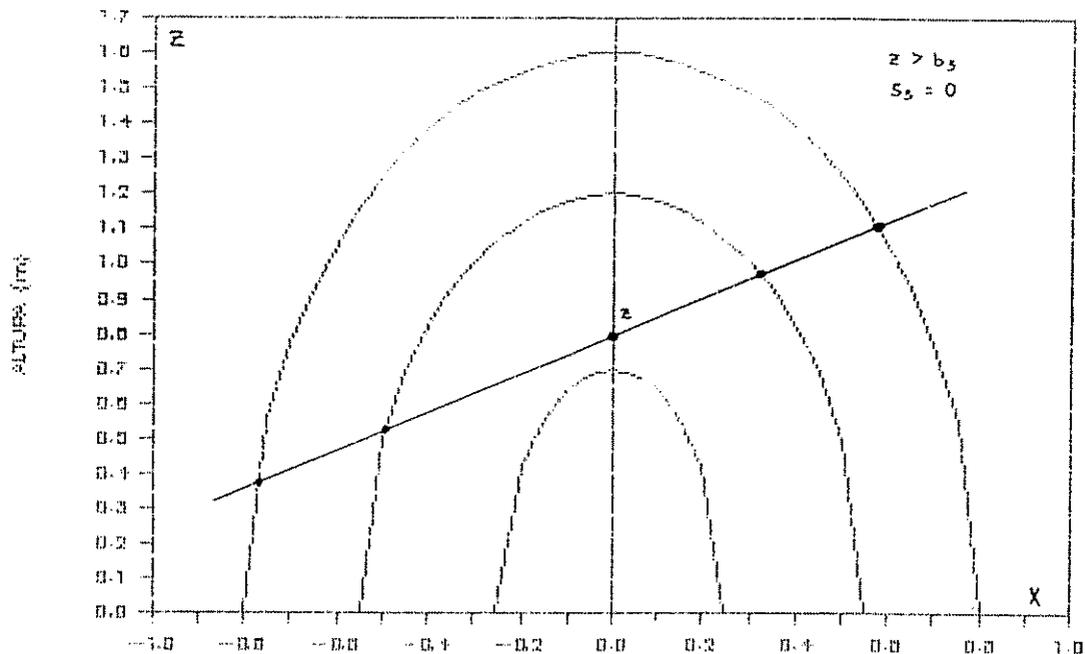


Figura 3A. Representación de un caso en el cual el rayo solar no pasa por uno de los estratos. Por lo tanto el largo del trayecto s_i es igual a cero.

B) En el caso de que el rayo sí atravesase a la elipsoide considerada, se calcula s_1 del siguiente modo:

$$\begin{aligned} \text{a)} \quad & z_{i2} \geq 0 \\ & s_1 = (x_{i1} - x_{i2}) / \cos f_{ii} \end{aligned} \quad (19)$$

$$\begin{aligned} \text{b)} \quad & z_{i2} < 0 \\ & s_1 = z_{i1} / \sin f_{ii} \end{aligned} \quad (20)$$

Los coordenadas del punto de entrada (x_{i1}, z_{i1}), serían válidas tanto para una elipsoide como para una semielipsoide. Por lo tanto los valores resultantes de las ecuaciones (15) y (17) se pueden utilizar en los cálculos.

En cambio, en el caso de las coordenadas correspondientes al punto de salida, el punto x_{i2} , para una semielipsoide, deberá ser redefinido cuando z_{i2} sea negativo:

$$\begin{aligned} & z_{i2} < 0 \\ & x_{i2} = x_{i1} - (\cos f_{ii} * s_1) \end{aligned} \quad (21)$$

4.3. Cálculo de la longitud de cada estrato, para cada ángulo de elevación solar, y adjudicación de la densidad de área foliar de cada estrato.

Una vez que ha sido calculado el largo de la trayectoria del rayo dentro de cada semielipsoide (s_1), se procede a calcular la longitud de cada estrato correspondiente a cada ángulo de elevación solar (e_1), y se adjudica la densidad de área foliar que corresponde a cada estrato (f_1).

Esto requiere la aplicación de condicionantes ya que se pueden presentar tres situaciones posibles, a saber:

$$\begin{aligned} \text{A) Si: } & z_{i2} < 0 \\ & |x_{i2}| < a_{i+1} \\ \text{Entonces:} & \\ & e_1 = s_1 - s_{i+1} \end{aligned} \quad (22)$$

Además, si $\text{depth} < e_1$, entonces $f = f_1$

B) Si: $z_{i2} < 0$
 $a_i > |x_{i2}| > a_{i+1}$
 Entonces:

$$e_i = (x_{i1} - x_{(i+1)1}) / \cos f_{ii} \quad (23)$$

Además, si $\text{depth} < e_i$ o $(e_i + s_{i+1}) < \text{depth}$,
 entonces $f = f_i$

C) Si: $z_{i2} \geq 0$
 Entonces:

$$e_i = (s_i - s_{i+1}) / 2 \quad (24)$$

Además, si $\text{depth} < e_i$ o
 $(e_i + s_{i+1}) < \text{depth} \leq s_i$
 entonces $f = f_i$

Cada alternativa A), B) y C), contemplan dentro de si misma (por medio de los condicionantes empleados), a las dos opciones posibles, que son:

a) que el rayo atraviere a la semielipsoide que se encuentra en un nivel inmediatamente mas interno, con respecto a la semielipsoide analizada.

b) que el rayo no pase por la semielipsoide inmediatamente mas interna.

A modo de ejemplo, se acompaña el programa desarrollado en SAS para el caso de tres estratos (Anexo 2).

ANEXO 2

PROGRAMA DESARROLLADO EN SAS

```

data rafa;
  infile 'b:rafacall.prn';
  input tree week @20 date ddmmyy8. @29 time time5.
        pfd0 depth pfd sunfleck;
  format date ddmmyy8. time time5.;
  if date le 11688 then J= 11323 + 365 - (11688 - date);
  else J = 11688 + 365 - (12053 - date);
  c = 3.14159 / 180;
  sindelta = 0.39785 * sin (c * (278.9709 + 0.9856 * J
        + 1.9163 * sin (c * (356.6153 + 0.9856 * J))));
  cosdelta = sqrt (1 - sindelta ** 2);
  silambda = sin (9.88 * c);
  colambda = cos (9.88 * c);
  tunti = (43200 - time) / 3600;
  costunti = cos ((15 * tunti) * c);
  sinfii = sindelta * silambda + cosdelta * colambda *
  costunti;
  fii = arsin (sinfii);
  fiigra = (arsin (sinfii)) * (1/c);
  if fiigra <= 30 then cu = 1;
  if fiigra > 30 and fiigra <= 45 then cu = 2;
  if fiigra > 45 and fiigra <= 60 then cu = 3;
  if fiigra > 60 and fiigra <= 75 then cu = 4;
  if fiigra > 75 then cu = 5;
  tanfii = tan(fii);
  cosfii = cos(fii);

  if tree= 1 then do;

  a1= 0.60;
  a2= 0.45;
  a3= 0.35;
  b1= 1;
  b2= 0.6;
  b3= 0.5;
  end;

  if tree= 2 then do;

  a1= 0.50;
  a2= 0.40;
  a3= 0.30;
  b1= 1.20;
  b2= 0.97;
  b3= 0.7;
  end;

```

Así se continúa con los valores de a_1 y b_1 de todos los árboles.

```

z = b1/2;
da1= (b1 **2) + (a1 **2) * (tanfii **2);
db1= 2 * (a1 **2) * z * tanfii;
dc1= (a1 **2) * ((z **2) - (b1 **2));
if (db1 ** 2 - (4 * da1 * dc1)) < 0 then do;
    x11 = 0;
    x12 = 0;
    z11 = 0;
    z12 = 0;
    s1 = 0;
    go to ok;
end;
x11= (-db1 + sqrt (db1 **2 - (4 * da1 * dc1)))/(2 * da1);
x12= (-db1 - sqrt (db1 **2 - (4 * da1 * dc1)))/(2 * da1);
z11= z + (tanfii * x11);
z12= z + (tanfii * x12);
if z12 ge 0 then s1= (x11- x12)/ cosfii;
if z12 lt 0 then s1 = z11/sinfii;

da2= (b2 **2) + (a2 **2) * (tanfii **2);
db2= 2 * (a2 **2) * z * tanfii;
dc2= (a2 **2) * ((z **2) - (b2 **2));
if (db2 ** 2 - (4 * da2 * dc2)) < 0 then do;
    x21 = 0;
    x22 = 0;
    z21 = 0;
    z22 = 0;
    s2 = 0;
    go to ok;
end;
x21= (-db2 + sqrt (db2 **2 - (4 * da2 * dc2)))/(2 * da2);
x22= (-db2 - sqrt (db2 **2 - (4 * da2 * dc2)))/(2 * da2);
z21= z + (tanfii * x21);
z22= z + (tanfii * x22);
if z22 ge 0 then s2= (x21 - x22)/ cosfii;
if z22 lt 0 then s2= z21/sinfii;

da3= (b3 **2) + (a3 **2) * (tanfii **2);
db3= 2 * (a3 **2) * z * tanfii;
dc3= (a3 **2) * ((z **2) - (b3 **2));
if (db3 ** 2 - (4 * da3 * dc3)) < 0 then do;
    x31 = 0;
    x32 = 0;
    z31 = 0;
    z32 = 0;
    s3 = 0;
    go to ok;
end;
x31= (-db3 + sqrt (db3 **2 - (4 * da3 * dc3)))/(2 * da3);
x32= (-db3 - sqrt (db3 **2 - (4 * da3 * dc3)))/(2 * da3);
z31= z + (tanfii * x31);
z32= z + (tanfii * x32);
if z32 ge 0 then s3= (x31 - x32)/ cosfii;
if z32 lt 0 then s3 = z31/sinfii;

```

```

ok: if z12 lt 0 then x12= x11 - (cosfii * s1);
if z22 lt 0 then x22= x21 - (cosfii * s2);
if z32 lt 0 then x32= x31 - (cosfii * s3);

if z12 < 0 and a2 >= abs(x12) then do;
  e1 = s1 - s2;
  if depth <= e1 then f = 0.39;
end;
if z12 < 0 and (a2 < abs(x12) < a1) then do;
  e1 = (x11 - x21) / cosfii;
  if depth <= e1 or ((e1 + s2) < depth) then f = 0.39;
end;
if z12 >= 0 then do;
  e1 = (s1 - s2)/2;
  if depth <= e1 or ((e1 + s2) < depth <= s1) then f =
0.39;
end;

if z22 < 0 and a3 >= abs (x22) then do;
  e2 = s2 - s3;
  if e1 < depth <= (e1 + e2) then f = 1.72;
end;
if z22 < 0 and (a3 < abs(x22) < a2) then do;
  e2 = (x21 - x31) / cosfii;
  if e1 < depth <= (e1 + e2) or ((e1 + e2 + s3) < depth)
then f = 1.72;
end;
if z22 >= 0 then do;
  e2 = (s2 - s3) / 2;
  if (e1 < depth <= (e1 + e2)) or ((e1 + e2 + s3) < depth
<= (e1 + s2))
  then f = 1.72;
end;

if ((e1+e2) < depth <= (e1+e2+s3)) then f = 0.98;

  if week= 16 then output;

proc nlin method = dud;
  parms k = 0.5 to 1.5 by 0.1;
  model pfd = pfd0 * exp(-k * f * depth);
  output out = temporal p = estimate r = residual;
proc plot data = temporal;
  plot residual * depth / vref = 0;
  plot residual * f / vref = 0;
proc corr spearman data = temporal;
  var pfd estimate;
proc means data = temporal maxdec = 4 n mean var
  min max t prt;
  var pfd estimate residual;
run;

```