



**UNIVERSIDAD
DE GRANADA**

Facultad de Ciencias

**Master Universitario
en Geofísica y Meteorología**

Trabajo Fin de Máster

**Medida de intercambios gaseosos en
plantas mediante una cámara
hipobárica**

Presentado por: María Márquez García

Tutores: Andrew Kowalski y Enrique Pérez Sánchez-Cañete

Curso Académico 2024/2025

Resumen

El presente trabajo fin de máster tiene como objetivo la revisión del funcionamiento de una cámara hipobárica utilizada para la medida de flujos de dióxido de carbono y de vapor de agua. Sumado a este propósito más bien técnico, se persigue arrojar luz sobre la controversia existente en la comunidad científica acerca de los intercambios gaseosos hoja-atmósfera. Algunos autores apuntan a la necesidad de revisión de la teoría clásica de la ecofisiología —que afirma que todo el transporte a través de los estomas de las plantas es difusivo— defendiendo la existencia de una contribución no difusiva a los flujos, relevante bajo ciertos escenarios de humedad específica elevada. Con el fin de aportar datos experimentales bajo condiciones propicias para la observación del flujo no difusivo, se estudia la fotosíntesis y transpiración de una planta de albahaca (*Ocimum basilicum*). Se realizan medidas a 700 mb y 30°C con un porcentaje de humedad específica máximo del 3.5 %. Sin embargo, las medidas no son concluyentes, presentando una reducción de la transpiración atribuida a la escasa diferencia entre la presión de vapor en el interior de la cámara estomática y en el exterior de la hoja a causa de una humedad relativa superior al 90 %. Por otra parte, en un ejercicio de caracterización del pimiento común (*Capsicum annuum*), se somete a la planta a un gradiente de temperatura y a un gradiente de presión, manteniendo una humedad relativa del 40 %. Con la rampa de temperatura se halla que la temperatura óptima de la planta, a la que la asimilación de CO₂ es máxima, se encuentra en torno a los 20°C. Se estudia, asimismo, la respiración. La rampa de presión confirma la teoría de la optimización estomática puesto que la eficiencia en el uso del agua (WUE) se mantiene constante, pero no presenta una tendencia clara acerca de los flujos de dióxido de carbono. Por otro lado, el estudio de los intercambios hoja-atmósfera de las dos plantas seleccionadas pone de manifiesto las limitaciones operativas de la cámara, ante las que se proponen mejoras a implementar.

Índice

1. Introducción	5
2. Fundamentos	6
2.1. Algunos conocimientos previos	6
2.1.1. Ley de los gases ideales	6
2.1.2. Ley de Dalton	6
2.1.3. Curva de saturación y humedad relativa	7
2.2. Fundamentos básicos del intercambio gaseoso en plantas	8
2.3. Teoría del flujo difusivo	10
2.4. Teoría del flujo no difusivo	11
3. Objetivos	14
4. Metodología	14
4.1. Instrumentación: la cámara hipobárica	14
4.2. Procedimiento y limitaciones en la toma de medidas	16
4.3. Análisis y tratamiento de datos	17
4.4. Objeto de estudio y condiciones de medida	18
4.4.1. Planta de pimienta: rampas de presión y temperatura	19
4.4.2. Albahaca: flujo no difusivo	20
5. Resultados y discusión	21
5.1. Pimiento común	21
5.1.1. Concentración gaseosa en la cámara: tendencia lineal	21
5.1.2. Rampa de presión	21
5.1.3. Rampa de temperatura	23
5.2. Albahaca	25
6. Conclusiones	26
7. Anexos	28
7.1. Anexo A: lista de símbolos y constantes	28
7.2. Anexo B: tratamiento de incertidumbres	28
7.2.1. Errores instrumentales	28
7.2.2. Incertidumbre en los ajustes lineales para el cálculo de flujos	28
7.2.3. Cálculo de errores de medidas indirectas: propagación de errores .	29

7.2.4.	Notas sobre el cálculo de la incertidumbre total de los flujos	30
7.3.	Anexo C: bondad de los ajustes	30
7.4.	Anexo D: programa desarrollado para el análisis de los datos	30
7.4.1.	Selección de tramos y cálculo de la pendiente	30
7.4.2.	Cálculos previos a obtener las mediciones finales de flujos	36
7.4.3.	Agrupación de réplicas y cálculo de WUE	37

1. Introducción

La respuesta de las plantas frente al calentamiento global que sufre el planeta es una de las claves para la comprensión de las retroalimentaciones del sistema climático. Las plantas intervienen en el ciclo del carbono mediante la fotosíntesis —y, en menor medida, mediante la respiración— regulando el flujo de carbono entre la atmósfera y la biosfera. El avance en el conocimiento de esta materia supone, asimismo, una mejora en la previsión de los posibles escenarios climáticos, tanto a escala global como regional, crucial para la capacidad de adaptación a unas condiciones climáticas cambiantes.

El incremento en los niveles atmosféricos globales de dióxido de carbono a causa del aumento de las emisiones antropogénicas se ve parcialmente paliado por los llamados sumideros de carbono: conjunto de procesos que eliminan CO₂ de la atmósfera y lo almacenan en otros elementos del sistema climático. Es posible estimar el sumidero terrestre a partir de los datos de emisiones globales, la absorción oceánica y el aumento en la concentración atmosférica. En la década de 2014 - 2023 en torno a 3.25 Pg C (11.9 Gt CO₂/año) —un 29 % de las emisiones totales— fueron absorbidos por la fotosíntesis de las plantas y fijados en los suelos y vegetación (Friedlingstein et al., 2025).

Esta ralentización del cambio climático parece fundamentarse en un incremento de la fotosíntesis y de la eficiencia en el uso del agua de las plantas a causa del aumento de concentración de CO₂. Esto se traduce en un aumento del crecimiento de las plantas, así como de la biomasa forestal y la materia orgánica del suelo, transfiriendo carbono de la atmósfera a los ecosistemas terrestres (Walker et al., 2021).

Aunque los sumideros naturales de carbono han absorbido una fracción prácticamente constante de las emisiones antropogénicas de CO₂ en los últimos 60 años (Edwards et al., 2021), hay razones para esperar que esta proporción decrezca en el futuro si las emisiones de CO₂ siguen en aumento. El calentamiento global puede limitar la disponibilidad de nutrientes —y de elementos como el nitrógeno, necesario para que la planta sea capaz de beneficiarse del carbono extra—. Además, la mayor frecuencia de fenómenos extremos de precipitación o sequías limita el aumento de productividad de las plantas (Cho, 2022).

En esta línea, estudios recientes han documentado un desacoplamiento inusual entre los flujos de CO₂ y H₂O de las plantas durante las canículas. Este comportamiento anómalo recibe el nombre de *decoupling* y consiste en una falta de coordinación entre la fotosíntesis y la apertura estomática, lo que puede generar modificaciones relevantes en los ciclos de carbono y de vapor de agua a escala global (De Kauwe et al., 2019). Comprender y cuantificar este fenómeno es esencial para refinar los modelos de balance de carbono bajo escenarios de cambio climático, en los que el comportamiento del ciclo de carbono es la segunda fuente de incertidumbre (Hanson et al., 2016).

En este contexto, anticipar el comportamiento de la fotosíntesis bajo futuras condiciones ambientales es fundamental para proyectar el balance global de carbono e inferir la magnitud del efecto invernadero. La multiplicidad de factores que influyen en la determinación del sumidero terrestre incentivan la continua revisión científica de las teorías ecofisiológicas y los métodos de medida usados. Una teoría que está tomando fuerza es la de la existencia de un flujo no difusivo en el intercambio estomático, que puede llegar a ser relevante bajo ciertas condiciones para determinadas especies (Kowalski, 2017).

Este trabajo fin de máster se inscribe en esta problemática global, centrando el análisis en los intercambios de CO₂ y H₂O en plantas de pimiento (*Capsicum annuum*) sometidas a gradientes de presión y temperatura. Además, se explora la existencia y relevancia de flujos no difusivos en los estomas, empleando la albahaca (*Ocimum basilicum*) como modelo adicional. La medida de los flujos se lleva a cabo empleando una cámara hipobárica, herramienta que permite medir la respuesta de plantas ante una gran variedad de condiciones climatológicas, pues permite la programación de distintas condiciones de temperatura, concentración de gases, humedad y presiones por debajo de la presión atmosférica. El manejo de la cámara supone uno de los retos de este trabajo debido a su complejo funcionamiento y una serie de limitaciones instrumentales que pueden llegar a comprometer la calidad de las medidas.

2. Fundamentos

2.1. Algunas conocimientos previos

A continuación se comentan brevemente las ecuaciones físicas fundamentales relevantes a este estudio.

2.1.1. Ley de los gases ideales

La ley de los gases ideales, de indudable valor en el conocimiento científico, describe el comportamiento de un gas ideal —aquel en el que las colisiones entre sus átomos o moléculas son perfectamente elásticas y sus partículas no interaccionan entre sí— relacionando las variables termodinámicas de presión total, P , el volumen que ocupa el gas, V , y su temperatura, T , con el número de moles del gas, n , a través de la constante universal de los gases ideales, R .

$$PV = nRT \quad (1)$$

A pesar de ser una idealización, se trata de una buena aproximación (normalmente el error es menor del 1 %) para la mayoría de gases atmosféricos como el nitrógeno, oxígeno, hidrógeno, gases nobles e incluso dióxido de carbono, que es un gas más pesado (Çengel and Boles, 2011). Aunque el uso de esta aproximación para el vapor de agua puede no siempre ser conveniente, se puede considerar válida para el rango de temperaturas y presiones estudiadas.

2.1.2. Ley de Dalton

La ley de las presiones parciales o ley de Dalton establece que la presión de una mezcla de gases es igual a la suma de las presiones que cada gas ejercería si él solo ocupase el volumen de la mezcla a la temperatura de la mezcla. Esto se traduce en la ecuación 2,

donde P es la presión total de la mezcla de N gases y P_i la presión parcial del gas i .

$$P = \sum_{i=1}^N P_i \quad (2)$$

La presión parcial se define según la ecuación 3 como la presión total multiplicada por la fracción molar, $\chi_i = \frac{n_i}{n}$, con n_i el número de moles del gas i y n el número de moles totales a la presión total.

$$P_i = P \chi_i \quad (3)$$

2.1.3. Curva de saturación y humedad relativa

Pese a que la composición de la atmósfera es en un 99 % nitrógeno y oxígeno, la relevancia de los llamados gases traza —como el dióxido de carbono o el vapor de agua— en las propiedades atmosféricas es capital. Concretamente, el vapor de agua es el gas más influyente en las propiedades del aire, pudiendo variar del 1 % al 4 % en la atmósfera superficial. Por ello, es común tratar el aire atmosférico como una mezcla de aire seco y vapor de agua, ya que el vapor de agua es susceptible al cambio de estado mediante condensación y evaporación, mientras que las propiedades del aire seco se mantienen relativamente constantes.

La llamada curva de saturación, que observamos en la figura 1, es una curva experimental que determina la presión parcial a la que el vapor de agua se condensa, e_s , para cada temperatura. Se dice que el aire está saturado si se produce la situación de equilibrio en la que se evaporan el mismo número de moléculas de las que se condensan.

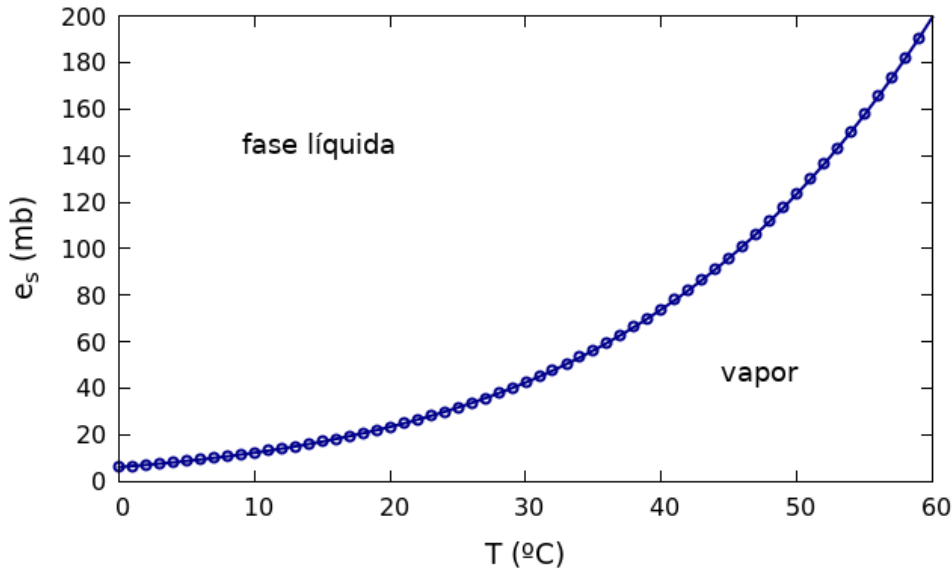


Figura 1: Presión de vapor saturante según la temperatura. Representación de datos bibliográficos del NIST (*National Institute of Standards and Technology*), (Lemmon et al., 2018).

Es habitual confundir el punto de saturación con el punto de ebullición. No obstante,

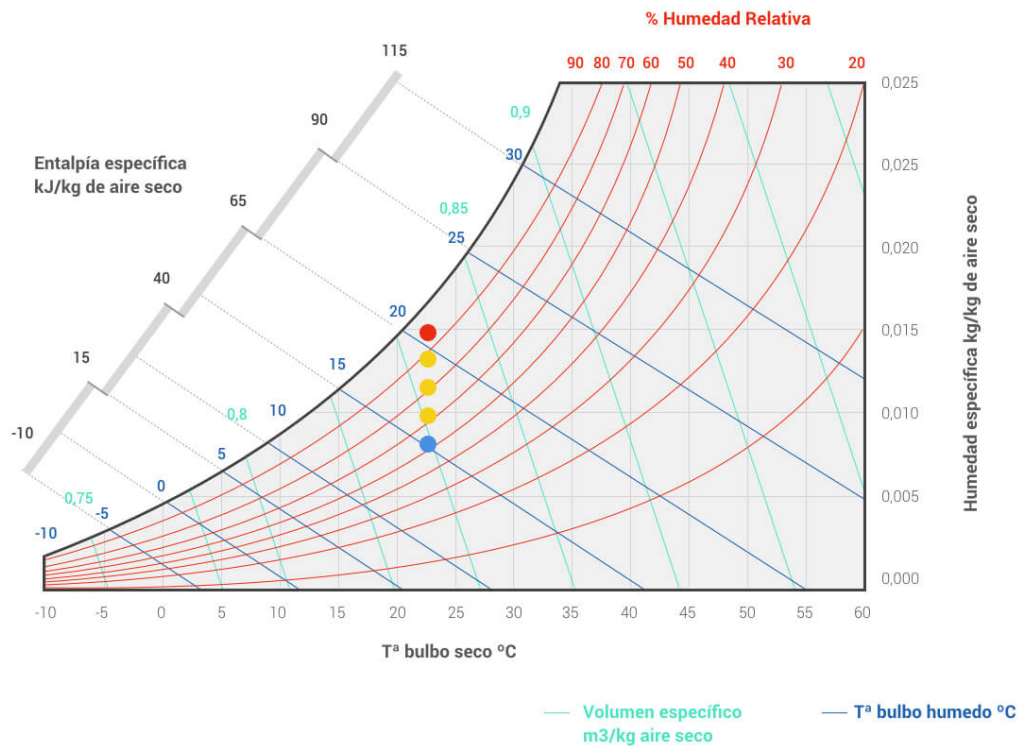


Figura 2: Curvas de humedad constante. Comparación con la curva de saturación. Imagen del blog de ([S&P Sistemas de Ventilación SLU, 2024](#)).

son conceptos distintos: se alcanza el punto de ebullición cuando la presión de vapor saturante se iguala a la presión atmosférica. En ese caso, toda la presión es presión de vapor de agua, siendo, por la ley de Dalton (2), la presión del resto de gases nula.

A partir del concepto de presión de vapor saturante, se define uno de los índices más importantes en meteorología: la humedad relativa. Se trata de la fracción de presión parcial de vapor, e , entre la presión saturante, e_s , en porcentaje.

$$U = \frac{e}{e_s} 100 \quad (4)$$

La humedad relativa da idea del porcentaje de vapor de agua contenido en el aire con respecto a la máxima cantidad que éste podría contener antes de alcanzar la saturación, manteniendo la misma temperatura.

En la figura 2, que representa curvas de humedad relativa constante, se observa cómo al aumentar la temperatura el déficit de vapor de agua —que cuantifica la distancia a la saturación— también aumenta.

2.2. Fundamentos básicos del intercambio gaseoso en plantas

Las plantas poseen mecanismos mediante los cuales completan una serie de intercambios gaseosos con el ambiente. Este estudio se centra en el intercambio de CO_2 —mediante la

fotosíntesis y la respiración— y de H_2O —con la transpiración—.

Todos estos procesos tienen lugar en los llamados estomas de la planta (ver figura 3). Los estomas son poros localizados en la epidermis de la planta, principalmente en las hojas, que se caracterizan por la siguiente estructura:

- **Células oclusivas o de guardia:** se trata de un par de células con forma de riñón que rodean al poro del estoma. Tienen la capacidad de hincharse para abrir el estoma y deshincharse para cerrarlo.
- **Ostiole:** es el hueco que se genera cuando las células de guardia abren el estoma, por el que existe una menor resistencia a que los gases crucen la epidermis de la hoja.
- **Cámara subestomática:** espacio intercelular de forma irregular relleno de aire y delimitado por las células del mesófilo. Se comunica con el exterior a través del ostiole. Los gases intercambiados se difunden de la cámara subestomática a las células de la planta.

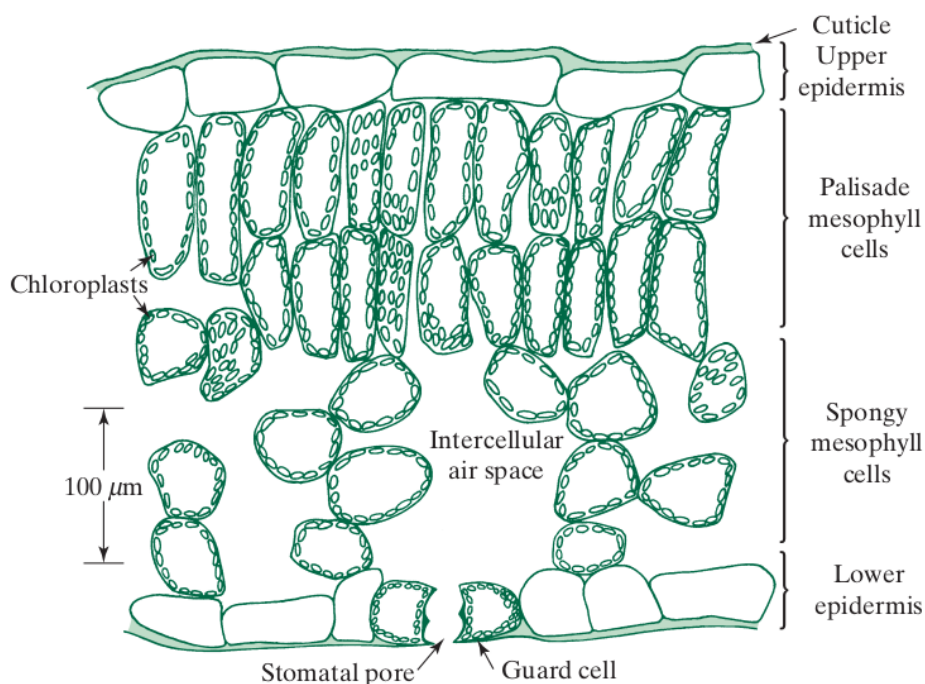
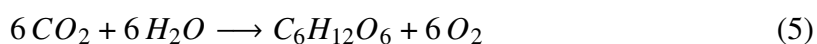


Figura 3: Esquema la sección transversal de una hoja. Se indican las distintas partes que componen el estoma. Reproducido de la *Figura 1-2* del capítulo 1 *Cells and diffusion* de (Nobel, 2009).

La captura de CO_2 atmosférico es esencial para realizar la **fotosíntesis**, con la que la planta libera oxígeno a la atmósfera. Se consumen seis moléculas de CO_2 y seis moléculas de agua para, en presencia de luz, producir una molécula de glucosa y seis de oxígeno.



Durante la fotosíntesis los estomas se mantienen abiertos para absorber y fijar el CO_2 en las células del interior de la planta —principalmente en las llamadas células del mesófilo— a la vez que emiten O_2 .

La apertura estomática conlleva irremediablemente que se produzca el proceso de **transpiración**. La transpiración consiste en la pérdida de vapor de agua —proveniente de la humedad de las células del interior de las hojas— a través, principalmente, de los estomas (Nobel, 2009). La energía correspondiente al calor latente de vaporización del agua, notablemente elevado, se obtiene de las propias hojas de la planta, presentando la transpiración un efecto termorregulador que evita que la planta alcance temperaturas excesivas.

Como el intercambio de CO_2 y H_2O se da simultáneamente y por el mismo orificio, el grado de apertura del estoma determinará la cantidad de agua que pierde la planta por transpiración para una cantidad fija de dióxido de carbono absorbida. Este equilibrio entre pérdida de H_2O y ganancia de CO_2 se cuantifica calculando la razón entre el flujo de dióxido de carbono y el flujo de vapor de agua, típicamente en unidades de $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$ (6). Este índice se conoce como **eficiencia en el uso del agua**, denotado como *WUE* por sus siglas en inglés (Medlyn et al., 2017).

$$WUE = \frac{F_{\text{CO}_2}}{F_{\text{H}_2\text{O}}} \quad (6)$$

La regulación estomática es sensible a múltiples influencias medioambientales (Willmer and Fricker, 1996). Para intentar modelar la apertura de estomas se usa la **conductancia estomática**, g_s . Sin embargo, la mayoría de los modelos son de carácter semi-empírico y no contemplan todos los factores que intervienen en control estomático. Existe, no obstante, un consenso amplio en torno a la teoría de la optimización estomática: las plantas tienden a maximizar la absorción de CO_2 para un valor fijo de H_2O perdido y tienden a minimizar el H_2O perdido para un valor fijo de CO_2 absorbido (Damour et al., 2010). Matemáticamente, esto se traduce en que la eficiencia en el uso del agua se mantiene constante.

2.3. Teoría del flujo difusivo

Los intercambios gaseosos hoja-atmósfera siempre se ha considerado que son debidos a la difusión molecular (Moss and Rawlins, 1963), asumiendo que los gases emitidos por la planta a través de los estomas — O_2 y H_2O — viajan en sentido contrario al transporte de los gases asimilados — CO_2 —, presentando, así, gradientes de signo opuesto (Parkhurst, 1994).

Es bien sabido que, debido a la atracción gravitatoria, a medida que se asciende en altitud la presión atmosférica disminuye. Como este hecho implica una disminución de la presión parcial de cada gas atendiendo a la ley de Dalton (2), un interrogante que se ha planteado históricamente en la ecofisiología es si la disminución de presión parcial de CO_2 tiene como consecuencia una limitación de la fotosíntesis.

Según la teoría clásica de la ecofisiología, esta limitación es mínima ya que la tasa de difusión es inversamente proporcional a la presión, por lo que contrarresta casi por

completo la reducción de CO₂ disponible (Gale, 1972). Estudios posteriores abundan en esta idea, resaltando que la capacidad fotosintética de las plantas en ecosistemas de alta montaña no suele verse mermada, pudiendo, incluso, ser mayor que la de especies en altitudes más bajas (Bresson et al., 2009).

Matemáticamente, la tasa de difusión una hoja —como flujo másico— se expresa mediante (7) como la diferencia entre la concentración de dióxido de carbono en el aire cercano a la hoja, $[CO_2]_{aire}$, y la concentración en el espacio intercelular de la cámara subestomática, $[CO_2]_{int}$, —ambas medidas en mol·m⁻³— dividida por la suma de las resistencias al transporte de CO₂ del aire al lugar de fijación en la planta (Gale, 1972).

$$Tasa\ CO_2 = \frac{[CO_2]_{aire} - [CO_2]_{int}}{r_a + r_s + r_m} \quad (7)$$

La resistencia mesófila, r_m , engloba una serie de factores característicos de la fase líquida de cada planta y sus células del mesófilo, por lo que no experimenta variaciones con la altitud. Sin embargo, la resistencia de la capa límite, r_a , y la resistencia estomática, r_s , son inversamente proporcionales al coeficiente de difusión, como se ilustra en (8), donde x es la distancia de difusión recorrida en el estoma y a representa el área media del estoma multiplicada por el número de estomas de la hoja.

$$r = \frac{x}{Da} \quad (8)$$

De (7) y (8) se sigue fácilmente que un coeficiente de difusión mayor disminuye las resistencias estomática y de la capa límite, lo que aumenta la tasa de absorción de CO₂.

Alternativamente, artículos posteriores (Smith and Donahue, 1991) optan por expresar la tasa molar de difusión de CO₂ incluyendo explícitamente la conductancia estomática (9), que presenta una dependencia directa, entre otros factores, del coeficiente de difusión.

$$Tasa\ CO_2 = g_s ([CO_2]_{aire} - [CO_2]_{int}) \quad (9)$$

2.4. Teoría del flujo no difusivo

Frente a la concepción clásica, diversos estudios han planteado la existencia de un componente de transporte no difusivo a través de los estomas —añadido al transporte difusivo— que sería de relevancia en el cálculo de los flujos de dióxido de carbono y vapor de agua (Kowalski, 2017). Se trata de una teoría que se fundamenta en la conservación del momento lineal y describe el transporte en términos de flujos másicos, lo que permite derivar una velocidad media normal a la superficie de la hoja asociada al flujo neto de masa.

La transferencia neta de masa a través de la superficie foliar implica necesariamente la presencia de una velocidad media normal a dicha superficie, denotada por w . Esta velocidad está asociada a un flujo de carácter no difusivo en la dirección y sentido de la transferencia de masa (Kreith et al., 2000).

Aplicando la conservación de momento lineal a una masa de aire compuesta de N gases, se llega a (10) considerando la definición de momento de un sistema como la suma

de los momentos de sus componentes y dividiendo por el volumen total de la masa en ambos miembros. La velocidad normal del aire se representa por w , ρ para la densidad, y w_i , ρ_i corresponden a la velocidad y densidad de cada gas i .

$$w\rho = \sum_{i=1}^N w_i\rho_i \quad (10)$$

El flujo total de cada especie i , $w_i\rho_i$, se puede deber a mecanismos difusivos ($w_i \neq w$), no difusivos ($w \neq 0$) o a una combinación de ambos. Cabe subrayar que la difusión, por sí sola, no genera un aporte de momento neto al sistema: aunque cada componente se difunda a distinta velocidad, sus contribuciones se compensan, resultando su suma nula.

Diversas investigaciones han demostrado que el flujo másico de vapor de agua, E , sobrepasa en varios órdenes de magnitud tanto al flujo total de aire seco como al de cada uno de sus componentes (Sun et al., 2003). Además, los flujos de CO_2 y de O_2 , que son los dos flujos de aire seco más relevantes, se compensan casi por completo (Gu, 2013). Siendo esto así, es plausible aproximar en (10) el flujo total de aire en la superficie de la hoja por el flujo de vapor de agua, quedando:

$$w\rho \approx w_{H_2O} \rho_{H_2O} = E \quad (11)$$

De (11) es posible estimar la velocidad del aire en la superficie como

$$w \approx \frac{E}{\rho} \quad (12)$$

Todas las moléculas, tanto las de vapor de agua como las del resto de gases componentes del aire, se ven arrastradas en la superficie de evaporación perpendicularmente a la hoja a la velocidad del flujo no difusivo. Aunque en condiciones típicas este flujo es relativamente pequeño y difícil de detectar, se cuantifica para cada especie gaseosa como

$$F_{i, \text{no difusivo}} = w\rho_i \approx E \frac{\rho_i}{\rho} \quad (13)$$

donde F denota el flujo másico y $\frac{\rho_i}{\rho}$ la fracción de densidad, que equivale a la fracción másica. En el caso del transporte no difusivo del vapor de agua, la fracción másica coincide con la humedad específica, q , quedando, para el flujo no difusivo de vapor de agua:

$$F_{H_2O, \text{no difusivo}} = E q \quad (14)$$

Si se examinan los órdenes de magnitud, un chorro de vapor de agua no difusivo típico se encuentra en torno a los $3.1 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$, velocidad notablemente inferior a la componente del transporte difusivo. Sin embargo, se espera que la relevancia del chorro no difusivo sea mayor cuanto más cercanas sean las condiciones a las del punto de ebullición.

En este supuesto, el transporte no difusivo hacia el exterior del estoma presentaría dos efectos: dificultar la entrada de dióxido de carbono —y de otros gases— y favorecer la transpiración.

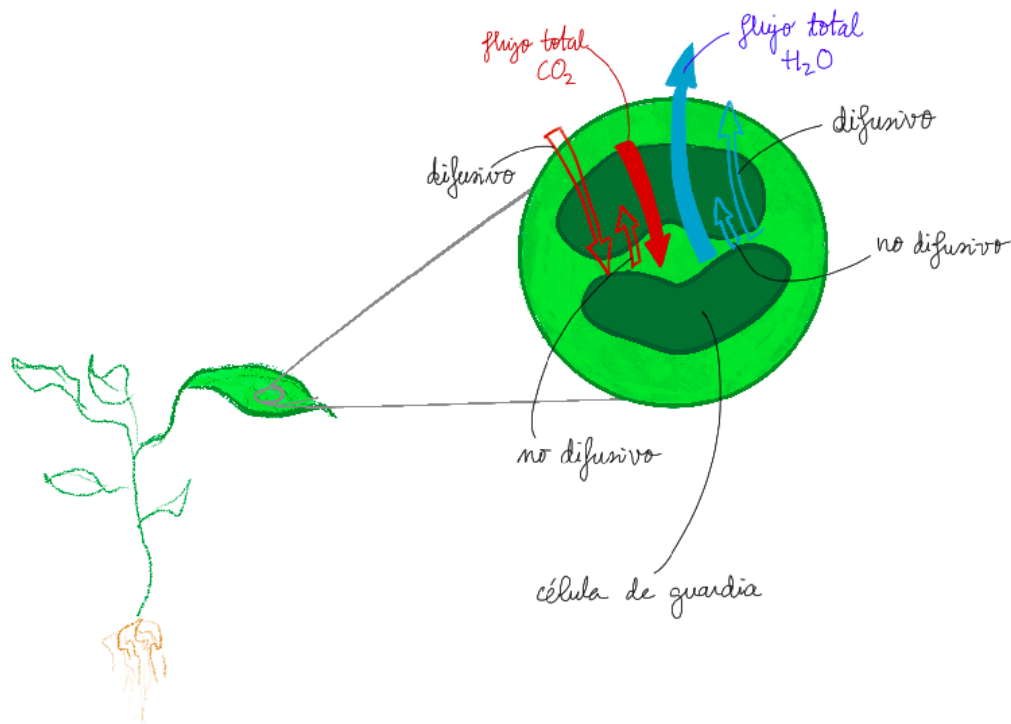


Figura 4: Distinción esquemática entre las contribuciones del flujo difusivo y no difusivo para el dióxido de carbono (rojo) y el vapor de agua (azul). El tamaño de las flechas es orientativo, las magnitudes no están a escala. Imagen de elaboración propia.

La teoría del flujo no difusivo tiene implicaciones notables, con un alcance que va más allá del CO_2 y el H_2O . En un estudio reciente, (Kowalski, 2025) concluye que el transporte no difusivo puede llegar a dominar el transporte de oxígeno hacia el exterior de la planta, contrariamente a la suposición tradicional de que el O_2 se expulsa por difusión. Esta hipótesis afirma que la presión parcial de oxígeno se ve reducida por efecto de la transpiración —que eleva la presión parcial de vapor de agua— sin que el enriquecimiento fotosintético de oxígeno pueda compensar el déficit.

No obstante, la aproximación de Kowalski al flujo no difusivo no es respaldada unánimemente por la comunidad científica. Otros autores han argumentado que el análisis newtoniano es inadecuado y proponen describir el flujo no difusivo en un marco molar basado en las ecuaciones de Stefan-Maxwell, que permiten separar explícitamente las contribuciones difusivas y no difusivas del transporte (Vilà-Guerau de Arellano et al., 2025).

A pesar de las diferencias en formalismo, ambas posiciones coinciden en la necesidad de evidencias empíricas que permitan respaldar la teoría del flujo no difusivo. Uno de los objetivos de este trabajo fin de máster es contribuir, en la medida de lo posible, a la demanda científica de mediciones de flujos micrometeorológicos para avanzar hacia una teoría más completa de los intercambios gaseosos hoja-atmósfera.

3. Objetivos

Como objetivo principal de este trabajo fin de máster se establece la revisión del funcionamiento de la cámara hipobárica, herramienta aún en desarrollo y pendiente de mejoras. Se hace hincapié en el método de medida y se exponen las limitaciones que presenta la cámara.

Además, en el ámbito más físico y menos técnico, existen dos objetivos diferenciados: caracterizar el intercambio gaseoso de dióxido de carbono y vapor de agua de la planta de pimiento común (*Capsicum annuum*) bajo distintos escenarios de presión y temperatura y aportar datos experimentales que ayuden a sustentar o refutar la teoría del flujo no difusivo en los intercambios hoja-atmósfera usando una planta de albahaca.

El estudio del comportamiento del pimiento frente a las variables meteorológicas de presión y temperatura pretende tanto explorar los límites en los que la teoría clásica de la ecofisiología permanece en su rango de validez como servir como fuente de datos experimental para esta especie concreta.

Por otro lado, para tratar de contribuir a la aceptación o rechazo científicos de la teoría del flujo no difusivo, se propone estudiar la tasa de fotosíntesis y la transpiración de una albahaca sometiendo a la planta a condiciones de bajo CO₂ y temperatura lo más elevada posible (30°C es el límite en el caso de la cámara hipobárica). Para intentar identificar el flujo no difusivo, se compara entre dichas condiciones para una humedad específica baja (clima seco) y a alta humedad.

4. Metodología

La metodología empleada en este trabajo fin de máster reviste especial relevancia puesto que se trabaja con un instrumento de gran complejidad operativa —la cámara hipobárica— que a menudo plantea retos y limitaciones técnicas que condicionan la capacidad de establecer de forma precisa las condiciones de medida. A lo anterior se suma, además, la dificultad intrínseca que conlleva la toma de medidas en las que intervienen plantas, debido a su condición de organismos vivos.

4.1. Instrumentación: la cámara hipobárica

En cuanto a las especificaciones técnicas de la cámara, se trata de una cámara hipobárica con control climático marca Amiston modelo CH-CC21 ([Amiston, 2022](#)), un sistema compuesto de distintos módulos, a saber:

- La **cámara hipobárica** propiamente dicha, marca Memmert modelo VO49COOL, que integra un sistema de control de presión y temperatura que el usuario puede regular manualmente a través de una serie de botones en la propia cámara. Dimensiones: 385 × 385 × 330 mm.
- El **analizador de espectroscopía láser** marca Picarro G2301, que permite registrar la concentración de CO₂, CH₄ y H₂O. Cabe notar que no se usarán los datos de

metano, puesto que carecen de relevancia en el presente estudio. Además, tanto la cámara como el analizador de gases se pueden usar como módulos independientes. No obstante, en este estudio se utilizan únicamente como módulos integrados.

- El **sistema de control climático** marca Amiston, que consta de un sistema de humidificación y secado y otro de entrada de gases, cuya entrada a la cámara se regula mediante un sistema de válvulas solenoides. El programa AmiControl es el software encargado de controlar los parámetros —CO₂ y H₂O— abriendo o cerrando las válvulas de entrada de aire y activando el sistema de humidificación.

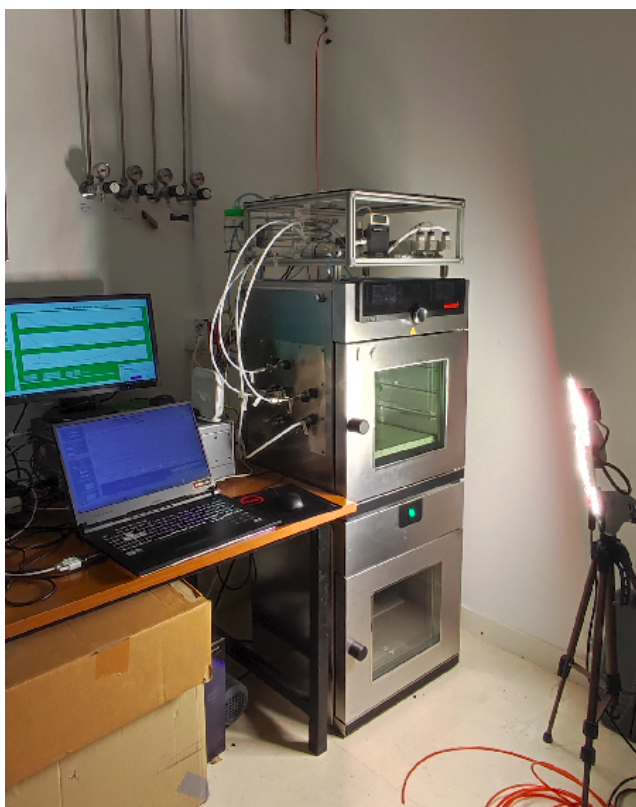


Figura 5: Laboratorio de estudio. Cámara hipobárica, analizador y monitores.

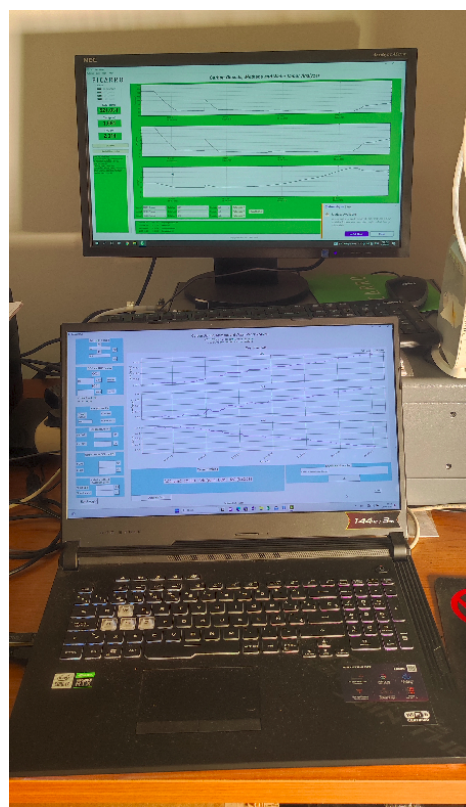


Figura 6: Monitores del analizador Picarro (arriba) y de AmiControl.

Los analizadores de espectroscopía láser —habitualmente denominados IRGA, del inglés *Infrared Gas Analyzer*— miden las concentraciones de gases basándose en el principio físico de que cada molécula presenta un espectro de absorción de luz infrarroja característico que la distingue del resto de moléculas. Se envía un pulso con un diodo láser de una longitud de onda específica, correspondiente a la banda de absorción del gas de interés, a la cavidad óptica resonante llena del gas a analizar. Cuando la energía se acumula en la cavidad óptica debido a la alta reflectividad de los espejos, se apaga el láser y se mide el tiempo que tardan los fotones en decaer. El proceso de decaimiento se conoce como *cavity ring-down* (Van Pelt, 2008). Cuanto mayor es la concentración del gas absorbente, más rápidamente se atenúa la señal. Se repite este proceso para distintas longitudes de onda enviadas y se reconstruye el espectro de absorción del gas, derivándose las concentraciones aplicando las leyes de Beer-Lambert.

Este método, llamado CRDS —por sus siglas en inglés, *Cavity Ring-Down Spectroscopy*—, es extremadamente sensible y preciso en la medida de gases traza debido a que no depende de la intensidad absoluta del láser sino del tiempo de decaimiento, una magnitud muy estable y fácil de medir con alta resolución (Berden et al., 2000).

4.2. Procedimiento y limitaciones en la toma de medidas

En una medida típica, una vez puesto en marcha el analizador y la bomba asociada a este, se enciende la cámara hipobárica y se procede a la apertura de la botella de aire 0 —que no es más que aire sin CO₂ y sin H₂O— para permitir la entrada de gas a la cámara. Tras unos minutos, el analizador comienza a registrar las concentraciones.

El siguiente paso consiste en establecer las condiciones iniciales de medida, tarea no exenta de dificultad debido a una serie de limitaciones de la cámara que se comentan a continuación.

En primer lugar, cabe destacar que, debido a que solo se dispone de aire 0 como fuente de gases, la concentración de dióxido de carbono no se puede aumentar con el programa AmiControl. En consecuencia, para conseguir aumentar las partes por millón de CO₂, se recurre a la apertura de la puerta de la cámara, para que entre en ella aire del exterior en el que sí hay altas concentraciones de dióxido de carbono. Esto imposibilita la toma de medidas de manera continua si, por ejemplo, se quiere establecer una rampa de presión con una concentración inicial de CO₂ constante, puesto que entre medidas es necesario volver a la presión atmosférica, abrir la cámara, elevar el CO₂ y volver a regular los parámetros. Una vez se vuelve a sellar la cámara, con el programa AmiControl es sencillo bajar la concentración del gas hasta el nivel deseado al inyectar aire 0.

El porcentaje de fracción molar de agua es, quizá, el parámetro más difícil de ajustar. Cuando se ajustan las ppm de CO₂ inyectando aire 0 en la cámara, inevitablemente disminuye la concentración de vapor de agua puesto que se añade un aire más seco. Esto hay que tenerlo en cuenta a la hora de cuadrar las concentraciones deseadas de ambos gases. También disminuye el vapor de agua cuando se abre la puerta de la cámara para que entre CO₂, y lo hace en una cantidad que suele estar entre 0.5 - 1.5 %, pero imposible de conocer de forma precisa de antemano. Por otro lado, para elevar la concentración de H₂O, el método más adecuado sería programar en AmiControl el porcentaje deseado. Sin embargo, el sistema de humidificación no tiene la capacidad de elevar el agua lo suficientemente rápido como para que el resto de condiciones de medida no se vean sustancialmente modificadas. Tanto es así, que la propia transpiración de la planta (que se encuentra en el interior de la cámara) supera con creces la velocidad a la que aumenta el H₂O a causa del circuito de humidificación. Siendo esto así, en ocasiones el ajuste de parámetros se ha realizado teniendo en cuenta la transpiración y prescindiendo de AmiControl.

La regulación de la presión y la temperatura, directamente con los botones incorporados en la cámara, es más sencilla. La temperatura se controla con una placa radiante que hace las veces de suelo de la cámara, en el que se apoya la planta. La presión, por su parte, se controla a través de una bomba, inyectando aire 0 o extrayendo aire de la cámara según se quiera elevar o disminuir la presión.

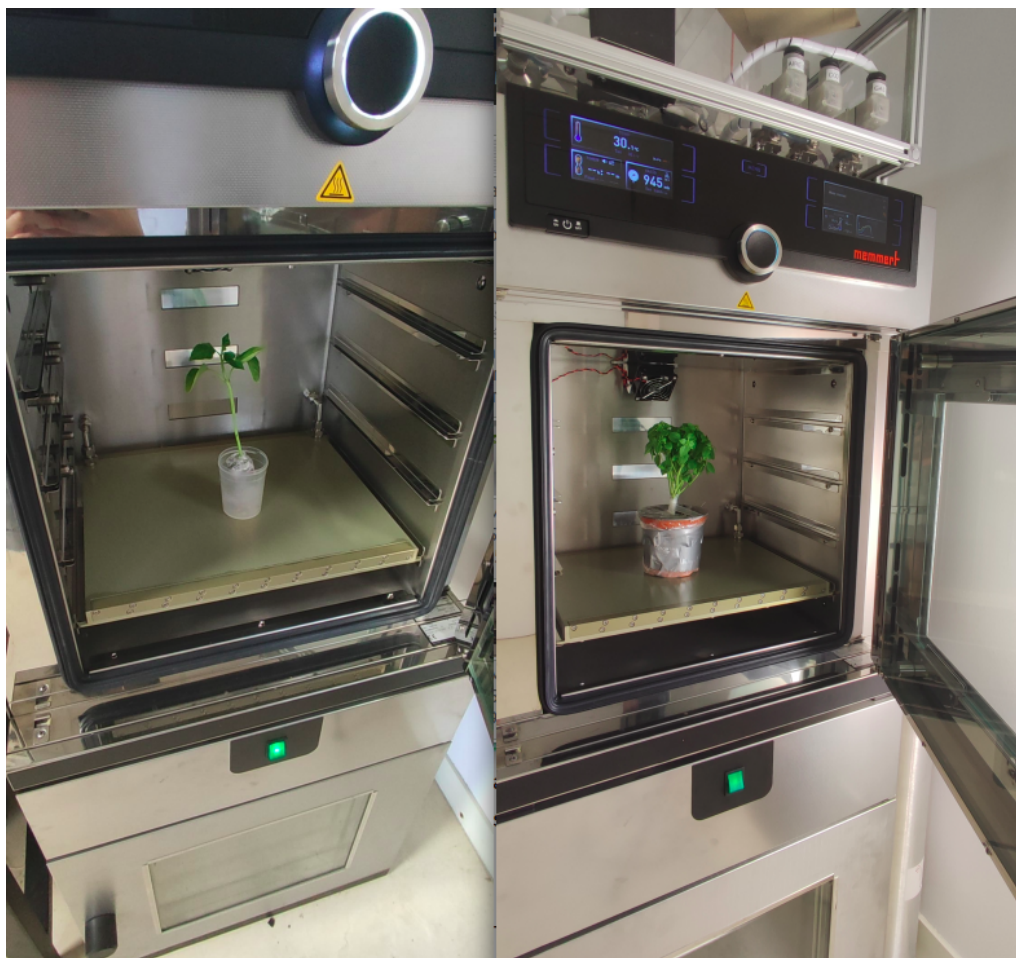


Figura 7: Plantas en la cámara hipobárica. Pimiento (izquierda) y albahaca (derecha).

Por último, para provocar que la planta realice la fotosíntesis, se utiliza una fuente de luz que se monta en un trípode y se coloca contra la pared de la cámara (se puede observar en la figura 5). Se trata de un panel con regulación de intensidad, que para este estudio se usa siempre a intensidad máxima.

Una vez que se ajustan todos los parámetros y se alcanzan las condiciones iniciales deseadas, se cierran las válvulas de entrada y salida de gases (modo «Manual») y se comienza a medir, quedando los datos de tiempo y concentración de gases registrados en una hoja excel (AmiControl) para su posterior tratamiento.

4.3. Análisis y tratamiento de datos

Se parte de los ficheros en formato *xlsx* como fuente de datos brutos. El programa AmiControl, encargado del registro, almacena todos los datos desde que se enciende el analizador, por lo que para obtener los datos de cada medida es preciso seleccionar manualmente el tramo temporal de interés. En el caso del dióxido de carbono, estos son los que muestran una tendencia lineal decreciente, indicador de que el CO_2 de la cámara está disminuyendo porque la planta lo está asimilando para realizar la fotosíntesis. Por el contrario, para el vapor de agua interesan los tramos en los que presenta una tendencia lineal con pendiente positiva, ya que esto indica que la planta está transpirando a un ritmo

constante y que el vapor de agua de la cámara aumenta en proporción.

Para delimitar cada fichero de datos he creado una función en *Python* que permite la representación simultánea de los datos de CO₂ y H₂O para así poder elegir tramos de 120 s, especificando las condiciones de medida de cada archivo. Esta función (ver 7.4.1) realiza sendos ajustes lineales de mínimos cuadrados de los datos seleccionados, con lo que se obtiene un valor de la pendiente, m , y de la ordenada en el origen, n (para información sobre el tratamiento de errores, consultar 7.2). Es la pendiente la que determina el flujo, puesto que

$$F_i = m \cdot n \quad (15)$$

donde n es el número de moles de aire húmedo en la cámara, calculados con la ley de los gases ideales (1) para cada presión y temperatura, mientras que i hace referencia a $i = \{\text{CO}_2, \text{H}_2\text{O}\}$. El volumen es la diferencia entre el volumen de la cámara y el volumen de aire que desaloja la planta, estimándose este último en (40 ± 5) cl, lo que arroja un volumen de aire de (0.04851 ± 0.00024) m³.

Cabe destacar que el flujo de dióxido de carbono se suele medir en $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$, mientras que el de vapor de agua es varios órdenes de magnitud mayor, midiéndose típicamente en $\text{mmol}\cdot\text{s}^{-1}$.

Teniendo en cuenta la naturaleza hermética de la cámara hipobárica, una cuestión a valorar es si la variación en el número de moles debida a la transpiración y fotosíntesis de la planta —puesto que como organismo vivo con procesos biológicos almacena y genera cantidad de sustancia— es significativa o no. Se comprueba, para todos los casos, que el número de moles que la planta añade o sustrae de la cámara es inferior a la incertidumbre que acompaña al cálculo en el número de moles de aire húmedo contenidos en la cámara, por lo que su efecto es despreciable en el cálculo de los flujos. La comprobación se ha realizado con una primera aproximación tomando los flujos de vapor de agua —los de mayor magnitud— y multiplicándolos por la ventana temporal de 120 s, como se muestra en 16.

$$\Delta n_{\text{planta}} = F_{\text{H}_2\text{O}} \cdot t \quad (16)$$

Una vez que se tiene delimitado cada archivo con sus condiciones de presión y temperatura y el número de réplica, junto con el valor de la pendiente y la ordenada y sus respectivos errores, se procede al cálculo de los flujos y a la eficiencia en el uso del agua (6). El código está desarrollado en los apartados 7.4.2 y 7.4.3 para más detalle.

4.4. Objeto de estudio y condiciones de medida

Se han medido los flujos de dióxido de carbono y de vapor de agua de dos plantas diferentes: pimienta común y albahaca. La razón radica en las distintas características fisiológicas de cada planta. El pimienta es una planta que no necesita demasiada agua y relativamente resistente, ideal para someterla a distintas condiciones de presión y temperatura. Sin embargo, su tasa de transpiración no es lo suficientemente alta para poder obtener medidas

de calidad que permitan observar el flujo no difusivo. Por ello recorro a la albahaca, una especie caracterizada por su elevada transpiración (lo que hace, también, que necesite mucha más cantidad de agua).

Se dispone de 3 réplicas en el caso de los pimientos, mientras que únicamente se usan dos albahacas. En cuanto a los pimientos, no siempre ha sido posible medir 3 plantas por dificultades técnicas y biológicas.

4.4.1. Planta de pimiento: rampas de presión y temperatura

Con el objeto de caracterizar el intercambio gaseoso de un pimiento, se plantea someter a la planta a distintas condiciones de presión y temperatura, manteniendo una humedad relativa en torno al 40 % (plausible para este cultivo) y una concentración inicial de CO_2 de 430 ppm, que es la concentración media planetaria actual. Conviene poder discernir entre el efecto que la presión tiene en la fotosíntesis, respiración y transpiración del que tiene la temperatura, para lo que se propone medir una rampa de temperatura a presión constante y una rampa de presión a temperatura constante.

- **Rampa de presión:** 500, 550, 600, 650 y 700 mb manteniendo una temperatura de 20°C
- **Rampa de temperatura:** 15, 20, 25 y 30°C a la presión atmosférica de la sala, que es de 944 mb.

P [mb]	$\chi_{\text{H}_2\text{O}}$ [%]
500	1.87
550	1.70
600	1.56
650	1.44
700	1.34

Tabla 1: Rampa de presión. Valores de presión y fracción molar de vapor de agua correspondientes a una humedad relativa del 40 % y una temperatura de 20°C.

T [°C]	$\chi_{\text{H}_2\text{O}}$ [%]
15	0.72
20	0.99
25	1.34
30	1.80

Tabla 2: Rampa de temperatura. Valores de temperatura y fracción molar de vapor de agua correspondientes a una humedad relativa del 40 % y una presión de 944 mb.

Para conocer qué fracción molar de H_2O se debe programar en la cámara si se quiere mantener siempre una humedad relativa del 40 %, se recurre a los datos empíricos bibliográficos de presión parcial de vapor saturante para cada temperatura, e_s (Harvey, 1998).

A partir de la relación entre T y e_s y la definición de humedad relativa $U = \frac{e}{e_s} 100$, es sencillo despejar la presión parcial de vapor. Finalmente, como $\chi_i = \frac{n_i}{n} = \frac{P_i}{P}$, se calcula la concentración de vapor de agua con $\chi_{H_2O} = \frac{e}{P}$.

4.4.2. Albahaca: flujo no difusivo

Tal y como se ha expuesto en la ecuación 14, una humedad específica elevada favorece el flujo de naturaleza no difusiva durante la transpiración. Para intentar observarlo, conviene, por lo tanto, someter a la planta a presiones bajas y temperaturas altas. Desafortunadamente, no es prudente elevar la temperatura de la cámara por encima de los 30°C —un valor bastante modesto si pensamos en lo lejos que nos encontramos del punto de ebullición— debido a que se produce condensación en los tubos que conectan la cámara con el analizador de gases. En cuanto a la presión, la única medida exitosa ha sido a 700 mb. En cuanto al dióxido de carbono, se mantiene por debajo de las 200 ppm para que la planta no tenga demasiado CO₂ disponible en el ambiente.



Figura 8: Aislamiento del suelo de las plantas para anular su contribución a los flujos.

Conociendo la presión parcial de vapor —se calcula fácilmente a partir de la humedad relativa y la presión saturante a la temperatura de medición— y la presión total, la humedad específica, q , se halla mediante la ecuación 17.

$$q = \frac{\varepsilon e}{P - e(1 - \varepsilon)} \quad (17)$$

La idea es medir la fotosíntesis de la planta a 30°C en intervalos de 100 s, diferenciando dos fases. Primero, se mide la asimilación de CO₂ con una concentración de vapor de agua inicial lo más baja posible (condiciones "secas"). Cuando se cumplen los 100 segundos de medida, se apaga la luz para que la planta comience la respiración, que eleva el CO₂ a un ritmo muy bajo —de forma que se mantiene más o menos constante— y se eleva la concentración de vapor de agua simplemente con la transpiración de la planta. Cuando se alcanza un porcentaje de agua en torno al 5-6 % molar (antes de llegar al límite del 7 % establecido por el fabricante), se vuelve a encender la luz para medir la segunda fase de fotosíntesis.

Así, se pretende comparar la tasa de fotosíntesis a baja y alta humedad específica, manteniendo la temperatura y la concentración de CO_2 constantes en la medida de lo posible. La intención es ver si la fotosíntesis se ve reducida en condiciones muy húmedas, lo que probaría la influencia del transporte no difusivo, o si por el contrario se mantiene constante.

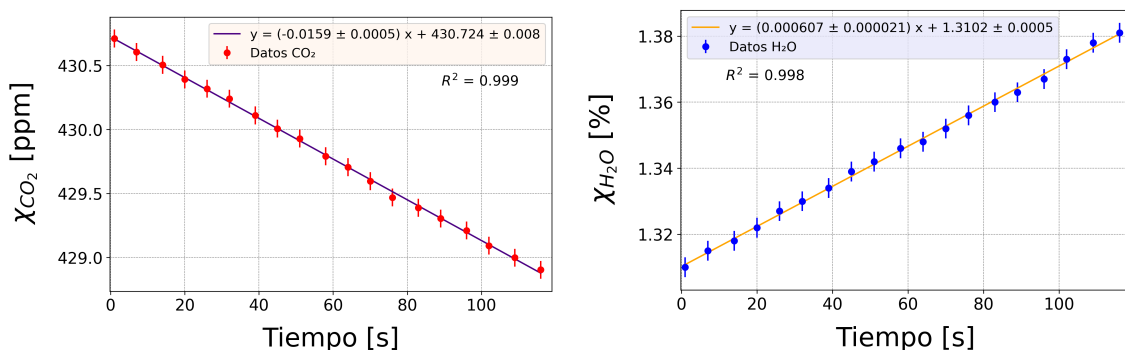
Notar que para evitar que la descomposición de los organismos presentes en el suelo de la planta perturbe las medidas de intercambio gaseoso hoja-atmósfera, es necesario aislar la tierra de las partes fotosintéticas (ver figura 8).

5. Resultados y discusión

5.1. Pimiento común

5.1.1. Concentración gaseosa en la cámara: tendencia lineal

En este apartado se muestran ejemplos de los ajustes lineales de mínimos cuadrados llevados a cabo para el cálculo de los flujos de fotosíntesis y transpiración. En todos los casos los datos experimentales siguen con suficiente confianza la tendencia lineal, como muestra el estadístico R^2 .



(a) Concentración de dióxido de carbono frente al tiempo.

(b) Concentración de vapor de agua frente al tiempo.

Figura 9: Concentraciones y ajuste lineal durante la fotosíntesis, para el caso de la réplica # 3 a 700 mb y 20°C.

5.1.2. Rampa de presión

En la figura 10 se presentan los datos correspondientes al intercambio gaseoso durante la fotosíntesis bajo una temperatura de 20°C. En 10a se observa que el flujo de dióxido de carbono no parece seguir una tendencia clara. El menor valor de flujo de CO_2 se da a una presión de 600 mb —notar que el signo menos indica únicamente absorción— pero tanto a presiones mayores como menores el flujo presenta una tendencia creciente. Sin embargo, la diferencia entre el valor máximo (a 500 mb) y el valor mínimo es de poco más de $-0.03 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$, que no es demasiado elevada. Realizando una revisión de los datos, para 600 mb

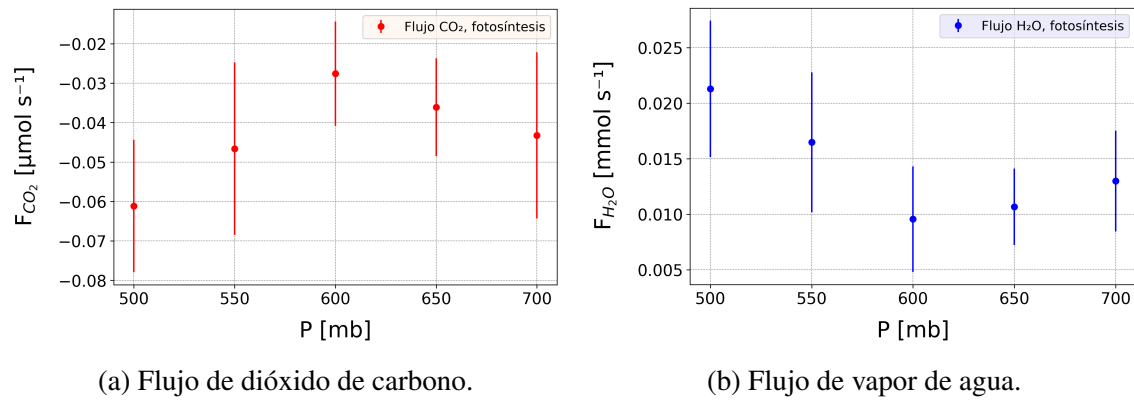


Figura 10: Rampa de presión para el proceso de fotosíntesis a 20°C y 40 % de humedad relativa.

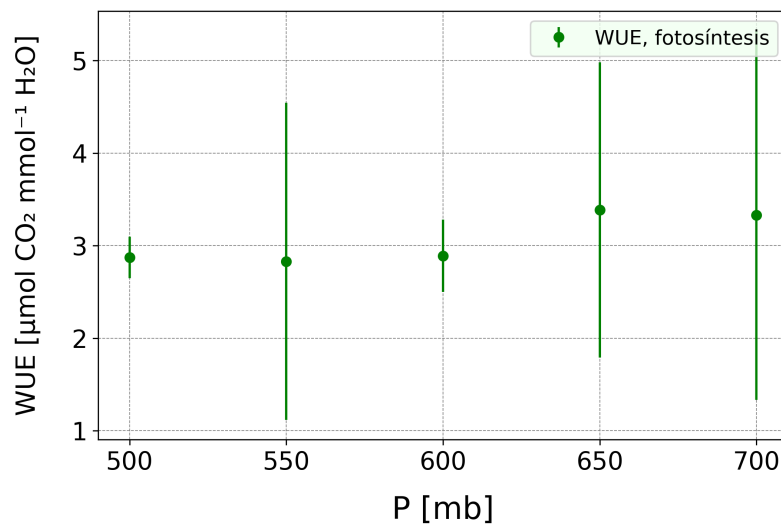


Figura 11: Eficiencia en el uso del agua para la rampa de presión.

la humedad relativa medida fue del 30 %, un 10 % por debajo que en el resto de medidas. Bajo unas condiciones más secas, la planta tiende a disminuir el grado de apertura de sus estomas, lo que sería acorde con un flujo de CO_2 menor. Además, queda patente que la disminución de presión no conlleva una disminución sustancial de la tasa de absorción de dióxido de carbono, tal y como sostiene la teoría clásica de la ecofisiología. Teniendo en cuenta las barras de error, una tendencia más o menos lineal no puede ser descartada por completo.

En cuanto al vapor de agua, se observa en 10b la misma tendencia que en el flujo de dióxido de carbono. Es lo esperable, puesto que esta simetría pone en evidencia que la transpiración y la captura de CO_2 se dan a través del mismo orificio, por lo que mayor entrada de dióxido de carbono supone una mayor salida de agua por transpiración.

Si analizamos la eficiencia en el uso del agua, se observa en la figura 11 que se mantiene prácticamente constante, de acuerdo con la teoría de la optimización estomática.

5.1.3. Rampa de temperatura

En la tabla 12 se recogen los flujos de dióxido de carbono y de agua medidos a distintas temperaturas —desde los 15°C a los 30°C, en intervalos de cinco grados— bajo condiciones de presión atmosférica y una humedad relativa del 40 %.

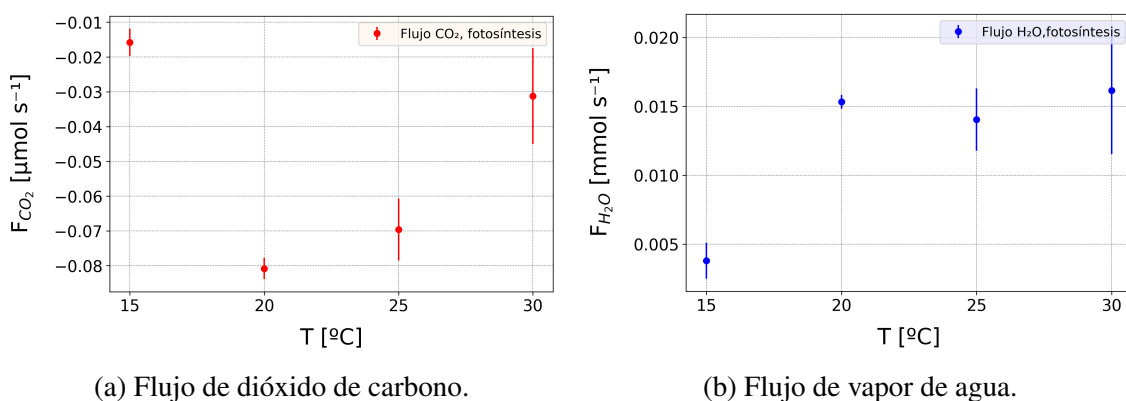


Figura 12: Rampa de temperatura para el proceso de fotosíntesis a 944 mb y 40 % de humedad relativa.

El flujo de dióxido de carbono es máximo —con valor $(-0.081 \pm 0.003) \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$ — cuando la temperatura es de 20°C (ver 12a). Al incrementar 5°C la temperatura, para 25°C, el flujo de CO_2 solo disminuye en $0.01 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$, mientras que de los 25°C a los 30°C disminuye en $0.04 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$. El valor mínimo lo encontramos para 15°C, con menos de $0.02 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$. Los datos parecen indicar que la temperatura óptima a la que la planta de pimiento capta una mayor cantidad de dióxido de carbono se encuentra en torno a los 20°C, y la disminución es mínima hasta los 25°C. El hecho de que a 15°C la tasa de CO_2 disminuya tan drásticamente se debe a que se trata de una temperatura desfavorable para el desarrollo de la especie que provoca la ralentización del metabolismo de la planta. Las bajas temperaturas alteran el funcionamiento de las enzimas fotosintéticas y la apertura estomática, limitando la asimilación de CO_2 .

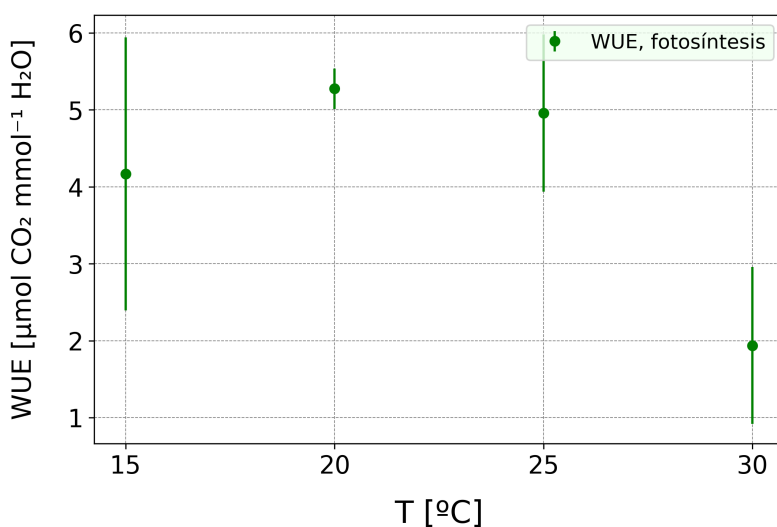


Figura 13: Eficiencia en el uso del agua para la rampa de temperatura durante la fotosíntesis.

Poniendo el foco, ahora, en el flujo de vapor de agua (12b) se encuentra que para 15°C la transpiración disminuye de acuerdo con la disminución de flujo de dióxido de carbono. Sin embargo, a 20, 25 y 30°C la transpiración se incrementa con respecto a 15°C y se mantiene alrededor de 0.015 mmol·s⁻¹. Es decir, a pesar de que a altas temperaturas la asimilación de CO₂ disminuye, la transpiración no sufre reducción, manteniendo la planta los estomas abiertos. Esto se traduce en que la eficiencia en el uso del agua es menor cuanto más cerca estamos de temperaturas altas, como se refleja en la figura 13, y una explicación plausible es que a temperaturas altas (en este caso, 30°C) cobre importancia el transporte no difusivo. Por otro lado, el descenso en WUE a 15°C se atribuye, de nuevo, al hecho de que se trata de una temperatura crítica que impide el normal funcionamiento de la planta.

Para mayor completitud, se ha estudiado también en el caso de la rampa de presión el proceso de respiración de la planta. Los resultados se recogen en la figura 14.

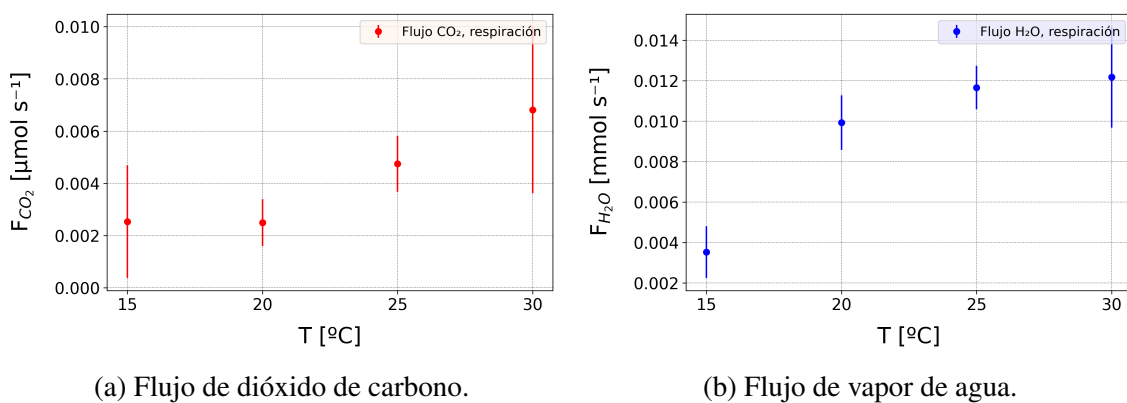


Figura 14: Rampa de temperatura para el proceso de respiración a 944 mb y 40 % de humedad relativa.

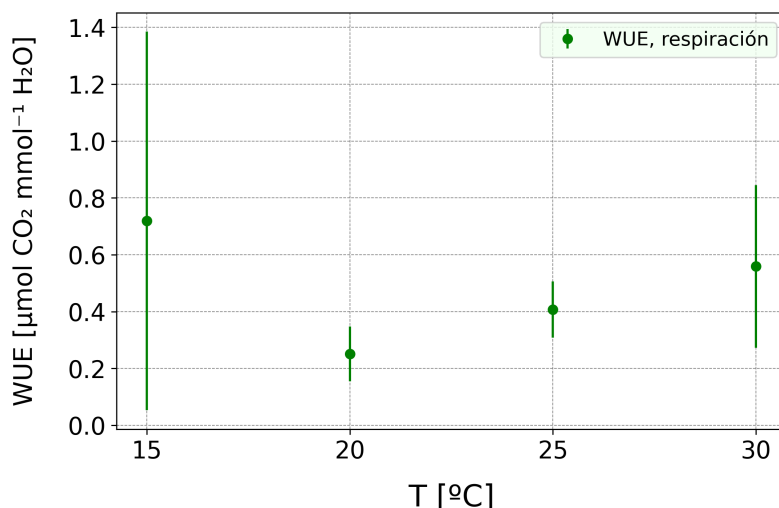


Figura 15: Eficiencia en el uso del agua para la rampa de temperatura para la respiración.

En primer lugar, cabe destacar que el flujo de CO₂ durante la respiración es un orden de magnitud inferior al de la fotosíntesis, como cabría esperar. Atendiendo a las gráficas, se observa que mientras que para la fotosíntesis el flujo más alto se produce a 20°C, la

respiración a esa temperatura presenta el valor mínimo. Además, también es mínima la eficiencia en el uso del agua, como se muestra en 15. A priori, puede parecer contraintuitivo. No obstante, es consecuencia de que los estomas están más abiertos a 20°C, lo que facilita la asimilación de CO₂ y la salida de vapor de agua. Pero, por otro lado, cuando la planta respira, la desproporción entre el vapor de agua y el dióxido de carbono se incrementa, puesto que la transpiración no varía sustancialmente entre fotosíntesis y respiración. Esto hace que encontremos un WUE muy reducido en la respiración.

Para la temperatura de 15°C, que está ya en el rango de temperatura subóptima, el metabolismo es más lento y tanto la respiración como la transpiración son menos intensas, por lo que la pérdida de agua es menor y la WUE aumenta debido a la diferencia de órdenes de magnitud entre CO₂ y H₂O.

En cuanto al resto de temperaturas (25 y 30°C), la actividad metabólica sigue siendo alta pero los estomas no se abren tanto como en el óptimo térmico, por lo que la proporción agua - dióxido de carbono puede ser más favorable.

5.2. Albahaca

La medida de los flujos de la albahaca no ha estado exenta de complicaciones. Finalmente, solo se han podido considerar válidos los datos medidos a 700 mb, aunque la idea inicial era establecer una rampa de presión. En la tabla 3 se recogen los resultados.

Los datos más prometedores son los de la réplica # 2. Se han tomado 3 medidas de humedad específica creciente, manteniendo la concentración inicial de CO₂ entre 180 y 195 ppm. Se observa cómo para la medida intermedia, de $q = 2.89\%$, el flujo de CO₂ aumenta ligeramente con respecto a la medida de $q = 2.19\%$, mientras que el vapor de agua se mantiene más o menos constante. Cuando se alcanza $q = 3.56\%$ la asimilación de CO₂ disminuye en $-0.005 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$, reduciéndose asimismo la transpiración. El cambio de tendencia en el dióxido de carbono para indicar la presencia de cierta índole del transporte no difusivo a humedades específicas altas, que limitaría la entrada de CO₂. Sin embargo, la transpiración debería verse favorecida, cosa que no ocurre. Esto podría deberse a que el ambiente es tan húmedo —estamos hablando de 91.5 % de humedad relativa— que la diferencia de presión de vapor entre el aire exterior y el interior de la hoja es tan baja que hace que la transpiración se reduzca, a pesar de tener la planta los estomas muy abiertos.

Los datos de la planta # 1 van en la misma línea de la réplica # 2, pero sin medida intermedia. Una diferencia sustancial es la transpiración negativa que mide para una humedad relativa del 9.4 %. Esta medida no se ajusta a una recta, presentando un coeficiente $R^2 = 0.007$. Las fluctuaciones en la concentración podrían tener la misma explicación que en el caso de la réplica # 2, solo que en este caso la diferencia de presiones entre el interior y el exterior altera en mayor medida el patrón de transpiración.

Además de las limitaciones en la medida ya comentadas, la necesidad de esperar muchos minutos entre medidas para conseguir que aumente la concentración de vapor de agua ha evidenciado ciertos problemas de hermetismo de la cámara, con fugas que han incrementado la presión desde el inicio hasta el final de la medida hasta en 20 mb.

#	χ_{H_2O} inicial	χ_{CO_2} inicial	F_{CO_2} [$\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$]	F_{H_2O} [$\text{mmol}\cdot\text{s}^{-1}$]	U [%]	q [g/kg]
2	3.47	194.17	-0.0354 ± 0.0010	0.0495 ± 0.0007	57.3	2.19
2	4.56	185.16	-0.0437 ± 0.0009	0.0412 ± 0.0007	75.1	2.89
2	5.55	183.27	-0.0389 ± 0.0010	0.0260 ± 0.0005	91.5	3.53
1	3.51	181.21	-0.0324 ± 0.0009	0.0654 ± 0.0009	57.9	2.21
1	5.60	184.20	-0.0260 ± 0.0008	-0.0002 ± 0.0007	92.4	3.56

Tabla 3: Medidas de los flujos de H_2O y CO_2 de las dos réplicas de albahaca a 700 mb y 30°C.

6. Conclusiones

Considerando este trabajo como una revisión del funcionamiento de la cámara hipobárica, se han identificado varias limitaciones que comprometen la calidad y la flexibilidad de los datos. No obstante, aún con sus carencias, la cámara es una herramienta de trabajo con grandes posibilidades en el ámbito de la micrometeorología que me ha permitido evaluar aspectos fundamentales de los flujos de CO_2 y H_2O y compender sus tendencias frente a la presión y la temperatura.

En la caracterización del intercambio gaseoso de la planta de pimiento a distintas temperaturas y presión atmosférica se ha encontrado que la temperatura óptima para la fotosíntesis se halla alrededor de los 20°C. Es a esa temperatura cuando la planta asimila la mayor cantidad de dióxido de carbono por unidad de tiempo y logra la máxima eficiencia en el uso del agua, con un valor de WUE superior a 5. La disminución drástica del flujo de CO_2 a 15°C durante la fotosíntesis se debe a que se trata de una temperatura por debajo del límite de productividad normal de la planta. Cuando una planta alcanza una temperatura subóptima, los procesos metabólicos se ralentizan significativamente, afectando a la capacidad fotosintética y el desarrollo general de la misma. A 30°C, la temperatura más alta que permite medir la cámara, destaca un descenso notable (de alrededor de 3 unidades) de la eficiencia en el uso del agua.

Durante la respiración, el flujo de dióxido de carbono se ve notablemente reducido. Esto hace que la eficiencia en el uso del agua descienda ostensiblemente, estando para todas las temperaturas por debajo de 0.8.

En cuanto al comportamiento frente a distintas condiciones de presión —desde 500 mb a 700 mb, manteniendo siempre la temperatura a 20°C—, la variación del flujo de CO_2 con la presión no arroja resultados demasiado claros. No obstante, como la diferencia entre flujos es relativamente pequeña y a la medida de flujo mínimo se le puede atribuir un mayor cierre estomático debido a un error en la programación de la humedad en la cámara, todo parece apuntar a que la tasa de CO_2 absorbido no disminuye sustancialmente al reducir la presión a pesar de la disminución de la presión parcial, como apunta la teoría clásica de la ecofisiología fundamentada en el transporte difusivo. Esta idea se ve reforzada por el hecho de que la eficiencia en el uso del agua (WUE) se mantiene prácticamente constante, de acuerdo con la teoría de la optimización estomática, que dice que las plantas tienden a maximizar la absorción de CO_2 para un valor fijo de H_2O perdido y viceversa.

En el estudio de los flujos de la albahaca bajo condiciones relativamente elevadas de

humedad específica, se ha encontrado una reducción de la fotosíntesis para condiciones de $q \approx 3.5$, de acuerdo con la teoría del flujo no difusivo, pero la reducción en la asimilación de CO_2 no está acompañada de un aumento de la transpiración, como cabría esperar, sino que esta disminuye. El origen de tal disminución se puede encontrar en la escasa diferencia de presiones de vapor entre el interior de la cámara estomática y el aire del exterior en contacto con la hoja, puesto que se han realizado las medidas bajo una humedad relativa superior al 91 %.

Como sugerencias de mejora a las limitaciones operativas de la cámara hipobárica se plantea incorporar un software que registre la presión y la temperatura en tiempo real, para poder controlar de manera fiable posibles fugas de presión y fluctuaciones en la temperatura. También se propone incorporar una botella de dióxido de carbono, de forma que no sea necesario abrir la cámara (que supone llegar de nuevo a la presión atmosférica) cada vez que se desee elevar su concentración. Por último, para conseguir medir temperaturas más allá de los 30°C —de especial interés en la empresa de observar el flujo no difusivo— es necesario encontrar una manera de evitar la condensación en los tubos. Trasladar la cámara a una habitación climatizada podría ser una opción a barajar.

7. Anexos

7.1. Anexo A: lista de símbolos y constantes

Símbolo/Constante	Descripción	Unidad
P	Presión total	mb
e	Presión de vapor de agua	mb
e_s	Presión saturante de vapor de agua	mb
U	Humedad relativa	%
q	Humedad específica	%
n	Número de moles de aire húmedo	mol
$R = 8.31447$	Constante universal de los gases ideales	J/mol·K
χ_{H_2O}	Fracción molar de vapor de agua	mol H ₂ O / mol aire húmedo
χ_{CO_2}	Fracción molar de dióxido de carbono	mol CO ₂ / mol aire húmedo
F_{H_2O}	Flujo de vapor de agua	mmol de CO ₂ /s
F_{CO_2}	Flujo de dióxido de carbono	μmol de CO ₂ /s

Tabla 4: Lista de los símbolos y constantes relevantes a este estudio.

7.2. Anexo B: tratamiento de incertidumbres

7.2.1. Errores instrumentales

Según las especificaciones del Picarro ([Picarro Inc., 2023](#)), se toman como errores instrumentales en la medida de concentraciones:

- $\Delta \chi_{CO_2} = 0.07$ ppm
- $\Delta \chi_{H_2O} = 0.003$ %

7.2.2. Incertidumbre en los ajustes lineales para el cálculo de flujos

Para la determinación de la incertidumbre en la pendiente de los ajustes lineales ($y = mx+n$) de mínimos cuadrados de los datos de concentración que mide la cámara se ha optado por combinar el error estadístico del ajuste con el instrumental del analizador.

La incertidumbre de los parámetros —pendiente y ordenada— la proporciona la función `curve_fit` de SciPy, que la calcula como la raíz cuadrada de los elementos diagonales de la matriz de covarianza, reescalando la covarianza por chi cuadrado reducido, χ^2_ν . Por otro lado, para transformar la incertidumbre instrumental del Picarro a unidades de la pendiente, se procede como sigue: en el caso de un ajuste lineal donde las incertidumbres instrumentales en y son independientes, idénticas y de valor σ_y , la varianza de la pendiente debida únicamente al error instrumental se aproxima por

$$Var(m)_{instr} = \frac{\sigma_y^2}{\sum_i (x_i - \bar{x})^2}$$

De esta forma, calculando su raíz cuadrada se obtiene la contribución instrumental al error en la pendiente, $\sigma_{m,instr}$.

Finalmente, la incertidumbre de la pendiente queda, teniendo en cuenta la contribución estadística y la instrumental:

$$\Delta m = \sqrt{(\sigma_{m,estad})^2 + (\sigma_{m,instr})^2}$$

7.2.3. Cálculo de errores de medidas indirectas: propagación de errores

Para calcular los errores en las medidas indirectas, siempre que las variables implicadas sean independientes entre sí, usaremos propagación cuadrática de errores, cuya fórmula general para el error de una variable $y = f(x_i)$ con $i = 1, 2, \dots, N$ es:

$$\Delta y = \sqrt{\left(\frac{\partial y}{\partial x_1}\right)^2 (\Delta x_1)^2 + \dots + \left(\frac{\partial y}{\partial x_N}\right)^2 (\Delta x_N)^2}$$

- Error en el **volumen de la cámara**, $V_c = x \cdot y \cdot z$, (x = anchura; y = profundidad; z = altura) siendo el error instrumental $\Delta x = \Delta y = \Delta z = \pm 1$ mm.

$$\Delta V_c = \Delta x \sqrt{(y \cdot z)^2 + (x \cdot z)^2 + (x \cdot y)^2}$$

- Error en el **volumen de aire**, $V = V_c - V_p$, donde V_p es el volumen de aire desalojado por la planta.

$$\Delta V = \sqrt{(\Delta V_c)^2 + (\Delta V_p)^2}$$

- Error en el **número de moles de aire húmedo**, $n = \frac{PV}{RT}$, presentes en la cámara. Se tiene en cuenta que $\Delta P = 5$ mb y $\Delta T = 0.5$ K.

$$\begin{aligned} \Delta n &= \sqrt{\left(\frac{\partial n}{\partial P}\right)^2 (\Delta P)^2 + \left(\frac{\partial n}{\partial V}\right)^2 (\Delta V)^2 + \left(\frac{\partial n}{\partial T}\right)^2 (\Delta T)^2} \\ &= \sqrt{\frac{1}{(RT)^2} \left[(V \Delta P)^2 + (P \Delta V)^2 + \left(\frac{PV}{T}\right)^2 (\Delta T)^2 \right]} \end{aligned}$$

- Error en el cálculo de los **flujos**.

Si los flujos vienen dados por $F = m \cdot n$; conociendo tanto el error de la pendiente m de los ajustes como el error en el número de moles de aire húmedo, n , el error en los flujos viene determinado por:

$$\Delta F = \sqrt{(n \Delta m)^2 + (m \Delta n)^2}$$

- Error en el cálculo del **WUE**.

$$\Delta WUE = \sqrt{\left(\frac{\Delta F_{CO_2}}{F_{H_2O}}\right)^2 + \frac{(F_{CO_2} \cdot \Delta F_{H_2O})^2}{(F_{H_2O})^4}}$$

7.2.4. Notas sobre el cálculo de la incertidumbre total de los flujos

Una vez calculada la incertidumbre en el flujo de cada réplica —que será, en general, distinta entre réplicas— resta hallar la incertidumbre en la medida final del flujo. Puesto que ya se tiene un error derivado del proceso de medida, no conviene tener en cuenta únicamente la desviación típica entre réplicas. Por lo tanto, para contabilizar ambas contribuciones, se opta por calcular la incertidumbre como

$$\Delta F = \sqrt{\left(\frac{1}{n} \sum_i^n \Delta F_i^2\right)^2 + \left(t_{n-1} \frac{\sigma_{n-1}}{\sqrt{n}}\right)^2}$$

7.3. Anexo C: bondad de los ajustes

Para determinar si los ajustes de mínimos cuadrados llevados a cabo como paso previo para el cálculo de los flujos describen la tendencia de los datos experimentales, se recurre al estadístico R^2 . En todos los casos presenta valores muy cercanos a 1, indicando que los ajustes se pueden considerar buenos.

7.4. Anexo D: programa desarrollado para el análisis de los datos

7.4.1. Selección de tramos y cálculo de la pendiente

```

1 import numpy as np
2 import pandas as pd
3 import matplotlib.pyplot as plt
4 from scipy.optimize import curve_fit
5 import os
6 import math
7 from matplotlib.ticker import FormatStrFormatter
8
9 # Función lineal
10 def linear_func(x, m, n):
11     return m * x + n
12
13 # Lista acumulativa de resultados
14 resultados = []
15
16
17 def redondear_significativas(x, cifras):
```

```

18     if x == 0:
19         return 0.0
20     orden = math.floor(math.log10(abs(x)))
21     factor = 10 ** (cifras - 1 - orden)
22     return round(x * factor + 1e-12) / factor # +1e-12 para evitar errores
        ↪ binarios
23
24
25 def redondear_arriba_significativas(x, cifras):
26     if x == 0:
27         return 0.0
28     orden = math.floor(math.log10(abs(x)))
29     factor = 10 ** (cifras - 1 - orden)
30     return math.ceil(x * factor) / factor
31
32 def obtener_primeras_significativas(x, cifras):
33     if x == 0:
34         return 0
35     orden = math.floor(math.log10(abs(x)))
36     factor = 10 ** (cifras - 1 - orden)
37     return int(abs(x) * factor)
38
39 def formatear_valor_con_error(valor, error):
40     if error == 0:
41         return f"{valor} ± 0"
42
43     # 1. Obtener primeras dos cifras significativas del error
44     primeras_dos = obtener_primeras_significativas(error, 2)
45
46     # 2. Determinar cifras significativas a usar
47     cifras = 2 if primeras_dos <= 24 else 1
48
49     # 3. Redondear el error con cifras seleccionadas
50     error_redondeado = redondear_arriba_significativas(error, cifras)
51
52     # 4. Verificar si redondeo a 1 cifra cambio el orden de magnitud
53     if cifras == 1:
54         orden_original = math.floor(math.log10(abs(error)))
55         orden_redondeado = math.floor(math.log10(abs(error_redondeado)))
56
57         if orden_redondeado > orden_original:
58             # Cambio de orden → mantener el valor redondeado, pero mostrar como 2
59             ↪ cifras significativas
60             cifras = 2
61             # NO volver a redondear desde el error original, usar el ya
62             ↪ redondeado
63             # Solo actualizar la variable de orden para el siguiente paso
64             orden_redondeado = math.floor(math.log10(abs(error_redondeado)))
65
66     # 5. Calcular número de decimales necesarios para mostrar cifras
67     ↪ significativas
68     decimales = max(0, cifras - 1 -
69     ↪ math.floor(math.log10(abs(error_redondeado))))
70
71     # 6. Redondear el valor con los mismos decimales

```

```

68     if decimales > 0:
69         valor_fmt = f"{round(valor, decimales):.{decimales}f}"
70         error_fmt = f"{error_redondeado:.{decimales}f}"
71     else:
72         factor = 10 ** math.floor(math.log10(abs(error_redondeado)))
73         valor_red = round(valor / factor) * factor
74         valor_fmt = f"{int(valor_red)}"
75         error_fmt = f"{int(error_redondeado)}"
76
77     return f"{valor_fmt} ± {error_fmt}"
78
79
80 def analizar_archivo(file_path):
81     df = pd.read_excel(file_path, skiprows=[1])
82     df = df.rename(columns={'Time': 'time', 'Date': 'date'})
83     df['time_sec'] = pd.to_datetime(df['time'], format='%H:%M:%S').dt.hour * 3600
84     ↵ + \
85         pd.to_datetime(df['time'], format='%H:%M:%S').dt.minute * 60
86     ↵ + \
87         pd.to_datetime(df['time'], format='%H:%M:%S').dt.second
88
89     fig, (ax1, ax2) = plt.subplots(2, 1, figsize=(10, 7), sharex=True)
90
91     ax1.plot(df['time_sec'], df['H2O'], label='H2O [%]', color='blue')
92     ax1.set_ylabel('H2O [%]')
93     ax1.grid(True)
94     ax1.legend()
95
96     ax2.plot(df['time_sec'], df['CO2'], label='CO2 [ppm]', color='red')
97     ax2.set_ylabel('CO2 [ppm]')
98     ax2.set_xlabel('Tiempo [s]')
99     ax2.grid(True)
100    ax2.legend()
101
102    fig.suptitle('Gráfica de H2O y CO2. Selecciona un tramo visualmente.')
103
104    plt.show()
105
106    # --- Selección manual del tramo ---
107    xmin = float(input("Ingresa tiempo inicial (xmin) en segundos: "))
108    xmax = float(input("Ingresa tiempo final (xmax) en segundos: "))
109
110    # Recorte del dataframe
111    mask = (df['time_sec'] >= xmin) & (df['time_sec'] <= xmax)
112    df_sel = df[mask]
113    x = df_sel['time_sec'].to_numpy()
114    y_h2o = df_sel['H2O'].to_numpy()
115    y_co2 = df_sel['CO2'].to_numpy()
116
117    # Para que grafique empezando en 0 segundos y no ajuste a todos los datos
118    x_rel = x - xmin
119
120    # Errores instrumentales (en unidades de y) -> especificaciones PICARRO
121    error_h2o = 0.003 # en fracción molar (%) -> 30 ppm
122    error_co2 = 0.07 # ppm -> 70 ppb

```

```

121
122
123     # Ajuste H2O con absolute_sigma=False (estadístico) -> así usa los residuos
    ↪ para escalar la covarianza -> si ponía True se propagaba el error
    ↪ instrumental a la pendiente, no realista con el  $r^2$ , errores
    ↪ sobredimensionados
124     pop_t_h2o, pcov_h2o = curve_fit(
125         linear_func, x_rel, y_h2o,
126         sigma=np.full_like(y_h2o, error_h2o),
127         absolute_sigma=False
128     )
129     m_h2o, n_h2o = pop_t_h2o
130     err_m_h2o_stat, err_n_h2o_stat = np.sqrt(np.diag(pcov_h2o)) # errores raíz
    ↪ matriz de covarianza
131
132     # Contribución instrumental a la incertidumbre de la pendiente
133     Sxx_h2o = np.sum((x_rel - np.mean(x_rel))**2)
134     err_m_h2o_instr = error_h2o / np.sqrt(Sxx_h2o) # Así se pasa a unidades de la
    ↪ pendiente para poder hacer raíz( $err_{ajuste}^2 + err_{instr}^2$ )
135     # Combinación cuadrática
136     err_m_h2o_total = np.sqrt(err_m_h2o_stat**2 + err_m_h2o_instr**2)
137
138     r2_h2o = 1 - np.sum((y_h2o - linear_func(x_rel, *pop_t_h2o))**2) / \
139         np.sum((y_h2o - np.mean(y_h2o))**2)
140
141     # Ajuste CO2 con absolute_sigma=False (estadístico)
142     pop_t_co2, pcov_co2 = curve_fit(
143         linear_func, x_rel, y_co2,
144         sigma=np.full_like(y_co2, error_co2),
145         absolute_sigma=False
146     )
147     m_co2, n_co2 = pop_t_co2
148     err_m_co2_stat, err_n_co2_stat = np.sqrt(np.diag(pcov_co2))
149
150     # Contribución instrumental a la incertidumbre de la pendiente
151     Sxx_co2 = np.sum((x_rel - np.mean(x_rel))**2)
152     err_m_co2_instr = error_co2 / np.sqrt(Sxx_co2)
153
154     # Combinación cuadrática
155     err_m_co2_total = np.sqrt(err_m_co2_stat**2 + err_m_co2_instr**2)
156
157     r2_co2 = 1 - np.sum((y_co2 - linear_func(x_rel, *pop_t_co2))**2) / \
158         np.sum((y_co2 - np.mean(y_co2))**2)
159
160
161     tipo = input("¿Qué tipo de proceso es este tramo? [f = fotosíntesis, r =
    ↪ respiración]: ").lower()
162     tipo_proceso = "fotosíntesis" if tipo == 'f' else "respiración"
163
164     planta = input("¿A qué planta corresponde la medida? [1 = roja, 2 = azul, 3 =
    ↪ nada]: ").lower() # aquí puedo escribir tmb las otras plantas
165
166     temp = input("Temperatura: ").lower()
167
168     presion = input("Presión: ").lower()

```

```

169
170 print("\n--- Resultados ---")
171 print(f"Presión {presion} mb")
172 print(f"Temperatura {temp} °C")
173 print(f"{tipo_proceso.upper()} entre {xmin:.1f} y {xmax:.1f} segundos")
174 print(f"H2O: pendiente = {m_h2o:.6f} ± {err_m_h2o_total:.6f}, R² =
↪ {r2_h2o:.4f}")
175 print(f"CO2: pendiente = {m_co2:.6f} ± {err_m_co2_total:.6f}, R² =
↪ {r2_co2:.4f}")
176 # Comprobación de los errores stat e instr
177 print(f"co2 error pendiente stat = {err_m_co2_stat:.6f}")
178 print(f"co2 error instrumental = {err_m_co2_instr:.6f}")
179 print(f"h2o error pendiente stat = {err_m_h2o_stat:.6f}")
180 print(f"h2o error instrumental = {err_m_h2o_instr:.6f}")
181
182 # flujos en df aparte cuando tenga todos los resultados para operar mejor
183 resultados.append({
184     'archivo': os.path.basename(file_path),
185     'planta': planta,
186     'presion': presion,
187     'temperatura': temp,
188     'tipo': tipo_proceso,
189     't_inicio': xmin,
190     't_fin': xmax,
191     'intervalo': xmax - xmin,
192     'm_H2O': m_h2o,
193     'error_m_H2O_stat': err_m_h2o_stat,
194     'error_m_H2O_instr': err_m_h2o_instr,
195     'error_m_H2O': err_m_h2o_total,
196     'n_H2O': n_h2o,
197     'error_n_H2O': err_n_h2o_stat,
198     'r2_H2O': r2_h2o,
199     'm_CO2': m_co2,
200     'error_m_CO2_stat': err_m_co2_stat,
201     'error_m_CO2_instr': err_m_co2_instr,
202     'error_m_CO2': err_m_co2_total,
203     'n_CO2': n_co2,
204     'error_n_CO2': err_n_co2_stat,
205     'r2_CO2': r2_co2
206 })
207
208 # --- FIGURA H2O ---
209 fig_h2o, ax_h2o = plt.subplots(figsize=(8, 5))
210 ax_h2o.errorbar(x_rel, y_h2o, yerr=error_h2o, fmt='o', color='blue',
↪ label='Datos H0')
211 ax_h2o.plot(x_rel, linear_func(x_rel, *popt_h2o), '-', color='orange',
212             label = fr'y = ({formatear_valor_con_error(m_h2o, err_m_h2o_total)})
↪ x + {formatear_valor_con_error(n_h2o, err_n_h2o_stat)}'
213 )
214 ax_h2o.text(0.10, 0.75, fr'$R^2$ = {r2_h2o:.3f}', transform=ax_h2o.transAxes,
↪ fontsize='14')
215 ax_h2o.set_xlim(-0.2, x_rel.max()+3)
216 ax_h2o.set_xlabel('Tiempo [s]', fontsize=26, labelpad = 13)
217 ax_h2o.set_ylabel(r'$\chi_{H_2O}$ [%]', fontsize=27, labelpad=20)
218 ax_h2o.legend(fontsize=13, facecolor = 'lavender', loc = 'upper left')

```

```

219 ax_h2o.grid(color='gray', linestyle='--', linewidth=0.5)
220 ax_h2o.tick_params(axis='both', labelsize=16)
221 ax_h2o.yaxis.set_major_formatter(FormatStrFormatter('%.2f'))
222
223
224 # Guardar
225 nombre_base = os.path.splitext(os.path.basename(file_path))[0] # extrae el
    ↪ nombre del archivo, y el [0] quita la extensión
226
227
    ↪ fig_h2o.savefig(f"/home/maria/geomet_python/tfm/graficastfm/{nombre_base}_H2O_{tipo}_p{pre
    ↪ dpi=300, bbox_inches='tight')
228 plt.close(fig_h2o)
229
230 # --- FIGURA CO2 ---
231 fig_co2, ax_co2 = plt.subplots(figsize=(8, 5))
232 ax_co2.errorbar(x_rel, y_co2, yerr=error_co2, fmt='o', color='red',
    ↪ label='Datos CO')
233 ax_co2.plot(x_rel, linear_func(x_rel, *popt_co2), '-', color='indigo',
234             label = fr'y = ({formatear_valor_con_error(m_co2, err_m_co2_total)})
    ↪ x + {formatear_valor_con_error(n_co2, err_n_co2_stat)})')
235 ax_co2.text(0.75, 0.75, fr'$R^2$ = {r2_co2:.3f}', transform=ax_co2.transAxes,
    ↪ fontsize='14')
236 ax_co2.set_xlim(-0.2, x_rel.max()+3)
237 ax_co2.set_xlabel('Tiempo [s]', fontsize=26, labelpad = 13)
238 ax_co2.set_ylabel(r'$\chi_{CO_2}$ [ppm]', fontsize=27, labelpad = 20)
239 ax_co2.legend(fontsize=13, facecolor='seashell', loc='upper right')
240 ax_co2.grid(color='gray', linestyle='--', linewidth=0.5)
241 ax_co2.tick_params(axis='both', labelsize=16)
242
243 # Guardar AÑADIR EN EL NOMBRE DE LA GRAFICA F O R PARA SABER SI ES
    ↪ FOTOSINTESIS O RESPIRACION Y QUE NO SE ME SOBREESCRIBA
244
    ↪ fig_co2.savefig(f"/home/maria/geomet_python/tfm/graficastfm/{nombre_base}_CO2_{tipo}_p{pre
    ↪ dpi=300, bbox_inches='tight')
245 plt.close(fig_co2)
246
247 plt.tight_layout()
248 plt.show()
249
250 # Guardar resultados
251
252 # Crear DataFrame con los nuevos resultados (lo que ya tienes)
253 df_nuevos_resultados = pd.DataFrame(resultados)
254
255 # Nombre del archivo donde guardarás todo
256 nombre_archivo = "resultados_tfm.csv"
257
258 # Si el archivo ya existe, lo cargamos y añadimos los nuevos resultados
259 if os.path.exists(nombre_archivo):
260     df_existente = pd.read_csv(nombre_archivo)
261     # Concatenamos resultados anteriores con los nuevos
262     df_resultados = pd.concat([df_existente, df_nuevos_resultados],
    ↪ ignore_index=True)
263     # Opcional: eliminar duplicados por archivo y planta, por ejemplo

```

```

264     df_resultados = df_resultados.drop_duplicates(subset=['archivo',
    ↪   'planta', 'tipo'], keep='last')
265 else:
266     # Si no existe, simplemente usamos los nuevos resultados
267     df_resultados = df_nuevos_resultados
268
269     # Guardamos el DataFrame combinado en el CSV
270     df_resultados.to_csv(nombre_archivo, index=False)
271

```

7.4.2. Cálculos previos a obtener las mediciones finales de flujos

```

1  # Hay que calcular el número de moles en la cámara para cada presión y
    ↪   temperatura  $n = PV/RT$ 
2  # y los errores de n y del flujo
3
4  # volumen de la camara (con planta):  $0.04851 \pm 0.00024 \text{ m}^3$ 
5  V = 0.04851          #  $\text{m}^3$ 
6  err_V = 0.00024
7
8  err_P = 500          # Pa
9
10 err_T = 0.5
11 R = 8.31447          # J / mol K
12
13 # hay que pasar los mb a Pa (multiplico por 100)
14
15 df_resultados['temperatura_K'] = df_resultados['temperatura'] + 273.15
16
17 df_resultados['n_moles'] = df_resultados['presion'] * 100 * V / (R *
    ↪   df_resultados['temperatura_K'])
18 df_resultados['error_n_moles'] = np.sqrt(((V*err_P)**2 +
    ↪   (df_resultados['presion'] * 100 * err_V)**2 + (df_resultados['presion'] * 100
    ↪   * V * err_T / df_resultados['temperatura_K'])**2
    ↪   )/(R**df_resultados['temperatura_K'])**2)
19
20 #  $n_{\text{moles}} = P * V / (R * T)$ 
21 #  $\text{err}_{n_{\text{moles}}} = \text{np.sqrt}(((V*err_P)**2 + (P * err_V)**2 + (P * V * err_T / T)**2$ 
    ↪    $) / (R*T)**2)$ 
22
23 # Cálculo de los flujos
24
25 # Flujo de CO2 en micromoles / segundo
26 df_resultados['F_CO2'] = df_resultados['m_CO2'] * df_resultados['n_moles']
27 df_resultados['error_F_CO2'] = np.sqrt((df_resultados['m_CO2'] *
    ↪   df_resultados['error_n_moles'])**2 + (df_resultados['error_m_CO2'] *
    ↪   df_resultados['n_moles'])**2)
28
29
30 # Flujo de H2O en milimoles / segundo
31 df_resultados['F_H2O'] = 10 * df_resultados['m_H2O'] * df_resultados['n_moles']
32 df_resultados['error_F_H2O'] = 10 * np.sqrt((df_resultados['m_H2O'] *
    ↪   df_resultados['error_n_moles'])**2 + (df_resultados['error_m_H2O'] *
    ↪   df_resultados['n_moles'])**2)

```

```

33
34 # Calculo también el % HR real y el % H2O teórico para ver fiabilidad de medidas
35
36 # Diccionario de e_s según la temperatura
37 tabla_es = {
38     15: 17.058,
39     20: 23.393,
40     25: 31.699,
41     30: 42.470,
42 }
43
44 # Crear columna con e_s en función de la temperatura
45 df_resultados['e_s'] = df_resultados['temperatura'].map(tabla_es)
46
47 HR_teo = 40.0 # la humedad relativa que teóricamente quiero tener
48
49 # Calcular el % de H2O teórico
50 df_resultados['%h2o_teo'] = df_resultados['e_s'] * HR_teo /
51     ↪ df_resultados['presion']
52
53 # Ahora calculo la HR real de la medida. Notar que n_H2O es el valor de %h2o
54     ↪ inicial (real), lo calculo con eso que aunque suba con la transpiracion en el
55     ↪ intervalo de medida, no sube tanto
56 df_resultados['HR_real'] = df_resultados['presion'] * df_resultados['n_H2O'] /
57     ↪ df_resultados['e_s']
58
59

```

7.4.3. Agrupación de réplicas y cálculo de WUE

```

1  import numpy as np
2  import pandas as pd
3  from scipy.stats import t
4
5  def calcular_flujos(df, alpha=0.05):
6      """
7      df: DataFrame con columnas
8          - 'archivo'
9          - 'temperatura'
10         - 'presion'
11         - 'intervalo'
12         - 'tipo'
13         - 'planta'
14         - 'F_CO2', 'error_F_CO2'
15         - 'F_H2O', 'error_F_H2O'
16
17         alpha: nivel de significancia (0.05 → 95% confianza)
18         """
19
20     results = []
21
22     # Agrupar por las variables comunes (sin planta)
23     for (pres, temp, tipo), grupo in df.groupby(
24         ["presion", "temperatura", "tipo"]
25     ):

```

```

26     n = len(grupo)
27
28     # --- CO2 ---
29     f_co2_vals = grupo["F_CO2"].values
30     err_co2_vals = grupo["error_F_CO2"].values
31     f_co2_mean = np.mean(f_co2_vals)
32
33     # Error por replicación (con t-Student)
34     if n > 1:
35         s_co2 = np.std(f_co2_vals, ddof=1)
36         t_crit = t.ppf(1 - alpha/2, df=n-1)
37         err_rep_co2 = (s_co2 / np.sqrt(n)) * t_crit
38     else:
39         # Si solo hay una réplica, inflo el error estadístico para que no sea
40         # ↪ menor al de la dispersión
41         inflador = 3.0 # ajustable
42         err_rep_co2 = inflador * np.sqrt(np.mean(err_co2_vals**2))
43
44     # Error stat combinado (RMS)
45     err_stat_co2 = np.sqrt(np.mean(err_co2_vals**2))
46
47     # Error total
48     err_f_co2 = np.sqrt(err_stat_co2**2 + err_rep_co2**2)
49
50     # --- H2O ---
51     f_h2o_vals = grupo["F_H2O"].values
52     err_h2o_vals = grupo["error_F_H2O"].values
53     f_h2o_mean = np.mean(f_h2o_vals)
54
55     if n > 1:
56         s_h2o = np.std(f_h2o_vals, ddof=1)
57         err_rep_h2o = (s_h2o / np.sqrt(n)) * t_crit
58     else:
59         inflador = 3.0
60         err_rep_h2o = inflador * np.sqrt(np.mean(err_h2o_vals**2))
61
62
63     err_stat_h2o = np.sqrt(np.mean(err_h2o_vals**2))
64     err_f_h2o = np.sqrt(err_stat_h2o**2 + err_rep_h2o**2)
65
66
67     results.append({
68         "presion": pres,
69         "temperatura": temp,
70         "tipo": tipo,
71         "f_co2": f_co2_mean,
72         "err_f_co2": err_f_co2,
73         "Erel_co2": 100 * err_f_co2 / f_co2_mean,
74         "err_stat_co2": err_stat_co2,
75         "err_rep_co2": err_rep_co2,
76         "f_h2o": f_h2o_mean,
77         "err_f_h2o": err_f_h2o,
78         "Erel_h2o": 100 * err_f_h2o / f_h2o_mean,
79         "err_stat_h2o": err_stat_h2o,

```

```
80     "err_rep_h2o": err_rep_h2o,  
81     "f_co2ABS": np.abs(f_co2_mean),  
82     "err_f_co2ABS": np.abs(err_f_co2),  
83     "n_replicas": n,  
84     "WUE": np.abs(f_co2_mean) / f_h2o_mean if f_h2o_mean != 0 else  
      ↪ np.nan,  
85     "err_WUE": np.sqrt((err_f_co2 / f_h2o_mean) ** 2 + ((err_f_h2o *  
      ↪ f_co2_mean) ** 2) / (f_h2o_mean ** 4)) if f_h2o_mean != 0 else  
      ↪ np.nan  
86 })  
87  
88  
89     df_flujos = pd.DataFrame(results)  
90     return df_flujos  
91  
92     # Ejemplo de uso:  
93     # df_flujos = calcular_flujos(df_resultados)  
94     # print(df_flujos)
```

Referencias

- Amiston, S. (2022). *Manual de usuario y mantenimiento-Amiston CH-CC21*, 1st ed. v.a.2 edition.
- Berden, G., Peeters, R., and Meijer, G. (2000). Cavity ring-down spectroscopy: Experimental schemes and applications. *International Reviews in Physical Chemistry*, 19(4):565–607.
- Bresson, C. C., Kowalski, A. S., Kremer, A., and Delzon, S. (2009). Evidence of altitudinal increase in photosynthetic capacity: gas exchange measurements at ambient and constant CO_2 partial pressures. *Annals of Forest Science*, 66:505.
- Cho, R. (2022). How climate change will affect plants. *Columbia Climate School – State of the Planet*.
- Damour, G., Simonneau, T., Cochard, H., and Urban, L. (2010). An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant, cell & environment*, 33(9):1419–1438.
- De Kauwe, M. G., Medlyn, B. E., Pitman, A. J., Drake, J. E., Ukkola, A., Griebel, A., Pendall, E., Prober, S., and Roderick, M. (2019). Examining the evidence for decoupling between photosynthesis and transpiration during heat extremes. *Biogeosciences*, 16:903–916.
- Edwards, T. L., Emori, S., Engelbrecht, F., Eyring, V., Forster, P., Fox-Kemper, B., Fuzzi, S., Fyfe, J. C., Gillett, N. P., Golledge, N. R., Gomis, M. I., Gutowski, W. J., and ... (2021). Ipcc AR6 WGI – frequently asked questions (chapter 5). PDF document, IPCC Working Group I Contribution to the Sixth Assessment Report. Accessed from IPCC website FAQs.
- Friedlingstein, P., O’Sullivan, M., Jones, M. W., Andrew, R. M., Hauck, J., Landschützer, P., Le Quéré, C., Li, H., Luijkx, I. T., Olsen, A., Peters, G. P., Pongratz, J., Schwingshackl, C., Sitch, S., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Alin, S. R., and ... Zeng, J. (2025). Global Carbon Budget 2024. *Earth System Science Data*, 17(3):965–1039.
- Gale, J. (1972). Availability of carbon dioxide for photosynthesis at high altitudes: theoretical considerations. *Ecology*, 53(3):494–497.
- Gu, L. (2013). An eddy covariance theory of using O_2 to CO_2 exchange ratio to constrain measurements of net ecosystem exchange of any gas species. *Agricultural and Forest Meteorology*, 176:104–110.
- Hanson, D. T., Stutz, S. S., and Boyer, J. S. (2016). Why small fluxes matter: the case and approaches for improving measurements of photosynthesis and (photo)respiration. *Journal of Experimental Botany*, 67(10):3027–3039.
- Harvey, A. H. (1998). Thermodynamic properties of water: Tabulation from the iapws formulation 1995 for the thermodynamic properties of ordinary water substance for general and scientific use. Nist interagency report (nistir 5078), National Institute of Standards and Technology. Incluye la Tabla 1: Saturation (Temperature).

- Kowalski, A. S. (2017). The boundary condition for vertical velocity and its interdependence with surface gas exchange. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 17(13):8177–8187.
- Kowalski, A. S. (2025). An elucidatory model of oxygen's partial pressure inside substomatal cavities. *Biogeosciences*, 22(3):785–789.
- Kreith, F., Boehm, R., Raithby, G., Hollands, K., Suryanarayana, N., Modest, M., Carey, V., Chen, J., Lior, N., Shah, R., et al. (2000). Heat and mass transfer handbook.
- Lemmon, E. W., Bell, I. H., Huber, M. L., and McLinden, M. O. (2018). *Thermophysical Properties of Fluid Systems*. Gaithersburg MD, 20899. obtenido 23 junio 2023.
- Medlyn, B. E. et al. (2017). How do leaf and ecosystem measures of water-use efficiency compare? *New Phytologist*. Comparative analysis of WUE across leaf, isotope and ecosystem scales.
- Moss, D. N. and Rawlins, S. L. (1963). Concentration of carbon dioxide inside leaves. *Nature*, 197(4874):1320–1321.
- Nobel, P. S. (2009). *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Academic Press, San Diego, CA, 4 edition.
- Parkhurst, D. F. (1994). Diffusion of CO_2 and other gases inside leaves. *New phytologist*, 126(3):449–479.
- Picarro Inc. (2023). *Picarro G2301 Gas Concentration Analyzer Datasheet*. Accessed: 2025-08-02.
- Smith, W. and Donahue, U. (1991). Is photosynthesis suppressed at higher elevations due to low CO_2 partial pressure? *The Free Library (reproduced) / original citation*.
- S&P Sistemas de Ventilación SLU (2024). Carta psicrométrica: humedad absoluta, específica y relativa. Imagen en el blog “Humedad relativa, específica y absoluta”. Accedido el 5 de septiembre de 2025.
- Suni, T., Rinne, J., Reissell, A., Altimir, N., Keronen, P., Rannik, U., Maso, M., Kulmala, M., and Vesala, T. (2003). Long-term measurements of surface fluxes above a Scots pine forest in Hyytiälä, southern Finland, 1996–2001. *Boreal Environment Research*, 8(4):287–302.
- Van Pelt, A. (2008). Real-time atmospheric monitoring of stable isotopes and trace greenhouse gases. *International Environmental Technology*. Originally Published in International Environmental Technology January/February 2008.
- Vilà-Guerau de Arellano, J., Dewar, R., Faassen, K. A. P., Hölttä, T., de Kok, R., Lujckx, I. T., and Vesala, T. (2025). Technical note: New insights into stomatal oxygen transport viewed as a multicomponent diffusion process. *EGU sphere (preprint)*.
- Walker, A. P., De Kauwe, M. G., Bastos, A., Belmecheri, S., Georgiou, K., Keeling, R. F., McMahon, S. M., Medlyn, B. E., Moore, D. J., Norby, R. J., et al. (2021). Integrating the evidence for a terrestrial carbon sink caused by increasing atmospheric CO_2 . *New phytologist*, 229(5):2413–2445.

- Willmer, C. and Fricker, M. (1996). *Stomata*, volume 2. Springer Science & Business Media.
- Çengel, Y. A. and Boles, M. A. (2011). *Thermodynamics: An Engineering Approach*. McGraw-Hill, Boston, 7th edition.