

## INTRODUCCION

Toda persona que se preocupe o trabaje en los problemas de la producción agrícola, ha notado que ésta es una función del clima. Es corriente oír opiniones sobre si el año agrícola fue bueno o malo; esto es más evidente en el caso de la producción vegetal que en el de la producción animal. Sólo en años en los cuales los accidentes climáticos (sequías, inundaciones, etc.) son muy intensos, se hace evidente la dependencia de los animales del clima. Esta diferencia, aparente, entre animales y vegetales, nace de la capacidad de desplazamiento que poseen los animales. Esto les permite buscar refugio o cambiar de zona si las condiciones meteorológicas son muy adversas (caso típico es el de las migraciones). Los vegetales deben adaptarse al clima o perecer.

Desde un punto de vista general, la producción animal es dependiente de la cantidad de materia vegetal disponible para su alimentación. Por esta razón podemos enfocar, en esta ocasión, el problema del clima en relación a la producción agropecuaria analizando como éste influye en la producción vegetal. En otras palabras, cuáles son los principales elementos del clima que están determinando el potencial productivo de una zona climática dada, partiendo de su influencia sobre la vegetación. Esto sin desconocer las influencias directas de estos elementos, en el crecimiento y desarrollo de los animales mismos. Así, por ejemplo, se sabe del efecto del

fotoperíodo en la fertilidad de las aves, de la influencia de la luz en algunas razas de cerdos, de la temperatura en el gasto de energía que efectúa el animal para su mantención; también se ha demostrado que algunas especies de animales se adaptan a los excesos de temperatura del día, pastando en las noches en mayor proporción que en el día, o bien, aumentando su actividad en días nublados.

Analizaremos brevemente los efectos de la radiación, temperatura, humedad y viento (elementos esenciales del clima) sobre la productividad de los sistemas fotosintetizantes. Partiendo de la relación:

Fotosíntesis neta = Fotosíntesis bruta - Respiración

$$(1) \quad F_n = F_b - R$$

veremos como los diferentes parámetros ambientales determinan la fotosíntesis bruta, la respiración y, por ende, la síntesis de materia orgánica.

Para simplificar el problema, consideraremos que el proceso fundamental que determina la productividad es la fotosíntesis y que tanto la nutrición mineral como el agua, sólo actúan como un estímulo o un freno a este proceso (Nichiporovich, 1967).

No se pretende hacer una revisión bibliográfica exhaustiva del tema, sino ilustrar los principios usados e indicar aquellas publicaciones que se juzgan las más informativas.

*Fotosíntesis.* La justificación de considerar la fotosíntesis como el proceso que determina

<sup>1</sup>Recepción originales: 28 de julio de 1972.

<sup>2</sup>Ing. Agr., Centro Suelos y Riego, Estación Experimental La Platina, Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA). Casilla 5427, Santiago, Chile.

la productividad primaria nace de las determinaciones de la composición química de los vegetales; ellas indican que las plantas están compuestas en un 92% de productos derivados de la fotosíntesis y sólo en un 8% de materias minerales. De modo que si una especie adaptada a una zona se cultiva a una densidad adecuada, su producción sólo será limitada por la fotosíntesis, si consideramos que no hay limitaciones de agua ni nutrientes (Loomis, Williams y Hall, 1971). Críticas a esta hipótesis se encuentran en los trabajos de Evans (1970) y Moss y Musgrave (1971).

Volviendo a la ecuación (1), ésta representa un balance entre fijación de  $\text{CO}_2$  (fotosíntesis) y liberación de  $\text{CO}_2$  (respiración). Los factores ambientales que más inciden sobre estos dos procesos son: la radiación fotosintéticamente activa (R. F. A., 400-700 nm), la temperatura, el viento y la humedad o agua.

#### Consideraciones generales.

Diversos autores (Gaastra, 1963) (Loomis y Williams, 1963) (Saeki, 1963) (Nichiporovich, 1967) (Bonner, 1962) (De Witt, 1959) etc., han demostrado que hay un límite superior máximo de productividad, el cual depende de la luz disponible y de la eficiencia fotosintética, o sea, la capacidad del vegetal para aprovechar esta luz. Estimando el contenido de radiación fotosintéticamente activa (R.F.A., 400-700 nm) de la luz solar, dando valores a la absorción de esta radiación por la hoja, considerando un requerimiento cuántico de 10 (10 cuantos de luz por mol. de  $\text{CO}_2$  convertida) y estimando la respiración (33% de la fotosíntesis) se puede calcular una eficiencia máxima posible de la fijación de  $\text{CO}_2$ .

Esta eficiencia es de un 5,2% de la radiación total o un 12% de la R.F.A. según Loomis, Williams y Hall (1971).

De acuerdo a Nichiporovich (1967), el almacenamiento de la R.F.A. en una estación de crecimiento varía para diversos cultivos del 0,5-1%, siendo teóricamente posible alcanzar un 5-6%. Este mismo investigador considera que para alcanzar el valor teórico se debe tener un sistema fotosintetizante capaz de absorber 50-60% de la R.F.A. recibida en la estación de crecimiento y ser capaz de almacenar la energía absorbida por la fotosíntesis con una eficiencia de 11-13%; las pérdidas por respiración no deben consumir más de un 20% de la energía almacenada por la fotosíntesis. Estos valores determinan lo que se-

ría la eficiencia máxima (E) con la cual un cultivo o un bosque puede almacenar la energía de la R.F.A.

$$(2) \quad E = 100 \times \frac{50-60}{100} \times \frac{11-13}{100} \times \frac{80}{100} \\ = 4,4 - 6,2\%$$

Vemos que con el solo dato de la R.F.A. se puede calcular la producción teórica máxima ( $F_{\max}$ ).

$$(3) \quad F_{\max} = 0,05 \times \text{R.F.A.}$$

Si no se tiene el dato de la R.F.A., ésta se puede estimar como un 50% de la radiación total; Loomis y Williams (1963), dan un valor de 44%, Chartier (1966), indica las siguientes relaciones entre la radiación total, la R.F.A. y la energía absorbida por la hoja (considerando un factor de absorción de 0,8).

	$\text{cal.} \times \text{cm}^{-2} \times \text{min}^{-1}$
Radiación total (350-3.000 nm)	1
Radiación visible (R.F.A.) (400-700 nm)	0,54
Energía absorbida ( $0,54 \times 0,8$ )	0,43

Otra manera de expresar la transformación de energía a productos fotosintetizados es usar el factor  $14 \times 10^{-6} \text{ g. CH}_2\text{O} \times \text{cal}^{-1}$  de radiación total (Loomis *et al.*, 1971) con lo cual se tendría:

$$(4) \quad \text{Fot. en g.} = 14 \times 10^{-6} \times \text{Rad. total}$$

Esta ecuación da valores algo superiores a la ecuación (3) debido a que considera una eficiencia fotosintética de 5,3% de la radiación total. Este valor se observa, solamente, si el cultivo está totalmente desarrollado y por períodos cortos (un día).

Utilizando, como ejemplo, la ecuación (3), los valores de radiación para Santiago y siguiendo el esquema dado por Loomis y Williams (1963) se tendría:

PRODUCTIVIDAD POTENCIAL  
PARA SANTIAGO

Para cultivos primavera-verano

Radiación total (sep-mayo) promedio <sup>1</sup>	111.700 cal/cm <sup>2</sup>	
Pérdidas por reflexión y trasmisión 8%	9.830 cal/cm <sup>2</sup>	
Pérdidas por absorción inactiva (Tallos, fruta, etc.) 10%	11.170 cal/cm <sup>2</sup>	
Energía total absorbida	90.700 cal/cm <sup>2</sup>	
Radiación fotosintéticamen- te activa (RFA)	45.350 cal/cm <sup>2</sup>	
Energía almacenada (5% RFA)	2.268	
Contenido calórico de la ma- teria seca	3.740 cal/g	
Producción neta de carbo- hidratos	0,606 g/cm <sup>2</sup>	
Peso de minerales absor- bidos, 8%	0,048 g/cm <sup>2</sup>	
Producción total potencial	0,654 g/cm <sup>2</sup>	6.500 g/m <sup>2</sup>
Producción máxima de maíz observada, M.S. total <sup>2</sup>		3.600 g/m <sup>2</sup>

Para cultivos invierno

Radiación total (marzo- septiembre), promedio	48.020 cal/cm <sup>2</sup>	
Producción total poten- cial	0,26 g/cm <sup>2</sup> = 2.600 g/m <sup>2</sup>	
Producción máxima de nabo observada, M. S. total		1.600 g/m <sup>2</sup>

Para todo el año

Radiación total	125.000 cal/cm <sup>2</sup>	
Producción potencial	6.700 g/m <sup>2</sup>	
Producción observada, nabo + maíz en el mismo año	4.000 g/m <sup>2</sup>	
Producción pradera al- falfa (máxima anual observada)	2.300 g/m <sup>2</sup>	

<sup>1</sup>Radiación del período de crecimiento, temperaturas mínimas medias sobre 6° y máxima media 18°C, lo que da una temperatura promedio de noche de 9°C y de 15°C en el día, según Went (1957).

<sup>2</sup>Estos son valores máximos observados; en la realidad, los valores promedios son inferiores, no mayores de un 30% del valor anotado. Por otra parte, debemos considerar que las variedades de maíz actuales no ocupan todo el período potencialmente útil, sino un 80% o menos. Igual cosa debe considerarse para los cultivos de invierno.

Este cuadro permite tener una idea del nivel de producción al cual se podría aspirar y en qué nivel ella se encuentra en un momento dado. Permite, además, estimar las necesidades de abono si se considera el contenido promedio de un nutriente mineral en el vegetal.

Además del factor radiación, la fijación de CO<sub>2</sub> depende de:

- la concentración de CO<sub>2</sub> en el aire: a mayor concentración mayor fijación.
- la velocidad del viento: a mayor velocidad mayor fijación.
- la abertura de los estomas, que es influida por la luz, el CO<sub>2</sub>, el viento, el estado hídrico de las plantas y las dimensiones del poro.
- la temperatura, que influye muy poco y casi puede ignorarse. Q<sub>10</sub> = 1,1 en caso de arroz (Tanaka, Kawano y Yamaguchi, 1966).
- la morfología de las plantas, o sea, como están dispuestas las hojas (ángulo de las hojas con respecto al tallo), sus propiedades de absorción, su contenido en clorofila, su superficie total y sus propiedades aerodinámicas.

Se indica a continuación, en forma muy rápida, un modelo físico-matemático de la fotosíntesis por unidad de superficie foliar y cómo se puede usar ese modelo para calcular la fotosíntesis de un cultivo; ello da en forma explícita la relación entre factores ambientales y fotosíntesis neta.

Modelo de la fotosíntesis para un cultivo.

Hay dos maneras de abordar el problema: una es estudiando la fotosíntesis por unidad de área foliar, haciendo un modelo de ésta y aplicándolo al caso de un cultivo; el otro es utilizando la teoría aerodinámica de los transportes turbulentos. Veremos en detalle el primer tipo de modelo.

Los modelos aerodinámicos tienen la ventaja de ser relativamente simples pero son menos explícitos en lo que se refiere a los procesos biológicos involucrados. Detalles de este tipo de métodos se encuentran en los artículos de Tanner (1963), Lemon (1960 y 1965), Perrier (1967) y de Saugier (1970).

El procedimiento que se describe hace uso de la fotosíntesis por unidad de área foliar, para lo cual se debe hacer un modelo de ésta. Se subdivide al cultivo en estratos, determi-

nando para cada nivel el área foliar y la fotosíntesis de la unidad de área foliar a ese nivel; luego se suman los valores obtenidos, lo que da la fotosíntesis neta del cultivo (Chartier, 1965). Aplicando la ecuación (1) para cada nivel se tendría:

$$Fn_1 = [Fb_1 - R_1] \cdot AF_1$$

$$Fn_2 = [Fb_2 - R_2] \cdot AF_2$$

$$\vdots$$

$$\vdots$$

$$Fn_n = [Fb_n - R_n] \cdot AF_n$$

$$(5) \quad Fn_c = \text{fijación } CO_2 \text{ del cultivo}$$

$$= \sum_1^n (Fb_n - R_n) \cdot AF_n$$

n = número de niveles o estratos en que se subdividió el cultivo

Fn = fotosíntesis neta por unidad AF

Fb = fotosíntesis bruta por unidad AF

R = respiración por unidad AF

AF = área foliar

Podríamos expresar esta relación de la manera siguiente:

$$(6) \quad Fn_c = \int_0^{z_n} Fn_n(z) dz$$

Fn\_c = fotosíntesis neta del cultivo

Fn\_n = fotosíntesis neta al nivel n

z = altura desde el suelo

z\_n = altura del cultivo

Esta expresión es difícil de integrar analíticamente, si no imposible, sin hacer drásticas simplificaciones.

Las ecuaciones (5) y (6) dan una fotosíntesis instantánea; para considerar el factor tiempo se debe dividir el período que nos interese en intervalos tales que los valores estudiados puedan ser considerados constantes. Posteriormente se suman los valores determinados para cada intervalo.

La aplicación de este modelo es válida para un cultivo homogéneo, isotrópico en dirección horizontal (siendo importante sólo las variaciones verticales) y cuando se ha establecido un régimen permanente. Implica conocer, a cada nivel considerado, la fotosíntesis neta y la respiración. Esto es posible

aplicando los modelos de fotosíntesis y respiración desarrollados para la unidad de área foliar. Además es necesario saber: el área foliar para ese nivel, los ángulos de inclinación de las hojas, etc., así como los parámetros ambientales tales como: intensidad luminosa, velocidad del viento, zonas a la luz y a la sombra, temperatura, etc. Es factible, entonces, conocer la fotosíntesis neta total correspondiente a cada nivel. Se requiere dos modelos: uno microclimático, que dé el clima a cierto nivel, y otro de la fotosíntesis neta a aplicar a un nivel cualquiera para los datos dados por el modelo microclimático.

A continuación se analizará el modelo de la fotosíntesis con cierto detalle y se indicará, en forma general o en referencias bibliográficas, lo correspondiente al modelo microclimático (Waggoner, Furnival y Reifsneider, 1969).

*Modelo de la fijación neta de CO<sub>2</sub> por unidad de área foliar.*

La teoría cuantitativa para expresar la fijación de CO<sub>2</sub> por unidad de área foliar ha sido desarrollada por diversos autores: Saeki (1963), en Japón; Nichiporovich (1967); Budagovskii y Ross (1967), en la URSS; Monteith (1963), en Inglaterra; Gaastra (1963) y De Witt (1959), en Holanda; Chartier (1966 y 1969), en Francia; Waggoner (1969a); Loomis y Williams (1963), en USA.

Se seguirá el camino propuesto por Monteith (1963), el cual servirá para explicar los fundamentos empleados por otros investigadores: Chartier (1966); Gaastra (1963); Waggoner (1969), etc.

La estrategia consiste en considerar la fijación de CO<sub>2</sub> como un flujo, similar al flujo de la corriente eléctrica. Esto permite aplicar la ley de Ohm.

$$(7) \quad I = \frac{V}{R}$$

I: flujo de la corriente eléctrica

V: diferencia de potencial

R: resistencia al flujo

Para el caso de la fijación de CO<sub>2</sub> tendríamos:

$$(8) \quad \emptyset CO_2 = \frac{[CO_2] \text{ aire} - [CO_2] \text{ superficie cloroplasto}}{\text{Resistencia}}$$

$\emptyset CO_2$  = flujo de CO<sub>2</sub>

[CO<sub>2</sub>] = concentración de CO<sub>2</sub>

El flujo de  $\text{CO}_2$  representa la fijación de  $\text{CO}_2$  o fotosíntesis bruta. De esta ecuación (8), se desprende que aumentando el  $\text{CO}_2$  del aire se aumenta la fijación o flujo de  $\text{CO}_2$ . Es corriente adoptar como concentración de  $\text{CO}_2$  del aire, el valor de 300 ppm. En realidad, no todo el  $\text{CO}_2$  proviene de la atmósfera; hay una parte que proviene de la respiración de los propios vegetales, de los animales que se puedan encontrar en el cultivo (insectos, lombrices, etc.) y del suelo, por descomposición de la materia orgánica (Waggoner, 1969a).

Por consideraciones fisiológicas (Gaastra, 1963), se puede decir que la concentración de  $\text{CO}_2$  a nivel del Cloroplasto es 0.

La ecuación (8) se reduce a:

$$(9) \quad \varnothing \text{CO}_2 = \frac{[\text{CO}_2] \text{ aire}}{\text{Resistencia}} \\ = \frac{[\text{CO}_2] \text{ aire}}{R}$$

De una manera similar se puede expresar la transpiración de una hoja y hacer un modelo de transpiración que permita conocer el requerimiento en agua (De Parcevauz, 1963) (Slatyer, 1968) (Dainty, 1969).

$$(10) \quad \varnothing \text{H}_2\text{O} = \frac{\Delta c}{R_{\text{H}_2\text{O}}}$$

$\Delta c$  se expresa en función de la diferencia de presión de vapor por:

$$\Delta c = \frac{273}{PT} \Delta e \cdot d$$

$\varnothing \text{H}_2\text{O}$  = transpiración  
 $\Delta c$  = diferencia concentración agua entre agua y cavidad subestomástica  
 $P$  = presión atmosférica  
 $T$  = temperatura absoluta  
 $\Delta e$  = diferencia de presión de vapor  
 $d$  = densidad del vapor de agua en condiciones de presión y temperatura estandares.

$R_{\text{H}_2\text{O}}$  = resistencia al flujo del vapor de agua

La presión de vapor ( $e$ ) está relacionada al potencial de agua por:

$$P_{\text{H}_2\text{O}} = \frac{RT}{V_w} L_n \frac{e}{e^0} = \frac{RT}{V_w} L_n \frac{H \cdot R}{100}$$

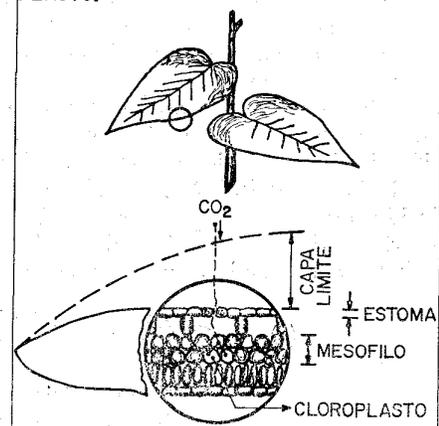
$R$  = constante de los gases perfectos  
 $T$  = temperatura absoluta  
 $V_w$  = volumen molar del agua  
 $P_{\text{H}_2\text{O}}$  = potencial del agua  
 $H.R.$  = humedad relativa, en porcentaje  
 $e^0$  = presión de saturación del vapor de agua para valor de  $T$ .  
 $L_n$  = logaritmo natural

Volviendo a la ecuación (9), el análisis de la resistencia dará una visión de como influyen en este flujo de  $\text{CO}_2$  los distintos factores del ambiente físico (luz, temperatura, viento, etc.) y por lo tanto cómo ellos determinan la productividad. Limitaremos este análisis al caso de un cultivo homogéneo y no se considerarán casos de mezcla de especies; de todas maneras los principios son los mismos en ambos casos.

Si se analiza el camino que debe recorrer el  $\text{CO}_2$  desde el ambiente exterior hasta el cloroplasto se pueden conocer las resistencias que se oponen a su movimiento (Figura 1).

El  $\text{CO}_2$  debe pasar desde el aire exterior a las células del mesófilo donde están los cloroplastos. En este camino encuentra, en primer lugar, la resistencia capa límite que llamaremos resistencia atmosférica ( $R_a$ ). La capa límite representa la zona adherida a la superficie de la hoja en la cual la velocidad del viento es menor y donde el flujo del aire es más bien laminar que turbulento; ello aumenta la resistencia a la difusión de los gases ( $\text{CO}_2$ , vapor de agua,  $\text{O}_2$ ). Hay autores que piensan en una capa límite turbulenta, debido a los valores más bajos de la  $R_a$ , estimados por otros métodos (balance energía), que el de la teoría del flujo laminar (Hunt,

DIAGRAMA DEL FLUJO DE ANHIDRIDO CARBÓNICO DESDE EL AIRE EXTERIOR AL CLOROPLASTO.



Impens y Lemon, 1968). Otros autores piensan que un pequeño movimiento de la hoja produce un efecto de "campana" a nivel del poro estomático, lo que favorece el intercambio gaseoso.

Después de la  $R_a$ , viene la resistencia producida por los estomas ( $R_s$ ), la cual varía según la abertura de éstos. A continuación viene la resistencia del mesófilo ( $R_m$ ) de tipo anatómico; la resistencia a la excitación del cloroplasto ( $R_e$ ) de tipo fotoquímico y la resistencia a la carboxilación ( $R_c$ ) de tipo bioquímico. La suma de estas resistencias nos da la resistencia total del sistema.

Así la ecuación (9) se transforma en:

$$(11) \quad \varnothing \text{CO}_2 = \frac{(\text{CO}_2) \text{ aire}}{R_a + R_s + R_m + R_e + R_c} = \text{fotosíntesis bruta}$$

En forma esquemática esto representa varias resistencias conectadas en serie, que se suman.

Ra capa límite	}	Proceso de difusión del CO <sub>2</sub>
Rs estoma		
Rm espacio intercelular y mesófilo		
Re cloroplastos	}	Proceso fotoquímico
Rc cloroplastos		

A continuación se analiza con más detalle lo que significa cada una de estas resistencias y sus valores relativos.

#### La resistencia atmosférica, $R_a$ .

Como se vio anteriormente, esta resistencia traduce el efecto del viento: a mayor viento menor  $R_a$  (De Parcevaux, 1963). Gaastra (1963), indica que ella varía de 4,64 a 0,92  $\text{seg.} \times \text{cm}^{-1}$  para vientos de 0,36 a 3,6  $\text{Km} \times \text{hora}^{-1}$  y da la siguiente fórmula para calcularla, que no considera las dimensiones de la hoja:

$$(12) \quad R_a = \frac{1}{0,14} \times 3,26 u^{-0,7}$$

$u$  = velocidad del viento

Otras fórmulas son las siguientes:

$$(13) \quad R_a = 0,65 \frac{x^{1/2}}{u}, \text{ para el agua}$$

(Hunt *et al.*, 1968).

$u$  = velocidad del viento al nivel considerado.  
 $x$  = ancho equivalente de la hoja

$$(14) \quad R_a = 0,75 \frac{x^{1/2}}{u}, \text{ para el calor,}$$

(Dainty, 1969).

En efecto, las capas límites y, por lo tanto, sus resistencias varían según la naturaleza de lo que se esté difundiendo y su efecto es diferente frente a los gases o el calor. Para el CO<sub>2</sub>, si el aire está quieto, sería como máximo 6  $\text{seg.} \times \text{cm}^{-1}$ .

Estas fórmulas implican conocer la velocidad del viento a un nivel dado; ello es posible usando la expresión siguiente (Lemon, 1969):

$$u_z = u_h \exp\left(\frac{az}{h} - a\right)$$

$u_z$  : velocidad del viento a un nivel dado ( $z$ )

$u_h$  : velocidad del viento a la altura  $h$ , medible

$a$  : coeficiente de extinción del viento, varía según el cultivo y según la velocidad del viento, entre 1 y 4. Para trigo, 2-4; para maíz 2.

$z$  : nivel considerado

$h$  : altura del cultivo

Esta fórmula debe usarse con precauciones, para cultivos uniformes y en condiciones de viento constante.

Este perfil exponencial es posible conectarlo al perfil logarítmico del viento sobre el cultivo estudiado (Perrier, 1967). Este autor da, además, una expresión en función del índice de área foliar acumulado.

En general, sobre 8  $\text{Km/hora}$  de velocidad del viento no hay efecto favorable en la difusión (De Parcevaux, 1963). Hay evidencias experimentales que la  $R_a$  es baja (Denmaed, 1970) (Lemon, 1960 y 1965) (Hunt *et al.*, 1968).

#### La resistencia estomática, $R_s$ .

Expresa la influencia de los estomas. Es afectada por la luz, ya que se requiere una

iluminación equivalente a  $0,57 - 0,71 \text{ cal/cm}^2/\text{min}$  (De Parcevaux, 1963) para abrir los estomas. También la afecta el tenor hídrico de la planta, pues un déficit hídrico cierra los estomas. Como la  $R_s$  tiene efecto tanto en la fotosíntesis como en la transpiración, se puede expresar la fotosíntesis en función de la relación entre transpiración correspondiente a los estomas cerrados y la correspondiente a los estomas abiertos (Chartier, 1967). Otro factor que afecta la resistencia estomática es el tenor del  $\text{CO}_2$  en el aire; si éste sube de 3.000 ppm los estomas se cierran en la mayoría de las especies (Pallas, 1965). Por otra parte, vientos muy fuertes son capaces de cerrar los estomas. Por último, las dimensiones del poro estomático afectan esta resistencia. Así, Rose (1966) da la expresión siguiente:

$$(15) \quad R_s = \frac{1 + \frac{\pi a}{2}}{n\pi a^2 \text{ DCO}_2} \text{ min} \times \text{cm}^{-1}$$

- $l$  = largo del estoma, en cm  
 $a$  = diámetro del estoma, en cm  
 $n$  = número de estomas por  $\text{cm}^2$  de hoja  
 $\text{DCO}_2$  = difusividad del  $\text{CO}_2$  en el aire,  $\text{cm}^2 \times \text{min}^{-1}$

Waggoner (1969), da la resistencia estomática en función de la iluminación y de la concentración de  $\text{CO}_2$ . En principio, es posible combinar estas expresiones y tener una formulación final en función de dimensiones del estoma, iluminación y concentración de  $\text{CO}_2$ . Los valores medidos van de  $0,1 - 16,3 \text{ seg} \times \text{cm}^{-1}$  (Gaastra, 1963) (Chartier, Chartier y Catsky, 1970).

Gaastra (1963), da la manera de calcularla en función de las constantes de difusión del  $\text{CO}_2$ , del  $\text{H}_2\text{O}$  y de la resistencia atmosférica al paso del vapor de agua.

$$(16) \quad R_s = \frac{\text{DH}_2\text{O}}{\text{DCO}_2} \times r_s$$

- $r_s$  = resistencia a la difusión del vapor de agua  
 $\text{DH}_2\text{O}$  = coeficiente de difusión del vapor de agua en el aire  
 $\text{DCO}_2$  = coeficiente de difusión del  $\text{CO}_2$  en el aire

Djavanchir, 1970, presenta una cámara portátil para medir resistencias estomáticas. En trigo encuentra valores de  $3,6 - 16,8 \text{ seg} \times \text{cm}^{-1}$ .

### La resistencia del mesófilo, $R_m$ .

Expresa la resistencia que oponen las células del mesófilo al paso del  $\text{CO}_2$  desde la pared de las células del mesófilo al sitio de carboxilación; traduce un efecto de la anatomía de la hoja. Según Slatyer (1969), ésta no es afectada por un déficit hídrico. Parece ser la resistencia más importante; valores de ella y la manera de calcularla son indicados por Chartier, Chartier y Catsky (1970). Los valores encontrados por estos autores, en poroto, varían de  $4,5 - 9 \text{ sg} \times \text{cm}^{-1}$ . Monteith (1963) y Gaastra (1963), cuando hablan de resistencia del mesófilo, están indicando, en realidad, la suma de  $R_m$  más la resistencia a la carboxilación. Wilson y Cooper (1969) observan una mayor fotosíntesis en *Lolium perenne*, si las células del mesófilo son más pequeñas, ligada quizás a una menor resistencia del mesófilo a la difusión del  $\text{CO}_2$  o a una mayor superficie interna.

### La resistencia a la excitación de los cloroplastos, $R_e$ .

Traduce el efecto de la iluminación sobre el proceso fotoquímico de la fijación de  $\text{CO}_2$ . Su valor se calcula según Monteith (1963):

$$(17) \quad R_e = \frac{[\text{CO}_2] \text{ aire}}{E \times I}$$

- $[\text{CO}_2]$  = concentración  $\text{CO}_2$  en el aire  
 $E$  = eficiencia fotosintética; ésta indica los gramos de  $\text{CO}_2$  por caloría absorbida o incidente. Su valor es poco variable. Según Chartier (1967), es de  $6,7 \times 10^{-6} \text{ g carbohidratos/cal. de luz absorbida}$ . Monteith (1963), da un valor de  $8,3 \times 10^{-6} \text{ g/cal. de luz incidente}$ . Loomis y Williams (1963) dan un valor de  $14 \times 10^{-6} \text{ g/cal. de radiación total}$ .  
 $I$  = intensidad luminosa a nivel considerado

En realidad,  $I$  se descompone en una luz directa y otra difusa. Para una superficie expuesta a los rayos solares:

$$(18) \quad R = R_0 \text{ sen } \beta + D$$

- $R$  = radiación solar total  
 $R_0$  = radiación solar perpendicular a la superficie, directa  
 $\beta$  = ángulo de elevación solar  
 $D$  = radiación difusa-proveniente del cielo

La radiación total nos da el total de energía incidente y no su composición espectral, sólo un 50% de ella es luz visible.

Para calcular la intensidad luminosa a un nivel dado se usa la Ley de Beer-Lambert (Chartier, 1966a).

$$(19) \quad I_n = I_0 e^{-k \cdot L}$$

- $I_n$  = la iluminación a un nivel dado (n)  
 $I_0$  = iluminación sobre el cultivo, perpendicular, medible  
 $L$  = índice de área foliar (superficie foliar : superficie de suelo) acumulado desde la parte superior del cultivo al nivel considerado.  
 $e$  = base de los logaritmos naturales  
 $k$  = coeficiente de extinción de la luz. Este varía de 0,3 — 2 para comunidades herbáceas, entre 0,3 — 0,5 para gramíneas (Saeki, 1963). Traduce el efecto de la morfología de la planta en la absorción de luz, resume todos los efectos de hojas, tallos, fruto, etc.

Chartier (1966a), da la siguiente expresión para  $k$ , en el caso de una cubierta vegetal homogénea, sin que las hojas tengan una orientación preferencial en el plano horizontal:

$$(20) \quad k = (1 - T) \cos i$$

- $T$  = coeficiente de transmisión de las hojas, 0,05-1, en promedio  
 $i$  = ángulo de inclinación de la hoja con el plano horizontal.

Duncan *et al.* (1967), en su modelo de fotosíntesis, dan la siguiente expresión de  $k$ :

$$(21) \quad k = \frac{(F/F^1) \alpha, \beta}{\text{sen } \beta}$$

Los valores de  $R_s$ ,  $R_m$  y  $R_c$  pueden estimarse de acuerdo a lo indicado anteriormente. En este caso la fotosíntesis está dada en función de la concentración de  $\text{CO}_2$ , el viento y la intensidad luminosa, todos valores medibles.

La utilidad evidente de una formulación

- $F$  = área de las hojas  
 $F^1$  = área de la sombra que produce  $F$   
 $\alpha$  = ángulo foliar  
 $\beta$  = elevación solar

La luz difusa a un nivel dado (D) se puede calcular de manera similar:

$$(22) \quad D = D_0 e^{-k}$$

- $D_0$  = luz difusa incidente sobre el cultivo (medible).  
 $k$  = coeficiente extinción luz difusa para un cultivo dado, homogéneo.

En lo referente al campo luminoso a un cierto nivel, hay zonas de luz y sombra. La evaluación de éstas ha sido estudiada, entre otros, por Bonhomme (1970), Norman, Miller y Tanner (1971).

Conocida la intensidad luminosa a la luz y a la sombra, se debe conocer además el área foliar a la sombra y a la luz; con estos datos se estima la fotosíntesis total a ese nivel.

#### *La resistencia a la carboxilación, $R_c$ .*

Esta expresa la resistencia del proceso bioquímico a la fijación del  $\text{CO}_2$ . Al igual que la resistencia del mesófilo no es fácil determinarla. Chartier, Chartier y Catsky (1970), dan un método para estimarla a partir de la ecuación que relaciona la fotosíntesis y la iluminación. Los valores encontrados para *Phaseolus vulgaris* L. varían de 0,06 - 0,6  $\text{seg} \times \text{cm}^{-1}$ .

#### *Expresión de la fotosíntesis en función de parámetros ambientales.*

Se puede resumir la fotosíntesis en una fórmula que sería del tipo siguiente, para la iluminación absorbida:

$$(23) \quad Fb_z = \frac{[\text{CO}_2] \text{ aire}}{\frac{3,26}{0,14} \times u_z^{-0,7} + R_s + R_m + R_c + \frac{[\text{CO}_2] \text{ aire}}{8,3 \times 10^{-6} \times I_z}}$$

de este tipo es indicar cuáles son los parámetros importantes y en qué proceso está influyendo el factor considerado.

Para aplicar la ecuación (1):

$$F_n = F_b - R, \text{ debemos determinar } R$$

*Respiración (R).*

En primera aproximación se puede estimar la respiración en un 33% de la fotosíntesis. Los valores observados varían entre 20 y 40%:

$$(24) \quad R = 0,33 \times Fb$$

Esta fórmula no es muy satisfactoria, pues implica que la respiración a la oscuridad y a la luz (fotorespiración) son iguales. Esto no es efectivo, ya que se estima que la fotorespiración puede ser superior a la respiración oscura; por otra parte, hay especies como las gramíneas tropicales (maíz, sorgo, caña de azúcar, etc.) y algunas dicotiledóneas

$$(26) \quad R_{orT} = R_{o20^{\circ}C} \exp 9.000 \text{ Ln } Q_{10} \left( \frac{1}{293} - \frac{1}{T} \right)$$

$R_{orT}$  = Respiración oscura a la temperatura T.  
 $R_{o20^{\circ}C}$  = respiración oscura a 20°C, aproximadamente 2 mgr CO<sub>2</sub> × dcm<sup>-2</sup> × h<sup>-1</sup> (dem<sup>2</sup> de hoja)

Como la fotorespiración es dependiente de la temperatura y de la iluminación su respuesta a ambos parámetros puede ser expresada por una ecuación tipo Arrhenius, para la

$$(27) \quad R_{LT} = \frac{RL_{20^{\circ}C} \times I}{IL + I} \exp 9.000 \text{ Ln } Q_{10} \left( \frac{1}{293} - \frac{1}{T} \right)$$

$R_{LT}$  = fotorespiración a la temperatura T  
 $RL_{20}$  = fotorespiración máxima a 20°C y a la luz (aprox. 10 mg CO<sub>2</sub> × dcm<sup>2</sup> × h<sup>-1</sup>)  
 I = irradiancia máxima (cal. × cm<sup>-2</sup> × min<sup>-1</sup>) para valores de insolación entre 400 y 3.000 nm.

Las especies con fotorespiración tendrán entonces una respiración en el día, que se estima usando las ecuaciones (27) y (26), y en la noche una respiración que se estima con la ecuación (26). En especies sin fotorespiración sólo se usa la ecuación (26).

*Ejemplos de productividad observada en ecosistemas naturales y agrícolas.*

En el Cuadro I tomado del artículo Agricultural Productivity de Loomis *et al.* (1971),

del género *Amaranthus* que no poseen fotorespiración (Moss y Musgrave, 1971).

Una formulación algo mejor es la propuesta por Mc Cree (1970), aunque tampoco considera la fotorespiración en forma explícita:

$$(25) \quad R = C \cdot W + k \cdot Fb$$

W = peso seco total de la planta, g × m<sup>-2</sup>  
 Fb = fotosíntesis, en g CO<sub>2</sub> × día<sup>-2</sup> × m<sup>-2</sup>  
 k = 0,25, una constante  
 C = 0,015, constante

Los valores de k y C dados son los más adecuados para el caso del trébol.

Waggoner (1969a. y 1969b.), formula la respiración oscura usando una ecuación tipo Arrhenius:

T = temperatura absoluta  
 $Q_{10}$  = 2,3, representa aumento de respiración por un incremento de 10°C de temperatura

temperatura y otra tipo Michaelis-Menten para la iluminación. Esto conduce a una ecuación del siguiente tipo:

IL = irradiancia que produce un 50% de  $RL_{20}$ , aproximadamente, 1 cal. × cm<sup>-2</sup> × min<sup>-1</sup>  
 $Q_{10}$  = aumento fotorespiración por efecto de un aumento de 10°C, varía de 1,4-3,4  
 T = temperatura absoluta; ésta puede estimarse para la hoja (Idso, Baker y Gates, 1966), o medirse.

se indican producciones de algunos cultivos.

Se observa la gran productividad del maíz, sorgo y *Pennisetum typhoides*; estas especies no tienen fotorespiración y la eficiencia de transformaciones de la R.F.A. es más alta. El caso de la remolacha es también muy alto; pero se sabe que a niveles bajos de irradiancia (caso de Inglaterra), la eficiencia es mayor. Loomis *et al.*, (1971) concluyen que los sistemas agrícolas actuales pueden alcanzar eficiencias de 5-10% en cortos períodos. Las

eficiencias normales pueden ser la mitad de éstas, aún bajo agricultura intensiva.

**Cuadro 1 — Producción, irradiancia total y porcentaje de la radiación convertida en materia seca, para diversos cultivos y localidades<sup>1</sup>**

Ubicación	Cultivo	Producción $g \times m^{-2} \times día^{-1}$	Irradiancia (*) total $cal \times cm^{-2} \times día^{-1}$	Conversión RFA % Absorbida
Inglaterra	remolacha	31	294	9,5
Inglaterra	<i>Dactylis glomerata</i>	19	331	6,4
Holanda	<i>Lolium perenne</i>	20	450 (*)	4,2
Holanda	Papa	23	400 (*)	4,2
Holanda	Maíz	17	350 (*)	4,6
Nueva Zelanda	Maíz	29	450 (*)	6,1
California	Maíz	38	644	5,6
California	Maíz	52	736	6,4
Nueva York	Maíz	52	500	9,8
California	Sorgo	51	690	6,7
N. T., Australia	<i>Pennisetum typhoides</i>	54	510	9,5
El Salvador	<i>P. purpureum</i>	39	400 (*)	9,3

<sup>1</sup>Valores dados por Cooper (1970), citado por Loomis *et al.* (1971).

RFA: radiación fotosintéticamente activa 400-700 nm.

\*Valores de radiación estimados.

En lo que se refiere a la productividad en una base anual, tenemos los siguientes casos tomados de Loomis *et al.* (1971), de Woodwell (1970) y de antecedentes nacionales (Cuadro 2).

De los valores indicados en este cuadro, podemos decir que la caña de azúcar es superior a cualquier ecosistema, en productividad, para el caso de la zona tropical. En la zona templada, es el maíz quien tiene la productividad máxima, seguido de cerca por un ecosistema natural de praderas permanentes. Cabe destacar que en los ejemplos citados, para el caso de la zona templada, los bosques se encuentran, en general, a latitudes más altas, o sea, clima algo más frío que los ecosistemas agrícolas. La mayor biomasa de los bosques implica mayores pérdidas por respiración (Loomis *et al.*, 1971). Lo que nos interesa resaltar es que tanto en la zona tropical como en la zona templada es una gramínea, que no posee fotorespiración y que tiene un ciclo fotosintético diferente a otras especies (ciclo ácidos dicarboxílicos), la que mues-

**Cuadro 2 — Productividad anual de diversos ecosistemas.**

Ecosistema	Ubicación	Producción neta $g \times m^{-2} \times año^{-1}$
<i>Naturales</i>		
<i>Zona Templada</i>		
Bosque encinas ( <i>Quercus</i> )	Nueva York	1.195
Bosque hayas	Dinamarca	1.300
Bosque abetos ( <i>Picea</i> )	Alemania	700-1.400
Bosque abedules	URSS	1.200
Praderas permanentes	URSS	400-1.400
Praderas permanentes	Nueva Zelanda	3.200
<i>Zona Tropical</i>		
Bosque tropical	Antillas	6.000
Bosque tropical	Africa	3.250
Bosque subtropical	Varias partes	2.450
Bosque	Costa de Marfil	1.340
Plantación palma (aceite)	Congo	3.700
<i>Agua Dulce</i>		
Laguna	Dinamarca	950-1.500
Laguna aguas servidas	California	5.600
Pantano con hierba	Minnesota	2.500
<i>Marinos</i>		
Algas	Nueva Escocia	2.000-2.600
Algas	Dinamarca	260-430
Algas en arrecifes de coral	Islas Marshall	4.900
Mar abierto (Promedio)		100
Zona costera (Promedio)		200
Zona surgiente (Promedio)		600
<i>Ecosistemas Agrícolas</i>		
<i>Zona Templada</i>		
Ballica ( <i>Lolium perenne</i> )	Inglaterra, Holanda y Nueva Zelanda	1.700-2.500
Pasto Bermuda ( <i>Cynodon dactylon</i> )	Sur de USA	2.000-3.000
Varias Gramíneas	Queensland (Australia)	2.400-3.200
Remolacha azucarera	California	2.800
Alfalfa	California	2.100
Maíz	Minnesota	1.390
Maíz	USA (Promedio)	2.500-4.000
Maíz	Israel	3.600
Arroz	Japón (Promedio)	1.000-1.200
Maíz	Chile (Santiago)	3.600 (*)
Nabo	Chile (Santiago)	1.800 (*)
Alfalfa <sup>1</sup>	Chile	2.270 (*)

(\*) Valores máximos observados. Programa Maíz. La Platina.

<sup>1</sup>Investigación Agropecuaria, 1972, p. 185.

Cuadro 2 — (Continuación)

<i>Ecosistemas agrícolas</i>	<i>Ubicación</i>	<i>Producción neta</i> $g \times m^{-2} \times año^{-1}$
	<i>Zona Tropical</i>	
Varias gramíneas	Caribe y Hawai	3.000-8.500(**)
Caña de azúcar	Hawai	4.200-7.800
Caña de azúcar	Java	9.400
Arroz	Ceilán (Promedio)	340- 550
Arroz	Pakistán Oeste (Promedio)	560- 700

(\*\*) Record alcanzado en San Salvador con *P. purpureum* (Napier grass).

tra una productividad más alta; esto es un argumento que justifica la estimación de la productividad potencial de los vegetales a través del estudio de los factores del clima sobre la fotosíntesis.

También resalta en este Cuadro la influencia del clima. En efecto, se observa que las productividades más elevadas se encuentran en la zona tropical, debido, probablemente, a una radiación anual mayor que en la zona templada.

Pero si se considera la estación de crecimiento de la zona templada, ésta recibe 1,5 veces más radiación total que la zona tropical en el mismo período; en este caso el potencial productivo para plantas anuales puede ser mayor en la zona temperada que en el trópico. Por ejemplo, en el caso del arroz, que se cultiva en el ecuador y en la zona mediterránea, el rendimiento en la zona mediterránea (Italia, España) es cuatro a cinco veces superior al de la zona ecuatorial (Best, 1962).

## RESUMEN

Diversos investigadores han estudiado la fotosíntesis como el proceso determinante de la productividad primaria. En este trabajo se pretende ilustrar los principios usados e indicar aquellas publicaciones que, a juicio del autor, son las más informativas sobre el efecto de los elementos esenciales del clima (radiación, temperatura, humedad y viento) sobre el fenómeno de la fotosíntesis.

Se parte de la relación: Fotosíntesis Neta = Fotosíntesis Bruta - Respiración, y se analiza con detalle suficiente, a través de los estudios de numerosos investigadores, cada uno de los términos de esa relación para concluir que es razonable estimar la productividad potencial de los vegetales a través del estudio del efecto de los factores del clima sobre la fotosíntesis.

## SUMMARY

Many researchers have studied photosynthesis as a process that will determine primary productivity. In this paper the author illustrates the principles involved and reviews those publications that give a better understanding, according to his own judgement, of the effects of the essential climatic elements (radiation, temperature, humidity and wind) on the photosynthetic phenomena.

Starting with the relation: Net Photosynthesis = Crude Photosynthesis - Respiration, each term is analyzed in detail, reviewing the work of several researchers, and concluding that it is reasonable to estimate the potential productivity of plants from the study of the effect of the climatic factors on photosynthesis.

## LITERATURA CITADA

- BEST, R. 1962. Production factors in the tropics. *Netherland Journal of Agricultural Science*. 10 (5): 347-353.
- BONHOMME, R. 1970. Surface relatives des taches de soleil dans la vegetation. *In* I.N.R.A. (Ed.), *Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphère*. Paris. pp. 99-104.
- BONNER, J. 1962. The upper limit of crop yield. *Science*. 137 (3523): 11-15.
- BUDAGOVSKII, A. I. and ROSS, Y. K. 1967. Principles of the quantitative theory of photosynthesis by crop plants. *In* Nichiporovich, A. A. (Ed.), *Photosynthesis of productive systems*. pp. 37-43.
- DENMEAD, O. T. 1970. Transfer processes between vegetation and air: measurement, interpretation and modeling. *In* Setlik, I. (Ed.), *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity*. Proceeding of the IBP/PP technical Meeting. Trebon, Czechoslovakia. 12-21 september, 1969. Wageningen, Pudoc. pp. 149-164.
- GAASTRA, P. 1963. Climatic control of photosynthesis and respiration. *In* Evans, L. T. (Ed.), *Environmental Control of Plant Growth*. Academic Press. New York. pp. 113-138.
- CHARTIER, P. 1966. Etude theorique de l'assimilation brute de la feuille. *Annales de Physiologie Vegetale*. Paris. 8 (13): 167-196.
- . 1966a. Etude du microclimat lumineux dans la vegetation. *Annales Agronomiques*. Paris. 17 (5): 571-602.
- . 1967. Lumière, eau et production de matiere seche du couvert végétale. *Annales Agronomiques*. 18 (3): 301-331.
- . 1969. Assimilation nette d'une culture couvrante. I. Determination de l'assimilation nette de la culture a partir d'un analyse theorique. *Annales de Physiologie Vegetale*, Paris. 11: 123-159.
- , CHARTIER, M. and CATSKY, J. 1970. Resistances for carbon dioxide diffusion and for carboxylation as a factor in beans leaf photosynthesis. *Photosynthetica*. 4 (1): 48-57.
- DAINTY, J. 1969. The Water relations of plants. *In* Wilkins, M. B. (Ed.), *Physiology of Plant Growth and Development*. New York. Mc Graw-Hill. pp. 421-452.
- DJAVANCHIR, A. 1970. Mise au point d'une chambre de transpiration pour mesurer la resistance pour stomatique. *Oecologia Plantarum*. Montpellier. 5 (3): 301-308.
- DUNCAN, W. G., LOOMIS, R. S., WILLIAMS, W. A. and HANAU, R. 1967. A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia*. California. 38 (4): 181-205.
- DE PARCEVAUX, S. 1963. Transpiration vegetale et production de matiere seche. Essai d'interpretation en fonction des facteurs du milieu. *Annales Agronomiques*. Paris. 14 (5): 655-742.
- DE WITT, C. T. 1959. Potential photosynthesis of crop surfaces. *Netherland Journal of Agricultural Science*. 7: 141-149.
- , BROWER, R. and PENNING DE VRIES, F. W. 1970. The simulation of photosynthetic systems. *In* Setlik, I. (Ed.), *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity*. Proceeding of the IBP/PP technical Meeting. Trebon, Czechoslovakia. 12-21 september, 1969. Wageningen, Pudoc. pp. 47-70.
- EVANS, L. T. 1970. Controlled environment in analysis of photosynthetic characteristics. *In* Setlik, I. (Ed.), *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity*. Proceeding of the IBP/PP technical Meeting. Trebon, Czechoslovakia. 12-21 september, 1969. Wageningen, Pudoc. pp. 421-425.
- HUNT, L. A., IMPENS, IVAN I. and LEMON, E. 1968. Estimates of the diffusion resistance of some large sunflower leaves in the field. *Plant Physiology*. 43: 522-526.
- INSO, S. D., BAKER, D. G. and GATES, D. M. 1966. Energy environment of plants. *Advances in Agronomy*. pp. 171-218.
- LEMON, E. R. 1960. Photosynthesis under field conditions. II. An aerodynamic method for determining the turbulent CO<sub>2</sub> exchange between the atmosphere and a corn field. *Agronomy Journal*. 52: 697-703.
- . 1965. Micrometeorology and physiology. *In* Steward, F. C. (Ed.), *Plant Physiology 4-A*. Academic Press. pp. 203-227.
- . 1969. Gaseous exchange in crops stands. *In* American Society of Agronomy (Ed.), *Physiological Aspects of Crop Yield*. Madison. pp. 117-137.
- LOOMIS, R. S. and WILLIAMS, W. A. 1963. Maximum crop productivity an estimate. *Crop Science*. (3): 67-72.
- , ——— and HALL, A. E. 1971. Agricultural productivity. *Annual Review of Plant Physiology*. 22: 431-468.
- MONTEITH, J. L. 1963. Gas exchange in plant communities. *In* Evans, L. T. (Ed.), *Environmental Control of Plant Growth*. New York. pp. 95-111.
- MOSS, DALE and MUSGRAVE, R. 1971. Photosynthesis and crop production. *Advances in Agronomy*. 23: 317-336.
- MC CREE, K. J. 1970. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. *In* Setlik, I. (Ed.), *Predic-*

- tion and Measurement of Photosynthetic Productivity. Proceeding of the IBP/PP technical Meeting. Trebon, Czechoslovakia. 12-21 september, 1969. Wageningen, Pudoc. pp. 211-229.
- NICHIPOROVICH, A. A. 1967. Aims of research on the photosynthesis of plant as a factor in productivity. In Nichiporovich, A. A. (Ed.), Photosynthesis of Productive Systems. Israel program of scientific translation. pp. 3-36.
- NORMAN, J. H., MILLER, E. and TANNER, C. B. 1971. Light intensity and sunfleck distribution in plant canopies. *Agronomy Journal*. 63 (5): 743.
- PALLAS, J. E. 1965. Transpiration and stomatal opening with changes in carbon dioxide content of the air. *Science*. 147: 171-173.
- PERRIER, A. 1967. Approche theorique de la micro-turbulence et des transferts dans le couvert vegetaux en vue de l'analyse de la production vegetale. *La Meteorologie*. Francia. pp. 527-550.
- ROSE, C. W. 1966. *Agricultural Physics*. Pergamon Press. London. 226 p.
- SAEKI, TOSHIRO. 1963. Light relations in plant communities. In Evans, L. T. (Ed.), *Environmental Control of Plant Growth*. Academic Press. New York. pp. 79-92.
- SAUGIER, B. 1970. Transport turbulent de CO<sub>2</sub> et de vapeur d'eau au dessus et a l'interieur de la vegetation. *Méthodes de mesure micrometeorologiques*. *Oecologia Plantarum*, Montpellier. 5 (2): 179-223.
- SLATYER, R. O. 1968. *Plant-Water relationships*. Academic Press. London. 366 p.
- \_\_\_\_\_. 1969. Physiological significance of internal water relations to crop yield. In American Society of Agronomy (Ed.), *Physiological aspects of Crop Yield*. Madison. pp. 53-83.
- TANAKA, A., KAWANO, KAND and YAMAGUCHI, J. 1966. Photosynthesis, respiration and plant type of tropical rice plant. *International Rice Research Institute*. Filipinas. Technical Bulletin 7. 46 p.
- TANNER, C. B. 1963. Energy relations in plant communities. In Evans, L. T. (Ed.), *Environmental Control of Plant Growth*. New York. pp. 141-145.
- WAGGONER, P. E. 1969. Predicting the effect upon net photosynthesis of changes in leaf metabolism and physics. *Crop Science*. 9: 315-321.
- \_\_\_\_\_. 1969a. Environmental manipulations for higher yield. In American Society of Agronomy, (Ed.), *Physiological Aspects of Crop Yield*. Madison. pp. 343-373.
- \_\_\_\_\_, FURNIVAL, G. M. and REIFSNYDER, W. E. 1969. Simulation of microclimate in a forest. *Forest Science*. 15: 37-45.
- WENT, F. W. 1957. *Experimental control of plant growth*. Waltham, Massachuset, USA. Published by Cronica Botanica Company. 343 p.
- WILSON, D. and COOPER, J. P. 1969. Effect of light intensity and CO<sub>2</sub> on apparent photosynthesis and its relationships with leaf anatomy in genotypes of *Lolium perenne* L. *New Phytologist*. 68: 627-643.
- WOODWELL, G. M. 1970. The energy cycle of the biosphere. *Scientific American*. 223 (3): 64-79.