



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**ESTUDIO ECOFISIOLÓGICO DEL ARAZA (*Eugenia stipitata* Mc
Vaugh) BAJO MODELOS DE PRODUCCIÓN PREDOMINANTES EN
PAISAJES DE LA AMAZONIA NORTE Y OCCIDENTAL
COLOMBIANA**

JAIME ALBERTO BARRERA GARCÍA

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Bogotá D. C., Colombia
2013

**ESTUDIO ECOFISIOLÓGICO DEL ARAZÁ (*Eugenia stipitata* Mc
Vaugh) BAJO MODELOS DE PRODUCCIÓN PREDOMINANTES EN
PAISAJES DE LA AMAZONIA NORTE Y OCCIDENTAL
COLOMBIANA**

JAIME ALBERTO BARRERA GARCÍA

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de: **Doctor en
Ciencias Biología**

Directora:

PhD. LUZ MARINA MELGAREJO MUÑOZ

Línea de Investigación:

Biodiversidad y Conservación de recursos

Grupo de Investigación:

Fisiología de las adaptaciones y estrés en plantas y microorganismos

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Bogotá D. C., Colombia

2013

Dedicatoria

A Dios

A mi familia

A mis hijos Christian y Paula

Porque son mi mayor obra

Agradecimientos

El autor expresa sus agradecimientos a:

Al departamento de Biología de la Facultad de Ciencias y a la Universidad Nacional de Colombia por acogerme en su campus y formarme de manera integral.

Al fondo de becas Crédito condenable del Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación Colciencias- por su apoyo financiero para adelantar los estudios de doctorado en el país.

.Al Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas-Sinchi- por ser la entidad que me acoge en mi formación laboral y profesional y apoyar el desarrollo en la región del presente estudio.

Al Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural y al Ministerio del Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible de la Republica de Colombia por las convocatorias de proyectos que dieron apoyo financiero a este trabajo.

A la Dra. Luz Marina Melgarejo Muñoz por su acertada dirección y tutoría durante el desarrollo del proceso de formación doctoral.

Al profesor Nigel Warmick de la Universidad de New England, Armidale, AU. Por su consejo y revisión de datos y al Señor Alec Downey de ICT, AU, por su apoyo y amistad.

A la Dra. Luz Marina Mantilla Cárdenas Directora General del Instituto Sinchi y a la Dra. Rosario Piñeres Vergara Subdirectora Administrativa y Financiera por su apoyo.

A la Dra. María Soledad Hernández por su apoyo, esfuerzo y permanente motivación para culminar este proceso de formación.

A las Ingenieras Marcela Carrillo y Juliana Cardona del Instituto Sinchi por su apoyo en el laboratorio de análisis.

Al Dr. Mauricio Zubieta, coordinador sede Guaviare y al Dr. Carlos Hernando Rodríguez coordinador sede Florencia por su amable gestión durante la etapa de campo del presente estudio.

A las ingenieras Ángela García y Diana Guerrero y al MSc Diego Caicedo por su apoyo en la fase de campo.

A los productores Aníbal Gómez y Alberto Rodríguez en el departamento del Caquetá y Felisa Mora, Carmen Castro y Pablo Ortiz en el departamento del Guaviare por acogerme en su predio y permitir el desarrollo de este trabajo.

Resumen

Desde una perspectiva ecofisiológica, el análisis de la interacción de las plantas con los factores ambientales es fundamental para comprender la distribución de las especies en los diferentes ecosistemas; por esta razón este trabajo considera la importancia de abordar el estudio en arbustos de la especie *E. stipitata* según los gradientes fisiográficos propios de la Amazonia Colombiana, considerando las relaciones ecofisiológicas y la respuesta de 5 morfotipos de la misma a los ambientes fisiográficos y cómo estas interacciones influyen la expresión de la plasticidad fenotípica, analiza además los sucesos fenológicos de los morfotipos como un mecanismo válido para determinar la respuesta vegetal a los gradientes ambientales propios de la región y los rasgos específicos de la relación fuente/demanda como un proceso fisiológico que es fuertemente influenciado por el medio ambiente. Haciendo uso de herramientas y métodos propios de la Ecofisiología, se determinan variables de respuesta asociadas al intercambio gaseoso de las hojas, la fluorescencia de la clorofila, las relaciones hídricas entre suelo, planta y atmósfera, porcentaje de intensidad de fenómenos fenológicos, y caracteres bioquímicos en hojas y frutos. Los resultados muestran que las variables del intercambio gaseoso se ven muy influenciadas por el ambiente, siendo más afectados la tasa de fotosíntesis (A), la tasa de transpiración (E), y la Conductancia estomática (g_s) por variables ambientales como son el Déficit de Presión de Vapor (DPV) y la intensidad de la PAR. Los cursos diarios de fluorescencia de la clorofila reflejan un mecanismo regulador de la disipación de la energía térmica que permite a estas plantas hacer frente a los períodos de luz de alta intensidad, en especial durante la época seca. Los valores más negativos de potencial hídrico principalmente alrededor del mediodía en todos los casos indican un estrés por déficit hídrico moderado observado durante la época seca que coincide con procesos de fotoinhibición reversible. Entre los morfotipos el mejor desempeño fisiológico lo exhiben el morfotipo aperado del Guaviare y/o tipo peruano del Caquetá seguido de los morfotipos de mayor tamaño en los dos

departamentos. El análisis de la fenología por morfotipo, muestra que cada uno presenta patrones fenológicos particulares, que no coinciden con un patrón general; afectado principalmente por la irradiancia y la temperatura. En hojas fuente hacia el estado dos de crecimiento de frutos se observó mejor desempeño fisiológico donde la demanda de fotosintatos es mayor y donde cada morfotipo presenta unas características propias en respuesta a las condiciones del medio. Los metabolitos primarios tales como azúcares y ácidos de los frutos de morfotipos de *E. stipitata* durante su desarrollo permitieron encontrar diferencias marcadas entre cada uno de ellos y entre un mismo morfotipo cultivado en diferentes ambientes. Los factores climáticos que más afectan la calidad del fruto son la humedad relativa y el consecuente efecto del DPV y las diferencias de temperatura entre el día y la noche. Finalmente se determinó que en condiciones favorables de Vega del Río (VR), Terraza Alta (TA) y Terraza Baja (TB) se observó el síndrome de resistencia al estrés, determinado por una respuesta plástica al déficit hídrico de la estación seca, mientras que en Tierra Firme (TF) las respuestas fueron más adaptativas.

Palabras Clave: Ecofisiología, Plasticidad, déficit hídrico, fenología, relación fuente/demanda, Fotosíntesis

Abstract

From an ecophysiological perspective, the analysis of the interaction of plants with environmental factors is critical to understanding the distribution of species in different ecosystems; therefore this document considers the importance of addressing the study of stress in plants of *E. stipitata* themselves as physiographic gradients of the Colombian Amazon, considering ecophysiological relations and response of 5 morphotypes of this specie in physiographic environments and how these interactions influence the expression of phenotypic plasticity. The process analyzes the phenological behavior as a valid mechanism to determine the plant response to environmental gradients from the region and the specific features of the source / sink as a physiological process that can be influenced by the environment. Using tools and methods of the Ecophysiology, the study determine variables associated gas exchange of leaves, chlorophyll fluorescence, water relations between soil, plant, and atmosphere, intensity percentage of phenological phenomena, and biochemical features in leaves and fruits. The results show that the gas exchange variables are significantly influenced by the environment, being more affected the rate of photosynthesis (A), transpiration rate (E), and stomatal conductance (gs) by environmental variables such as the VPD and the intensity of PAR. The daily courses of chlorophyll fluorescence reflect a regulatory mechanism for the dissipation of thermal energy that allows these plants to cope with periods of high intensity light, especially during the dry season. The low water potential values mainly around noon in all cases indicate a moderate water stress during the dry season that coincides with reversible photoinhibition processes. Among morphotypes, the best performance was exhibit by the Aperado (AP) morphotype from Guaviare or the Peru, morphoptype from Caquetá performance was observed followed by other larger morphotypes in the two departments. Analysis of the phenology shows that each individual morphotype has phenological patterns that do not match a general pattern mainly affected by solar irradiation and temperature. In source leaves to the state two of fruit growth better physiological

where photosynthate demand is higher and each morphotype presents some characteristics in response to environmental conditions. The primary metabolites such as sugars and acids of the fruits of morphotypes of *E. stipitata* during development allowed finding marked differences between each of them and between the same morphotype growing in different culture environments. Climatic factors that affect quality fruit are relative humidity and the consequent effect of VPD and temperature differences between day and night. Finally it was found that under favorable conditions like Vega del Rio (VR), Terraza Alta (TA) and Terraza Baja (TB), stress resistance syndrome was observed, which was determined by a plastic response to water stress in the dry season, while on the Tierra Firme (TF) were more adaptive responses were founded.

Key Words: Ecophysiology, plasticity, water stress, phenology, source/sink relations, photosynthesis, chlorophyll Fluorescence.

1. Tabla de contenido	
Resumen	5
Abstract	7
Lista de símbolos y abreviaturas	21
<i>Introducción</i>	23
1. Capítulo 1. Revisión de literatura	26
1.1. Diversidad Biológica	26
1.2. El estrés en vegetales	28
1.3. Relevancia del estudio del estrés en plantas.....	31
1.4. Plasticidad fenotípica.....	32
1.5. Fenología y condiciones ambientales.....	34
1.6. Desarrollo reproductivo y variabilidad ambiental	35
1.7. Especies subutilizadas	38
1.7.1. Historia y Origen de <i>Eugenia stipitata</i>	41
1.7.2. Planta.....	43
1.7.3. Factores climáticos en el cultivo del arazá.....	44
1.7.4. Suelos.....	44
1.7.5. Cosecha.....	45
1.7.6. Usos.....	45
1.7.7. Importancia socioeconómica	48
<i>Literatura citada</i>	50
Objetivos.....	57
2. Capítulo 2. Aspectos ecofisiológicos y de plasticidad fenotípica de <i>Eugenia stipitata</i> durante la etapa de producción en cuatro unidades de paisaje de la amazonia colombiana	58
Resumen	58
Abstract	59
<i>Introducción</i>	60
Ecofisiología, microclima y plasticidad	60
2.2. Materiales y métodos	63

Amazonia nororiental, departamento del Guaviare	64
Amazonia occidental, departamento del Caquetá	67
2.2.1. Descripción del área de estudio	69
2.2.2. Geomorfología y suelos	70
2.2.3. Descripción del material vegetal.....	73
2.2.4. Determinación de la respuesta fotosintética al flujo fotónico (Curvas de respuesta a la luz).	78
2.2.5. Intercambio de gases	79
2.2.6. Potencial hídrico de la planta	81
2.2.7. Variables microclimáticas.....	82
2.2.8. Medición del potencial hídrico del suelo.....	83
2.2.9. Medición de fluorescencia de la clorofila.....	84
2.2.10. Medición de la radiación	86
2.2.11. Determinación del contenido de clorofila.	87
2.2.12. Cálculo del índice de plasticidad.....	89
2.2.13. Análisis estadístico	90
2.3. Resultados y discusión.....	91
2.3.1. Cursos diarios estacionales de variables microclimáticas, intercambio de gases, fluorescencia de la clorofila y relaciones hídricas	91
2.3.2. Respuestas fotosintéticas a la luz	96
2.3.3. Intercambio de gases	102
2.3.4. Fluorescencia de la clorofila.....	122
2.3.5. Potencial Hídrico	139
2.3.6. Plasticidad fenotípica	148
Conclusiones.....	155
Literatura citada.....	159
3. Capítulo 3. Fenología, Relación Fuente/Demanda y variabilidad ambiental de <i>E. stipitata</i> en cuatro paisajes de la Amazonia Colombiana	178
Resumen	178
Abstract.....	179

<i>Introducción</i>	179
3. 2. <i>Materiales y métodos</i>	183
3. 2. 3. Determinaciones ecofisiológicas	187
3. 2. 4. Determinaciones bioquímicas	188
3.2.5. Análisis estadístico	191
3. 3. Resultados y Discusión	192
3. 3. 1. Fenología y condiciones ambientales.....	192
3. 3. 2. Análisis ecofisiológico en hoja y bioquímico en frutos de arazá (<i>Eugenia stipitata</i>) bajo condiciones de producción en la amazonia colombiana	202
Conclusiones	227
<i>Literatura citada</i>	231
4. Conclusiones finales	240
<i>Literatura citada</i>	246
5. Productos académicos	249
Anexos A	250

Lista de tablas

Tabla 1-1:	Características Organolépticas de la pulpa de <i>E. stipitata</i> subsp. <i>sororia</i>	42
Tabla 1-2:	Caracterización físico-química del fruto de <i>E. stipitata</i> Subsp. <i>sororia</i> del piedemonte amazónico en estado maduro	46
Tabla 2-1:	Frutos de Morfotipos de <i>E. stipitata</i> subespecie <i>sororia</i> identificados para el presente estudio: Brasileiro y Peruano en terrazas altas y bajas de Caquetá, Grande, Aperado y Pequeño en tierra firme y/o vega del río en Guaviare .	74
Tabla 2-2:	Unidades y morfotipos encontrados para el presente estudio	76
Tabla 2-3:	Características de las fincas en estudio.....	77
Tabla 2-4:	Tabla de contraste de los efectos de los morfotipos y las localidades por separado.	90
Tabla 2-5:	Características generales de los suelos donde se identificaron morfotipos de <i>E. stipitata</i> según la unidad de paisaje.....	92
Tabla 2-6:	Parámetros fotosintéticos a nivel de la hoja: Tasa de fotosíntesis a nivel de la hoja (90% Amax, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de CO_2), producción aparente de quantum (Aqe ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de CO_2)/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de fotones), punto de compensación de luz (PCL, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de fotones), punto de saturación de luz (PSL, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de fotones) mostrados para los arbustos de morfotipos de <i>Eugenia stipitata</i> bajo 4 diferentes paisajes. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB), Tierra firme (TF) y Vega del río (VR). Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP).....	98
Tabla 2-7:	Valores medios \pm SE de IAF y fPARi en morfotipos de <i>E. stipitata</i> , en cuatro localidades de la Amazonia durante dos épocas de muestreo. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB), Tierra firme (TF) y Vega del río (VR). Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP).n=14	101
Tabla 2-8:	Análisis de varianza para las variables de intercambio gaseoso en la evaluación de morfotipos de <i>E. stipitata</i> . Concentración interna de CO_2 (C_i), Transpiración (E), Conductancia estomática (gs), Temperatura de la hoja (T^0) y Tasa de asimilación (A).	105
Tabla 2-9:	Test de contrastes de los efectos de la localidad y el morfotipo sobre las variables del intercambio gaseoso en <i>E stipitata</i> . Tasa de Asimilación neta (A), Transpiración (E), Conductancia estomática (gs), Concentración interna de CO_2 (C_i), Temperatura de la hoja (T^0) y Eficiencia extrínseca del uso del agua (EUA).....	106

Tabla 2-10. Regresión paso a paso de variables ambientales que afectan la Tasa de Asimilación (A) y la Concentración interna de CO ₂ (Ci) en arbustos de <i>E. stipitata</i> . Los valores corresponden al valor de P (significancia).....	112
Tabla 2-11: Análisis de varianza para las variables de fluorescencia de la clorofila en la evaluación de morfotipos de <i>E. stipitata</i> . Tasa de transferencia de electrones (ETR), Disipación No radiactiva (NPQ), apagamiento fotoquímico (qP), eficiencia cuántica del fotosistema II (Φ_{PSII}).....	124
Tabla 2-12: Test de contrastes de los efectos de la localidad y el morfotipo sobre las variables del intercambio gaseoso en <i>E. stipitata</i> . Tasa de transferencia de electrones (ETR), Disipación No radioactiva (NPQ), apagamiento fotoquímico (qP), eficiencia cuántica del fotosistema II (Φ_{PSII}).....	126
Tabla 2-13: Efecto de la época sobre el contenido de pigmentos de morfotipos de <i>E. stipitata</i> Brasilerio (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Valores representan promedios \pm el error estándar de medias (SE).	134
Tabla 2-14: Análisis de varianza para las variables de relación de fluorescencia de la clorofila y contenido de clorofilas y carotenoides en la evaluación de morfotipos de <i>E. stipitata</i>	135
Tabla 2-15: Test de contrastes de los efectos de la localidad y el morfotipo sobre las variables contenido de pigmentos en <i>E. stipitata</i>	136
Tabla 2-16: Análisis de varianza para el potencial hídrico del tallo en la evaluación de morfotipos de <i>E. stipitata</i>	140
Tabla 2-17: Análisis de varianza para el potencial hídrico del suelo en la evaluación de morfotipos de <i>E. stipitata</i>	140
Tabla 2-18: Test de contrastes de los efectos de la localidad y el morfotipo sobre los potenciales hídricos en <i>E. stipitata</i>	141
Tabla 3-1: Estados seleccionados para el seguimiento fenológico de la especie arazá (<i>Eugenia stipitata</i>).	185
Tabla 3-2: Escala de Fournier utilizada en las evaluaciones fenológicas de arazá (<i>Eugenia stipitata</i>).	185
Tabla 3-3 Diferencial de Temperatura entre el día y la noche para cada unidad fisiográfica en estudio.	194
Tabla 3-4: Diámetros longitudinal y Transversal de los morfotipos de <i>E. stipitata</i> en los estados uno (1), dos (2) y tres (3) de desarrollo en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB) en Caquetá y Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasilerio (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP). SE= Error estándar de medias. N=10.....	202

Tabla 3-5: Análisis de varianza para los parámetros fisiológicos en hojas de morfotipos de <i>E. stipitata</i>	204
Tabla 3-6: Análisis de varianza para los contenidos de azúcares en hojas y frutos de morfotipos de <i>E. stipitata</i>	215
Tabla 3-7: Análisis de varianza para los contenidos de ácidos orgánicos en hojas y frutos de morfotipos de <i>E. stipitata</i>	222
Tabla 3-8: Análisis de varianza para los contenidos de clorofilas en hojas de morfotipos de <i>E. stipitata</i>	226

Lista de figuras

Figura 2-1: Área de estudio donde se identificaron los paisajes sobre los cuales se asentaban las unidades de producción de <i>E. stipitata</i> subsp <i>sororia</i> seleccionadas.	70
Figura 2-2: Unidades fisiográficas de Vega del Rio, (izquierda) y tierra firme (derecha en el departamento del Guaviare.	71
Figura 2-3: Paisaje de terraza alta (izquierda) y baja (derecha) en el Caquetá. Municipio de Albania.	72
Figura 2-4: Instalación en campo del psicrómetro de tallo PSY-1 en arbustos de <i>E. stipitata</i>	82
Figura 2-5: Curvas de respuesta a la luz de morfotipos de arbustos de <i>E. stipitata</i> medidos en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB), Tierra firme (TF) y Vega del río (VR). Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande, (GR) Pequeño (PQ) y Aperado (AP). Las curvas de luz fueron ajustadas por regresión no lineal, usando la ecuación de Mitscherlich. (Barrera <i>et al.</i> , 2012). Cada valor representa la media±error estándar estimadas con la ecuación n=6 hojas.	97
Figura 2-6: Curso diario de la temperatura (°C) y la Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR) en las unidades fisiográficas de vega del río (a), Tierra firme (b) y terrazas bajas y altas (c) durante las épocas seca (izquierda) y húmeda (derecha) en el día de determinación del curso diario.	103
Figura 2-7: Curso diario del Déficit de presión de vapor (DVP) en las unidades fisiográficas de vega del río, Tierra firme y terrazas bajas y altas durante las épocas seca (izquierda) y húmeda (derecha) en el día de determinación del curso diario.	104
Figura 2-8. Curso diario de Eficiencia en el uso del agua (EUA) de los morfotipos de <i>E. stipitata</i> Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE).	107
Figura 2-9: Curso diario de Tasa de asimilación neta o fotosíntesis neta (A) de los morfotipos de <i>E. stipitata</i> Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE).	108
Figura 2-10: Matriz de correlaciones entre las variables asociadas al intercambio gaseoso (Tasa de asimilación neta (A), Concentración interna de CO ₂	

(Ci), Transpiración (E), Eficiencia extrínseca en el uso del agua (EUA), y variables climáticas (Humedad Relativa (HR), Temperatura (Temp), Radiación fotosintética Activa (PAR) y Radiación solar (Rad Solar) en arbustos de *E. stipitata*. n=125 .111

Figura 2-11: Curso diario de Tasa de transpiración (E) de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE) 113

Figura 2-12: Curso diario de Conductancia estomática (gs) de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE). 115

Figura 2-13. Relación entre la conductancia estomática (gs) y la diferencia de presión de vapor (DPV) para *E. stipitata*..... 117

Figura 2-14: Curso diario de la Temperatura de la hoja (T^o) de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE) 119

Figura 2-15: Curso diario de la Tasa de transferencia de electrones (ETR) de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE) 125

Figura 2-16. Cursos diarios de Radiación fotosintética activa (PAR) en las épocas húmeda (izquierda) y seca (derecha). 127

Figura 2-17: Matriz de correlaciones entre parámetros asociados a la fluorescencia de la clorofila (Tasa de transferencia de electrones (ETR), Disipación No radioactiva (NPQ), apagamiento fotoquímico (qP), eficiencia cuántica del fotosistema II (Φ_{PSII}) y climáticas (Humedad Relativa (HR), Radiación fotosintética activa (PAR), Temperatura (Temp), Radiación Solar (Rad Solar)) La ETR, la HR y la PAR sufrieron transformación logarítmica para mejor ajuste (ETRlog; HRlog; PARlog). 128

Figura 2-18: Curso diario del rendimiento cuántico del fotosistema II (Φ_{PSII}) de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE). 129

- Figura 2-19:** Curso diario del Apagamiento fotoquímico (qP) de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE) 130
- Figura 2-20:** Curso diario de la disipación no radioactiva (NPQ) de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE) 131
- Figura 2-21:** Valores de relación Fv/Fm de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda y seca. Las barras corresponden al error estándar de medias (SE)..... 137
- Figura 2-22:** Curso diario del potencial hídrico del tallo, suelo y atmósfera de los morfotipos de *E. stipitata* Grande (GR) izquierda y Aperado (AP) derecha, en unidad fisiográfica de Vega del río (VR), durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE) 142
- Figura 2-23:** Curso diario del potencial hídrico del tallo, suelo y atmósfera de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR) izquierda y Peruano (PR) derecha, en unidad fisiográfica de Terraza baja (TB), durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE) 143
- Figura 2-24:** Curso diario del potencial hídrico del tallo, suelo y atmosfera de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR) izquierda y Peruano (PR) derecha, en unidad fisiográfica de Terraza alta (TA), durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias 144
- Figura 2-25:** Curso diario del potencial hídrico del tallo, suelo y atmósfera de los morfotipos de *E. stipitata* Grande (GR) y Pequeño (PQ) en unidad fisiográfica de Tierra firme (TF), durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE) 145
- Figura 2-26:** Valores de RDPIs (Relative Distance Plasticity Index) para el efecto época (déficit hídrico) de distintas variables fisiológicas (Tasa de Asimilación neta (A), Transpiración (E), Conductancia estomática (gs), Concentración interna de CO₂ (Ci), Temperatura de la hoja (T^o), Tasa de transferencia de electrones (ETR), Disipación No radiactiva (NPQ), apagamiento fotoquímico (qP), eficiencia cuántica del fotosistema II (PSII). potencial hídrico del tallo (P_{tallo}) y potencial hídrico del suelo (P_{suelo}), Índice de Área Foliar (IAF), Fracción de radiación interceptada (PAR), para las morfositos estudiados de *E.*

stipitata. Brasilero (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) 149

Figura 2-27: Análisis de componentes principales para el efecto época sobre distintas variables fisiológicas (Tasa de Asimilación neta (A), Transpiración (E), Conductancia estomática (gs), Concentración interna de CO₂ (Ci), Temperatura de la hoja (T^o), Tasa de transferencia de electrones (ETR), Disipación No radiactiva (NPQ), apagamiento fotoquímico (qP), eficiencia cuántica del fotosistema II (PSII), potencial hídrico del tallo (P_{tallo}) y potencial hídrico del suelo (P_{suelo}), Índice de Área Foliar (IAF), Fracción de radiación interceptada (fPAR_i), para las morfositios estudiados de *E. stipitata*. En círculo verde los morfositios agrupados durante la época húmeda (Terraza alta (TA), Terraza baja (TB), Tierra firme (TF) y Vega del río (VR)), el número 2 marca la estación húmeda, en negro las agrupaciones en época seca. Los morfotipos corresponden a Brasilero (BR), Peruano (PR), Grande, (GR) Pequeño (PQ) y Aperado (AP) 152

Figura 3-1: Hojas fuente seleccionadas para registro de variables fisiológicas en frutos en diversos estados de crecimiento 187

Figura 3-2: Comportamiento de la precipitación total mensual (mm) y la temperatura media mensual (°C) en Albania, Caquetá (Arriba-derecha), San José del Guaviare Tierra firme (Arriba-izquierda), Vega del río (Abajo-izquierda) y Brillo solar (has/mes) en las 4 unidades fisiográficas (abajo derecha) año 2010. Fuente de datos: IDEAM y micro estación climática. 193

Figura 3-3: Desarrollo del estado fenológico de brotación foliar (BF) de *E. stipitata* medidos como porcentaje de intensidad (%) en cuatro unidades fisiográficas Terraza alta (TA) y Terraza baja (TB) en Caquetá, y Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasilero (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP). 195

Figura 3-4: Desarrollo del estado fenológico de botón floral (BFL) (arriba) y Flor Abierta (FA) (abajo) de *E. stipitata* medidos como porcentaje de intensidad (%) en cuatro unidades fisiográficas Terraza alta (TA) y Terraza baja (TB) en Caquetá y Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasilero (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP). 196

Figura 3-5: Desarrollo del estado fenológico de fruto cuajado (FC) (a), fruto verde (FV) (b) y fruto maduro (c) de *E. stipitata* medidos como porcentaje de intensidad (%) en cuatro unidades fisiográficas Terraza alta (TA) y Terraza baja (TB) en Caquetá y Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasilero (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP). 198

Figura 3-6. Calendario fenológico general de *E. stipitata* y su correspondencia con los cambios en Temperatura y Brillo solar a lo largo del año. 2010..... 199

Figura 3-7: Correlaciones obtenidas entre factores climáticos (Brillo solar (BS), Temperatura (T), Precipitación (Prec) y estados fenológicos (brotación foliar (BF), Flor Abierta (FA) fruto verde (FV) y fruto maduro (FM) de *E. stipitata* en las unidades de tierra firme (a), vega del río (b) y terrazas altas y bajas (c). Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP).....201

Figura 3-8. Estados de desarrollo determinado según los caracteres morfométricos de diámetro longitudinal y transversal para morfotipos de *E. stipitata*.203

Figura 3-9: Tasa de asimilación neta en las hojas fuente asociadas a frutos solitarios de *E. stipitata* en tres estados de maduración en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB) en Caquetá, Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP). N=10205

Figura 3-10: Conductancia estomática (gs) en las hojas fuente asociadas a frutos solitarios de *E. stipitata* en tres estados de maduración en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB) en Caquetá, Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP). N=10207

Figura 3-11: Transpiración en las hojas fuente asociadas a frutos solitarios de *E. stipitata* en tres estados de maduración en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB) en Caquetá, Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP). N=10208

Figura 3-12: Uso eficiente del agua (EUA) de los tres morfotipos de *E. stipitata* en tres estados de maduración en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB) en Caquetá, Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP). N=10.....210

Figura 3-13: Contenido de Sacarosa ($\text{mg}\cdot 100^{-1}$ g de pulpa) en frutos (a) y ($\text{mg}\cdot 100^{-1}$ g de tejido) en hojas (b) para *E. stipitata* en tres estados de desarrollo en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB) en Caquetá y Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP).....212

Figura 3-14: Contenido de Glucosa ($\text{mg}\cdot 100^{-1}$ g de pulpa) en frutos (a) y ($\text{mg}\cdot 100^{-1}$ g de tejido) en hojas (b) y de Fructosa ($\text{mg}\cdot 100^{-1}$ g de pulpa) en frutos (c) y ($\text{mg}\cdot 100^{-1}$ g de tejido) en hojas (d) para *E. stipitata* en tres estados de desarrollo

en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB) en Caquetá, Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP). N=10 .

.....217
Figura 3-15: Contenido de Acido Málico ($\text{mg}\cdot 100^{-1}\text{g}$ de pulpa) (a) y succínico ($\text{mg}\cdot 100^{-1}\text{g}$ de pulpa) (b) en frutos para *E. stipitata* en tres estados de desarrollo en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB) en Caquetá y Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), pequeño (PQ) y Aperado (AP).N=10 .

.....221
Figura 3-16: Matriz de correlaciones entre parámetros climáticos (Radiación fotosintética activa (PAR), Delta de temperatura día y noche (DeIT), Temperatura día (Tdía), Temperatura Noche (Tnoche), Humedad relativa día (HRdia) y Humedad relativa noche (HRnoche) y los componentes de calidad del fruto (Sacarosa (Sac), Fructosa (Fru) y Acido málico (Mal))......224

Figura 3-17: Contenido de Clorofila a ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ peso seco) (a), Clorofila b ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) (b), Clorofila (a+b) ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) (c) y Carotenoides totales ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) (d) en hojas de *E. stipitata* en tres estados de desarrollo en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB) en Caquetá y, Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (AP) y Aperado (AP). N=10.....225

Figura 4-1. Esquematación de los principales factores y procesos ecofisiológicos. Tasa de Asimilación neta (A), Transpiración (E), Conductancia estomática (gs), Temperatura de la hoja (T° hoja), potencial hídrico del tallo (Ψ_T), potencial hídrico del suelo (Ψ_s), Sacarosa (Sac), Fructosa (Fru) y Acido Málico (Mal) que intervienen en la respuesta de las plantas de *E. stipitata* a los principales factores que influyen en el medio ambiente amazónico (Humedad Relativa (HR), Radiación fotosintética activa (PAR), gradiente de Temperatura día/noche (ΔTemp), Déficit de presión de vapor (DPV), Brillo solar (BS))......241

Lista de símbolos y abreviaturas

A	Tasa de asimilación neta de CO ₂ ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
Amax	Tasa máxima diaria de asimilación neta de CO ₂ ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
E	Tasa de transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
gs	Conductancia estomática al vapor de agua ($\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
T°	Temperatura de la hoja (°C)
DPV	Déficit de presión de vapor entre el mesófilo de la hoja y la atmósfera
Ψ_t	Potencial hídrico del tallo (-Mpa)
Ψ_s	Potencial hídrico del suelo(-Mpa)
IAF	índice de área foliar ($\text{m}^2 \text{hojas} \cdot \text{m}^{-2} \text{suelo}$)
PAR	Radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
PCL	Punto de compensación de luz ($\text{mmol foton} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
PSL	Punto de saturación de luz ($\text{mmol foton} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
Aqe	Rendimiento cuántico aparente
PPF	Flujo fotónico de radiación fotosintética incidente ($\text{mmol foton} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
HR	Humedad Relativa (%)
Fv/Fm	Rendimiento cuántico máximo del fotosistema II
qP	Apagamiento fotoquímico
qNP	Apagamiento No fotoquímico
NPQ	Disipación No radioactiva
ETR	Tasa de Transferencia de Electrones
Φ_{psII}	Eficiencia cuántica del fotosistema II
RDPIs	Índice simplificado de plasticidad
fPARi	Fracción de radiación fotosintética activa incidente
Rd	Respiración en oscuridad
Ci	Concentración interna de CO ₂
EUA	Eficiencia en el uso del agua
gm	Conductancia del mesófilo
Temp	Temperatura del aire
Δci	Gradiente de gas entre el interior y exterior de la hoja
Chla	Clorofila a

Rd	Respiración en oscuridad
Chlb	Clorofila b
Cars (c+d)	Carotenoides

Introducción

La amplia diversidad biológica como en tantas ocasiones se ha dicho, es uno de los pilares potenciales para el desarrollo del trópico; no obstante, tal potencialidad falta aún por descubrir, estudiar y aplicar. La diversidad biológica está siendo sobre explotada para generar beneficios económicos a corto plazo. El desafío está en encontrar medios para utilizarla de tal forma que sirva para generar recursos económicos y al mismo tiempo que es la base para desarrollo sostenible (Melgarejo *et al.*, 2002). En Colombia, se ha venido impulsando en los últimos años el estudio de la diversidad de especies con potencial económico y que están adaptadas a las condiciones climáticas de la región Amazónica y que de forma colectiva se les ha denominado “especies subutilizadas” (Malagón *et al.*, 2011). Dentro de las especies subutilizadas, el arazá (*Eugenia stipitata*) es la que ha sido más ampliamente estudiada, encontrándose información sobre esta planta desde los años 1970 (Malagón *et al.*, 2011).

Al estudiar las plantas en su ambiente, se deben tener en cuenta múltiples factores, a diferencia de los estudios de fisiología que se realizan en invernadero o en fitotrón, donde es posible controlar ciertas variables para evaluar una sola de estas en la planta. Es por esto que la Ecofisiología se considera una ciencia de síntesis donde participa no sólo la planta sino su ecosistema incluyendo la atmósfera (temperatura, viento, radiación, precipitación, humedad), el suelo (textura, capacidad de intercambio catiónico, microorganismos, disponibilidad de nutrientes) y los organismos cercanos que generan competencia, simbiosis, cooperación o patogenicidad (Ackerly *et al.*, 2000; Reigosa *et al.*, 2004 citados por Solarte *et al.*, 2010). Las principales áreas de la Ecofisiología son el estudio de la respuesta a estrés, disturbancia e interacciones entre organismos (Balaguer, 2004

citado por Solarte *et al.*, 2010); donde la planta debe responder a los cambios ambientales para poder mantener sus funciones metabólicas y fisiológicas.

En el ámbito agroforestal, los modos de producción implican acciones técnicas en condiciones de crecimiento no siempre óptimas para las plantas. Ello conduce a estrés con reducción de la tasa de los procesos fisiológicos, lo que se traduce en menor crecimiento y otras alteraciones del desarrollo. La evitación y la tolerancia constituyen formas de respuesta ante situaciones de estrés y los términos de endurecimiento, aclimatación y adaptación se usan, con diferente escala temporal y espacial (Levitt, 1980). A ellos se une el concepto de plasticidad fenotípica que amplía y trasciende al de interacción genotipo x ambiente (Sultán, 2000). Ante todas estas situaciones, se producen en las plantas cambios complejos que exigen la elaboración y aplicación de estudios ecológicos que permitan predecir comportamientos de las plantas, valorar costos y beneficios para las mismas y dirigir actuaciones de los gestores forestales (Dixon *et al.*, 1994).

A pesar de los esfuerzos de investigación y su carácter promisorio, la producción de arazá no es competitiva con respecto a frutales ya posicionados en el mercado del país (Ramos y Rodríguez, 2009), paralelamente la difusión del cultivo se ve reducida debido a la presencia de otras opciones agrícolas y ganaderas que ofrecen al campesino mayores ingresos a corto plazo (Banco de la República, 2005; Plan Frutícola Nacional, 2006; Calderón, 2007). Esta situación influye negativamente en la conservación de *E. stipitata* como recurso genético, porque su cultivo se ve relegado por especies más rentables.

El presente documento muestra un conjunto de resultados que cubren algunos aspectos ecofisiológicos de esta especie, de amplio uso en los sistemas de

producción forestal de la región amazónica, en especial la agroforestería, considerada el modelo de producción más apropiado para la región por la vocación forestal de los suelos. Para lograr estos resultados se han puesto en juego técnicas de uso común en Ecofisiología Vegetal. Se distinguen varios apartados: “Uso del agua e intercambio gaseoso”, “Variación intraespecífica” y “Desarrollo del fruto y plasticidad fenotípica”.

Este trabajo pretendió resolver las siguientes preguntas: Cuál es la respuesta del arbusto de *E stipitata* durante la etapa de producción, a los diversos factores ambientales que se conjugan en los modelos de producción agroforestal imperantes en la Amazonia Colombiana? Y Cómo se expresa la respuesta fisiológica a los gradientes fisiográficos y climáticos de la región?

La hipótesis de trabajo expresa que las condiciones ambientales de la Amazonia Colombiana caracterizadas por una marcada estacionalidad hídrica, alta demanda evaporativa en época seca y diferentes gradientes fisiográficos (nutrientes, radiación y retención de agua en el suelo) son limitantes que restringen el desempeño fisiológico de *E. stipitata* por lo que en este contexto estas variaciones implicarán un desarrollo óptimo de la especie en alguna condición agroecológica específica.

El objetivo general fue el de Establecer el comportamiento de algunos parámetros ecofisiológicos en plantas de Arazá (*Eugenia stipitata*) como base de conocimiento para la comprensión y el fortalecimiento de los sistemas agro productivos regionales basados en el uso y aprovechamiento de la diversidad biológica.

1. Capítulo 1. Revisión de literatura

1.1. Diversidad Biológica

El término diversidad biológica ha evolucionado desde sus primeras interpretaciones como, riqueza de especies en 1980 por Lovejoy, o los conceptos de Norse and McManus en el mismo año donde se integra a este concepto la diversidad ecológica y la diversidad genética. Es en 1985 en el Foro Nacional de Biodiversidad en Estados Unidos donde comienza a aplicarse el término de biodiversidad, aunque autores como Ghilarov consideran que esta abreviación fue inicialmente utilizada en debates políticos. El concepto de biodiversidad o diversidad biológica, ha tenido muchas interpretaciones como lo resume Hamilton (2005) orientadas en algunos casos como sinónimo de riqueza de especies, otros como diversidad de especies, en conceptos más amplios como “toda la variedad de vida sobre la tierra” o en más específicos donde se destacan las especies amenazadas.

En la actualidad una de las interpretaciones al término biodiversidad es realizada desde la biología de la conservación la cual lo define y explica como la suma de todas las cosas vivas que puede ser vista desde diferentes niveles. Estos niveles, si se organizan de manera jerárquica desde genes, poblaciones-especies, comunidades-ecosistemas y paisajes, pueden ser entendidos de forma más sencilla ya que cada una de estas jerarquías se encuentran anidada, esto es, los niveles más altos encierran los niveles más bajos y en cada uno de estos niveles la diversidad puede ser descrita o dividida en composición, estructura y función (Orians y Groom, 2006; Noss, 2006).

Según Buchmann (2002), los expertos afirman que la biodiversidad proporciona muchos beneficios fundamentales para el hombre, más allá del suministro de materias primas. La pérdida de biodiversidad tiene efectos negativos sobre varios aspectos del bienestar humano, como la seguridad alimentaria, la vulnerabilidad ante desastres naturales, la seguridad energética y el acceso al agua limpia y a las materias primas.

Así mismo, la pérdida de la biodiversidad en los trópicos se ha hecho más visible durante las últimas décadas, y es manifiesta en la transformación de los paisajes. La intervención del hombre a través del tiempo ha acelerado los procesos naturales e incluso eliminado algunos ecosistemas, lo que por supuesto ha llevado a un desequilibrio ambiental en muchos lugares del planeta. Uno de los aspectos alarmantes en la crisis de deforestación tropical, se produce por la amenaza a la diversidad. Los bosques tropicales son los más antiguos, diversos y más complejos ecológicamente entre las comunidades terrestres (Myers, 1984). Con una ocupación solamente del 7% de la superficie de la tierra, probablemente sostiene la mitad de formas de vida del planeta (Wilson, 1988).

Diferentes enfoques consideran a las especies en un espectro que va, desde considerar que cada especie es única y desempeña un papel insustituible en el ecosistemas, hasta aquella en que las especies se superponen en funciones, al grado en que la remoción de una o varias puede ser sustituida por otras (redundancia o compensación funcional). Se ha visto que una o pocas especies desempeñan un papel determinante en la estabilidad y funcionamiento del ecosistema, más allá de lo que su biomasa o “peso relativo” representa (Naeem, 2000).

Esta característica es clave para entender el funcionamiento de los sistemas productivos que asocian especies (agroforestales) y que busca simular las condiciones del entorno natural existente, pero a su vez es muy poco considerada a la hora de promover la gestión forestal en la región (Barrera *et al.*, 2011). Por ejemplo, está bien demostrado que en un sistema forestal estable, la biomasa del sotobosque está inversamente correlacionada con la densidad del dosel (Ricard y Messier, 1996). Este tipo de conocimiento es particularmente necesario para predecir la influencia del cambio global en la evolución de los sistemas forestales y para poder mitigar alguno de sus efectos más adversos (Valladares *et al.*, 2006).

1.2. El estrés en vegetales

Aunque ampliamente utilizado en fisiología vegetal, el término 'estrés' es difícil de definir. Muchas de las aproximaciones que se han formulado en relación con este concepto son a veces imprecisas y no exentas de una fuerte dosis de subjetividad. Sin embargo, dado lo extendido del término 'estrés' en la bibliografía científica, se enumerarán algunas definiciones enunciadas en la literatura. La definición biofísica de estrés involucra una fuerza ejercida sobre un objeto en relación con el área sobre la cual se aplica (es decir, posee un significado equivalente al de presión). Por lo tanto, el término estrés en el marco de la fisiología vegetal refleja la magnitud de presión ambiental que fuerza al cambio en la fisiología de una planta (Nilsen y Orcutt, 1996). Levitt (1980) citado por Lichtenthaler, (1996) definió al estrés como: 'cualquier factor ambiental potencialmente desfavorable para los organismos vivos. El problema de este tipo de definiciones radica en cómo calificar en forma objetiva qué factor es desfavorable.

A menudo es difícil distinguir entre aquellas respuestas que repercuten negativamente en la planta y aquellas que poseen un efecto benéfico. Nilsen y Orcutt (1996) señalan que algunos factores pueden tener ambos efectos simultáneamente. Por ejemplo, la marchitez producida por déficit hídrico, si bien tiene un efecto negativo en la tasa de asimilación de CO₂, también puede ser positiva para la planta, ya que colabora en la menor absorción de energía lumínica al cambiar el ángulo de exposición, evitando el daño permanente en la hoja por altas temperaturas.

En este sentido, Lichtenthaler (1996) distingue tres conceptos:

Estrés: es el estado de una planta cuando se la somete a una fuerza.

Tensión o esfuerzo: es la respuesta de la planta al estrés antes que ocurra algún daño.

Daño: es el resultado de un estrés de tal intensidad que no puede ser compensado por la planta.

Usualmente el término 'tensión' (o esfuerzo) es escasamente utilizado por los fisiólogos vegetales, siendo usado más bien 'respuestas al estrés'. Es importante destacar que, aunque el estrés y sus respuestas vinculadas puedan estar presentes, no siempre esto implica la existencia de daño, aun cuando la planta esté sujeta a períodos largos o incluso a estrés continuo.

Otros autores definen al estrés como 'cualquier factor ambiental biótico o abiótico que reduce la tasa de algún proceso fisiológico (por ejemplo, crecimiento o fotosíntesis) por debajo de la tasa máxima respecto de la que podría alcanzar' (Lambers *et al.*, 1998).

Según esta definición, la mayoría de las plantas estarían sometidas a algún tipo de estrés, ya que es improbable la ausencia de algún factor limitante. Estos mismos autores definen tres escalas temporales en la respuesta de las plantas al estrés:

Respuesta al estrés es el efecto inmediato, en general de carácter perjudicial. Ocurre en una escala de segundos a días.

Aclimatación: es el ajuste morfológico y fisiológico realizado por la planta (como individuo) para compensar el peor funcionamiento de la misma luego de la exposición al estrés. Ocurre en una escala de días a semanas.

Adaptación: es la respuesta evolutiva que resulta de cambios genéticos en las poblaciones, conduciendo a una compensación morfológica y fisiológica. Ocurre en una escala temporal mucho mayor que la aclimatación, usualmente muchas generaciones.

Una característica común a la mayoría de los estreses abióticos es que promueven estrés hídrico en los tejidos vegetales como consecuencia de desequilibrios entre la absorción de agua por las raíces y la pérdida de la misma a través de las hojas y la parte aérea por transpiración. Estos desequilibrios hídricos se producen tanto de una manera primaria, como en el caso de la sequía, como de una manera secundaria, como ocurre en los estreses por bajas temperaturas, salinidad, anoxia, contaminantes, etc., lo cual permite utilizar la metodología del estudio de las relaciones hídricas del continuo hídrico suelo-planta-atmósfera, como método común (Tambussi, 2004).

Cada organismo tiene un rango estrecho de condiciones en las cuales se desarrolla mejor y dentro de ese rango, un punto óptimo, sujeto a la selección

natural, que le permite funcionar adecuadamente bajo condiciones ambientales específicas (Ricklefs y Miller, 2000). Las plantas están expuestas a una amplia fluctuación de condiciones ambientales como son la luz y la temperatura así como, el suministro de agua y nutrientes, por lo que han aclimatado, su aparato fotosintético, a nivel de la hoja, para ser altamente flexible en estructura y actividad (Loomis y Amthor, 1999).

La luz, incluyendo el espectro visible, ultravioleta y rojo lejano, es un importante determinante del crecimiento y desarrollo de las plantas. Para que esto ocurra, la luz debe ser absorbida por las plantas, por lo que estas poseen diversos pigmentos captadores de luz. Dentro de los cuales se cuentan las clorofilas y carotenoides que actúan en las reacciones lumínicas de la fotosíntesis (Tambussi *et al.*, 2002).

Las clorofilas realizan la captura de la luz y actúan como los donadores primarios de electrones, mientras que los carotenoides son componentes estructurales esenciales del aparato fotosintético que protegen contra la fotooxidación (Kozlowski y Pallardy, 1997).

1.3. Relevancia del estudio del estrés en plantas

La Ecofisiología vegetal es la ciencia que estudia la interacción entre las plantas (material genético) y el ambiente así como los procesos vitales de aclimatación y adaptación subyacentes. En su relación con el ambiente que las rodea, las plantas están sometidas a diferentes estreses ambientales, tanto abióticos como bióticos. Estos factores afectan al crecimiento, productividad, supervivencia y reproducción de las plantas, que evolutivamente han desarrollado mecanismos para adaptarse y soportar dichos fenómenos. El estudio de la Ecofisiología sirve no sólo para

conocer cómo los factores ambientales afectan a las plantas y las respuestas que estas presentan, sino también cómo debe ser considerada y usada como ciencia básica y/o herramienta técnica en un amplio rango de disciplinas relacionadas con la biología vegetal: agricultura, botánica, patología, horticultura, silvicultura, genética, etc. (Prasad, 1997).

Existen numerosas motivaciones para estudiar la Ecofisiología de las plantas, de las cuales se nombran aquí las más importantes: (a) en primer lugar, el conocimiento de los factores que generan estrés en los vegetales porque puede resultar crucial para la elaboración de modelos mecanísticos de naturaleza predictiva (por ejemplo, el estudio de los posibles efectos del cambio climático) y (b) el análisis de la interacción de las plantas con los factores ambientales es fundamental para comprender la distribución de las especies en los diferentes ecosistemas (Nilsen y Orcutt, 1996). De ahí que se considere la importancia de abordar el estudio ecofisiológico en plantas de *E. stipitata* según los gradientes fisiográficos propios de la Amazonia Colombiana.

1.4. Plasticidad fenotípica

Se puede definir la plasticidad como la capacidad de un organismo para variar morfológica, fisiológica o etológicamente en respuesta a cambios del ambiente (Lincoln *et al.*, 1982). La plasticidad de las plantas a los distintos factores ambientales como la luz (Valladares *et al.*, 2003) y el agua (Corcuera *et al.*, 2004) parece estar relacionada con su crecimiento, supervivencia y distribución (Sultan, 2001).

La plasticidad fenotípica en respuesta a la variaciones en la disponibilidad de recursos es muy importante en las adaptaciones ambientales de organismos

sésiles como las plantas, expuestas a cambios en las condiciones ambientales (West-Eberhard, 2003), entre ellos la luz que es un factor ecológico determinante en los ecosistemas tropicales y las especies de plantas han estado exhibiendo diferencias significativas en su respuesta plástica a la luz (Valladares *et al.*, 2000).

Se ha cuantificado la plasticidad de los organismos atendiendo a diferentes variables abióticas como la luz, el agua, los nutrientes o incluso, en forma más genérica, a la heterogeneidad ambiental (Gianoli 2004). Sin embargo, la mayoría de estos estudios se han centrado en plasticidad frente a un solo factor (Valladares *et al.*, 2007), aunque recientemente se aprecia un mayor interés en los estudios combinando varios factores (Sultan *et al.*, 1998, Gianoli *et al.*, 2007, Maestre *et al.*, 2007).

La plasticidad ha sido medida en multitud de rasgos diferentes de la planta, (i. e., área específica foliar, tasa de fotosíntesis, fluorescencia de la clorofila; conductividad hidráulica relaciones hídricas y rasgos bioquímicos, rasgos morfológicos) (Valladares *et al.*, 2000, Valladares *et al.*, 2005, Quero *et al.*, 2006).

La teoría ecológica predice que una estrategia generalista está asociada a una mayor plasticidad y sería más favorable en ambientes heterogéneos que en ambientes estables (VanTinderen, 1991; Gianoli, 2004). La capacidad de respuesta plástica de las plántulas a las condiciones cambiantes del medio puede actuar como un mecanismo para sobrevivir ante un ambiente variable (Quero *et al.*, 2008).

Las consecuencias ecológicas de la respuesta plástica a distintos factores aún no están esclarecidas ya que, en la naturaleza, los individuos no están aislados y no responden a factores aislados (Maestre y Reynolds 2007; Valladares *et al.*, 2007). Es por esta razón que a pesar que *Eugenia stipitata* es un arbusto perenne que manifiesta un “comportamiento ecológico de una gran plasticidad”, con una buena

capacidad de adaptación a las condiciones cambiantes y adversas del medio visto en la variedad de ambientes en los cuales puede encontrarse (Barrera *et al.*, 2011), aun no se ha discutido la plasticidad diferencial entre los distintos tipos de rasgos que tiene la especie.

1.5. Fenología y condiciones ambientales

Las relaciones entre el comportamiento periódico de las plantas y su medio ambiente climático se define fenología, este aspecto permite obtener información muy valiosa de la época de reproducción, producción de frutos y semillas, ciclos de crecimiento vegetativo, entre otros (Fournier y Champartier, 1978). La fenología es de suma importancia en la comprensión de la compleja dinámica de los ecosistemas forestales y explica muchas de las relaciones de las plantas con el clima y el componente edáfico (Fournier, 1976), a pesar de lo anterior, estos estudios son escasos en la mayoría de las regiones tropicales, especialmente en la región de la Amazonia Colombiana, siendo ésta una de las regiones donde la diversidad biológica, permite una expresión más compleja en la fenología.

Por otra parte Newstrom., *et al* (1994) señalan los estudios fenológicos como un importante componente de la biología de poblaciones de plantas y la ecología de comunidades. Estos autores hicieron énfasis en que los patrones de crecimiento temporal y reproducción en plantas tienen una importante influencia en la estructura y dinámica de comunidades animales, además, reconocieron que aunque en bosques tropicales la estacionalidad es menos pronunciada que en climas templados, la fenología puede responder sustancialmente a las preguntas actuales de la biología de poblaciones vegetales.

Mooney *et al.*, (1980) y Huxley (1983) destacaron que el conocimiento y la comprensión de los patrones fenológicos de especies arbóreas en ecosistemas

naturales es de interés básico no solo en estudios de biodiversidad, productividad y organización de las comunidades y de las interacciones de las plantas con la fauna, sino también en programas de conservación de recursos genéticos, manejo forestal y viveros forestales.

La fenología es definida entonces, como la ciencia que estudia los fenómenos biológicos evaluados periódicamente; acomodados a ritmos estacionales, que tienen relación con el clima y el curso anual del tiempo atmosférico en un determinado lugar (García *et al.*, 2006). Teniendo en cuenta este fenómeno y la poca disponibilidad de información básica de las especies vegetales alimenticias (promisorias) de los bosques tropicales, se consideró el proceso fenológico del *E. stipitata* bajo modelos de producción predominantes en unidades fisiográficas de la Amazonia Colombiana, como un mecanismo válido para determinar la respuesta vegetal a los gradientes ambientales propios de la región.

1.6. Desarrollo reproductivo y variabilidad ambiental

Los fotoasimilados que se emplean para el crecimiento de los frutos son importados de las hojas más cercanas a estos, y la eficiencia con que estos fotoasimilados se produzcan está condicionada con el estado de la maquinaria fotosintética de las hojas (Fujii y Kennedy, 1985) que lleva a cabo la conversión de la energía lumínica del sol en energía química. La eficiencia de las hojas en la producción de fotoasimilados también está condicionada por la posición de esta en la planta, si le cae luz solar directamente o no, su edad y por supuesto el grado de adaptación de la planta a las características atmosféricas del lugar donde se encuentra. La contribución de la fotosíntesis al crecimiento reproductivo varía a través de la especie, los ambientes y los tipos de frutos y se estima en un 5 a 15% (Birkhold *et al.*, 1992, Pavel y DeJong 1993, Marcelis y BaanHofman-Eijer 1995).

Los tejidos vertedero o demanda son importadores netos de asimilados, y consisten de órganos que crecen rápidamente tales como los meristemos, hojas inmaduras y tejidos de almacenamiento como los frutos, semillas o raíces (Foyer y Paul, 2001). El metabolismo de la fuente y la demanda están estrechamente acoplados porque la información de disponibilidad de asimilados en cada órgano, es percibida y usada para orquestar la expresión de genes. Esta coordinación es necesaria para evitar amplias fluctuaciones y desbalances entre el abastecimiento y la demanda. Bajas demandas de fotosintatos pueden acumular asimilados en las hojas fuente, causando la represión de genes que codifican para componentes fotosintéticos y resulta en una disminución de la capacidad fotosintética, por consiguiente, la capacidad de la demanda puede regular la actividad de la fuente (Foyer y Paul, 2001).

El proceso del flujo del Carbono se divide en cinco fases. La primera es la fijación de carbono en la fotosíntesis. La segunda es la partición del carbono fijado en la hoja en sacarosa y almidón. Si el carbono es repartido a sacarosa queda disponible para rápida exportación desde el tejido foliar, pero si se acumula almidón en la hoja, este se removiliza durante la noche. La tercera fase del flujo de carbono es la carga floemática de sacarosa, que es un proceso activo en el cual se requiere energía (Turgeon y Medville, 2004). La cuarta fase es la translocación de larga distancia conducida por flujo de masa. La quinta fase es la descarga floemática y uso por los tejidos vertedero. En el flujo de carbono un gradiente de sacarosa entre la hoja fuente y el órgano demanda, determina la dirección extensión del movimiento de sacarosa. Los órganos demanda influyen los patrones de distribución del carbono por la regulación de descarga, incrementando el gradiente de concentración de sacarosa entre fuente y vertedero (Wardlaw, 1990).

En arbustos perennes los frutos son el principal órgano de demanda y de ahí que los cambios químicos presentados durante la maduración de las frutas carnosas

son determinantes de calidad, ya que actúan como atrayentes tanto para el hombre como para otros animales, con el fin de asegurar la dispersión de las semillas (Barry, 2009). Estos cambios incluyen aumento de peso, y de dulzura, el descenso de la acidez y la astringencia, los cambios de coloración y el incremento en compuestos responsables del aroma, entre otros (Coombe, 1976). Tales cambios inician solo cuando el fruto ha desarrollado considerablemente sus tejidos, y se dan debido al inicio de una serie de reacciones que incluyen enzimas y metabolitos desarrollados en etapas anteriores. Este proceso es dependiente de la naturaleza de la fruta, y por tanto de su intensidad respiratoria y la producción de etileno durante el desarrollo.

Aunque el agua contribuye en gran parte al aumento del peso, también se acumulan un gran número de compuestos hidrosolubles, entre los cuales se encuentran alcoholes, azúcares (especialmente glucosa, fructosa y sacarosa), ácidos (málico, succínico, tartárico, oxálico, cítrico), protones y otros iones (especialmente K^+ , Cl^- , SO_4^- , PO_4^{3-} , Ca^{2+} , Mg^{2+}), ésteres, flavonoides, glicósidos, fenoles, aminoácidos, amidas, proteínas, vitaminas, alcaloides, terpenos, lípidos, resinas, taninos, y carbohidratos de cadena larga (Coombe, 1976).

La maduración es uno de los procesos más importantes que ocurre en los frutos, durante esta ocurren cambios en color, sabor y textura, tornándose más palatables para los organismos frugívoros, facilitándose la dispersión de las semillas o, en términos de cultivos comerciales, alcanzan su punto de consumo. Durante la maduración ocurren cambios fisiológicos, bioquímicos y estructurales en los frutos los cuales incluyen la degradación de almidón u otros polisacáridos de almacenamiento, la producción de azúcares, la síntesis de pigmentos y compuestos volátiles y la hidrólisis parcial de la pared celular. En frutos climatéricos estos cambios ocurren durante un período de tiempo relativamente corto y en *E. stipitata*, siendo un fruto climatérico (Hernández *et al.*, 2007) se

observa un aumento típico en la respiración y la producción de etileno durante la maduración (Hernández *et al.*, 2007; Pech, 2008).

Los cambios relacionados con la maduración de los frutos inician cuando estos adquieren su tamaño final, el cual alcanzan en un ciclo de desarrollo ininterrumpido gracias a que durante su crecimiento son los órganos vertedero más importante en la planta. Las frutas compiten con las yemas apicales por fotosintatos, pero puesto que la cantidad de promotores hormonales de crecimiento en estas es mayor, poseen una ventaja sobre el crecimiento de los tejidos vegetativos (Kozlowski y Pallardy, 1997).

Estos rasgos específicos de la relación fuente/demanda motivaron la valoración del desempeño reproductivo de *E. stipitata* bajo gradientes fisiográficos enfatizando el proceso de formación y desarrollo del fruto como un proceso fisiológico que puede ser influenciado por el medio ambiente bajo el cual se lleve a cabo y que permite aportar evidencia del mecanismo de respuesta de las plantas a los gradientes ambientales.

1.7. Especies subutilizadas

Es difícil definir exactamente lo que califica como “especies subutilizadas. Términos tales como "subutilizado”, olvidadas', 'huérfano', 'menores', 'prometedor', 'lugar' y “tradicionales" a menudo se utilizan indistintamente para caracterizar la gama de especies de plantas con potencial poco explotado para contribuir a la seguridad alimentaria, la salud (nutricional / medicinal), la generación de ingresos, y servicios ambientales (Zeledón, 2006). Se han definido 4 grandes áreas donde las especies subutilizadas pueden contribuir a la agricultura sostenible:

- Seguridad alimentaria y mejor nutrición
- Incremento del ingreso en poblaciones rurales

- Estabilidad de los ecosistemas
- Diversidad Cultural

El principal desafío en la conservación y el uso de los recursos genéticos denominados abandonados o subutilizados, es asegurar su supervivencia y la adaptación al medio ambiente al mismo tiempo que proporcionan un aumento de los ingresos para las poblaciones rurales más pobres (IPGRI, 2002).

Según Padulosi y Hoeschle-Zeledon (2004), las principales características de las especies subutilizadas son: su gran importancia en los sistemas de producción local y el autoconsumo; gran capacidad de adaptación a diversos nichos agroecológicos y áreas marginales; el estar excluidos de las agendas de investigación y desarrollo, y de las políticas nacionales; su utilización se desarrolla en base al conocimiento local y tradicional; la necesidad, en la mayoría de casos, de un grado significativo de mejora genética y de manejo; la fragilidad e incluso la inexistencia de los sistemas de abastecimiento de semilla y la escasa representación en los bancos de germoplasma nacionales.

El cambio climático y la degradación de la tierra y los recursos hídricos han conducido a un creciente interés en los cultivos y especies que se adaptan a entornos difíciles, como los márgenes de los desiertos, a los suelos pobres o vegetación degradada, o sujeto a la sequía. También puede ocupar microambientes especializados dentro de los sistemas agrícolas. Los ejemplos incluyen varias especies de calabaza y aráceas comestibles tales como el taro y la yautía, y muchas hierbas. Debido a que pueden tolerar las tensiones y ocupan nichos especializados, los subutilizados a menudo aumentan la productividad y la estabilidad de los ecosistemas agrícolas (IPGRI, 2002).

Hernández *et al.* (2007), mencionan las características promisorias que poseen éstas especies como: adaptación a suelos ácidos y de muy baja fertilidad, como son los de la región Amazónica, precocidad y alta capacidad productiva, porte arbustivo lo que facilita la cosecha, en su etapa no productiva se comporta bien en asocio con especies de corto período vegetativo, disminuyendo costos de instalación y mantenimiento.

La política nacional ha planteado propuestas interesantes para la promoción, el uso y la conservación de la diversidad biológica agrícola, si bien con muchas limitaciones en su implementación. Paradójicamente, son muy pocas las políticas del sector agrario (tanto en el ámbito nacional como regional) que reconocen en esta diversidad, compuesta básicamente por cultivos subutilizados, una alternativa de producción y mejora económica para la población. Las políticas mencionadas la describen como parte de la diversidad biológica natural por conservar, pero nunca asociado al desarrollo rural ni tampoco a visiones de competitividad e innovación.

En Colombia, el abanderado principal del estudio de la diversidad de especies con potencial económico y que están adaptadas a las condiciones climáticas de la región Amazónica, es el Instituto amazónico de investigaciones científicas – SINCHI. Junto con el SINCHI, centros de educación superior, donde se destaca la Universidad Nacional de Colombia, la universidad de la Amazonia, el SENA y asociaciones de cultivadores regionales han impulsado el desarrollo del conocimiento sobre estas plantas, que de forma colectiva se les ha denominado “especies subutilizadas” (Malagon, 2011).

Dentro de las especies subutilizadas, el arazá (*Eugenia stipitata*) es la que ha sido más ampliamente estudiada, encontrándose información sobre esta planta desde los años 1970 (Malagon, 2011). Estos primeros artículos abordan principalmente

la morfología de la planta, las condiciones ambientales en las cuales se desarrolla, los tiempos de producción y sobre el fruto se han reportado análisis bromatológicos y descripciones morfológicas (Aguiar, 1983; Falcão *et al.*, 1988). Más adelante, en el presente capítulo, se aborda el tema del establecimiento del cultivo y del manejo poscosecha (Barrera *et al.*, 1995; Escobar *et al.*, 1996). A mediados de la década de 1990 aumenta la presencia de las publicaciones colombianas sobre el arazá, las cuales están encaminadas a aspectos fisiológicos del desarrollo del fruto y desarrollo de tecnologías poscosecha que buscan prolongar la vida de anaquel de los frutos (Peña *et al.*, 2007; Hernández *et al.*, 2007; Carrillo *et al.*, 2011;).

1.7.1. Historia y Origen de *Eugenia stipitata*

E. stipitata es un frutal nativo de la Amazonia Peruana, existe en estado silvestre en muchas partes del departamento de Loreto, observándose plantas hasta de 10 metros de altura, en la cuenca del río marañón. Algunas especies se han encontrado en la cuenca del río Ucayali en áreas próximas a la provincia de Requena, también se han observado en caseríos aledaños a los ríos Calmapanas, Huazaga, Pucacaro, Tigre, Arabela y Tapiche (poblado de Soledad), siendo el lugar más importante por encontrarse plantas silvestres en gran número.

Subespecies

Fue descrita por Mc Vaugh en 1,956, a partir de colecciones del Perú, Brasil, Bolivia y Colombia. Se reportan dos subespecies:

- *stipitata* es un arbusto de tamaño medio, flores con mayor número de estambres, hojas y flores más grandes con frutos de mayor tamaño.

- *Sororia* es un arbusto con flores de menor número de estambres, hojas y flores más pequeñas, con frutos de menor tamaño.

Entre las dos subespecies, la *sororia* es la más extendida en el ámbito agrícola, por sus ventajas naturales de resistencia a enfermedades y a altas saturaciones de aluminio del suelo y a su alta productividad de frutos. Las diferencias fundamentales radican en la variabilidad de la densidad del follaje, tamaño y aroma de los frutos y número de estambres **Tabla 1-1** (Ariza, 2000).

Tabla 1-1: Características Organolépticas de la pulpa de *E. stipitata* subsp. *sororia*

Características organolépticas	Arazá cultivado	Arazá silvestre
Olor	Aromático y exótico	Poco aromático
Sabor	Acido agradable	Acido poco agradable
Color	Amarillento	Amarillento blanquecino
Consistencia	Pastosa blando y poco fibrosa	Poco blando y fibroso

Fuente: Hernández, 2000

Clasificación Botánica

Orden	Myrtaceae
Familia	Myrtaceae
Género	Eugenia

Especie *Eugenia stipitata* McVaugh

Subespecie *Eugenia stipitata* subsp. *sororia*

Eugenia stipitata subsp. *stipitata*

En la estación experimental del Sinchi en el municipio del Retorno, Guaviare existe una colección de Arazá (*Eugenia stipitata*) cuya principal distinción tiene que ver con dos características fenotípicas importantes que varía en los morfotipos y las cuales son el color del follaje y la forma de los frutos. La importancia del mantenimiento de estos recursos de la biodiversidad está en la medición y caracterización de la variabilidad (Cordeiro *et al.*, 2003), la variabilidad es la garantía ante el peligro potencial constituido por las diferentes amenazas que representan las plagas, las enfermedades, el estrés ambiental, entre otros, así como eventuales cambios económicos y medio ambientales (Rangel 1997).

1.7.2. Planta

De acuerdo con Vargas *et al.* (2002), *E. stipitata* es un arbusto de hasta 6 m, con ramas subteretes, densamente marrón pubescentes, de hoja simples, opuestas con puntos traslúcidos, elíptico-lanceoladas de 4-18 x 2. 5-7. 5 cm, ápice acuminado, base obtusa a redondeada, en ambas caras pubescentes; vena media plana o más o menos emergente en la haz, venas secundarias de 7 a 15 pares, emergentes en el envés, la vena colectora indefinida. Inflorescencia en racimos reducidos de 4 a 7 flores, subsésiles, pedicelos de 8 a 14 mm de largo, éstos y el hipanto densamente fulvo-pubescentes. Frutos en bayas globosas de 8 a 12 cm de diámetro, diminutamente pubérulos, amarillos cuando maduran.

1.7.3. Factores climáticos en el cultivo del arazá

El clima de la región amazónica donde se cultiva, fue clasificado húmedo y con temperaturas promedio de 25°C, mínima de 18°C y máxima de 33°C. La precipitación pluvial máxima en el año, es de 472 mm en el mes de julio, y la mínima es de 42 mm en el mes de enero. La humedad relativa es de 84%. Estudios realizados por Aguiar (1983), indican que el principal factor meteorológico que influye en la producción es la precipitación. La incidencia de la humedad relativa y de la temperatura, son factores secundarios sobre la floración y la fructificación; si estos factores son constantes y se presenta una precipitación entre 200 y 300 mm•mes⁻¹ se pueden obtener buenos resultados.

En un estudio realizado por Bermeo (2002) en plantas de *E. stipitata* y haciendo usos de modelos de regresión polinomial, se pudo estimar valores de área foliar y masa seca en arbustos de arazá sin recurrir a muestreos destructivos durante su crecimiento; encontrando períodos de máxima acumulación de fotosintetizados y con ciclos de expansión foliar definidos de acuerdo a las condiciones del estudio. Sin embargo, estos estudios no arrojan información acerca del comportamiento ecofisiológico de esta especie cuando se desarrollan en hábitats asociados (agroforestales) y como e afecta la eficiencia productiva cuando se afecta la cantidad de luz recibida por la planta (Jarma *et al.*, 1999). Kanten y Beer (2005) evaluando el crecimiento de Arazá bajo sombra de dos especies maderables encontraron un aparente mejor desarrollo de las plantas y mayor producción de frutos a menor intensidad de sombra.

1.7.4. Suelos.

E. stipitata es un arbusto que se adapta fácilmente a suelos de tipo ácido, poco fértiles con deficiencias de fósforo y magnesio; con pH menor a 5,0 (González, 1991), además soporta inundaciones periódicas y cortas menores a 15 días.

Cuando en el suelo la cantidad de agua llega a alta saturación casi al 100%, tanto la floración como la fructificación aumentan; por lo que en los meses de abril, octubre y noviembre se presenta una alta cosecha. El clima es probablemente el factor más importante para el cultivo del arazá, ya que es una especie de clima tropical, adaptada a las zonas calientes y húmedas. La planta se desarrolla adecuadamente en áreas con temperatura media mensual mínima de 18°C y máxima de 30°C, a partir de la desaparición de las heladas (Villachica *et al.*, 1996). La influencia del clima en su desarrollo no se ha estudiado aun detalladamente, pero se ha observado que la floración es mínima en el mes de menor temperatura media en la Amazonia peruana (Pinedo *et al.*, 1981).

1.7.5. Cosecha

El color del fruto es un indicativo de su estado para la recolección. Aproximadamente a la novena semana de edad y cuando presenta una coloración verde mate, se puede cosechar. Una vez el fruto es retirado del árbol continúa el proceso de maduración hasta cuando está apto para su consumo, alcanzando una coloración amarillo intenso (Hernández y Galvis, 1993). Otro índice fisiológico confiable para el momento de la cosecha del fruto se encuentra en su completo desarrollo, lo cual sucede, aproximadamente a las nueve semanas de edad y llega al peso y tamaño recomendables para su recolección.

1.7.6. Usos

Como el Arazá es un fruto muy ácido su consumo directo como fruta fresca es limitado, motivo por el cual su utilización es sobre la base de productos elaborados o semi-elaborados, denominados frutas para jugo, como es el caso del maracuyá, lulo, tomate de árbol etc. Su alto porcentaje de pulpa (70%), suavidad, jugosidad, aroma agradable y persistente y su contenido nutricional, hacen este fruto apropiado para el desarrollo de agroindustrias regionales. En la actualidad se han desarrollado los siguientes productos: néctar, mermeladas, helados, jaleas, coctel, vino, torta, cremas y compotas.

La importancia del fruto de *E. stipitata* es indudable, tiene alto contenido de carbohidratos y bajo contenido de grasas. Es rica en Vitamina A, proteína y potasio. Es baja en fósforo. Su contenido de Vitamina C es “razonable”, comparado con otras frutas. La pulpa contiene 90% de humedad y pH de 2,5 (Tabla 1-2).

Tabla 1-2: Caracterización físico-química del fruto de *E. stipitata* Subsp. *sororia* del piedemonte amazónico en estado maduro

Componente	Unidad	Brasilero	Peruano
Diámetro longitudinal	Cm	6. 99	7. 90
Diámetro transversal	Cm	8. 1	73. 2
Peso fresco	G	227. 33	189. 84
Corteza	% en peso	5. 98	4. 17
Pulpa	% en peso	71. 97	78. 31
Semilla	% en peso	22. 04	17. 52
		Pulpa	Corteza
		Pulpa	Corteza

Acidez total	%Ácido cítrico anhidro	2. 1988	2. 217	2. 661	1. 952
pH		2. 88	3. 15	2. 79	3. 17
Sólidos solubles	°Brix	3. 4	4. 4	4. 1	5. 1
Azúcares reductores	%	0. 3072	0. 577	0. 302	0. 578
Azúcares totales	%	0. 542	0. 323	0. 427	0. 342
Materia Seca	%bs	9. 68	14. 59	7. 89	15. 80
Cenizas	%bs	2. 037	2. 148	2. 814	3. 49
Proteínas	%bs	12. 67	12. 14	11. 05	11. 82
Extracto etéreo	%bs	12. 32	8. 34	12. 32	7. 48
Fibra cruda	%bs	11. 29	8. 3	9. 74	8. 24
ENN	%bs	61. 68	69. 07	64. 17	68. 97

Fuente: Hernández *et al.*, 2004. Rogez *et al.*, 2004. Base seca (bs).

En Colombia se han llevado a cabo estudios por parte del Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI en convenio con la Universidad Nacional de Colombia, la Universidad de la Amazonia y la Universidad Politécnica de Cartagena en Murcia, España, encaminados a optimizar la calidad del fruto en fresco. En la actualidad se han realizado diversos tratamientos con el fin de mantener durante mayor tiempo las características de comercialización del arazá. Se ha logrado aumento de la vida útil de la fruta, con la aplicación de 1-MCP, de aproximadamente 10 días a 12°C y 95% H. R (Hernández *et al.*, 2001, Hernández *et al.*, 2003, Hernández *et al.*, 2006) y en disminución de pérdida de peso, marchitamiento, antracnosis y escaldadura por frío para atmósferas modificadas (Fernández Trujillo *et al.*, 2011).

La aplicación del retardante de la acción del etileno, denominado 1-metil ciclopropeno (1-MCP), permite reducir el viraje de color, el marchitamiento, la pérdida de firmeza, y la incidencia de antracnosis en frutos de arazá almacenados a 12°C (Dávila *et al.*, 2002). Hasta el momento se ha logrado determinar en *E. stipitata* la presencia de daños por frío en temperaturas inferiores de los 7°C, y se han determinado como principales causas de pérdida de calidad la marchitez, picado en la piel y antracnosis (Hernández *et al.*, 2004); se ha sugerido como temperatura crítica de almacenamiento 12°C (con Humedad Relativa, HR de 90-95%), y como tiempo de exposición al tratamiento con 1-MCP durante 1 hora (a 20°C y 75% de HR aproximadamente) (Carrillo *et al.*, 2011).

También se han realizado avances en cuanto al establecimiento de índices de recolección apropiados para el fruto de arazá y además los criterios de selección y clasificación para el mismo, el cual anteriormente era dejado en la planta hasta alcanzar su madurez de consumo y en consecuencia disminuyendo su vida de poscosecha. Se han aplicado tratamientos de inmersión del fruto en agua caliente (50°C durante 5 minutos y posterior secado) que pueden ser utilizados para reducir la acidez del fruto o retrasar el viraje de color característico del fruto (de verde a amarillo) (Hernández *et al.*, 2007).

1.7.7. Importancia socioeconómica

En Colombia las mayores áreas de siembra de *E. stipitata* se encuentran en los departamentos Amazónicos de Caquetá, Putumayo y Guaviare principalmente, haciendo parte de los modelos agroforestales desarrollados en la región. En la Amazonia occidental de Colombia de acuerdo con Corpoica en el año 2004 se tenían censadas 499 hectáreas en los departamentos del Caquetá y Putumayo. Ya en el año 2005 Gutiérrez *et al.*, (2005) reportan la existencia de 495 has tan

solo en el departamento del Caquetá. Este estudio menciona el registro en este departamento de 912 productores de Arazá de 355 veredas y con censo aproximado de 247,282 plantas distribuidas principalmente en los municipios de Albania, Florencia, Valparaíso y Solita.

La planta de *E. stipitata* inicia la producción de frutos después del segundo año de establecida en campo y a partir de este momento el rendimiento aumenta gradualmente; la producción comercial se alcanza entre el quinto y duodécimo año y el cultivo se considera rentable a partir del sexto año. Esta especie produce a lo largo de todo el año, encontrándose cosechas relativamente mayores cada dos o tres meses. Dependiendo de la edad y de las condiciones ambientales y de manejo, se han estimado rendimientos entre 2,5 y 60 ton•ha⁻¹•año⁻¹ (Ferreira y Gentil, 2000).

Los esfuerzos desarrollados con *E. stipitata* en la amazonia han abordado la dinámica de crecimiento vegetativo sin adentrarse en el desarrollo reproductivo, aunado esto a las condiciones agroclimáticas diferentes de la región del Guaviare con respecto al Caquetá donde se concentra la mayor área de producción. Ello hace que en la región no exista una oferta tecnológica que permita romper la estacionalidad de la producción, lo cual genera fuertes oscilaciones de los precios del producto en fresco y déficit en la oferta de materia prima para la industrialización (SINCHI, 2008).

Adicionalmente se conoce poco sobre las condiciones ambientales más apropiadas para alcanzar mejores producciones de fruta y muy poco acerca del efecto de las condiciones ambientales sobre otros compuestos bioquímicos derivados de la fruta. Así mismo la información relacionada con el crecimiento y

desarrollo del fruto está basada en estudios puntuales que no diferencian variedades y especialmente en climas estacionales, lo que dificulta su adopción por parte del productor (SINCHI, 2008).

Por su importancia económica, el grado de conocimiento que tiene, su presencia en los sistemas de producción tradicionales y el potencial que representa como alternativa viable para la región, se estudia la Ecofisiología de *E stipitata* para comprender las relaciones ecofisiológicas y la respuesta de las plantas a los ambientes fisiográficos predominantes en la Amazonia y cómo estas interacciones influyen la expresión de la plasticidad fenotípica, la cual es un factor determinante de la fisiología, ecología y biología de las plantas en la Amazonia Colombiana.

Literatura citada

BARRERA J., HERNANDEZ M- S., GARCIA A., VARGAS G., CAICEDO D., MARTINEZ O., MELGAREJO L M., FERNANDEZ TRUJILLO J. P. Maximum leaf photosynthetic light response for Arazá (*Eugenia stipitata* McVaugh) plants growing in four environments of Southern Colombian Amazonian. *Acta Horticulturae* No 928. **2012**. Ed ISHS. P 187-192.

BARRY, C. S. Factors influencing the ripening and quality of fleshy fruits. In: L. Ostergaard, *Annual Plant Reviews Fruit Development and Seed Dispersal*, **2009**. Vol 38 p. 296-325. Wiley-Blackwell.

BIRKHOFF, K. T., K. E. KOCH AND R. L. DARNELL. Carbon and nitrogen economy of developing rabbit eye blueberry fruit. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* **1992**. 117:139–145.

BUCHMANN N. Plant Eco physiology and forest response to global change. *Tree Physiology* **2002**, Vol 22, p. 1177–1184.

- CARRILLO M, HERNÁNDEZ M, BARRERA J, FERNÁNDEZ-TRUJILLO J, MARTÍNEZ O. Benefits of treating arazá fruit (*Eugenia stipitata*) with 1-MCP on a commercial scale in the Colombian amazonic region. **2008**. XXVII International Horticultural Congress - IHC2006: *International Symposium on Citrus and Other Tropical and Subtropical Fruit Crops*.
- COOMBE, B. G. The development of fleshy fruits. *Annual Reviews of Plant Physiology*, **1976**. 27, 507-528.
- CORCUERA L, JJ CAMARERO & E GIL-PELEGRIN. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees, Structure and Function* **2004**.18: 83-92.
- DÁVILA, C., HERNÁNDEZ, M.S., FERNÁNDEZ-TRUJILLO, J.P., GALLEGU, L.M., MARTÍNEZ, O. Aplicación de 1-metilciclopropeno para la conservación del arazá. IV Simposium Maduración y Postrecolección. Madrid 2002. Merodio, C., Escribano, M.I. (Eds.) *Actas de Horticultura* **2002**. 33: 339-341.
- DIXON R., K., S. BROWN, R. HOUGHTON A., A. SOLOMON M., M.TREXLER C., AND J. WISNIEWSKI. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* **1994**. 263: 185-190.
- FERNANDEZ TRUJILLO J.P., HERNANDEZ M.S., CARRILLO M. BARRERA J.A. Arazá *Eugenia stipitata* Mc Vaugh. En: *Postharvest biology and technology of tropical and subtropical fruits Volume 2 Acai to Citrus*. **2011**. Ed Yahai E. W P Cambridge, UK. p. 98-115.
- FOURNIER, L. A. & C. CHARPANTIER. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. *Cespedesia. Suplemento* **1978**. 2. Vol. VII, 25-26.
- FOURNIER, L. A. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo premontano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. *Turrialba* **1976**. 26: 54-59.
- GARCIA, E. G. & DI STEFANO, J. F. Fenología del árbol *Sideroxylon capiri* (Sapotaceae) en el Bosque Seco Tropical de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* **2003**. 53:5-14.

GIANOLI E, MA MOLINA-MONTENEGRO & J BECERRA. Interactive effects of leaf damage light intensity and support availability on chemical defenses and morphology of a twining vine. *Journal of Chemical Ecology* **2007**.33: 95-103.

GIANOLI E. Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *International Journal of Plant Sciences* **2004**, 165: 825-832.

GUTIÉRREZ, A. CRIOLLO, D. [et al]. Oferta real, área y volúmenes de producción en frutales amazónicos en el departamento del Caquetá. Informe Final Carta de Compromiso No 002/2004. **2005**. Corpoica-Corpoamazonia. Florencia, Caquetá. 79 p.

HAMILTON, AJ. Species diversity or biodiversity. *Journal of Environmental Management*, **2005**, 75, p 89-92.

HERNÁNDEZ, M. S., BARRERA, J. A., PÁEZ B., D., OVIEDO, E., Y RUBIO, H. R. Aspectos biológicos y conservación de frutas promisorias de la Amazonia colombiana. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas, SINCHI. Ed Produmedios. **2004**. p 25-37

HERNÁNDEZ, M., GALLEGOS, L., BARRERA, J. MARTÍNEZ. O. AND FERNÁNDEZ-TRUJILLO, J.P. Quality Changes During Refrigerated Storage Of Arazá Fruit Treated With 1-Mcp. *Hortsci* **2003**. 38 (5):851 (Abst.).

HERNÁNDEZ, M.S. BARRERA J. FERNÁNDEZ-TRUJILLO J.P. MARTÍNEZ, O. AND ARJONA, H.. Efecto De La Temperatura De Almacenamiento En La Fisiología Y Calidad Del Fruto De Arazá. *Actas De Horticultura* **2001**. 37:1074-1081.

HERNÁNDEZ M, BARRERA J. Frutas amazónicas competitividad e innovación. Instituto amazónico de investigaciones científicas – SINCHI – Ministerio de Ambiente, vivienda y desarrollo territorial. **2009**. 106 P.

HERNÁNDEZ M, BARRERA J. CARRILLO M, BARDALES X, MARTÍNEZ O, FERNÁNDEZ-TRUJILLO J. Manejo, uso y aprovechamiento de frutales nativos de la amazonia colombiana. V Congreso Iberoamericano de tecnología postcosecha y agroexportaciones. **2007**. P 256.

- HERNANDEZ, M. S. MARTINEZ, O., & FERNANDEZ-TRUJILLO, J. P. Behavior of arazá (*Eugenia stipitata* McVaugh) fruit quality traits during growth, development and ripening. *Scientia Horticulturae*, **2007**. 111 (3), 220-227.
- HUXLEY, P. A. Phenology of tropical woody perennials and seasonal crop plants with reference to their management in agroforestry systems. In P. A. Huxley (Ed.). *Plant research and agroforestry. International Center for Research in Agroforestry, Nairobi, Kenya*. **1983**. p. 503-525.
- KOZLOWSKI, TT AND PALLARDY, SG. *Physiology of Woody Plants. Academic Press, NY*. 1997 12 p.
- LAMBERS, HCHAPIN III, F., S. AND PONS T. L. *Plant physiological ecology. Springer-Verlag, Berlin*. **1998**. 540 p.
- LEVITT, J. *Responses of Plants to Environmental Stresses. Volume II, 2nd ed. Academic Press, New York*. **1980** 312 p.
- LICHTENTHALER, H. K. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *J. Plant Physiol*. **1996**, 148, 4–14.
- LINCOLN RJ, GA BOXSHALL & PF CLARK. A dictionary of ecology, evolution and systematics. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. **1982**. 298 pp.
- LOOMIS R. S. AND AMTHOR J. S. Yield Potential, Plant Assimilatory Capacity, and Metabolic Efficiencies. *Crop Sci* **1999**. 39:1584-1596.
- MAESTRE FT & JF REYNOLDS. Grassland responses to the heterogeneity and availability of two key resources. *Ecology* **2007** 88: 501-511.
- MAESTRE FT, JL QUERO, F VALLADARES & JF REYNOLDS. Individual vs. Population plastic responses to elevated CO₂, nutrient availability and heterogeneity: a microcosm experiment with co-occurring species. *Plant and Soil* **2007**. 296: 53-64.
- MALAGON J. F. Análisis ecofisiológico en hoja y bioquímico en frutos de Arazá (*Eugenia stipitata*) Mc vaugh bajo dos condiciones típicas del departamento del Guaviare. Informe Orden de servicio No 009 de 2011. Instituto Sinchi, **2011**. Bogotá. 35 p.

- MARCELIS, L. E. M. AND L. R. BAAN HOFMAN-EIJER. The contribution of fruit photosynthesis to the carbon requirement of cucumber fruit as affected by irradiance, temperature and ontogeny. *Physiol. Plant.* **1995**. 93:476–483.
- MELGAREJO, L. M. SANCHEZ, J., REYES, C., NEWMARK, F., ACEVEDO, M. Plan nacional en bioprospección continental y marina. Universidad Nacional de Colombia. Ministerio de Ambiente Vivienda y Desarrollo Territorial, Invemar, BID. **2002**. 126 p.
- MOONEY, H. A., O. BJORKMAN, A. E. HALL, E. MEDINA & P. B. TOMLINSON. The study of physiological ecology of tropical plants -current status and needs. *Bio-Science* **1980**. 30: 22-26.
- MYERS, N. The Primary Source: Tropical Forest and Our Future. WW. Norton, NY. **1984**. 17 p.
- NAEEM, K. S. The value of the world ecosystem services and natural capital. *Nature*. **2000**, Vol 387, p. 253- 260.
- NEWSTROM L. E., FRANKIE G. W. & BAKER H. G. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *BIOTROPICA* **1994**.26 (2): 141-159.
- NILSEN, E. T., ORCUTT, D. M. The Physiology of Plants under Stress: Abiotic Factors. New York, John Wiley & Sons. **1996**. 689 pp.
- NOSS, R. F. Essay: Hierarchical indicator for monitoring changes in biodiversity. En: Principles of conservation biology, Third edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, USA. **2006**. 123 p.
- ORIENS, G. H., GROOM, M. J. Global diversity. En: Principles of conservation biology, Third edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, USA. **2006**. 57 p.
- PAUL M. J. AND FOYER C. H. Sink Regulation Photosynthesis. *Journal Experimental Botany*. **2001**. Vol 52. No. 360: 1383-1400.
- PAVEL, E. W. AND T. M. DEJONG. Estimating the photosynthetic contribution of developing peach (*Prunus persica*) fruits to their growth and maintenance carbohydrate requirements. *Physiol. Plant.* **1993**. 88:331–338.

- PEÑA A, GONZÁLEZ M, HERNÁNDEZ M, NOVOA C, QUICAZÁN M, FERNÁNDEZ-TRUJILLO J. Evaluación del comportamiento del fruto de arazá (*Eugenia stipitata* Mc Vaugh) en las operaciones de acondicionamiento húmedo poscosecha. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*. **2007**; 1 (2): 182-188.
- PRASSAD TK, ANDERSON M. D, MARTIN B.A, STEWART C. R. Evidence for chilling-induced oxidative stress in maize seedlings and a regulatory role for hydrogen peroxide. *The Plant Cell* **1994** 6: 65-74.
- RICARD, J. P. & MESSIER, C. Abundance, growth and allometry of red raspberry (*Rubus idaeus* L.) along a natural light gradient in a northern hardwood forest. *For. Ecol. Manage* **1996**. 81:153-160.
- RICKLEFS, R. E. & MILLER, G. L. Ecology, 4th Edn.W.H. Freeman, New York. **1999**. 17 p.
- SOLARTE, M. E., PEREZ, L., MELGAREJO, L. M. Ecofisiología vegetal. En: Melgarejo, L. M. Experimentos en fisiología vegetal. Ed. Universidad Nacional de Colombia. Bogota. **2010**. P 137-166.
- SULTAN S. E. Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology* **2001**. 82: 328-343.
- SULTAN SE, AM WILCZEK, DL BELL & G HAND. Physiological response to complex environments in annual *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Oecologia* **1998**. 115: 564-578.
- SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity for plant development, function, and life-history. *Trends in Plants Science*. **2000**.5 (12): 537-542.
- TAMBUSSI EA, CASADESUS J, MUNNÉ-BOSCH S, ARAUS JL. Photoprotection in water stressed plants of durum wheat (*Triticum turgidum* var. durum): changes in chlorophyll fluorescence, spectral signature and photosynthetic pigments. *Functional Plant Biology* **2002**. 29: 35-44.
- TAMBUSSI EA. Fotosíntesis, fotoprotección, productividad y estrés abiótico: algunos casos de estudio. Tesis Doctor en Biología. Facultad de Biología. Universidad de Barcelona. **2004**. España. p 3.- 59.

TURGEON R. AND MEDVILLE R. Phloem Loading. A Reevaluation of the Relationship between Plasmodesmatal Frequencies and Loading Strategies. *Plant Physiology*, **2004**. Vol. 136, p. 3795–3803.

VALLADARES F, ARRIETA S, ARANDA I, LORENZO D, TENA D, SÁNCHEZ-GÓMEZ D, SUAREZ F, PARDOS JA. Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental-Mediterranean sites. *Tree Physiology*. **2005** 25: 1041–1052.

VALLADARES F, E MARTÍNEZ-FERRI, L BALAGUER, E PÉREZ-CORONA & E MANRIQUE. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytologist* **2000**, 148: 79-91.

VALLADARES F, LG HERNÁNDEZ, I DOBARRO, C GARCÍA-PÉREZ, R SANZ & FI PUGNAIRE. The ratio of leaf to total photosynthetic area influences shade survival and plastic response to light of green-stemmed leguminous shrubs seedlings. *Annals of Botany* **2003**. 91: 577-584.

VALLADARES F., GIANOLI E., GOMEZ J. M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*. **2007** 176: 749–763.

VAN TIENDEREN PH. Evolution of generalists and specialists in spatially heterogeneous environments. *Evolution*. **1991**. 45: 1317-1331.

WARDLAW, I. F. The control of carbon partitioning in plants. En: *New Phytologist*. **1990**. Vol. 116; p. 341-381.

WILSON, E. O. (Ed.). Biodiversity. National Academy of Sciences. **1988** Washington, D. C. 14 p.

Objetivos

General

Establecer la respuesta de la planta de *E. stipitata* a diversos factores ambientales como condición fisiográfica, humedad relativa, temperatura y precipitación, cultivado bajo modelos multiestratados en paisajes predominantes de los departamentos de Caquetá y Guaviare; Amazonia Colombiana.

Específicos

Estudiar la Ecofisiología de la planta completa en etapa reproductiva de morfotipos de arazá (*E. stipitata*) de acuerdo a dos condiciones eco sistémicas del Guaviare (vega del río y tierra firme) y dos del Caquetá (Terrazas altas y bajas).

Establecer los efectos que durante sobre el desarrollo y maduración del fruto de morfotipos de Arazá (*E. stipitata*) ejercen los factores ambientales y fisiográficos asociados a las condiciones ecosistemitas definidas.

Determinar la respuesta de las variables fenológicas, fisiológicas de la hoja y bioquímicas del fruto asociadas a morfotipos de arazá (*E. stipitata*), de acuerdo a las dos condiciones de cultivo del Guaviare (vega del río y tierra firme) y dos del Caquetá (Terrazas altas y bajas)

2. Capítulo 2. Aspectos ecofisiológicos y de plasticidad fenotípica de *Eugenia stipitata* durante la etapa de producción en cuatro unidades de paisaje de la amazonia colombiana

Resumen

En los trópicos el manejo de especies asociadas en sistemas agroforestales establece cambios en la disponibilidad de recursos para el buen desempeño productivo de las plantas. Bajo la óptica de una evaluación integral de respuestas fisiológicas en condiciones de campo, se llevó a cabo un estudio de variaciones en parámetros ecofisiológicos de 5 morfotipos de *E. stipitata* durante la etapa de producción en cuatro unidades fisiográficas de la Amazonia Colombiana, mediante el registro de cursos diarios de variables asociadas al intercambio gaseoso, la fluorescencia de la clorofila, el balance hídrico en las estaciones seca y húmeda de la región. Las respuestas en variables del intercambio gaseoso se ven muy influenciadas por el ambiente, siendo más afectados la tasa de fotosíntesis (A), la tasa de transpiración (E), y la Conductancia estomática (gs). Los cursos diarios de fluorescencia de la clorofila reflejan un mecanismo regulador de la disipación de la energía térmica que permite a estas plantas hacer frente a los períodos de luz de alta intensidad, en especial durante la época seca. Los valores de potencial hídrico más negativo principalmente alrededor del mediodía en todos los casos indican un estrés por déficit hídrico moderado observado durante la época seca que coincide con procesos de fotoinhibición reversible. Las variables ambientales que más influencia ejerce son el Déficit de Presión de Vapor y la intensidad de la Radiación Fotosintética Activa. Entre los morfotipos el mejor desempeño lo exhiben el morfotipo aperado del Guaviare y/o tipo peruano del Caquetá seguido de los morfotipos de mayor tamaño en los dos departamentos. Finalmente, en condiciones favorables de Vega del Rio, Terraza Alta y Terraza Baja se observó el

síndrome de resistencia al estrés, determinado por una respuesta ajustada al déficit hídrico de la estación seca, mientras que en Tierra Firme las respuestas fueron consideradas adaptativas.

Abstract

In the tropics, the species management in agroforestry conditions defined changes on the resources available for the plants productive performance. Under the vision of the physiological integral evaluation responses in field conditions, we conducted a study of variations in plasticity and ecophysiological parameters of 5 morphotypes of *E. stipitata* during the production step in four physiographic units of the Colombian Amazon, through the recording daily courses of variables associated with gas exchange, chlorophyll fluorescence, water balance and phenotypic plasticity in the dry and wet seasons in the region. The responses in gas exchange variables are significantly influenced by the environment, being more affected the rate of photosynthesis (A), transpiration rate (E), and stomatal conductance (gs). The daily courses of chlorophyll fluorescence reflect a regulatory mechanism for the dissipation of thermal energy that allows these plants to cope with periods of high light intensity, especially during the dry season. The negative water potential values mainly around noon in all cases indicate a moderate water stress observed during the dry season matching with reversible photoinhibition processes. The environmental variables that most influence are VPD and PAR intensity. Among morphotypes exhibited the best performance at the morphotype named aperado from Guaviare and / or type of Caquetá named peruvian followed by larger morphotypes in the two departments. Finally, note that under favorable conditions like river plain, High terrace and Low terrace stress resistance syndrome was observed, determined by a adjusted response to water stress of the dry season, while in the TF were adaptive responses.

Introducción

Todos los procesos vitales de la planta, incluyendo la fotosíntesis, la distribución del carbono y el metabolismo dependen de que exista un flujo continuo de agua desde el suelo hasta la atmósfera. Cada uno de los procesos fisiológicos permite que la planta responda y sobre viva al ambiente. Para el diseño y manejo de sistemas agropecuarios sostenibles es necesario entender cómo afectan los factores ambientales a la planta y su fisiología. (Gliessman, 2002)

Una característica común a la mayoría de los estreses abióticos es que promueven estrés hídrico en los tejidos vegetales como consecuencia de desequilibrios entre la absorción de agua por las raíces y la pérdida de la misma a través de las hojas y la parte aérea por transpiración. Estos desequilibrios hídricos se producen tanto de una manera primaria, como en el caso de la sequía, como de una manera secundaria, como ocurre en los estreses por bajas temperaturas, salinidad, anoxia, contaminantes, etc., lo cual permite utilizar la metodología del estudio de las relaciones hídricas del continuo hídrico suelo-planta-atmósfera, como método común.

Ecofisiología, microclima y plasticidad

El concepto de Ecofisiología se define en las relaciones recíprocas de los organismos y el medio ambiente; donde los factores que más influyen sobre la fisiología de las plantas son la temperatura, la precipitación y la radiación solar, sin desconocer o dejar de lado los aspectos bióticos y edáficos.

Las plantas leñosas son muy variables en su respuesta a la disponibilidad de agua en el suelo dado que pueden modificar su fisiología y morfología. La posibilidad de que las plántulas se ajusten plásticamente a las diferentes condiciones de luz y humedad del suelo determinará su establecimiento y crecimiento. Estos ajustes pueden darse a través de cambios en la capacidad fotosintética, en la asignación de la biomasa a distintos compartimientos, en la morfología de las hojas, en la capacidad de absorción del agua, en las concentraciones de nutrientes, así como en los contenidos de pigmentos de los tejidos (Martínez *et al.*, 2011)

La preocupación por los cambios del ambiente ha incrementado los estudios de respuesta de las plantas al ambiente como por ejemplo la transpiración, la fotosíntesis y la respiración de especies y comunidades de árboles, pero dada la gran diversidad en los bosques tropicales, aún falta mucho por hacer (Andrade *et al.*, 2005).

Varios son los factores que influyen directa o indirectamente en la fotosíntesis; como el déficit hídrico, el estrés térmico (Loreto y Bonggi, 1989), la concentración interna y externa de gases (Kirschbaum y Pearcey, 1988) y la composición e intensidad de la luz (Sharkey y Raschke, 1981). Aunque la capacidad de conducción e intercambio gaseoso por estomas se considera como la principal limitación de la asimilación de CO₂ para el proceso fotosintético (Hutmacher y Krieg, 1983), es poco probable que el intercambio de los gases este en interacción con otros factores. La tasa fotosintética está directamente relacionada con la radiación fotosintéticamente activa, con los factores de disponibilidad del agua, y con el intercambio de los gases (Naves-Barbiero *et al.*, 2000).

Cada organismo tiene un rango estrecho de condiciones en las cuales se desarrolla mejor y dentro de ese rango, un punto óptimo, sujeto a la selección natural, que le permite funcionar adecuadamente bajo condiciones ambientales específicas (Ricklefs y Miller, 2000). Las plantas están expuestas a una amplia fluctuación de condiciones ambientales como son la luz y la temperatura así como, el suministro de agua y nutrimentos, por lo que han aclimatado su aparato fotosintético, a nivel de la hoja, para ser altamente flexible en estructura y actividad (Loomis y Amthor, 1999).

Aunque en la actualidad la región cuenta con investigaciones en temas de agroforestería y transformación de frutales amazónicos, lo cual ha permitido iniciar procesos estandarizados para la producción de mermeladas, almíbares, yogures, salsas y néctares, entre otros; la investigación en temas ecofisiológicos de *E. stipitata* y otras especies, no es igualmente representativa y hace que hasta el momento este tema sea el más débil a la hora de hablar de la sostenibilidad de la producción y comercialización de productos de calidad de origen amazónico de la región.

El objetivo de este capítulo es el de presentar un análisis de distintos aspectos ecofisiológicos asociados con las variaciones ambientales y las relaciones hídricas durante la etapa de producción de *E. stipitata* subespecie *sororia* arbusto tipo frutal que hace parte de los modelos de producción agroforestal de la región amazónica.

2.2. Materiales y métodos

La Amazonia Colombiana es una de las cinco regiones naturales que conforman el territorio colombiano, se localiza en el sur-oriente del país y su principal característica obedece a los amplios espacios que aún conservan ecosistemas naturales, de bosques húmedos principalmente; y a la presencia de más de sesenta etnias de los pueblos indígenas que han vivido y viven aún en la región. Según el mapa de coberturas de la tierra, del año 2002, la cobertura predominante en la Amazonia Colombiana es la de bosques. Dichas coberturas ocupan el 85,8% sin incluir los bosques fragmentados, y donde el bosque denso alto de tierra firme es el que más área ocupa (74,59%), mientras que el bosque denso bajo inundable representa tal solo el 0,38% de la región (Sinchi, 2010).

De acuerdo con sus características biofísicas, el clima predominante en la región es cálido húmedo; la temperatura media es de 25,3°C., con mínima promedio de 21,5°C., y máxima promedio de 30,2°C; las temperaturas mínimas se presentan entre los meses de junio a agosto y las máximas están entre los meses de diciembre a enero (Sinchi, 2007).

Según registros de las estaciones meteorológicas del IDEAM, la Amazonia colombiana tiene un régimen de lluvias esencialmente unimodal, con una precipitación media multianual de 3,307 mm, presentando los valores más bajos en los meses de diciembre-enero y los máximos en mayo-junio. Se indica por parte del Instituto Sinchi (2007), que internamente se presentan algunas variaciones con respecto a ese patrón general, por ejemplo en Leticia la precipitación media multianual es de 3,194 mm, con valores mínimos en los meses de julio-agosto y máximos en enero-marzo; mientras las demás ciudades registran

condiciones similares entre sí, los meses de menor precipitación son diciembre-enero y los máximos valores entre mayo y julio. Mocoa presenta la mayor precipitación media multianual con 4,376 mm con ocurrencia del período de más baja precipitación en los meses de octubre-noviembre y las máximas entre mayo-junio; San José del Guaviare es la que presenta menor precipitación media multianual con 2,499 mm, con período de menos lluvias en los meses de diciembre –enero y las máximas en junio-julio (Sinchi *et al.*, 2007).

Las variaciones del relieve son poco acentuadas en esta región, de todas maneras se distinguen, mesas, serranías, igualmente, montañas, colinas bajas, terrazas y llanuras aluviales (Sinchi *et al.*, 2007). La región cuenta con una extensa red hidrográfica, en la cual se destacan los ríos Amazonas, Putumayo, Caquetá, Vaupés, Guainía -Negro, Guayabero –Guaviare. Adicionalmente, Inírida, Atabapo, Isana, Apaporis, Pira Paraná, Caguán, Guayas, Yarí, Mesay y Orteguzza. Los suelos amazónicos se caracterizan por sus bajos niveles de fertilidad, alto grado de acidez, pobre porcentaje de saturación de bases, bajos contenidos de calcio, magnesio y potasio intercambiables, bajo contenido de fósforo y alto aluminio intercambiable.

Amazonia nororiental, departamento del Guaviare

El departamento del Guaviare está ubicado en la parte oriental de Colombia y al nororiente de la Amazonia colombiana, factor éste que hace que comparta características de transición entre esta región y la Orinoquía.

En el departamento los bosques densos cubren 4'302,564.27 ha., correspondiente al 77,49% de la jurisdicción y en la Reserva Forestal 1'950,994.29 ha, equivalente al 81,85% de la misma.

En el departamento del Guaviare el régimen de la precipitación es monomodal, caracterizado por un período seco entre diciembre y enero y uno lluvioso entre abril y julio, con algunas épocas intermedias de menor precipitación, esto se debe a que la ZCIT se hace sentir en aquellas dos regiones a lo largo de estos meses. En cuanto a la distribución temporal de las lluvias en el departamento de Guaviare, se puede evidenciar que el comportamiento de las mismas durante el año es de tipo monomodal. En términos generales, la precipitación presenta las siguientes características:

- La temporada lluviosa se inicia normalmente en el mes de abril y se prolonga hasta el mes de julio; su máxima intensidad se presenta como consecuencia de que en este lapso la ZCIT se desplaza hacia el norte.
- A partir del mes de agosto y hasta diciembre se presenta una disminución progresiva de la precipitación.
- La temporada menos lluviosa, en general, tiene lugar en los lapsos comprendidos entre los meses de diciembre y febrero, cuando la ZCIT se encuentra en el sur y no ejerce influencia condicionante al departamento del Guaviare.

En cuanto a la temperatura y humedad, para el departamento de Guaviare, la media anual de humedad relativa es de 84,3%, con el valor más alto en los meses de mayo a julio. El valor mínimo de humedad es de 79,8% y se presenta en el mes de enero. La temperatura presenta un valor medio anual de 25,3°C, con

temperaturas mínima anual de 23,0°C y máxima alcanzada de 28,5°C (Sinchi y UAESPNN, 2010).

Según el resultado que es arrojado del balance hídrico, para un año típico la ETP estimada es 1,393.68 mm., para una precipitación de 3,203.3 mm. El máximo mensual de ETP es de 130,24 mm., que se registra en enero y el mínimo es de 101,32 mm y se registra en el mes de julio. Las reservas al 100% de capacidad se observan desde el mes de febrero hasta diciembre, donde empieza a ser utilizada. No se observan meses con déficit, los excesos alcanzan los 1,768.61 mm al año, debido a que los valores de precipitación superan ampliamente los requerimientos de agua por Evapotranspiración Real.

De acuerdo con el mapa de “Ecosistemas Continentales Costeros y Marinos de Colombia” (IDEAM *et al.*, 2007) en el departamento del Guaviare se identifican cuatro biomas, contenidos en el gran bioma del Bosque Húmedo Tropical. Para propósitos del presente documento se describen solo dos de relevancia para el estudio, el Zonobioma y el Helobioma Húmedo Tropical de la Amazonia-Orinoquia.

El Zonobioma Húmedo Tropical de la Amazonia-Orinoquia comprende la mayor extensión del departamento con una área de 4`079,024 ha, en su mayoría está cubierto por bosque alto denso de tierra firme (86%), no obstante, presenta 380,789 ha de vegetación trasformada (9,3%). El zonobioma se encuentra sobre un relieve de lomerío y sobre este relieve se presentan sectores planos y ondulados y una pequeña porción donde sobresalen las colinas del Capricho y Cerritos. Dentro de la Reserva comprende el 87% y la mayor cobertura es el bosque alto denso de tierra firme, con 89%.

El segundo en importancia es el Helobioma Húmedo Tropical de la Amazonia-Orinoquia que se caracteriza por presentarse sobre las planicies aluviales, de los ríos de origen andino y amazonense. Está cubierto predominantemente por bosque denso alto inundable de río amazonense (45%), y bosque denso alto inundable de río andinense. Dentro de la Reserva representan el 8,3%; y la cobertura con mayor extensión de área es el bosque denso alto inundable de río amazonense con el 26%.

La geomorfología variable emparentada íntimamente con la evolución y génesis de los suelos, determina que las unidades de paisaje mencionadas para el departamento del Guaviare, según el sistema de Zinck, (1987), este conformado por (6) seis tipos de paisajes: macizo, altillanura, lomerío, pleniplanicie, planicie y valle.

Amazonia occidental, departamento del Caquetá

El departamento de Caquetá tiene una superficie aproximada de 8'896,500 hectáreas, de las cuales el 72,3% permanece en bosques (29,57% son de bosque primario y 42,66% bosque secundario). Presenta además una importante cobertura en pastos equivalente al 27,08%, (o sea un área de 2'409,028 has).

El clima dominante se clasifica como Tropical Lluvioso (Afi, de Koeppen) sin estacionalidad muy marcada que afecte las relaciones edafo-vegetacionales, o Cálido Húmedo (C-H de la Subdirección Agrológica del IGAC). Esta zona es muy lluviosa durante el año; de los 365 días del año llueve entre 235 y 232 días, según los datos de las estaciones meteorológicas de la región. La temperatura es alta, permanece casi constante durante el año (24,8°C a 25,3°C).

La Humedad Relativa también es muy alta (superior al 85%) durante todo el año; lo cual se traduce en una baja evaporación, inferior a 100 mm anuales. Las temperaturas más bajas, corresponden con los períodos de mayor precipitación (abril a julio) y las más altas, con los de menor precipitación (diciembre a febrero). El brillo solar tiene muy poca variación durante el año; siendo de $121 \text{ h}\cdot\text{mes}^{-1}$ lo cual indica una zona de poco brillo solar (nublado), los menores registros se presentan en la época de lluvias (febrero a abril), lo contrario sucede en la época seca (octubre a enero) donde se presentan los valores más altos de brillo solar; la velocidad del viento, varía de $0,9$ a $1,3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, lo que indica que no tiene fuerza suficiente para producir erosión.

El departamento presenta un comportamiento más o menos homogéneo en cuanto a la disponibilidad de agua, arrojando un promedio anual de 3,800 milímetros al año presentando exceso durante todo el año, inclusive no presenta déficit en la época seca diciembre a marzo.

De acuerdo con el mapa de “Ecosistemas Continentales Costeros y Marinos de Colombia” (IDEAM *et al.*, 2007) en la zona de estudio se identifican ocho biomas, contenidos en el gran bioma del Bosque Húmedo Tropical y el gran bioma del Bosque Seco Tropical. Para propósitos del presente documento solo se describe el Orobioma Bajo de los Andes que corresponde al área de trabajo.

Ecológicamente este bioma es la transición entre la llanura amazónica y los ecosistemas andinos; está definido por la presencia de montañas localizadas ente los 500 y 1800 m.s.n.m. este bioma comprende la segunda mayor extensión del área de estudio con una superficie de 768,258 ha; no obstante, el 50,73% está cubierto por vegetación transformada. La selva presente en este Orobioma es una

franja de transición entre la flora y la fauna de los climas cálidos de la baja montaña ecuatorial y la de los fríos del piso andino; tradicionalmente se ha denominado como la tierra de clima templado, con una temperatura media de 16 a 23°C y precipitaciones entre 2,000 a 4,000 mm. El paisaje muestra un modelado de disección de quebradas profundas y numerosas sierras o cerros escarpados.

Los suelos con contenidos de ceniza volcánica muy alterada evolucionan a suelos más arcillosos y de color pardo a ferruginosos, sobre pendientes medianas a fuertes. Entre los 1,200 y 1,800 m de altitud, los valles están acompañados de grandes terrazas aluviales formadas por la acumulación de materiales que fueron transportados desde la alta montaña durante la época fluvioglaciar del Pleistoceno —hace entre 600,000 y 10,000 años—. Las laderas de esta franja se consideran muy inestables, debido a que las corrientes de agua y los fuertes aguaceros generan deslizamientos de tierra, con desprendimientos de material rocoso.

2.2.1. Descripción del área de estudio

El área de estudio está ubicada en la región norte y suroccidental de la Amazonia Colombiana, en los departamentos del Guaviare y Caquetá (Figura 2-1). El departamento del Guaviare está ubicado en la parte oriental de Colombia y al nororiente de la Amazonia colombiana, factor éste que hace que comparta características de transición entre esta región y la Orinoquía.

El departamento del Caquetá está situado en el noroeste de la región de la Amazonia y comparte transición con la cordillera oriental en lo que se conoce con el piedemonte Amazónico Colombiano.



Figura 2-1: Área de estudio donde se identificaron los paisajes sobre los cuales se asentaban las unidades de producción de *E. stipitata* subsp *sororia* seleccionadas.

En cada departamento se identificaron las áreas de mayor producción de la especie *E. stipitata* subespecie *sororia* y se identificaron las unidades fisiográficas sobre los cuales se asentaban las unidades de producción seleccionadas.

2.2.2. Geomorfología y suelos

En el municipio de San José del Guaviare en el área de estudio se identifican unidades de producción en el paisaje de planicie o llanura aluvial que corresponde a superficies planas amplias, formadas por la acumulación de sedimentos aluviales activos depositados en diferentes épocas del Holoceno por el río Guayabero y Guaviare. El levantamiento de suelos efectuado por Murcia, 2003 menciona que dentro de este paisaje se identifican los tipos de relieve: plano de inundación y los niveles de terrazas (baja y media). En este paisaje la unidad

fisiográfica de vega presenta un relieve de plano de inundación forma una faja alargada localizada a los dos lados de los cauces de los ríos que se inundan por algún período durante el año, tienen relieve predominantemente cóncavo con pendientes inferiores al 1% (**Figura 2-2**).



Figura 2-2: Unidades fisiográficas de Vega del Rio, (izquierda) y tierra firme (derecha en el departamento del Guaviare.

El otro paisaje seleccionado para esta localidad del Guaviare fue el de lomerío donde la unidad fisiográfica de tierra firme posee un relieve que varía de ligeramente plano a fuertemente quebrado y presenta disección que oscila de moderada a fuerte (**Figura 2-2**)

Los suelos aluviales de vega del rio del municipio de San José del Guaviare son de origen andinense y se caracterizan por ser suelos con texturas finas francas a arcillosas, pH ácido, alta saturación de aluminio, en donde las mayores limitaciones tienen que ver con la incidencia de las inundaciones, la cual es frecuente en los niveles más bajos. Los suelos de lomerío en tierra firme, son importantes en cuanto a la gran extensión que ocupan en el departamento, aun

cuando presentan limitantes para su uso respecto a su fertilidad por los procesos erosivos y de degradación que presentan por la actividad antrópica.

En el departamento del Caquetá el área de estudio (**Figura 2-3**) se localiza en el municipio de Albania ubicado al sur occidente del departamento del Caquetá y su cabecera municipal dista 74 Km. de la ciudad capital Florencia.



Figura 2-3: Paisaje de terraza alta (izquierda) y baja (derecha) en el Caquetá. Municipio de Albania.

Los paisajes identificados corresponden a la llanura aluvial ondulada caracterizada por una secuencia de sedimentos fluviales compactados que consta de arcillolitas, limolitas y areniscas. En este paisaje, las unidades fisiográficas de terrazas corresponden a superficies formadas por los ríos en épocas antiguas y que en la actualidad no tienen influencia de los ríos pues ocupan áreas altas a donde no alcanzan a llegar las inundaciones (**Figura 2-3**) (IGAC-TROPENBOS, 1993).

Las terrazas altas y bajas del municipio de Albania, en Caquetá, tienen relieve plano y en algunos casos ligeramente ondulado, los suelos tienen contenido de nutrientes bajo, acidez alta y en algunas formas cóncavas hay mal drenaje. Otro factor que influye en el uso y manejo de estos suelos, está dado por la cantidad de arena o greda (arcilla), que el suelo contiene (textura del suelo). En otras áreas el terreno puede ser muy gredoso, en este caso el agua, no penetra fácilmente, el terreno se inunda durante la época de lluvias y al secarse por efecto de la época seca, se endurece dificultando el crecimiento de las raíces.

Se hicieron análisis de suelos tipo caracterización Q01 tomando muestras de los primeros 20 cm del suelo y enviadas al laboratorio certificado del IGAC de cada uno de los sitios.

2.2.3. Descripción del material vegetal

Durante la selección de unidades de producción se distinguieron variaciones morfológicas con fenotipos diferentes para los frutos (morfortipo). Zapata *et al.*, 2011, mediante un estudio para la identificación de materiales por caracterización molecular según la unidad de fisiografía determinada, encontraron que la variabilidad de los materiales en cada fisiografía es muy alta, pero que existe una tendencia de agrupamiento de los materiales en Caquetá, y que la uniformidad observada puede atribuirse a la procedencia del material (probablemente estos materiales provengan de un mismo acervo genético). También encontraron que los materiales colectados en cultivos de Guaviare presentan una mayor variabilidad, especialmente los que pertenecen a la zona fisiográfica de tierra firme, por el contrario, los ejemplares de vega de río se encuentran genéticamente más cercanos Zapata *et al.*, (2011), al material proveniente de la colección de

trabajo del Instituto SINCHI, siendo probable que en esta zona se haya efectuado la distribución de semilla de *E. stipitata* de la colección del Instituto como producto de los proyectos de investigación participativa involucrando esta especie en fincas de colonos.

Así mismo, otro aspecto que influye en la uniformidad observada está en las preferencias de los agricultores al establecer estos cultivos, pues finalmente son los agricultores quienes seleccionan sus cultivares según las necesidades productivas que contemplan. De ahí que en este estudio se seleccionaron para evaluación los siguientes morfotipos (Tabla 2-1).

Tabla 2-1: Frutos de Morfotipos de *E. stipitata* subespecie *sororia* identificados para el presente estudio: Brasileiro y Peruano en terrazas altas y bajas de Caquetá, Grande, Aperado y Pequeño en tierra firme y/o vega del río en Guaviare

Localidad	Planta	fruto
Caquetá Unidades de Terrazas altas y bajas	Peruano 	
	Brasileiro 	

Guaviare Unidades de Tierra firme y/o Vega del Río	Pequeño		
	Grande		
	Aperado		

1. MORFOTIPO BRASILEIRO: Presente en las unidades de terrazas bajas y altas del municipio de Albania, Caquetá, sobresale por la superficie del tronco rugoso, color del haz de la hoja verde intenso y color del envés de la hoja verde claro.
2. MORFOTIPO PERUANO: Presente en las unidades de terrazas bajas y altas del municipio de Albania, Caquetá; sobresale por la consistencia de la hoja papirácea, fruto en forma de pera y color de la pulpa del fruto amarillo naranja.
3. MORFOTIPO GRANDE: Presente en las unidades de vega y tierra firme o lomerío del municipio de San José del Guaviare, en Guaviare, sobresale por color de la hoja verde intenso, fruto de tamaño grande y porte general del árbol robusto.

4. MORFOTIPO APERADO: Presente en las unidades de vega de río en el municipio de San José del Guaviare, Guaviare, sobresale por fruto en forma de pera, hojas de color verde claro porte de la planta tipo ralo.
5. MORFOTIPO PEQUEÑO: Presente en las unidades de Lomerío o tierra firme del departamento del Guaviare, sobresale por hojas pequeñas, color verde oliva, frutos abundantes pero pequeños y porte general de la planta pequeña.

Dada la alta variabilidad de frutos encontrados en las diferentes zonas fisiográficas, para el presente estudio se determinó que cada material que fue evaluado se denominara como morfositio según la unidad fisiográfica donde se encontraba. Esta clasificación permitió determinar ocho morfositios que se describen en la **Tabla 2-2**

Tabla 2-2: Unidades y morfotipos encontrados para el presente estudio

Unidad Fisiográfica	Lugar	Morfotipo	Código de identificación del Morfositio
Vega del Río	San José del Guaviare	Grande	VRGR
Vega del Río	San José del Guaviare	Aperado	VRAP
Terraza Baja	Albania	Brasileño	TBBR
Terraza Baja	Albania	Peruano	TBPR
Terraza Alta	Albania	Brasileño	TABR
Terraza Alta	Albania	Peruano	TAPR

Tierra Firme o Lomerío	San José del Guaviare	Grande	TFGR
Tierra Firme o Lomerío	San José del Guaviare	Pequeño	TFPQ

Los arbustos fueron seleccionados y se marcaron 4 individuos de cada uno de los morfotipos en 4 fincas de productores ubicadas en los municipios de San José del Guaviare, Guaviare y Albania, Caquetá. Las características de cada sistema de producción donde se cultiva *E. stipitata* según la finca se muestran en la **Tabla 2-3**

Tabla 2-3: Características de las fincas en estudio.

Unidad Fisiográfica	Lugar	Morfotipos	Características
Vega del Rio	San José del Guaviare	Grande Aperado	Cultivo de 10 años de edad asociado en sistema agroforestal con maderables y otros frutales como Borojó (<i>Borojoa sorbilis</i>) y Uva (<i>Pouroma cecropiifolia</i>). Sin arreglo de siembra definido
Terraza Baja	Albania	Brasilero Peruano	Cultivo de 8 años de edad asociado con Caucho (<i>Hevea</i>) en surco sencillo. Distancia entre plantas de 4 m
Terraza alta	Albania	Peruano Brasilero	Cultivo de 8 años de edad asociado a sistema agroforestal Caucho (<i>Hevea</i>) surco doble y Nogal (<i>Cordia alliodora</i>) distancia entre plantas de 4 m
Tierra Firme o	San José	Grande	Cultivo de 7 años de edad asociado a

Lomerío	del	Pequeño	Forestal tipo Abarco (<i>Caryniana piriniformis</i>)
	Guaviare		distancia entre plantas de 4 m.

2.2.4. Determinación de la respuesta fotosintética al flujo fotónico (Curvas de respuesta a la luz).

Se llevó a cabo en 2 hojas adultas, sanas, de la parte externa del dosel, en el tercio medio de cada uno de tres arbustos marcados de cada morfositio para un total de 16 hojas analizadas, las cuales fueron expuestas a radiación de flujo fotónico con valores entre 0 y 2001 μmol de fotones $\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Se usó el sistema portátil de intercambio de gases operado en modo abierto TPS-2 (PP Systems, Haverhill, MA), consistente en una cámara foliar de 2,5 cm^2 , un microprocesador (PP Systems, UK) y un analizador de gases infrarrojo. Las variaciones en el flujo fotónico fueron obtenidas usando una unidad (LED) de luz actínica (rojo/blanco LED's). Esta lámpara provee un control manual de intensidad de luz en 10 pasos (0-9), con un rango de aproximadamente 0 a 2001 μmol de foton $\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (PP Systems, UK).

El ambiente de la cámara foliar fue mantenido en las siguientes condiciones: CO_2 de referencia entre 370-400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ y temperatura de 26°C. Las evaluaciones de fotosíntesis fueron tomadas entre las 09:00 y las 13:00 horas bajo días soleados o parcialmente nublados (Junio de 2009 y julio de 2009).

Las curvas de luz se ajustaron a una ecuación de regresión no lineal usando el software Statistix 9. 0 (Tallahassee FL) utilizando el modelo de Mitscherlich (Potvin *et al.*, 1990; Prado and Moraes, 1997; Peek *et al.*, 2002; Aleric and Kirkman, 2005; Kelly *et al.*, 2009) así:

$$3. \quad A = A_{\max} \left[1 - e^{-A_q e^{(PPF - LCP)}} \right]$$

Donde A_{\max} representa la asíntota de la fotosíntesis, A_q corresponde a la pendiente inicial de la curva, PPF representa el flujo fotónico, LCP denota el punto de compensación de luz o el punto donde se corta la curva con el eje x y la fotosíntesis neta es igual a 0, y A representa la fotosíntesis neta. Este modelo se usó para identificar los siguientes parámetros: A_{\max} , tasa de fotosíntesis a luz saturante, A_q , rendimiento cuántico aparente, Punto de Compensación de Luz (LCP) y Punto de saturación de Luz (PSL) que corresponde al punto donde se logra el 90% de la A_{\max} (Kelly *et al.*, 2009).

2.2.5. Intercambio de gases

Con el fin de documentar bajo condiciones de campo los cambios estacionales en las características fotosintéticas y relaciones hídricas de individuos adultos de *E. stipitata*, se hicieron cursos diarios de variables microclimáticas, intercambio de gases, fluorescencia de la clorofila y potencial hídrico del tallo. Se llevaron a cabo cuatro cursos diarios en época húmeda y cuatro cursos diarios en época seca de los cuales se seleccionaron los más representativos (uno en la época lluviosa y uno en la época seca) para mostrar las tendencias a lo largo del día de las distintas variables medidas.

Las mediciones se realizaron a lo largo del día (en cuatro individuos) entre las 6:00 y las 18:00h para las variables de intercambio de gases y potencial hídrico del suelo y entre las 00:00 y las 24:00h para el potencial hídrico del tallo y variables microclimáticas. La información de los cuatro cursos diarios fue utilizada para el análisis estadístico respectivo. Se utilizó un enfoque comparativo en cuanto al

desenvolvimiento del intercambio gaseoso, la fluorescencia de la clorofila y los potenciales hídricos.

Durante la época húmeda y seca en cada zona de trabajo de los municipios de Albania, Caquetá y San José del Guaviare, Guaviare, se realizaron cursos diarios a intervalos regulares de tres horas desde la madrugada hasta el atardecer (06:00 –18:00). Para las mediciones de fotosíntesis, transpiración, conductancia estomática, concentración interna de CO₂ y Temperatura de la hoja se utilizó un sistema portátil de intercambio de gases operado en modo abierto TPS-2 (PP Systems, Haverhill, MA). Las mediciones se realizaron en cuatro individuos (n=4), en 8 hojas completamente expandidas, expuestas y ubicadas en el tercio medio en cada uno de los 4 puntos cardinales del árbol, haciendo un registro por hoja.

En el modo abierto, el material foliar se colocó dentro de la cámara por la cual pasa un flujo de aire controlado ($300 \cdot \text{cm}^{-3} \cdot \text{min}^{-1}$) con concentraciones conocidas de vapor de agua y CO₂. Las tasas de intercambio de gases se determinaron a través de las tasas de flujos de aire, del aire foliar encerrado dentro de la cámara y de las diferencias de concentraciones de vapor de agua y CO₂ que entra y sale de la cámara (referencia y análisis).

Los cálculos de intercambio de gases fueron hechos por el microprocesador integrado al equipo, de acuerdo con el modelo propuesto por von Caemmerer y Farquar (1981). Se utiliza un factor de corrección en los cálculos finales de intercambio de gases, que toma en cuenta el efecto de dilución del vapor de agua transpiracional dentro de la cámara (Buck, 1981). La temperatura de la hoja, la PAR incidente y el déficit de presión de vapor hoja-aire (DPV) fueron aquellas

impuestas por el ambiente durante las mediciones. La concentración de CO₂ ambiental fue de 388±12 μmol·mol⁻¹.

2.2.6. Potencial hídrico de la planta

La condición hídrica de la planta se evaluó, midiendo la tensión del agua en el xilema, la cual es aproximadamente igual al potencial hídrico foliar (Ψ_L) (Taiz y Zeiger, 2006). Para este propósito se hizo uso del higrómetro de tallo PSY-1 (ICT, Armidale, AU) siguiendo el procedimiento de Dixon (1984) con ajustes de calibración, instalación y modo de lectura efectuados para el presente estudio en la universidad de New England, Armidale, Australia en 2010. El proceso de Calibración se llevó a cabo obteniendo un punto para una temperatura de 25°C en una solución de NaCl con molaridad de 0,05; 0,1; 0, 2; 0, 5 y 1.

La calibración se efectuó cada vez que el equipo era instalado en campo. Los datos se programaron para cada hora obtener un registro del potencial hídrico del tallo en -MPa. El instrumento fue instalado sobre el tallo principal del arbusto de *E. stipitata* a una altura desde el suelo que varió entre los 20 y 30 cm. Un sistema de aislamiento térmico con espuma de poliuretano cubrió el instrumento una vez instalado para evitar gradientes de temperatura que afecten la exactitud del diferencial de temperaturas medidas y lograr un equilibrio del medio tiempo en el menor lapso posible. (Figura 2-4)



Figura 2-4: Instalación en campo del psicrómetro de tallo PSY-1 en arbustos de *E. stipitata*.

2.2.7. Variables microclimáticas

Durante cada curso diario se midieron las siguientes variables microclimáticas: Radiación fotosintéticamente activa (PAR) (Sensor LI-190, USA), temperatura del aire (Sensor THR-102, USA) y humedad relativa del aire (Sensor THR-102, USA). Para realizar estas mediciones se utilizó una microestación (Colteín, COL) compuesta de dispositivos de censado y registro automático (data loggers marca HOBO U12-006, USA) y una herramienta de software (HOBOWare, USA) para la descarga de los datos de las mediciones a una computadora.

Las variables de Temperatura y HR permitieron estimar la diferencia de presión de vapor (DPV), la cual es la diferencia entre la presión de vapor de saturación a la temperatura del aire (e_s) y la presión de vapor ambiental (e_a) (Allen *et al.*, 1998). Esta se obtiene a partir de las siguientes ecuaciones:

$DPV = e_s - e_a$ Donde:

$$ea = \frac{e^{\circ}(T_{max}) \frac{HR \text{ mínima}}{100} + e^{\circ}(T_{min}) \frac{HR \text{ máxima}}{100}}{2}$$

$$es = \frac{e^{\circ}(T_{máxima}) + e^{\circ}(T_{mínima})}{2}$$

$e^{\circ}(T_{máxima})$ presión de vapor de saturación a temperatura máxima (kPa)

$$e^{\circ}(T_{máxima}) = 0,6108 \text{ exponente } (17,27 T_{máxima}) / (T_{máxima} + 273,3)$$

$e^{\circ}(T_{mínima})$ presión de vapor de saturación a temperatura mínima (kPa)

$$e^{\circ}(T_{mínima}) = 0,6108 \text{ exponente } (17,27 T_{mínima}) / (T_{mínima} + 273,3)$$

$HR_{máx.}$ = Humedad relativa máxima diaria (%)

HR_{min} = Humedad relativa mínima diaria (%)

T máx. = temperatura máxima

T min = temperatura mínima

Las variables de temperatura y humedad relativa permiten también estimar el potencial hídrico de la atmósfera, el cual se calculó haciendo uso de la siguiente fórmula (Colmenares-Trejos *et al.*, 2011):

$$\Psi \text{ atmósfera (MPa)} = 0,4608 \times (T \text{ en grados Kelvin}) \times \text{Ln } HR/100$$

2.2.8. Medición del potencial hídrico del suelo

Para la medición del potencial hídrico del suelo, se utilizaron sensores de potencial hídrico del suelo MPS-1 (Decagon Devices, USA) que consisten en una matriz estática de cerámica que se introduce 10 cm de profundidad en el suelo en el área próxima a la rizósfera de la planta y mediante la segunda ley de la termodinámica mide la energía potencial del agua en equilibrio con el agua en el suelo (Koopmans *et al.*, 1966; Spaans *et al.*, 1996).

Mediante un logger de captura de datos (Decagon Devices, USA) se registraron los potenciales hídricos del suelo durante el pre alba a las 04:00 y durante el día cada 3 horas entre las 06:00 y las 18:00 horas. Un sensor fue instalado en el suelo próximo a cada uno de los 4 árboles en estudio y los valores se registraron simultáneamente con las mediciones de intercambio de gases y de potencial hídrico de la planta.

2.2.9. Medición de fluorescencia de la clorofila

Para la medición de la fluorescencia de la clorofila durante la época seca y la época húmeda se utilizó un fluorómetro de amplitud modulada (Hansatech, Hoddesdon, UK). La medida se obtiene a partir de la programación de flashes de luz saturantes que generan la consecuente respuesta fluorescente instantánea en la hoja, la cual es detectada por el equipo.

Los valores se obtuvieron en hojas adaptadas a oscuridad, y en estado adaptado a la luz, en presencia de luz actínica (fotosintética). Para este caso el instrumento básicamente provee de 4 fuentes de luz cualitativa y cuantitativamente diferentes: a) luz roja modulada de baja intensidad ($2 \mu\text{moles}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 583 nm), b) pulsos de luz actínica de alta intensidad ($5\text{-}20,000 \mu\text{moles}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), c) luz actínica blanca

continua de $300-600 \mu\text{moles}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, d) luz rojo lejano ($\mu\text{moles}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, de 735 nm) y un detector de fluorescencia que registra solamente la fluorescencia emitida en la frecuencia y la fase de luz modulada (Gonzales Moreno *et al.*, 2008).

A partir de las anteriores medidas el fluorómetro calcula diferentes parámetros: F_v/F_m que estima el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II, el rendimiento cuántico efectivo, además, de los “quenching” (apagamiento) fotoquímico (qP), no fotoquímico (qN) y la disipación no radioactiva (NPQ). La desviación no fotoquímica a través del quenching o apagamiento no fotoquímico se obtuvo mediante la ecuación $\text{NPQ} = (F_o - F_m')/F_m'$ y el apagamiento fotoquímico (qP) se calculó por la fórmula $\text{qP} = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_o)$ (Bolhàr-Nordenkampff y Öquist 1993, Krause y Weiss, 1991).

Dentro de los parámetros obtenidos en hojas sometidas a la luz actínica se encuentra el rendimiento cuántico fotoquímico del fotosistema II $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$ (Genty *et al.*, 1989). A partir del Φ_{PSII} se obtuvo la tasa de transporte de electrones por el fotosistema II (ETR), $\text{ETR} = \Phi_{\text{PSII}} \times \text{PFD}$ (Densidad de flujo fotónico) $\times 0,5 \times 0,84$ (Maxwell y Johnson, 2000).

Los parámetros de fluorescencia en hojas adaptadas a la luz y a la oscuridad por espacio de 1 hora, se obtuvieron a lo largo del día entre las 06:00 y las 18:00, en 2 ciclos de un día en las épocas seca y húmeda entre los años 2010 y 2011. Se tomaron 4 arbustos de *E. stipitata* y 8 hojas por arbusto cuyos valores medios permitieron construir las tendencias de los parámetros en evaluación. Los parámetros se registraron a partir de las mismas hojas seleccionadas para las mediciones de intercambio de gases y simultáneamente con los registros de potencial hídrico de la planta. Se registró F_o , F_m , f_v/f_m , qP, Φ_{PSII} , ETR y NPQ.

2.2.10. Medición de la radiación

Las mediciones de radiación fotosintética activa (PAR) se llevaron a cabo en bajo cada uno de los 4 arbustos seleccionados durante los 4 ciclos evaluados en época seca y época húmeda. Se utilizó un Ceptómetro Accupar LP-80 (Decagon Devices Inc. USA) que consiste en una barra cuántica de 80 cm acoplado a un logger de captura de datos. Ochenta (80) sensores están dispuestos en la barra en paquetes de 10 sensores cada 10 cm. Se utilizó la barra completa ubicada bajo el dosel del arbusto en orientación a los cuatro puntos cardinales (E, O, N, S) tomando como punto central de referencia la proyección del eje del tallo principal. Los cuatro registros se promediaron para generar un solo valor correspondiente a la radiación fotosintética transmitida a través del dosel.

La radiación fotosintética incidente fue determinada mediante un sensor externo de radiación PAR (Decagon Devices Inc. USA), ubicado en el punto de incidencia directa del sol y conectado al logger mediante un cable de 20 m de longitud. Con estos valores se calcula la fracción de radiación interceptada $fPAR_i$ mediante la fórmula de Joel *et al.*, (1997):

$$fPAR_i = \frac{(ABV - BLH)}{ABV}$$

Dónde:

$fPAR_i$: Fracción de radiación interceptada

ABV: Radiación medida sobre el dosel

BLH: Radiación medida bajo el dosel

Las mediciones fueron llevadas a cabo durante los períodos secos y húmedos en días soleados a las 09:00, 12:00 y 15:00 horas del día en cada uno de los arbustos marcados para el experimento. Con este valor el equipo determina el Índice de Area Foliar (IAF) a partir del modelo de Goudriaan (1988).

2.2.11. Determinación del contenido de clorofila.

Muestras vegetales: Para cada morfotipo en cada unidad fisiográfica identificada se realizaron tres réplicas para la extracción y posterior determinación del contenido de pigmentos, cada una proveniente de la colecta de 32 hojas en total de los 4 arbustos marcados. Previamente las áreas de las hojas (cm^2) colectadas fueron calculadas por planimetría, luego cada homogenizado se obtuvo extrayendo igual masa del tercio medio de la lámina de tres hojas y descartando los márgenes y la nervadura principal. Posteriormente, se maceró con mortero en nitrógeno líquido. A partir de éste homogenizado se pesaron con balanza analítica y en tubos tipo Eppendorf de 2 ml, dos muestras de 30 mg de material vegetal para la extracción de pigmentos fotosintéticos. El excedente de material se empleó para la determinación del peso seco (PS) de la muestra después del pesado y secado en horno a 65°C durante 48 horas.

Extracción de pigmentos: Durante todo el proceso de extracción las muestras se mantuvieron a 4°C sobre cama de hielo y en oscuridad. Se emplearon soluciones extractoras con Acetona: Triton X-100: Agua destilada en proporciones 80:15:5. El Tritón X-100 se empleó para solubilizar las proteínas de membrana, como lo han reportado Deamer y Crofts (1967), Bottomley (1970) y Markwell y Thornber (1982). La extracción inició agregando 1,0 ml de la respectiva solución extractora a cada uno de los tubos con la muestra vegetal. Se homogenizó manualmente durante 5

C (c+x): Carotenoides Totales (carotenos y xantofilas)

El contenido de pigmentos del extracto calculado con estas ecuaciones, fue posteriormente convertida en unidades de miligramos de pigmento por gramo de peso seco (PS) y gramos de pigmento por unidad de área foliar (cm²). Los cálculos obtenidos de las dos muestras provenientes de cada homogenizado se promediaron.

2.2.12. Cálculo del índice de plasticidad

Se calculó el índice simplificado de plasticidad RDPIs (del inglés, Simplified Relative Distance Plasticity Index) según Valladares *et al.*, (2007). Para cada una de las variables en los 8 morfositos identificados, los índices se obtuvieron a partir de las distancias fisiológicas estimadas para todas las combinaciones dos a dos del factor época (Seca y húmeda). El índice RDPIs fue calculado como el valor absoluto de la diferencia entre dos valores medios para cada morfosito, dividido por la suma de estos dos valores (Valladares *et al.*, 2007). Para el cálculo se usaron los valores medidos entre las 9:00 y 12:00 am con la finalidad de usar valores que evitaran el cierre estomático producido por la disminución del potencial hídrico y/o aumento del déficit de presión de vapor.

Este índice tiene la ventaja de que los cambios en las variables expresadas en diferentes unidades y con diferentes rangos, pueden ser comparados en una escala de 0 a 1, es decir, cuando el índice es más próximo a 1, mayor es la respuesta plástica de la especie para esa variable (Valladares *et al.*, 2007). Además, ya que mide las distancias fenotípicas a lo largo de las diferentes

combinaciones de tratamientos, permite obtener variación en torno a la media y por tanto comparación estadística (Valladares *et al.*, 2007).

2.2.13. Análisis estadístico

Las variables continuas se analizaron mediante análisis de varianza para las fuentes de variación identificadas en el diseño de muestreo. El análisis individual de cada morfotipo y de cada época se realizó utilizando el siguiente modelo mixto para los valores originales:

$$Y_{ik\epsilon} = \mu + E_i + H_j + MF_k + (E \times H)_{ij} + (E \times MF)_{ik} + (H \times MF)_{jk} + (E \times H \times MF)_{ijk} + \epsilon_{ijke}$$

Dónde:

L: Época

H: Hora del día

MF: Morfotipo

Se realizó una prueba de contrastes para comparar el efecto de las localidades y el comportamiento de los morfotipos en cada localidad (**Tabla 2-4**). Para ello se hizo uso del comando Contrast del paquete Statistix 9. 0 (Tallahassee FL).

Tabla 2-4: Tabla de contraste de los efectos de los morfotipos y las localidades por separado.

Contraste	Tratamientos comparados
Efecto Morfotipo	(VRGR vs VRAP) (TBBR vs TBPR)

	(TABR vs TAPR)
	(TFGR vs TFPQ)
Efecto Localidad	(VRGR, VRAP vs TBBR, TBPR)
	(VRGR, VRAP vs. TABR, TAPR)
	(VRGR, VRAP vs. TFGR, TFPQ)

VRGR: Vega del Río Grande, VRAP: Vega del río aperado, TBBR: Terraza baja brasilero, TBPR: terraza baja peruano, TABR: terraza alta brasilero, TAPR: terraza alta peruano, TFGR: tierra firme grande, TFPQ: tierra firme pequeño.

Se calcularon los coeficientes de correlación entre las características cuantitativas usando el procedimiento Correlations Pearson's del paquete Statistix 9.0 (Tallahassee FL) para las variables fisiológicas y climáticas. Luego se sometieron a análisis de regresión paso a paso sobre variables fisiológicas dependientes que mostraron asociatividad en la correlación Finalmente, la información de las características fisiológicas en su conjunto se sometió al análisis de componentes principales (ACP) a las variables normalizadas haciendo uso del paquete SPSS V 17.0.

2.3. Resultados y discusión

2.3.1. Cursos diarios estacionales de variables microclimáticas, intercambio de gases, fluorescencia de la clorofila y relaciones hídricas

Las características fisiográficas de los paisajes predominantes en la Amazonia Colombiana, difieren entre sí, con lo cual cada unidad fisiográfica dentro del paisaje le imprime caracteres propios a las comunidades vegetales que allí se desarrollan y presionan de manera diferencial a las especies nativas que muestran rango amplio de adaptación y buen comportamiento en estos ambientes. El arazá (*E. stipitata*) como arbusto asociado a los modelos multiestratados de la región,

han expresado un comportamiento diferencial en estos paisajes donde los datos muestran algunos mecanismos que le permiten adaptarse y desempeñarse con éxito bajo las limitaciones que el ambiente Amazónico impone.

Entre estas limitaciones se destacan las de tipo edáfico (Tabla 2-5) como son suelos con alta concentración de aluminio y baja fertilidad, las de tipo ambiental con niveles de irradiancia que superan los 2000 $\mu\text{moles fotones}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Figura 2-6) que afectan el normal desempeño fisiológico de las especies.

Tabla 2-5: Características generales de los suelos donde se identificaron morfotipos de *E. stipitata* según la unidad de paisaje.

Localidad	ELEMENTO	RESULTADO	ANALISIS
Vega del río (Municipio de San José del Guaviare, Departamento del Guaviare) Profundidad 0-20 cm	Textura	FL	NA
	Saturación de Aluminio) S,A,I	-	-
	pH	5,9	medianamente ácido
	Elementos mayores		
	Nitrógeno (N)	0,03%	deficiente
	Fósforo (P)	47,6 ppm	adecuado
	Potasio (K)	0,15 meq/100 gr	deficiente
	Calcio (Ca)	4,1 meq/100 gr	adecuado
	Magnesio (Mg)	0,98 meq/100gr	deficiente
	Sodio (Na)	1,1 meq/100gr	adecuado
	Relaciones catiónicas		
	Ca/Mg	4,18	ideal
	Mg/K	6,53	No ideal

Localidad	ELEMENTO	RESULTADO	ANALISIS
	Ca/K	27	No ideal
Tierra firme o Lomerío (Municipio de San José del Guaviare, Departamento del Guaviare) Profundidad 0-20 cm	Textura	ArL	Arcillo-limosa
	pH	4,8	Muy fuertemente ácido
	Saturación de Aluminio) S,A,I	20,3%	Limitante para cultivos moderadamente tolerantes
	Elementos mayores		
	Nitrógeno (N)	0,18 %	medio
	Fósforo (P)	1,1 ppm	deficiente
	Potasio (K)	0,24meq/100 gr	medio
	Calcio (Ca)	0,35meq/100 gr	deficiente
	Magnesio (Mg)	0,24meq/100 gr	deficiente
	Sodio (Na)	0,03 meq/100gr	adecuado
	Relaciones catiónicas		
	Ca/Mg	1,46	Aceptable
	Mg/K	1	No ideal
	Ca/K	1,46	No ideal
	Terraza baja (Municipio de Albania, Vereda San Isidro, Departamento del Caquetá) Profundidad 0-20 cm	Textura	Ar
pH		4,7	Extremadamente ácido
Saturación de Aluminio) S,A,I		54,4%	Limitante para cultivos tolerantes
Elementos mayores			
Nitrógeno (N)		0,09 %	bajo
Fósforo (P)		1,5 ppm	deficiente
Potasio (K)		0,08meq/100 gr	deficiente
Calcio (Ca)		0,75meq/100 gr	aceptable
Magnesio (Mg)		0,19meq/100 gr	aceptable

Localidad	ELEMENTO	RESULTADO	ANALISIS
	Sodio (Na)	0,07meq/100gr	adecuado
	Relaciones catiónicas		
	Ca/Mg	4	Ideal
	Mg/K	2,4	Aceptable
	Ca/K	9,4	Aceptable
Terraza alta (Municipio de Albania, Vereda Las Delicias, Departamento del Caquetá) Profundidad 0-20 cm	Textura	Ar	Arcilloso
	pH	4,6	Extremadamente ácido
	Saturación de Aluminio) S,A,I	50,5%	Limitante para cultivos tolerantes
	Elementos mayores		
	Nitrógeno (N)	0,07 %	bajo
	Fósforo (P)	0,74 ppm	deficiente
	Potasio (K)	0,08meq/100 gr	deficiente
	Calcio (Ca)	1,0meq/100 gr	aceptable
	Magnesio (Mg)	0,32meq/100 gr	aceptable
	Sodio (Na)	0,07meq/100gr	adecuado
	Relaciones catiónicas		
	Ca/Mg	3,1	Aceptable
	Mg/K	4	Ideal
	Ca/K	12,5	Aceptable

Los resultados de la caracterización fisicoquímica de los suelos (Tabla 2-5) donde se desenvuelven los modelos de producción con *E. stipitata* muestran características que van desde suelos de moderada fertilidad (Vega del río), hasta suelos de baja fertilidad (terrazas bajas y altas) y muy baja fertilidad (Tierra Firme) con limitaciones químicas por altas concentraciones de aluminio. En general las

deficiencias en fertilidad están asociadas a baja o media disponibilidad de elementos mayores (N, P, y K).

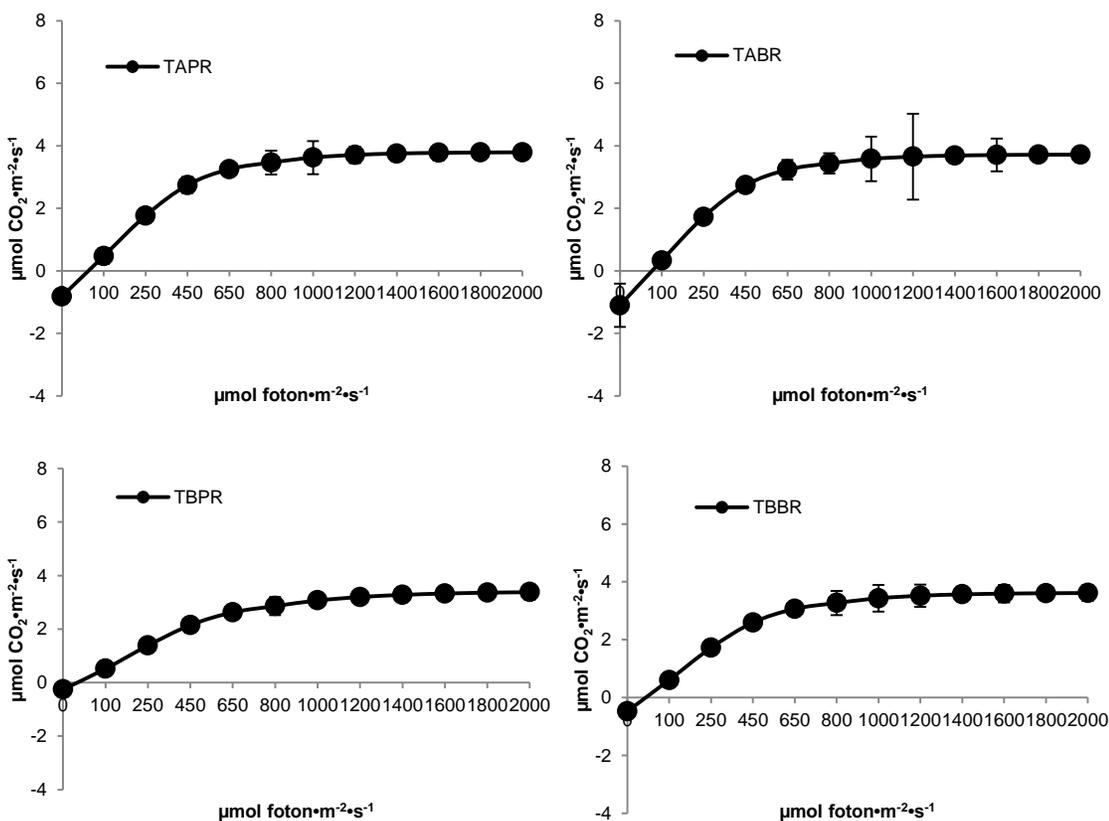
De acuerdo con Barrera *et al.*, (2009) *E. stipitata* es un arbusto que tolera condiciones de baja fertilidad, siendo el nutriente más limitante el nitrógeno (N) seguido del potasio (K) por cuanto afecta la capacidad de acumulación de materia seca y la expansión del tejido foliar. Sin embargo, en condiciones de campo es más frecuente encontrar síntomas visibles de deficiencia por fósforo (P), sin que este elemento limitante en la mayoría de los cultivos, afecte sensiblemente el desempeño de la especie.

Barrera *et al.*, (2009), reportaron que no existen variaciones en la anatomía foliar debidas a las deficiencias de nutrientes en *E. stipitata*. Orjuela *et al.*,(2009) reportaron que la concentración de *Chl a* y los carotenoides no son afectados por las deficiencias de nutrientes en las plantas de *E stipitata*. Así mismo expresan que la plasticidad de la concentración de clorofilas ante un entorno lumínico variante, es afectada por las deficiencias de **N** y **P**, lo cual se ajusta a lo reportado por Valladares *et al.*,(2007) quienes establecen que la respuesta plástica potencial de un parámetro puede ser grande, pero la plasticidad observada puede ser disminuida por la limitación de recursos o por estrés ambiental.

Para una mejor comprensión de los resultados los cursos diarios de todas las variables se presentan en duplas de dos según el gradiente fisiográfico, de tal forma que los paisajes más bajos de Vega del río (VR) y terraza baja (TB) se muestran juntos y así mismo los más altos que son terraza alta (TA) y tierra firme (TF).

2.3.2. Respuestas fotosintéticas a la luz

La respuesta fotosintética de las hojas a la radiación solar incidente ha sido descrita a través de modelos y ecuaciones (Potvin *et al.*, 1990; Peek *et al.*, 2002; Aleric y Kirkman, 2005, Bassman y Zwier, 1991; Prado and Moraes, 1997). Ye y Zhao, (2010), mencionan que estos modelos y ecuaciones describen bien las respuestas del proceso fotosintético a la irradiancia en un rango de niveles bajo la intensidad de luz saturante. En *E. stipitata* la tasa de asimilación de dióxido de carbono de la hoja mostró la típica respuesta asintótica al flujo fotónico para todos los ambientes evaluados (Figura 2-5) y los parámetros del ajuste exponencial en la ecuación que se obtienen de todas las hojas evaluadas se reportan en la Tabla 2-6.



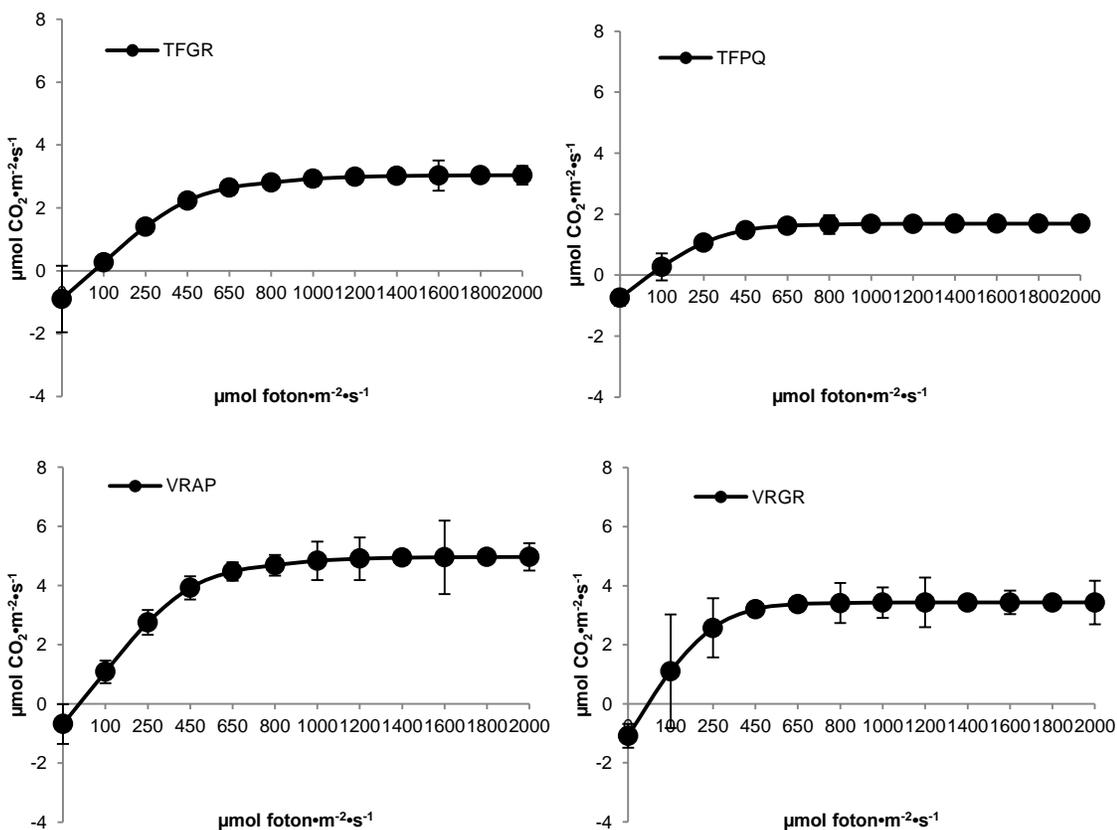


Figura 2-5: Curvas de respuesta a la luz de morfotipos de arbustos de *E. stipitata* medidos en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB), Tierra firme (TF) y Vega del río (VR). Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande, (GR) Pequeño (PQ) y Aperado (AP). Las curvas de luz fueron ajustadas por regresión no lineal, usando la ecuación de Mitscherlich. (Barrera *et al.*, 2012). Cada valor representa la media \pm error estándar estimadas con la ecuación $n=6$ hojas.

Como se observa en la **Figura 2-5** la respuesta de la tasa de asimilación al flujo fotónico describe una progresión curvilínea dividida en dos fases: primero, una fase lineal donde se incrementa la tasa de asimilación conforme incrementa la cantidad de luz. Esta fase está determinada por la fotoquímica de la fotosíntesis. La segunda fase es una desaceleración gradual en la tasa de asimilación con el incremento en la cantidad de luz tanto como la pendiente de la curva decrece hasta alcanzar la máxima tasa de fotosíntesis o asimilación neta. Esta fase está

determinada por la bioquímica de la fotosíntesis o reacciones de asimilación. De acuerdo con Moreno, (1997), las curvas de respuesta fotosintética son usualmente analizadas en términos de parámetros como Amax y LCP, como los mencionados en las (Tabla 2-6).

Las curvas de luz se realizaron de modo automático, dejando un margen de 3 minutos entre el cambio de intensidad de luz y la medida de modo que el valor de fotosíntesis (A) se estabilizara. Dado que se inició a partir del flujo fotónico de mayor intensidad y se disminuyó progresivamente es probable que la fotoinhibición afecte los valores obtenidos, con lo cual se determinó que las hojas expuestas sobre las cuales se hizo la medición estaban estresadas por alta irradiancia y de ahí los bajos valores de Amax y de Aqe obtenidos (Tabla 2-6).

Tabla 2-6: Parámetros fotosintéticos a nivel de la hoja: Tasa de fotosíntesis a nivel de la hoja (90% Amax, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de CO_2), producción aparente de quantum (Aqe ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de CO_2)/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ defotones), punto de compensación de luz (PCL, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de fotones), punto de saturación de luz (PSL, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de fotones) mostrados para los arbustos de morfotipos de *Eugenia stipitata* bajo 4 diferentes paisajes. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB), Tierra firme (TF) y Vega del río (VR). Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP).

	PSL	Rd	A max	PCL	Aqe	R ²
TAPR	755	-0,82	3,41	59,63	0,003200	0,88
TABR	726	-1,10	3,35	73,56	0,003531	0,93
TBPR	967	-0,26	3,04	30,57	0,002368	0,92
TBBR	780	-0,47	3,25	39,98	0,003067	0,84
TFGR	732	-0,89	2,74	77,65	0,003501	0,93
TFPQ	496	-0,75	1,52	67,66	0,005415	0,97
VRAP	648	-0,69	4,47	34,64	0,003743	0,76
VRGR	389	-1,08	3,09	41,32	0,006623	0,94

R²: Coeficiente de correlación.

A las más altas intensidades de luz, el flujo neto de CO_2 se incrementa hasta que se alcanza la saturación lumínica, como puede observarse no hubo una respuesta apreciable de la fotosíntesis neta al incremento de luz por encima de $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de fotones, indicando la saturación (Figura 2-5). Se ha reportado que bajo ciertas condiciones, un fuerte incremento en la intensidad de luz puede causar daño al aparato fotosintético, o fotoinhibición (Long *et al.*, 1994; Zhou *et al.*, 2007). La fotoinhibición está asociada con una desactivación parcial de componentes claves del aparato fotosintético. El mayor problema está en que las diferentes respuesta fisiológicas a variaciones en la intensidad de luz pueden ocurrir interactivamente (Ye y Zhao, 2010).

La tasa neta de CO_2 en *E. stipitata* fue dependiente del ambiente (Figura 2-5) ya que bajo condiciones adecuadas de humedad y fertilidad como las registradas en una unidad fisiográfica de vega del río, el punto de compensación de luz en *E. stipitata* estuvo sobre los $34 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de fotones, y a medida que el gradiente fisiográfico asciende el punto de compensación se eleva con valores por encima de los $60 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Este resultado muestra cierta consistencia entre la disponibilidad de humedad del suelo y el PCL lo cual no ocurre con la disponibilidad de nutrientes (Tabla 2-5). La producción de quantum aparente fue baja en todos los casos, pero destaca el hecho que el morfotipo grande exhibe una Aqe alta cuando se desarrolla en vega del río (buena humedad) y muy baja y próxima a los valores de los otros morfotipos en tierra firme (baja humedad). Esto indica que la capacidad de captura de energía proveniente de la luz, el transporte de electrones o los procesos enzimáticos podrían estar afectados por la disponibilidad de agua aun cuando el nivel de fertilidad sea similar.

Los valores de A_{max} en *E. stipitata* oscilaron entre 1,52 y $4,47 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y la tendencia de la A_{max} es consistente con el cambio de la unidad fisiográfica,

pues los valores más altos se dan en Vega del río y los más bajos en Tierra firme, con valores intermedios en la terrazas. En *Lindera melissifolia*, Aleric y Kirkman (2005), encontraron valores similares de Amax (3,3 a 6,07 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). *E. stipitata* es una especie heliófita facultativa de sombra (Barrera *et al.*, 2009) y las máximas tasas de fotosíntesis para *E. stipitata* son una respuesta consistente con especies de árboles y arbustos tolerantes a la sombra de regiones templadas, pero estas tasas fueron más bajas entre 10 y 15 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ de CO_2 a las reportadas para plantas de sol.

En árboles tropicales como *Brosimum lactescens*, Miranda *et al.*, (2004) reportaron valores de 9,1 a 10,5 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ de CO_2 y un comportamiento fisiológico que fue dependiente de la altura del árbol. Colmenares-Trejos *et al.*, 2011, mencionan que para una planta umbrófila considerada heliófita facultativa como *M. leucoxylla* la Amax oscila entre $2,7 \pm 0,2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ de CO_2 en tanto que una planta heliófita como *A. parviflora* este valor es cercano a $7,27 \pm 2,7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ de CO_2 , dado que *M. leucoxylla* tiene mayor eficiencia cuántica facilitando su existencia en ambientes sombreados, lo cual es consistente con el comportamiento exhibido por *E. stipitata*.

La tasa más baja de respiración en la oscuridad R_d se encontró en el morfotipo peruano en terraza baja (Tabla 2-6) pero en general los valores fueron muy cercanos entre morfotipos y unidades fisiográficas. Moreno (1997) menciona que un incremento en la tasa de respiración en la oscuridad y el punto de compensación lumínica, así como la disminución del rendimiento cuántico está más relacionado con la cantidad de luz, independiente de su capacidad de adaptación a uno u otro ambiente. Colmenares-Trejos *et al.*, 2011 estudiando *A. parviflora* mencionan que una especie heliófita puede cambiar su respuesta fotosintética bajo diferentes ambientes de luz tal y como se observó en *E stipitata*.

Se encontraron diferencias significativas entre morfositios a nivel de IAF y la fPARi como se observa en la **Tabla 2-7** aunque que los valores fueron muy cercanos entre morfositios siendo el mayor valor para los morfotipos de terraza alta en el Caquetá. Es de esperarse diferencias en estos índices dada las variaciones en el porte general del arbusto y la masa foliar distinguible entre morfositios. Sin embargo, las diferencias encontradas en los IAF no influenciaron sensiblemente la fPARi de los morfositios, tan solo los morfotipos de vega del río en Guaviare mostraron cambios en la fPARi entre épocas, consistente con un cambio sensible en el IAF. Las diferencias en las tasas fotosintéticas basadas en el área de la hoja sugieren que los cambios en ambas características, área de la hoja y bioquímica del proceso pueden influenciar la respuesta a la intensidad de luz (Aleric y Kirkman, 2005).

Tabla 2-7: Valores medios \pm SE de IAF y fPARi en morfotipos de *E. stipitata*, en cuatro localidades de la Amazonia durante dos épocas de muestreo. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB), Tierra firme (TF) y Vega del río (VR). Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP).n=14

Época	VRGR	VRAP	TBBR	TBPR	TABR	TAPR	TFGR	TFPQ
Índice de Área Foliar (IAF)								
Húmeda	1,97 \pm 0,13	2,11 \pm 0,12	2,16 \pm 0,09	2,06 \pm 0,08	2,59 \pm 0,13	2,34 \pm 0,12	2,18 \pm 0,10	2,73 \pm 0,08
Seca	2,26 \pm 0,11	2,43 \pm 0,10	2,26 \pm 0,20	2,09 \pm 0,18	2,18 \pm 0,10	1,97 \pm 0,09	3,22 \pm 0,12	2,81 \pm 0,10
Fracción de radiación interceptada (fPARi)								
Húmeda	0,70 \pm 0,02	0,73 \pm 0,01	0,82 \pm 0,01	0,81 \pm 0,01	0,86 \pm 0,02	0,84 \pm 0,02	0,74 \pm 0,01	0,84 \pm 0,008
Seca	0,83 \pm 0,01	0,85 \pm 0,01	0,83 \pm 0,03	0,81 \pm 0,04	0,84 \pm 0,01	0,81 \pm 0,02	0,92 \pm 0,007	0,89 \pm 0,009

La interceptación de la luz en los distintos estratos de las plantas se relaciona estrechamente con el índice de área foliar (IAF), sobre todo con el IAF crítico que es el mínimo requerido para una producción de biomasa. (Gardner *et al.*, 1985; Idioma *et al.*, 2002). Bote y Pickering (1994) indican que la radiación PAR que llega a la superficie de las hojas externas de un dosel en un cultivo puede ser:

radiación directa, radiación difusa, además de la radiación difusa provocada por el autosombreamiento del dosel, Las diferencias significativas observadas entre morfositios en el fPARI y el IAF (Anexos A) indican un carácter morfológico que podría expresar diferencias en el uso de la luz y la fotosíntesis. Una correcta y apropiada distribución de radiación solar, entre y dentro de los doseles, dará como resultado un efecto más homogéneo del IAF, mejor aprovechamiento de la luz, aumento en la eficiencia fotosintética, menos respiración de mantenimiento y, por tanto, mayores rendimientos agronómicos (Lee *et al.*, 2000). Kanten y Beer (2005), evaluando el crecimiento de *E. stipitata* bajo la sombra de dos especies maderables, encontraron un aparente mejor desarrollo de las plantas a menor intensidad de sombra y mayor producción de frutos.

2.3.3. Intercambio de gases

La caracterización de la respuesta fotosintética de *E. stipitata* a parámetros ambientales como la luz, la temperatura y el CO₂ ambiental nos proporciona información sobre las capacidades fotosintéticas de la especie (Prasad, 1997). Las unidades fisiográficas de la región muestran durante los días de evaluación de los cursos diarios, parámetros climáticos con algunas diferencias (**Figura 2-6**) donde la irradiancia tiene patrones diarios de comportamiento consistentes con la temperatura y el déficit de presión de vapor (DPV) (**Figura 2-7**) en los cuales las horas de mayor irradiancia y temperatura se presentan de manera general entre las 11:00 am y las 3:00 pm y de DPV entre las 11:00 am y las 5:00 pm sin mucha variación entre las estaciones seca y húmeda en Guaviare pero si entre las estaciones seca y húmeda de las terrazas altas y bajas del Caquetá.

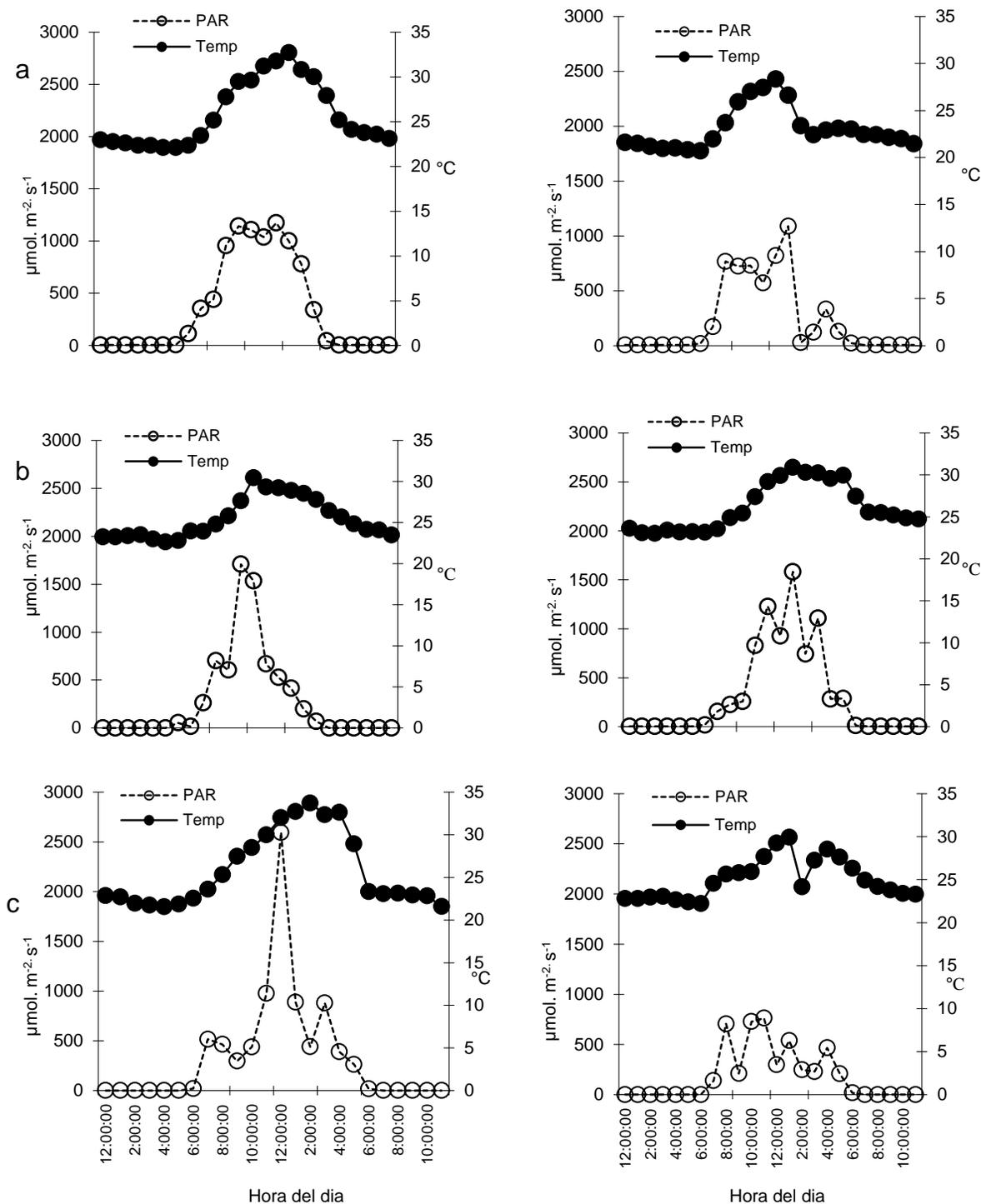


Figura 2-6: Curso diario de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y la Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR) en las unidades fisiográficas de vega del río (a), Tierra firme (b) y terrazas bajas y altas (c) durante las épocas seca (izquierda) y húmeda (derecha) en el día de determinación del curso diario.

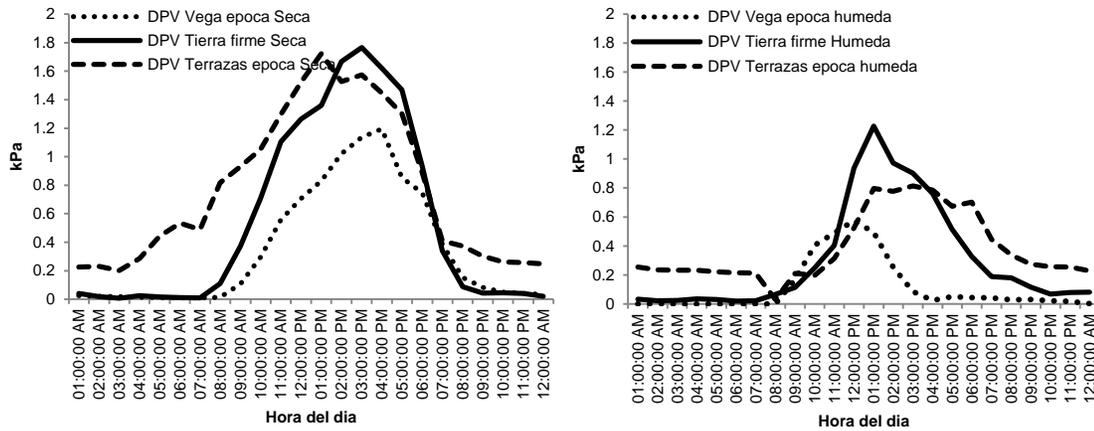


Figura 2-7: Curso diario del Déficit de presión de vapor (DVP) en las unidades fisiográficas de vega del río, Tierra firme y terrazas bajas y altas durante las épocas seca (izquierda) y húmeda (derecha) en el día de determinación del curso diario.

Las tasas de asimilación para los morfotipos evaluados son comparables y presentan la tendencia a ser mayores durante la época húmeda siendo estadísticamente diferentes entre épocas y morfotipos (Tabla 2-8). Medina y Francisco (1994) reportan para *Godmania macrocarpa*, especie de árbol decíduo, que las tasas de fotosíntesis difieren grandemente entre estaciones.

Considerando los diferentes cursos diarios de parámetros ecofisiológicos del intercambio gaseoso medidos a lo largo del día, se encontraron marcadas diferencias estacionales altamente significativas en el patrón de respuesta de los morfotipos de arbustos de *E. stipitata* (Tabla 2-8). La prueba de contraste (Tabla 2-9) muestra que en los diferentes cursos diarios de parámetros asociados al intercambio gaseoso, las mayores diferencias entre localidades se observan a nivel de variables como la transpiración, la conductancia y la EUA. Las Tasas de

fotosíntesis y la concentración interna de CO₂ no presentan diferencias significativas entre las localidades evaluadas.

Tabla 2-8: Análisis de varianza para las variables de intercambio gaseoso en la evaluación de morfotipos de *E. stipitata*. Concentración interna de CO₂ (Ci), Transpiración (E), Conductancia estomática (gs), Temperatura de la hoja (T°) y Tasa de asimilación (A).

Variable	Época	Hora	Morfosito	Interacción	Interacción	Interacción
	(E)	(H)	(MF)	1	2	3
	(gl=1)	(gl=3)	(gl=7)	(E x MF)	(H x MF)	(H x MF x E)
	(gl=1)	(gl=3)	(gl=7)	(gl=7)	(gl=21)	(gl=24)
Ci	0,09 ^{ns}	95,31 ^{**}	1,02 ^{ns}	14,83 ^{**}	4,31 ^{**}	3,12 ^{**}
E	187,5 ^{**}	83,8 ^{**}	34,96 ^{**}	21,77 ^{**}	4,34 ^{**}	10,75 ^{**}
gs	87,97 ^{**}	95,09 ^{**}	18,14 ^{**}	6,84 ^{**}	7,90 ^{**}	25,52 ^{**}
T°	2212,4 ^{**}	2682,2 ^{**}	15,38 ^{**}	77,7 ^{**}	19,7 ^{**}	33,03 ^{**}
A	205,8 ^{**}	106,3 ^{**}	6,32 ^{**}	14,64 ^{**}	3,94 ^{**}	3,31 ^{**}
EUA	189,8 ^{**}	20,99 ^{**}	5,11 ^{**}	12,39 ^{**}	4,31 ^{**}	2,49 ^{**}

Nota: Los datos de la tabla son el valor de *F*, gl para el error = 192; **P*<0,05, ** *P*<0,01, ^{ns} No Significativo.

En cuanto a los morfotipos las mayores diferencias significativas se obtienen para la variable de Temperatura de la hoja, y solo se registran diferencias entre los morfotipos de las unidades de terrazas en Caquetá para parámetros como transpiración y tasa de fotosíntesis. Se observó mayor tasa transpiratoria y de fotosíntesis en el morfotipo Brasileiro en comparación con el Peruano en esta unidad (**Figura 2-11**)

Tabla 2-9: Test de contrastes de los efectos de la localidad y el morfotipo sobre las variables del intercambio gaseoso en *E stipitata*. Tasa de Asimilación neta (A), Transpiración (E), Conductancia estomática (gs), Concentración interna de CO₂ (Ci), Temperatura de la hoja (T°) y Eficiencia extrínseca del uso del agua (EUA).

Localidades		A	E	gs	Ci	T°	EUA
VR	TB	-0,58 ^{ns}	-8,48 ^{**}	-7,43 ^{**}	-0,13 ^{ns}	-3,46 ^{**}	-2,51 [*]
VR	TA	1,40 ^{ns}	-3,18 ^{**}	-2,36 [*]	-1,83 ^{ns}	-0,85 ^{ns}	-1,55 ^{ns}
VR	TF	4,75 ^{**}	6,40 ^{**}	3,29 ^{**}	-1,27 ^{ns}	0,40 ^{ns}	3,21 ^{**}
Morfotipos							
GR	AP	-1,41 ^{ns}	-1,45 ^{ns}	1,17 ^{ns}	0,38 ^{ns}	-6,27 ^{**}	-0,44 ^{ns}
BR	PR	2,70 ^{**}	1,68 ^{ns}	-0,21 ^{ns}	0,12 ^{ns}	-2,54 [*]	1,12 ^{ns}
BR	PR	-0,12 ^{ns}	-2,71 ^{**}	-1,85 ^{ns}	0,84 ^{ns}	-1,10 ^{ns}	-2,07 [*]
GR	PQ	0,91 ^{ns}	-0,48 ^{ns}	0,11 ^{ns}	1,24 ^{ns}	6,53 ^{**}	0,82 ^{ns}

Nota: Los datos de la tabla son el valor de *T-Statistic*; * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, ^{ns} No Significativo. El símbolo (-) significa correlaciones negativas.

La EUA registró diferencias significativas entre las localidades de vega del río y tierra firme, en tanto que entre los morfotipos solo hubo diferencias entre los morfotipos Brasileiro y Peruano del Caquetá (Tabla 2-8). La EUA muestra la capacidad de las plantas para mantener altas tasas de fotosíntesis bajo condiciones que pueden ser limitantes como la alta temperatura (Larcher, 2003). La disponibilidad de agua y el DPV de la época seca pueden inducir mayor apertura estomática; sin embargo, estomas abiertos con alto DPV implican altas tasas de transpiración lo cual hace disminuir la EUA (Romero *et al.*, 2007).

Entre épocas la EUA muestra diferencias importantes (Figura 2-8), ya que la conjunción de tasas de asimilación relativamente bajas durante el día con valores altos de apertura estomática y de pérdida de agua por transpiración determinaron una baja EUA durante la época seca.

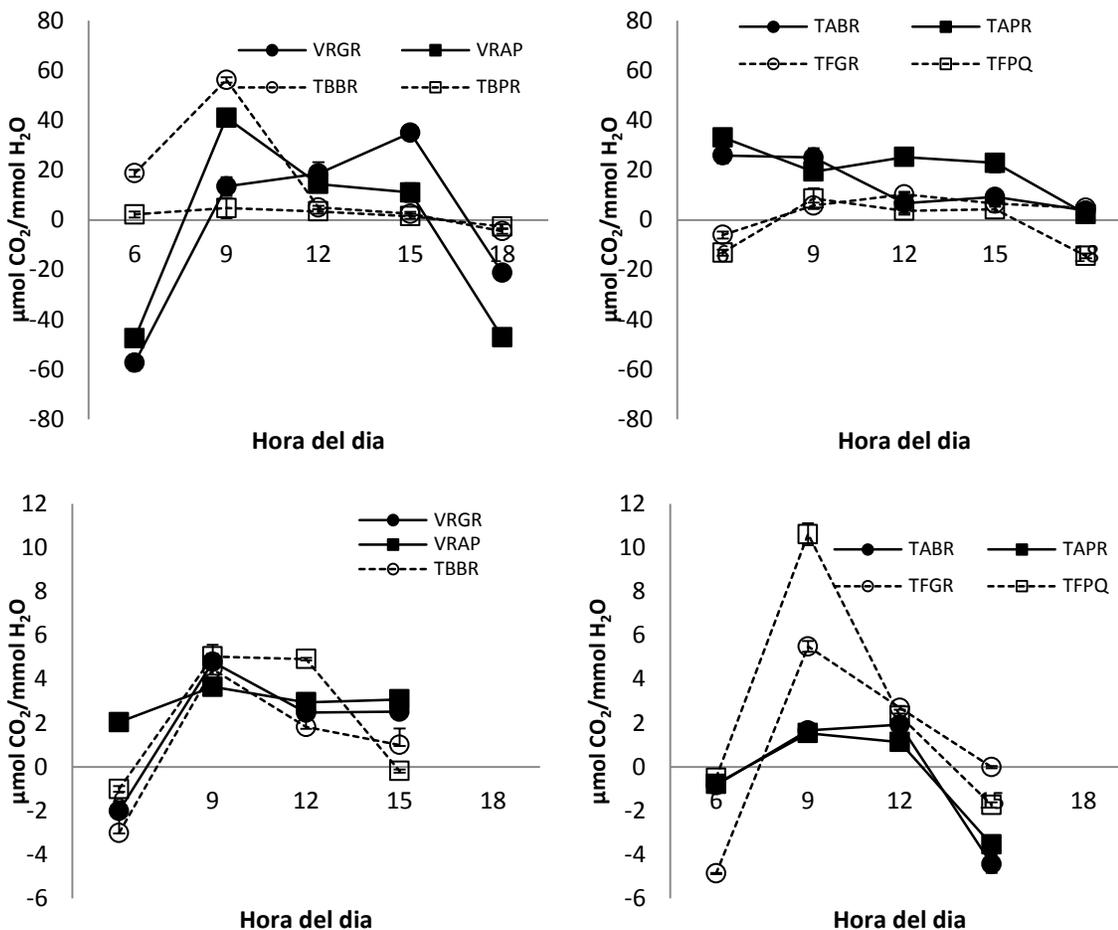


Figura 2-8. Curso diario de Eficiencia en el uso del agua (EUA) de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE).

La posibilidad de *E. stipitata* para acceder a fuentes de agua en el subsuelo a lo largo del año, puede indicar que la capacidad de asimilar carbono de los morfotipos estudiados no se vea afectado marcadamente, en especial por las condiciones de déficit hídrico que puede generar una determinada unidad fisiográfica.

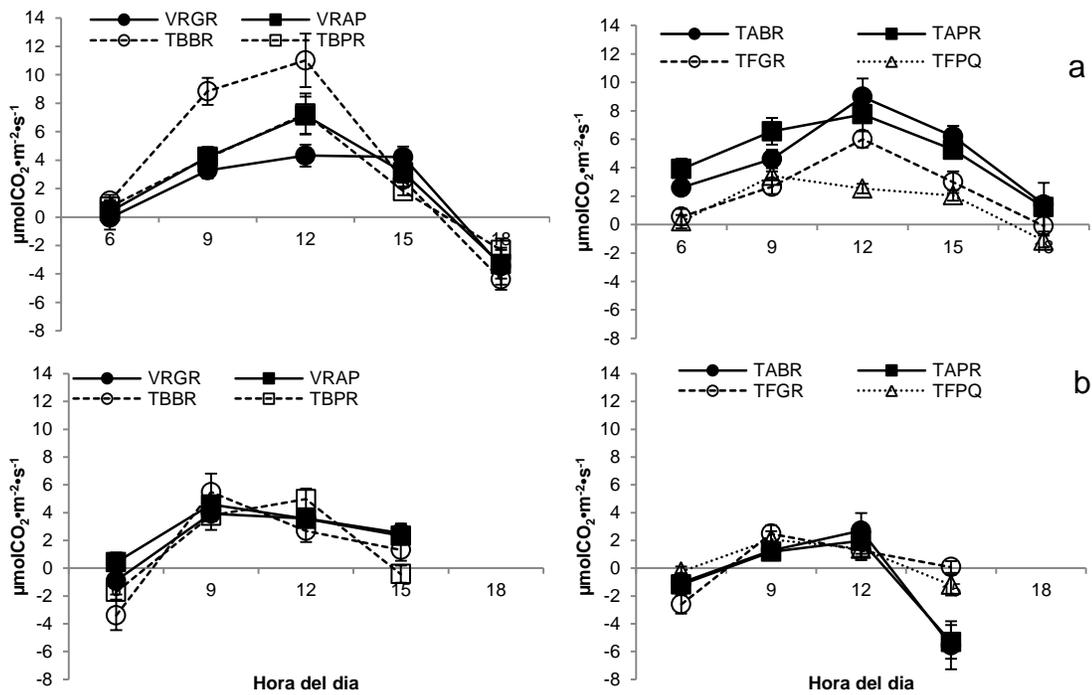


Figura 2-9: Curso diario de Tasa de asimilación neta o fotosíntesis neta (A) de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE).

Eugenia stipitata es un arbusto que presenta bajas tasas de fotosíntesis durante la estación seca del año (enero-marzo) lo cual es consecuencia de la baja disponibilidad de agua durante estos períodos (Figura 2-9). La tasa de asimilación neta o fotosíntesis se ve más afectada en los arbustos que crecen en tierra firme, donde las condiciones de nutrición y disponibilidad de agua son más limitantes. En muchos casos las tasas de asimilación fueron más altas que la Amax determinada en la (Figura 2-5) lo cual está relacionado con el estrés por fotoinhibición generado con los flujos fotónicos altos durante la determinación de la curva de luz.

No se registró una distinción muy clara entre los morfotipos más comunes de la región en cuanto a su tasa de fotosíntesis, y se aprecia una pequeña variación en los horarios de máxima fotosíntesis, en especial durante la estación húmeda (**Figura 2-9**). Así por ejemplo, en el morfotipo de fruto grande, el punto de máxima fotosíntesis se desplaza hacia horas de la mañana durante la estación seca, y al observar el punto máximo de DPV (**Figura 2-7**) en la época seca este se da luego del medio día. Las correlaciones entre la Asimilación y la HR y la temperatura fueron significativas (Anexos A).

Durante la estación seca la fotosíntesis en todos los casos decrece a partir de media mañana (9 am) a diferencia de lo que sucede durante la estación húmeda, donde decrece después de mediodía (12m). Este comportamiento es consecuencia del cierre estomático para evitar pérdidas de humedad a través de la transpiración. Además, durante la estación húmeda se puede apreciar claramente la diferencia de los ciclos diarios de fotosíntesis entre morfositos siendo más prominente la curva en las unidades de terraza baja y alta. De otra parte, durante la época seca las curvas de ciclo diario tienden a ser muy cercanas en todos los casos (**Figura 2-9**).

La tasa fotosintética a lo largo del día tendió a seguir estrechamente la marcha de la apertura estomática, es así que en horas de alta DPV, cuando hay cierre estomático parcial, al mismo tiempo se daba inicio a la disminución significativa de la tasa de asimilación de CO₂. La tasa de fotosíntesis calculada disminuyó significativamente durante la época seca y hubo poca correlación (Anexos A) en esta época con valores altos de radiación PAR registrándose incluso tasas negativas a altos valores de PAR. Durante la época húmeda se conjugaron en todos los casos valores altos de PAR y períodos de alta tasa fotosintética.

Diversos estudios sobre el comportamiento fotosintético de especies tanto herbáceas como leñosas en el trópico, muestran que las tasas de asimilación tienden a ser mayores en la estación húmeda, mientras que en la estación seca usualmente son más altas por la mañana que en la tarde (Le Roux y Mordelet 1995, Sobrado, 1996, Eamus y Cole, 1997, Prior *et al.*, 1997, Franco, 1998,).

Este comportamiento está en función de factores tales como la disminución en el contenido de agua en el suelo, el incremento del DPV y de las temperaturas foliares supra óptimas que es cuando la temperatura foliar es mayor que la temperatura del aire, especialmente cuando la conductancia estomática g_s es baja y el enfriamiento por transpiración es bajo.

Las tasas fotosintéticas también se rigen por varias conductancias difusivas que limitan la transferencia de CO_2 desde la atmósfera hacia los sitios de carboxilación. Tradicionalmente, los estomas han sido considerados como el papel de control más importante en este proceso, pero una creciente evidencia sugiere que la conductancia del mesófilo (g_m) puede limitar el flujo de CO_2 hacia los cloroplastos, y por lo tanto las tasas de fotosíntesis, en aproximadamente la misma magnitud que la conductancia estomática (g_s). Esto parece especialmente importante en los árboles de hoja perenne con hojas gruesas con apretadas células del mesófilo y un camino relativamente largo para la difusión del CO_2 desde los estomas a los cloroplastos (Araujo *et al.*, 2008).

La matriz de correlación entre cada par de características tanto fisiológicas como climáticas se presenta en la **Figura 2-10** donde se observa que 18 coeficientes fueron altamente significativos ($P \leq 0.01$). Se consideró que los coeficientes $>0,40$ corresponden a asociaciones que representan patrones naturales de

variación lineales y dependientes dado el número de datos involucrados en el análisis; de esta forma, las correlaciones más importantes en el intercambio gaseoso fueron la tasa de fotosíntesis y la concentración interna de CO₂ en comparación con las variables climáticas especialmente las de irradiancia, temperatura y humedad relativa (Anexos A).

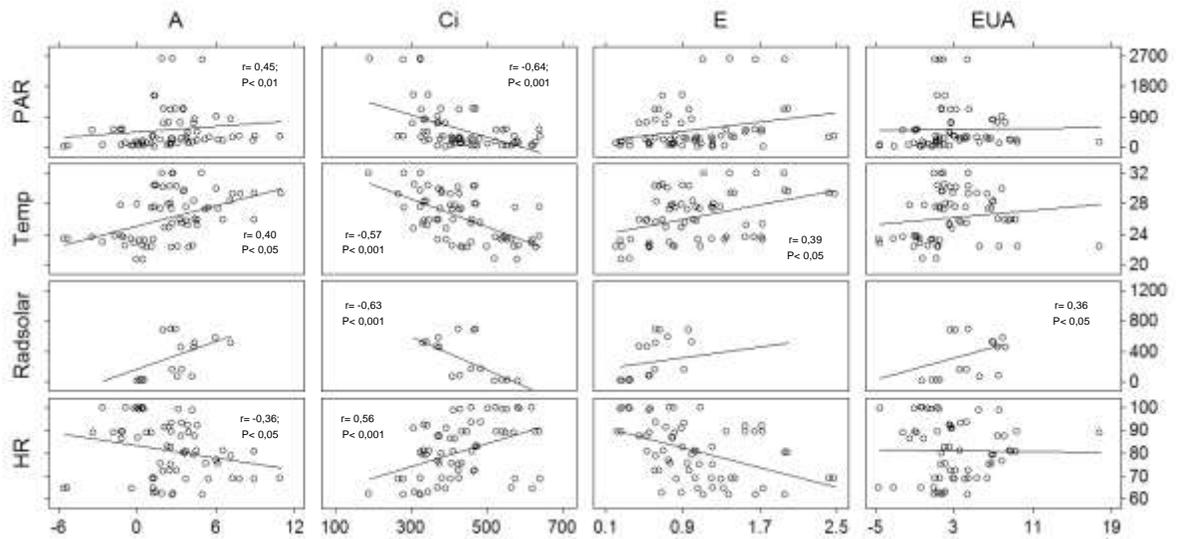


Figura 2-10: Matriz de correlaciones entre las variables asociadas al intercambio gaseoso (Tasa de asimilación neta (A), Concentración interna de CO₂ (Ci), Transpiración (E), Eficiencia extrínseca en el uso del agua (EUA), y variables climáticas (Humedad Relativa (HR), Temperatura (Temp), Radiación fotosintética Activa (PAR) y Radiación solar (Rad Solar) en arbustos de *E. stipitata*. n=125

El análisis de regresión paso a paso determinó que de los caracteres ambientales que mostraron asociatividad en el análisis de correlación, la que más influye sobre la tasa de asimilación neta (A) es la irradiancia (Tabla 2-10). Los principales rasgos de aclimatación a la luz han sido bien descritos (Walters, 2005). Sin embargo, la escala y el detalle de la respuesta varían fuertemente entre especies, de tal forma que el resultado puede ser un incremento en la máxima tasa de fotosíntesis. Cuando la intensidad de radiación es baja, la inversión en enzimas fotosintéticas no se maximiza (Lambers *et al.*, 1998) y las diferencias intrínsecas entre

morfotipos, respecto a su capacidad fotosintética, no se expresan. Por otro lado, en condiciones naturales de exposición a radiación intensa, como sucede en la época seca (Figura 2-6), las plantas no pueden aprovechar esta radiación en forma óptima, bien por limitaciones en la disponibilidad de Nitrógeno (Tabla 2-5) que restringe la cantidad de enzimas fotosintéticas y/o por los procesos de fotoinhibición (Evans y Poorter, 2001)

Tabla 2-10. Regresión paso a paso de variables ambientales que afectan la Tasa de Asimilación (A) y la Concentración interna de CO₂ (Ci) en arbustos de *E. stipitata*. Los valores corresponden al valor de P (significancia).

Paso	Variable	Ci	R ²	A	R ²
	HR	0,9557		0,5400	
1	PAR	0,6359	0,4145	0,1947	0,5526
	Solar Rad	0,4132		0,1198	
2	PAR	0,6168	0,4145	0,2194	0,5423
	Solar Rad	0,3710		0,1442	
3	Solar Rad	0,0001	0,4093	0,0100	0,5011

Gran parte del estado hídrico de la planta está dado por el proceso de la transpiración, en la cual la planta pierde agua, ocurre en toda la superficie foliar, tallos (a través de lenticelas), flores y frutos. La transpiración es un proceso clave en la formación de biomasa, además de participar de forma relevante en la estabilización de la temperatura de la tierra. A nivel foliar se dice que la transpiración sería un proceso secundario inevitable, resultado de la necesidad de la apertura estomática para realizar fotosíntesis en horas del día donde el déficit de presión de vapor es mayor (Larcher, 2003).

La transpiración en los arbustos de *E. stipitata* (Figura 2-11) tiene variaciones considerables entre épocas y entre localidades. Las mayores tasas transpiratorias se observan en la vega del río durante la época seca. Para los morfositios que se desarrollan en Vega del Río las mayores tasas transpiratorias registradas durante la época seca no tienen que ver con la disponibilidad de agua en el suelo sino como menciona Eamus y Prior (2001), podría ser un mecanismo simple de acople a la disminución del contenido de agua en la atmosfera y el cierre estomático no es suficiente para prevenir pérdidas de agua en la época seca.

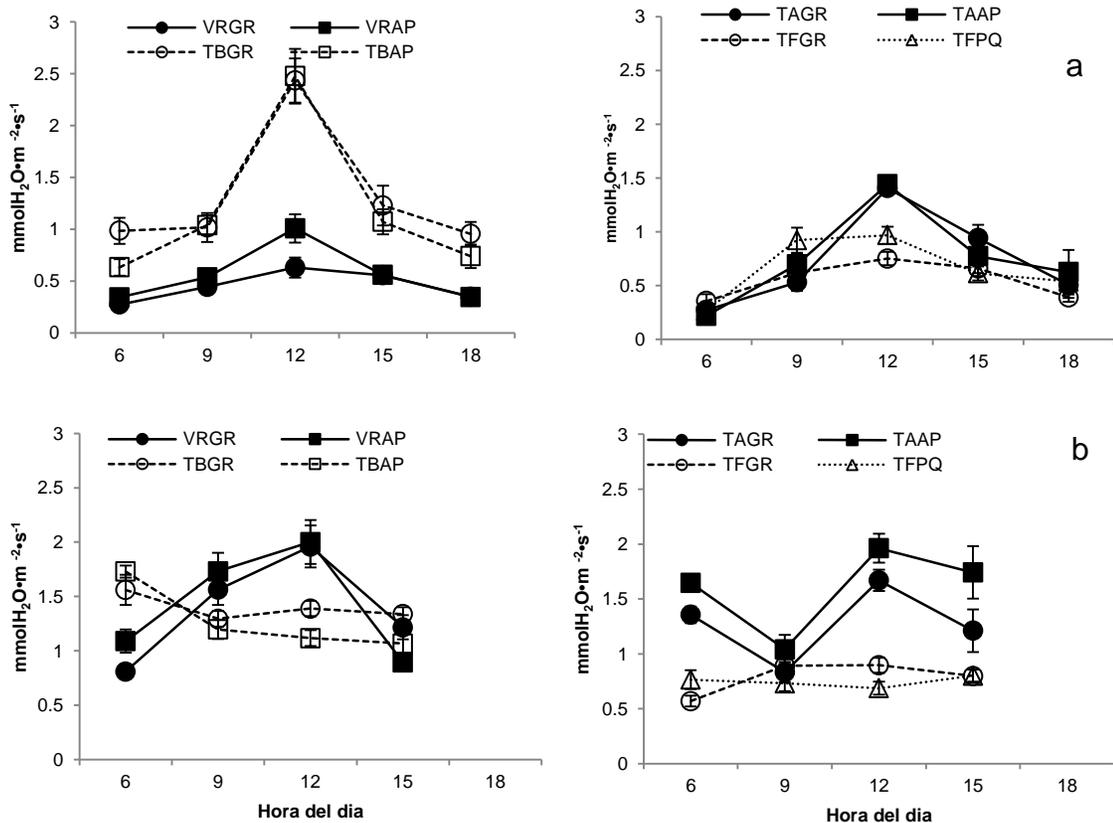


Figura 2-11: Curso diario de Tasa de transpiración (E) de los morfotipos de *E. stipitata* Brasilerio (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE)

Los arbustos que se desarrollan en condiciones de tierra firme están mejor adaptados al déficit hídrico exhibiendo menores tasas transpiratorias, durante la época seca, y en todo caso menores a las exhibidas por los arbustos en vega del río y terrazas altas y bajas durante la época húmeda. Las tasas de transpiración se hacen mayores hacia el mediodía y al observar los potenciales hídricos estos se hacen más negativos hacia el mismo período.

La alta tasa de transpiración estuvo asociada con una mayor tasa fotosintética en la época húmeda ($r=0,33$; $P<0,001$) como se observa en las **Figura 2-9** y **Figura 2-11**. Al respecto, Eamus y Prior (2001) expresan que las temperaturas elevadas están relacionadas con una mayor transpiración, para el control de la temperatura interna; por lo tanto, al estar el estoma más abierto permite un incremento en el flujo de CO_2 y mayor tasa fotosintética. Rojas *et al.*, (2012) mencionan que en *G. arborea* en la estación seca la tasa de transpiración es más alta en la mañana y decrece según el incremento de la temperatura y el DPV asociado también a la baja humedad del suelo en tanto que durante la estación húmeda y de transición la alta temperatura y baja humedad relativa pero con disponibilidad de agua en el suelo, generan un gradiente de potencial que incrementa la transpiración.

Durante la época húmeda los morfotipos que se desarrollan en las unidades de terraza baja y alta mostraron pocas restricciones estomáticas de las pérdidas de agua por transpiración alcanzando valores relativamente altos en (gs) y (E) (**Figura 2-11**, **Figura 2-12**), en tanto que los morfotipos que se desarrollaron en unidades de Vega y tierra firme (Guaviare) alcanzaron valores más bajos. Esto determinó que el patrón de gs durante el día en los diferentes cursos fuera variable, encontrándose los máximos en horas de la mañana en época seca y hacia el mediodía para los morfotipos de terrazas altas y bajas en Caquetá, mientras que para Guaviare se observó una recuperación hacia las horas de la tarde,

dependiendo de la demanda evaporativa del ambiente y de la disponibilidad de agua en las capas superficiales del suelo (**Figura 2-12**).

La alta transpiración también estuvo asociada a la baja humedad relativa durante la época seca, y a su vez las altas tasas transpiratorias en horas de mayor radiación se traducen en mayores potenciales hídricos (**Figura 2-22**, **Figura 2-23**, **Figura 2-24** y **Figura 2-25**), indicando que tanto la transpiración como la tasa de recuperación de agua por parte de las raíces, están influyendo en el estado hídrico de la planta.

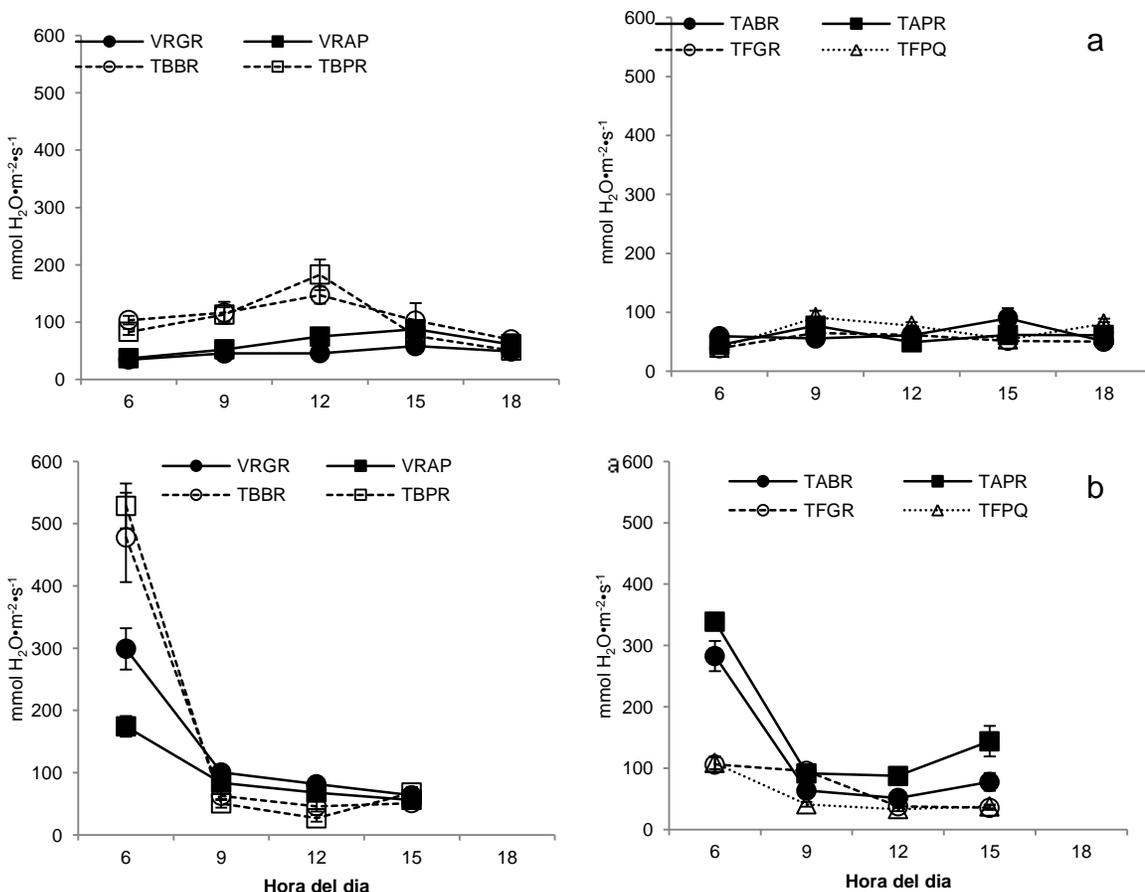


Figura 2-12: Curso diario de Conductancia estomática (gs) de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades

fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE).

Durante la época seca el patrón de gs cambian observándose valores promedio muy altos en las primeras horas de la mañana y con leves recuperaciones hacia el final de la tarde, manteniendo la misma tendencia en cuanto a los morfotipos, esto es, valores promedio más altos para morfotipos de terrazas en Caquetá y valores más bajos para los morfotipos de vega y tierra firme en Guaviare (**Figura 2-12**).

A altos niveles de radiación las plantas tienden a tener tasas fotosintéticas más altas (Niinemets 1998; Kursar y Coley 1999; Durand y Goldstein 2001; Evans y Poorter 2001; Shipley *et al.*, 2005), pero el beneficio de este aumento en la captación de carbono debe ser relativizado por el costo de la pérdida de agua por transpiración (Givnish 1988).

El DPV (**Figura 2-7**) en la vega del río durante la época seca, presenta un rango amplio de horas entre las 9 am y las 6 pm, mientras que durante la época húmeda el rango de ascenso se da entre las 9 am y las 2 pm. Por esta razón la conductancia estomática disminuye de manera constante a partir de las 9 am en la estación seca, mientras que en la estación húmeda el comportamiento es muy estable (**Figura 2-12**), con un leve ascenso luego de la disminución del DPV en horas de la tarde (**Figura 2-7**). El DPV influencia en gran medida la apertura estomática y por tanto la transpiración. Se ha reportado que el DPV determina más que variables climatológicas simples, la tasa fotosintética a partir del control de la apertura estomática, ya que el cierre estomático estaría dado por un aumento del DPV (Solarte *et al.*, 2010).

El comportamiento observado entre la DPV y (gs) (Figura 2-13) correspondiente a los diferentes cursos estacionales sugiere que valores mayores a 1 KPa son el umbral para que ocurra cierre estomático parcial en todos los casos. En la época seca los valores máximos de gs tendieron a presentarse durante las horas de la mañana, cuando las condiciones hídricas de la planta son las más favorables y cuando el DPV es menor. En la vega de río a diferencia de las otras tres localidades las pérdidas de agua por transpiración (Figura 2-11) durante la época seca disminuyen, mientras que en las otras tres localidades continúan a tasas relativamente estables lo que indicaría que el cierre estomático no fue completo.

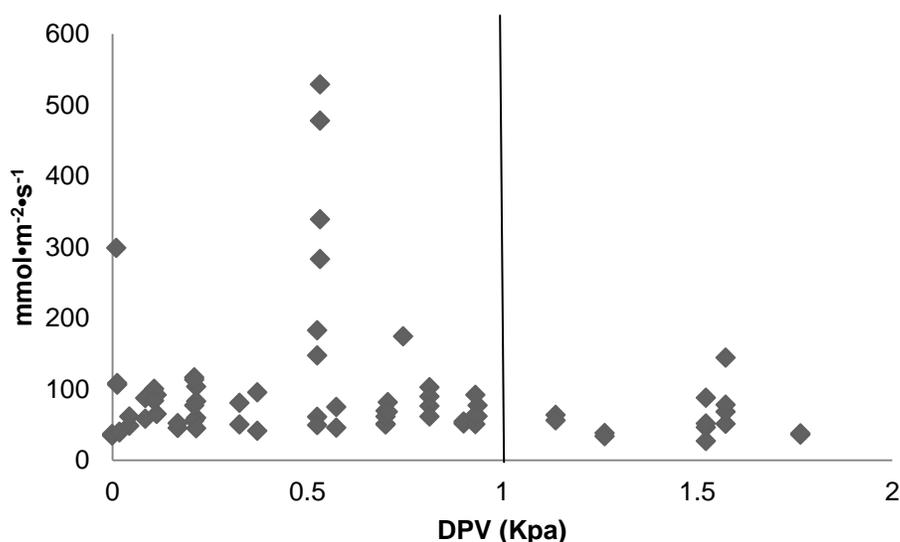


Figura 2-13. Relación entre la conductancia estomática (gs) y la diferencia de presión de vapor (DPV) para *E. stipitata*.

La sensibilidad encontrada en la conductancia estomática a los cambios en el DPV en condiciones de déficit hídrico (época seca) sugiere que los cambios en el control estomático responde también a los mensajes de las raíces (Sharp y Davies, 1989; Farquhar *et al.*, 1989). De esta manera han determinado que los factores más importantes que influyen en la apertura estomática (aparte de los patrones diarios normales de apertura y cierre impuestos por la transición

día/noche) son el contenido de agua en el suelo y en la atmósfera y la temperatura (Eamus y Prior, 2001).

Goldstein *et al.*, 1998 mencionan que a pesar de la sensibilidad estomática al DPV, el control de pérdidas transpiratorias es débil y raramente produce una disminución significativa de la transpiración en condiciones naturales, sobre todo en época lluviosa. Durante la estación seca, cuando el control estomático es mayor, se produce una disminución de la transpiración en las horas de inicio de la máxima demanda evaporativa (9 am), lo cual varía con la condición hídrica de la planta, a cual fue crítica para las unidades de terrazas altas y bajas y tierra firme, pero no para la vega del río (Prior *et al.*, 1997, Thomas y Eamus, 1999).

Los coeficientes de correlación obtenidos fueron altamente significativos indicando la elevada influencia entre las variables del intercambio gaseoso. Se registra correlación positiva altamente significativa aunque baja entre la conductancia estomática y la fotosíntesis neta ($r=0,22$; $P<0,0001$) en la época húmeda pero negativa ($r=-0,19$; $p<0,001$) en la época seca (Anexos A). Se obtuvo correlación negativa entre la tasa de asimilación neta y la concentración interna de CO_2 , tanto en la época seca ($r=-0,57$; $P<0,001$) como en la época húmeda ($r=-0,45$; $P<0,001$) indicando la elevada influencia de esta variable en la fotosíntesis cuando no se encuentra ésta limitada por el flujo de fotones que alcanza la hoja (Anexos A).

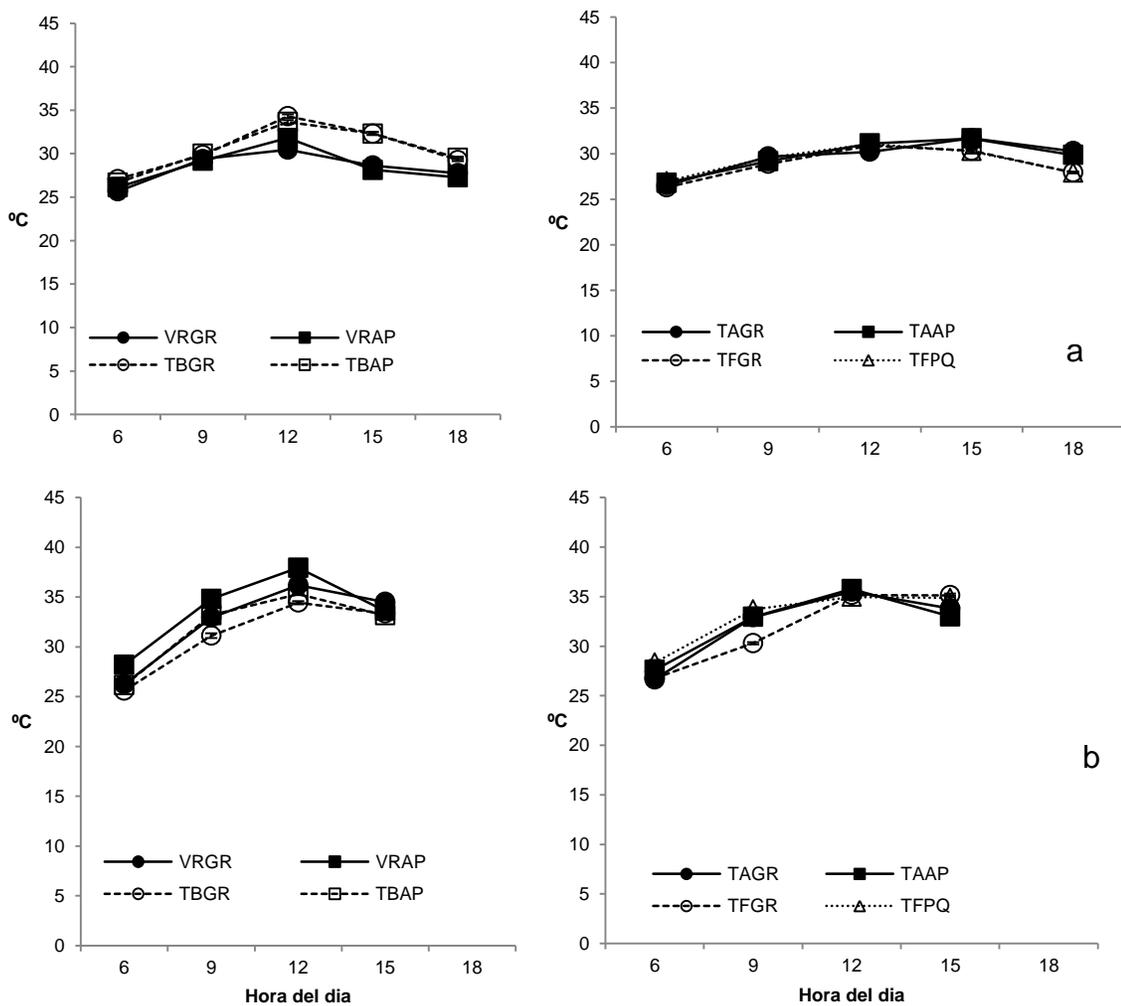


Figura 2-14: Curso diario de la Temperatura de la hoja (T°) de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE)

Los efectos de la temperatura sobre el crecimiento y desarrollo de un cultivo pueden ser de diversa índole, ya sea sobre el crecimiento y conductancia foliar (Barros *et al.*, 1997; Hegazy y El Amry, 1998; Thurman y Martin, 2000), el intercambio gaseoso (Gratani, 2000) y la asimilación del carbono (Ranner y Ruter,

1997), o por las interacciones que se producen en el fitoclima con el resto de las variables ambientales (Herppich *et al.*, 1997; Boonen *et al.*, 2000).

En *E. stipitata* se observa que en todos los casos la temperatura de la hoja siempre se mantuvo por encima de los 25°C (Figura 2-14). Niinemets (2001), encontró que a lo largo de los gradientes de luz en el follaje de las plantas, existe una relación positiva entre la radiación y la temperatura del aire, e inversa entre aquella y la humedad relativa, por lo cual afirma que el DPV está directamente relacionado con la irradiación.

Brooks *et al.*, (1997), enunciaron que la dinámica temporal y espacial de intercambio de gases en el follaje es influida por factores ambientales, aspecto sobre el cual diversos autores señalaron que los gradientes verticales en fotosíntesis neta eran condicionados por la disponibilidad de luz. Igualmente, afirmaron que los patrones de variación en la conductancia estomática y la temperatura eran más complejos, ya que estos eran afectados por la luz, la conductancia de la capa limítrofe y el DPV en el aire.

En *E. stipitata* se encontró una correlación aunque baja, significativa entre la Temperatura de la hoja y la fotosíntesis ($r=0,27$; $P<0,001$) durante las época seca y ($r=0,34$; $P<0,001$) en la época húmeda, siendo consistente el pico de máxima temperatura foliar con el de fotosíntesis (Figura 2-14) y a su vez se observó la alta correlación encontrada entre la temperatura de la hoja y la irradiancia ($r=0,76$, $P<0,001$) que explican el comportamiento de la temperatura. Kumar y Tiesen (1980), examinaron la asimilación de carbono en regiones tropicales con temperaturas del aire de 30-35 °C. Cuando la temperatura disminuyó aproximadamente hasta 26°C, la asimilación de carbono fue relativamente alta, y

se acercó a cero cuando la temperatura de la hoja estuvo alrededor de 45°C (Figura 2-14). Cuando la fotosíntesis se determinó por la evolución del O₂, se observó una asimilación máxima de carbono a temperaturas altas (35-45°C), resultados similares fueron observados por Laves *et al.*, (1985) citado por Rodríguez (2002), investigando con plantas de vivero.

La contribución relativa de la resistencia estomática y mesofílica a la resistencia total a la difusión en el control de la asimilación del carbono, y su relación con la temperatura, no se ha investigado suficientemente. Kumar y Tiezen (1980) encontraron que la resistencia total se mantuvo en valores bajos a temperaturas de la hoja de 35°C, mientras que la resistencia del mesófilo disminuyó bruscamente por debajo de 25°C. Rhizopoulou y Nunes (1981), observaron que la resistencia mesofílica incrementó bruscamente con variaciones de la temperatura de la hoja de 24-34°C.

Los resultados del presente trabajo hasta este momento muestran que efectivamente la demanda evaporativa del ambiente es la variable ambiental a que está respondiendo *E. stipitata* en relación al control de las pérdidas de agua por transpiración. Los patrones del intercambio de gases en relación a la conductancia estomática encontrados en todos los morfotipos indican que la apertura estomática responde al incremento en la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) que ocurre tanto diaria como estacionalmente, lo cual conduce cierre estomático parcial en las horas de máxima demanda evaporativa.

En cuanto a las localidades y los morfotipos se observó que en condiciones de terrazas altas y bajas se alcanzan las más altas tasa de fotosíntesis durante la época húmeda y a su vez se observaron las mayores tasas transpiratorias

especialmente hacia el mediodía. En la época seca los morfotipos en general mostraron un importante control estomático aunque en la vega del río se observó que las tasas transpiratorias podían ser altas durante el pico de la época seca. Esto mostraría que la baja restricción al intercambio de gases en la unidad de vega del río mantiene un balance hídrico favorable y ello podría estar asociado a una mejor disponibilidad de agua en el suelo por la textura Franco Limosa de esta unidad y la influencia de río.

En las unidades de terrazas altas y bajas, la respuesta estomática a la humedad ambiental refleja un mecanismo que previene altas tasas de transpiración evitando así estrés hídrico cuando las plantas están sometidas a una alta demanda evaporativa. Hasta el momento los resultados muestran que los morfotipos de terrazas altas, a pesar de la sensibilidad de los estomas al DPV, el cierre estomático no es suficiente para prevenir de manera significativa las pérdidas de agua por transpiración sobre todo en la época lluviosa, en tanto que los morfotipos de terrazas bajas exhibieron un mayor control estomático con una disminución marcada en la transpiración en las horas de máxima demanda evaporativa. Los morfotipos de tierra firme muestran un control más sensible de la apertura estomática al DPV que mantiene bajas tasas de transpiración en la dos épocas pero con mayores tasa de fotosíntesis en la época húmeda.

2.3.4. Fluorescencia de la clorofila

Se ha señalado que la luz es un factor determinante del funcionamiento de las plantas, relacionado con la fijación fotosintética del dióxido de carbono y que la maquinaria de los vegetales responde a los cambios en irradiación y calidad de la

luz, dadas las fluctuaciones que ocurren inevitablemente en este factor durante el crecimiento y el desarrollo (Bukhov 2004).

Es necesario considerar que las hojas de muchas especies C_3 son incapaces de aprovechar luz adicional por encima de un flujo fotónico fotosintético de $500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, lo que representa, aproximadamente, el 25% de la exposición total. En las plantas, altos niveles de radiación, provocan fotoinhibición de la fotosíntesis y destrucción fotooxidativa del aparato fotosintético (Osmond 1994) caracterizado por una reducción en la eficiencia de la utilización de la luz (Krause y Weis 1991). La fotoinhibición es provocada por la pérdida del funcionamiento de los fotosistemas II (PSII) que se manifiesta como una disminución, transitoria o permanente, en la eficiencia cuántica de la fotosíntesis (mol de CO_2 fijado por mol de fotones absorbido) en niveles de luz de baja intensidad (Osmond 1994).

La energía de la luz en longitudes de onda de 400 a 700 nm es absorbida por la clorofila y puede seguir tres caminos: i) ser usada para dirigir la fotosíntesis (procesos fotoquímicos), ii) disipada como calor o iii) reemitida en pequeñas pero detectables cantidades de radiación de longitud de onda más larga (rojo/rojo lejano) (procesos no fotoquímicos), esta emisión de luz es llamada fluorescencia de la clorofila a. Los tres procesos se dan en competencia, así que incrementos en la eficiencia de alguno puede inducir decrecimiento en los otros dos. De esta manera midiendo el rendimiento de la fluorescencia de la clorofila a se proporciona información sobre cambios en la eficiencia de la fotoquímica y la disipación de calor (Maxwell y Johnson 2000, citados por Solarte *et al.*, 2010).

Esta disminución en la eficiencia de la fotosíntesis y en el funcionamiento de los PSII, podría estar o no, bajo luz saturante, acompañada por una disminución en la

máxima capacidad fotosintética (A_{max}), en que bajo diferentes estrés o inherentes limitaciones en la capacidad para utilizar altos niveles de radiación, las hojas absorben más energía lumínica de la utilizada en la fotosíntesis (Osmond 1981). La fotoinhibición puede ser el resultado del "fotodaño" directo en los PSII y producto de la "fotoprotección" en la cual la excesiva energía de excitación es reorientada y disipada principalmente como calor, procesos que logran un balance entre la energía recibida por los PSII con la capacidad de éstos para utilizarla (Baker 1991, Demmig-Adams y Adams 1992, Aro *et al.*, 1993, Long *et al.*, 1994, Osmond 1994).

Considerando los diferentes cursos diarios de parámetros asociados a la fluorescencia de la clorofila medidos a lo largo del día, se encontraron marcadas diferencias estacionales en el patrón de respuesta de los morfotipos de arbustos de *E. stipitata* creciendo bajo los ambientes señalados (Tabla 2-11)

Tabla 2-11: Análisis de varianza para las variables de fluorescencia de la clorofila en la evaluación de morfotipos de *E. stipitata*. Tasa de transferencia de electrones (ETR), Disipación No radiactiva (NPQ), apagamiento fotoquímico (qP), eficiencia cuántica del fotosistema II (Φ_{PSII}).

Variable	Época (E) (gl=1)	Hora (H) (gl=3)	Morfositio (MF) (gl=7)	Interacción 1 (E x MF) (gl=7)	Interacción 2 (H x MF) (gl=21)	Interacción 3 (H x MF x E) (gl=24)
ETR	0,23 ^{ns}	61,38*	20,03 ^{ns}	4,15**	3,26**	2,35**
NPQ	80,09**	33,05**	31,64**	3,21**	3,93**	3,29**
qP	154,10**	9,03**	23,34**	30,22**	3,26**	4,38**
Φ_{PSII}	259,84**	167,56**	38,28**	16,45**	6,31**	8,44**

Nota: Los datos de la tabla son el valor de F , gl para el error = 192; * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, ^{ns} No Significativo.

En *E. stipitata* la evaluación de la fluorescencia se analiza desde tres aspectos fundamentales. En primer lugar la ETR (Tasa de transferencia de electrones). Se observa el ajuste existente entre la tasa de transferencia de electrones (ETR) (Figura 2-15) y la tasa de fijación de CO₂ (Figura 2-9) de los morfotipos en todas las condiciones, pero en especial durante la estación seca en tierra firme ($r=0,35$; $P<0,001$) (Anexos A).

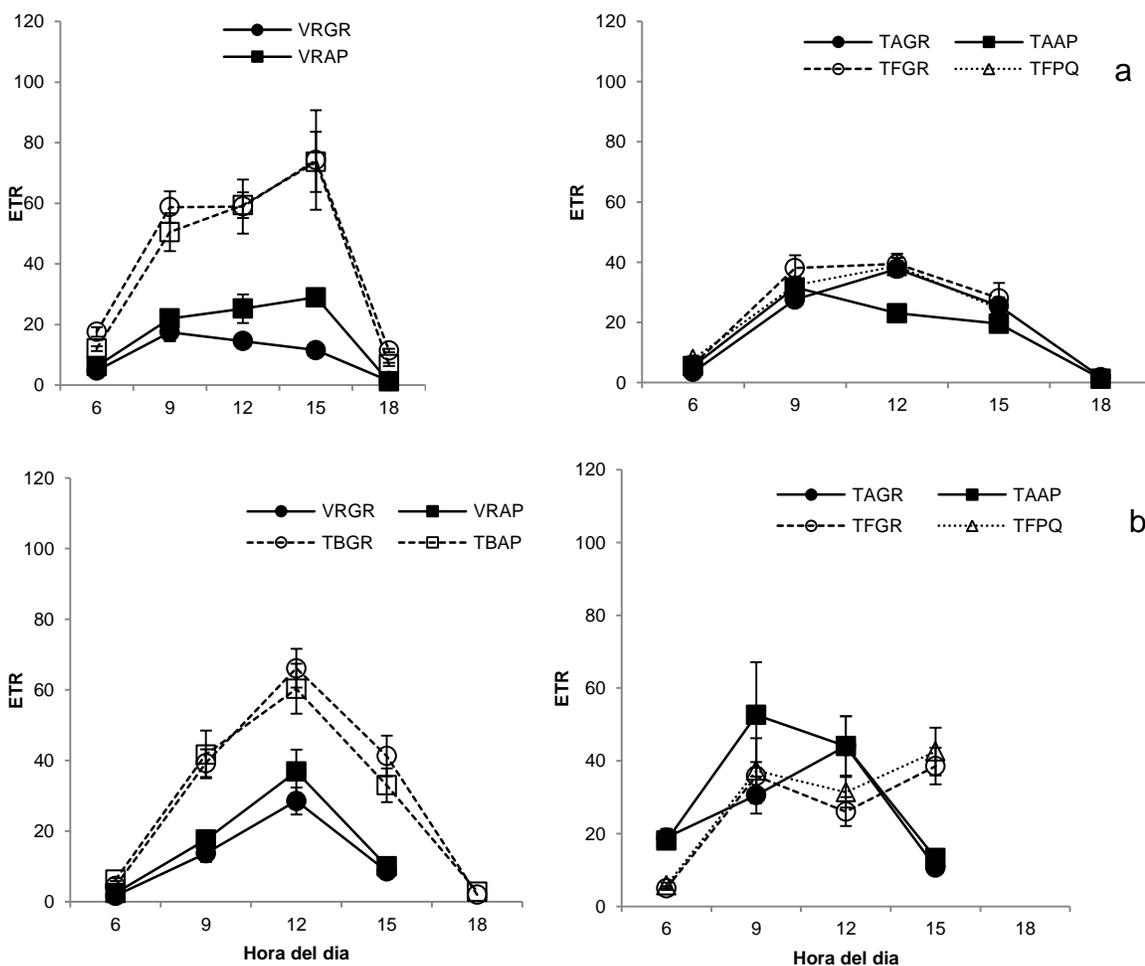


Figura 2-15: Curso diario de la Tasa de transferencia de electrones (ETR) de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) and Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) and Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) and seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE).

Esta tendencia sugiere que hay una disipación del exceso de electrones ya sea a través de la fotorespiración o el ciclo del agua-agua, o ambos, (Niyogi 1999, Ort y Baker 2002). La función fotoprotectora de la vía fotorespiratoria se demostró ampliamente en las plantas de tabaco transgénicas, así como en las plantas de soya tipo salvaje (Kozaki y Takeba de 1996, Jiang *et al.*, 2006), mientras que Asada (1999, 2000) puso claramente de manifiesto la estrecha asociación del ciclo del agua-agua con la protección al exceso de luz.

El test de contrastes (Tabla 2-12) muestra que hay significativas diferencias entre las localidades evaluadas respecto de los parámetros de fluorescencia de la clorofila, en tanto que entre los morfotipos evaluados no hubo diferencias a nivel de la tasa de transferencia de electrones pero si para las demás variables de fluorescencia evaluadas.

Tabla 2-12: Test de contrastes de los efectos de la localidad y el morfotipo sobre las variables del intercambio gaseoso en *E. stipitata*. Tasa de transferencia de electrones (ETR), Disipación No radioactiva (NPQ), apagamiento fotoquímico (qP), eficiencia cuántica del fotosistema II (Φ_{PSII}).

Localidades		ETR	NPQ	qP	Φ_{PSII}
VR	TB	-11,59 ^{**}	-12,58 ^{**}	-11,61 ^{**}	13,92 ^{**}
VR	TA	-4,56 ^{**}	-4,00 ^{**}	-3,92 ^{**}	0,67 ^{ns}
VR	TF	-4,56 ^{**}	-3,58 ^{**}	-2,98 ^{**}	8,19 ^{**}
Morfotipos					
GR	AP	-1,71 ^{ns}	-3,38 ^{**}	-1,10 ^{ns}	-2,74 [*]
BR	PR	0,63 ^{ns}	-3,68 ^{**}	-2,50 [*]	2,78 ^{**}
BR	PR	0,44 ^{ns}	-3,97 ^{**}	-2,28 [*]	0,11 ^{ns}
GR	PQ	-0,12 ^{ns}	-3,47 ^{**}	-2,23 [*]	-0,64 ^{ns}

Nota: Los datos de la tabla son el valor de *T-Statistic*; * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, ^{ns} No Significativo. El símbolo (-) significa correlaciones negativas.

La ETR está limitada por la radiación, por ello si la radiación baja durante el día la ETR también lo hará. En la vega del río el curso diario de radiación (Figura 2-6) no es muy diferente entre las dos épocas seca y húmeda lo cual induce un comportamiento similar en la ETR en esta localidad en las dos estaciones. (Diferencias no significativas Tabla 2-11). En las unidades de terrazas bajas y altas el curso diario de radiación es diferente entre épocas (Figura 2-16) por ello se observa un comportamiento diferente en la ETR, observando que la radiación en época húmeda mantiene niveles variables durante el día con lo cual la ETR solo baja después de las 3 pm, en tanto que durante la época seca la ETR disminuye luego del medio día, concomitante con una reducción importante en la radiación en ese período.

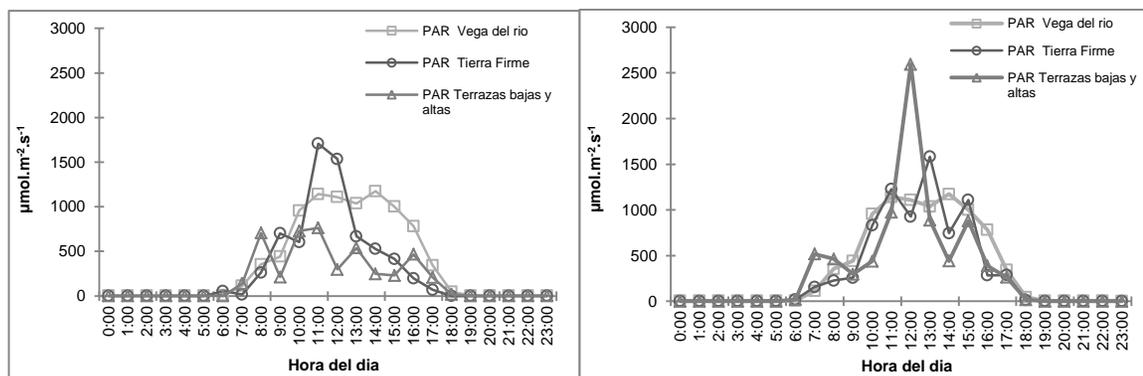


Figura 2-16. Cursos diarios de Radiación fotosintética activa (PAR) en las épocas húmeda (izquierda) y seca (derecha).

Usando el mismo criterio de linealidad e independencia ya reportado se estableció que las correlaciones más importantes en la fluorescencia de la clorofila fueron las positivas entre la ETR y las variables climáticas de radiación solar ($r=0,72$; $P<0,001$) y la temperatura ($r=0,37$; $P<0,001$), y la negativa entre la Φ_{PSII} y la radiación ($r=-0,67$; $P<0,001$) y positiva con la temperatura ($r=0,12$; $P<0,001$) (Figura 2-17) (Anexos A). La ETR en plantas en ausencia de estrés es proporcional a la tasa de fijación de carbono (Barker y Adams, 1997, citados por

Pérez *et al.*, 2012); y se observa en las **Figura 2-9** y **Figura 2-15** que estos parámetros mantuvieron durante la estación húmeda un curso diario muy parecido en tanto que durante la época seca difiere notablemente, lo que puede evidenciar la sensibilidad al déficit hídrico que genera sobre los morfositios la temporada seca de baja humedad y alta irradiancia.

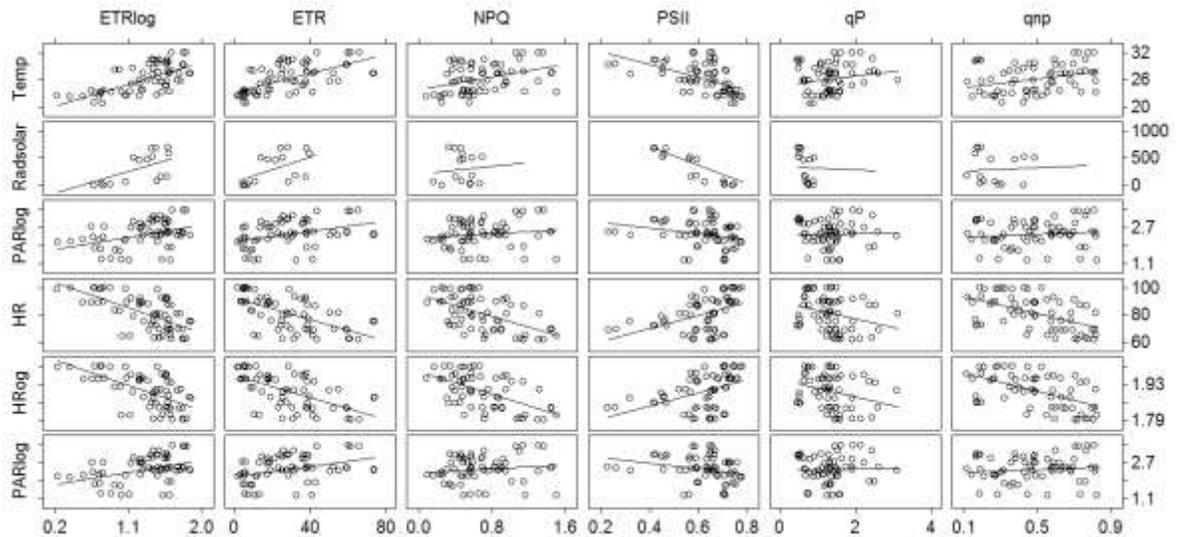


Figura 2-17: Matriz de correlaciones entre parámetros asociados a la fluorescencia de la clorofila (Tasa de transferencia de electrones (ETR), Disipación No radioactiva (NPQ), apagamiento fotoquímico (qP), eficiencia cuántica del fotosistema II (Φ_{PSII}) y climáticas (Humedad Relativa (HR), Radiación fotosintética activa (PAR), Temperatura (Temp), Radiación Solar (Rad Solar)) La ETR, la HR y la PAR sufrieron transformación logarítmica para mejor ajuste (ETRlog; HRlog; PARlog).

E. stipitata muestra puntos de saturación entre los 385 y 1000 $\mu\text{moles} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (Tabla 2-6) y los niveles de radiación PAR que alcanza la zona durante el día independiente de la estación en que se encuentre, supera los 1200 $\mu\text{moles} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Esta situación podría generar fotoinhibición. Algunos autores utilizan el término fotoinhibición para la caída de eficiencia máxima del PSII (estimado por la disminución de la fluorescencia variable o Fv no reversible en la oscuridad) (Wijk y van Hasselt 1993).

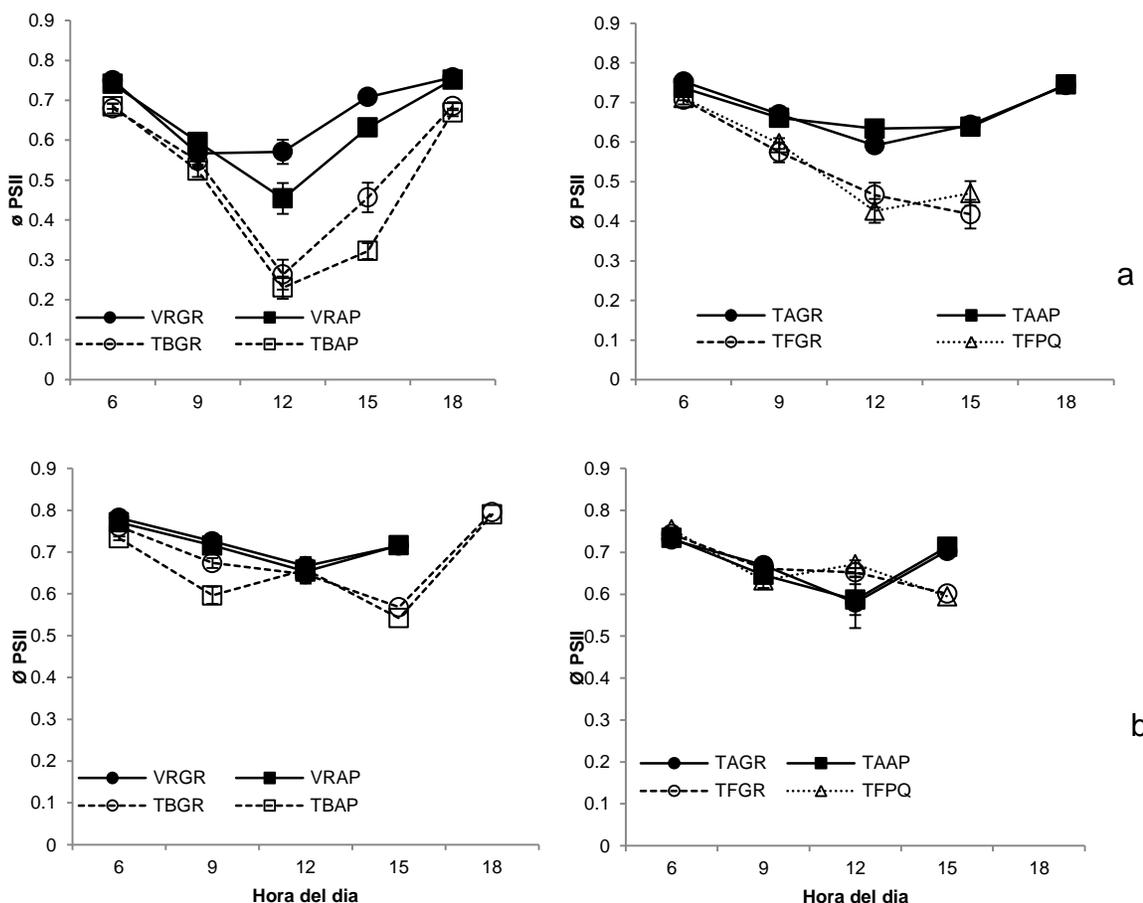


Figura 2-18: Curso diario del rendimiento cuántico del fotosistema II (Φ_{PSII}) de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE).

El rendimiento cuántico efectivo (Φ_{PSII}) de conversión de energía fotoquímica en el fotosistema II (PSII) en los arbustos de *E. stipitata* (Figura 2-18) nos muestra la capacidad de disipar la energía excedente de la luz en forma de calor en el complejo antena del PSII, la cual junto con la extinción de la energía a través de los sumideros de electrones son mecanismos suficientes para evitar daños por fotoinhibición, bajo las condiciones de alta irradiancia de la zona. Esto hace evidente una recuperación rápida de la eficiencia del PSII (Φ_{PSII}) a los valores

cercanos a 0,8 en los arbustos durante las dos estaciones (Figura 2-18), pero en especial durante la estación seca. De esta manera, la fotoprotección puede ser capaz de prevenir la fotoinactivación, disminuyendo la presión de excitación en el centro de reacción del PSII.

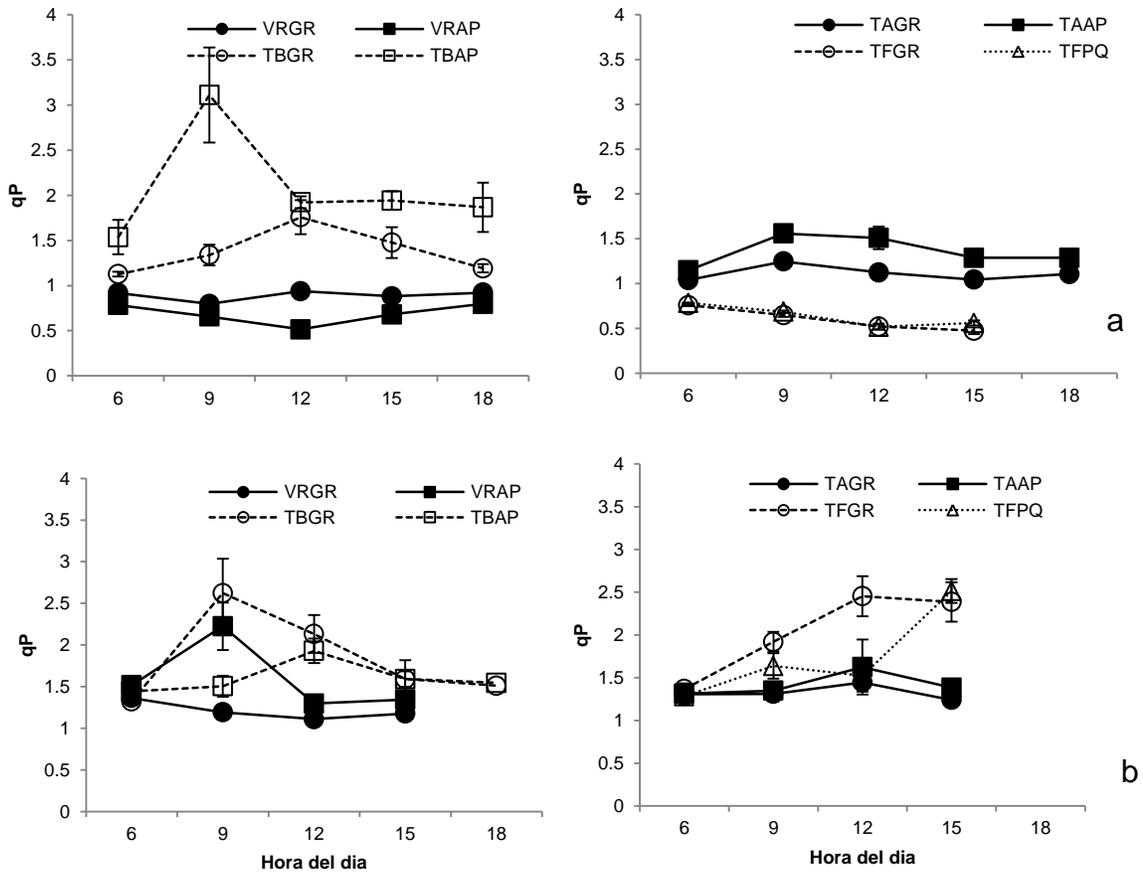


Figura 2-19: Curso diario del Apagamiento fotoquímico (qP) de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE)

Se observa en general, que al final del día se recuperan los valores del rendimiento cuántico que habían disminuido hacia el medio día lo que indica la existencia de una fotoinhibición dinámica en la cual, en horas de mayor radiación

menos moléculas de clorofila son excitadas y parte de la energía se emite en forma de calor, pero una vez disminuye la radiación en horas de la tarde aumenta el rendimiento cuántico.

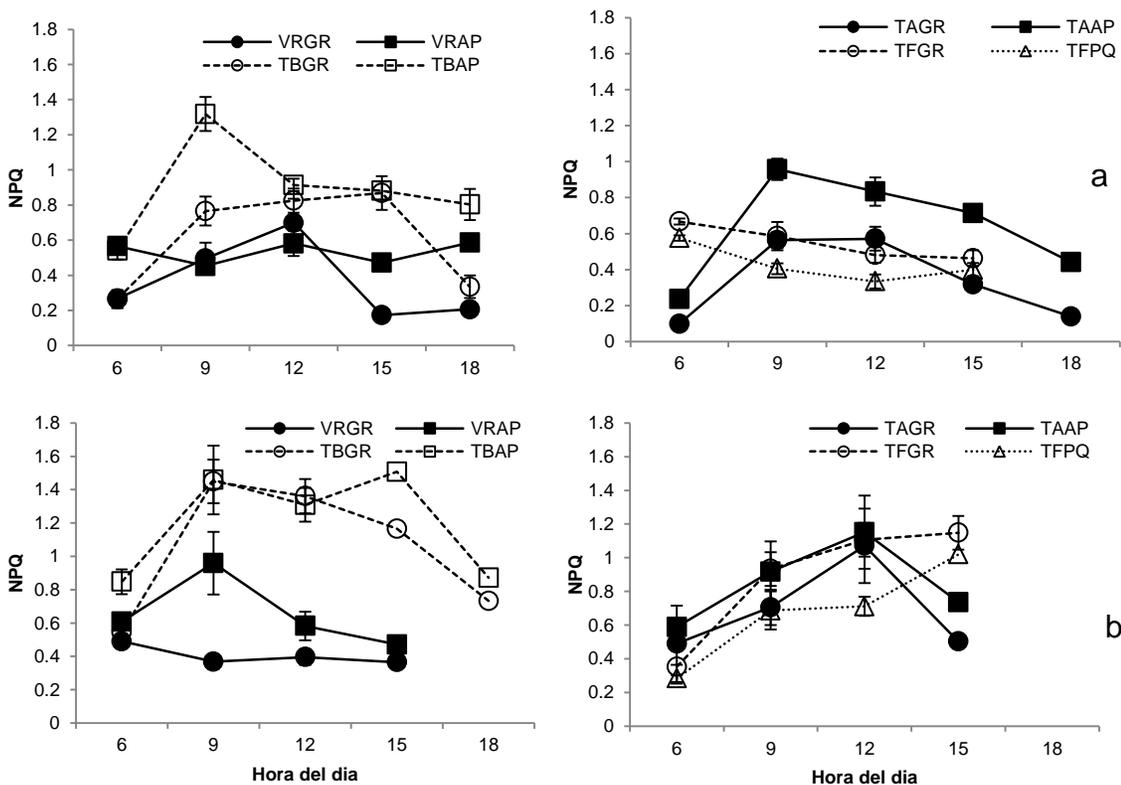


Figura 2-20: Curso diario de la disipación no radioactiva (NPQ) de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE)

El coeficiente de extinción fotoquímico (qP), usado como indicador de la oxidación del aceptor inicial de electrones del Fotosistema II fue decreciendo en los arbustos de *E. stipitata* durante la época húmeda bajo condición de terrazas bajas y altas en el Caquetá, en tanto que en las vegas y tierra firme del Guaviare, el comportamiento fue más estable. Durante la época seca los arbustos que se desarrollan en unidades de vega y terrazas muestran la misma tendencia al

descenso expresada en la época húmeda en tanto que en los morfotipos que crecen en unidades de tierra firme la tendencia fue creciente con el transcurso del día (Figura 2-19).

El coeficiente de decaimiento no fotoquímico (NPQ) durante el día, en *E. stipitata*, muestra una disminución en todos los casos a partir del medio día durante la época húmeda; mientras que durante la época seca no se observó un comportamiento consistente entre morfotipos ya que en algunos casos ascendió hasta el mediodía para luego decrecer, en tanto que en otros descendió desde las 9 am (Figura 2-20).

Cuando el coeficiente NPQ aumenta es debido a una mayor demanda por fotoprotección. Muchas plantas requieren de un alto potencial fotoprotectivo durante las épocas secas (Niyogi *et al.*, 1998, Loggini *et al.*, 1999). También durante la época seca algunas plantas presentan más baja concentración de clorofila, siendo capaces de reducir la sobreexcitación junto a una maximización del funcionamiento del ciclo de las xantofilas (Björkman y Deming-Adams 1995, Kyparissis *et al.*, 2000, Rojas *et al.*, 2012).

La magnitud del coeficiente de decaimiento no fotoquímico (NPQ) que es debido a cambios en la magnitud del gradiente de potencial electroquímico protónico transtilacoidal, refleja además de los cambios en el gradiente de pH, inactivación de centros de reacción (fotoinhibición), cambios conformacionales dentro de los complejos de pigmentos en la membrana tilacoide, desconexión de complejos cosechadores de luz móviles del PSII, formación de zeaxantina, disminución del rendimiento cuántico efectivo de la fotoquímica del PSII (Φ PSII) y la velocidad de transporte de electrones fotosintético (ETR) (Gonzales *et al.*, 2008).

E. stipitata muestra una estrategia de uso de la luz que varía según la época y el condones fisiográfica donde se desarrolle. Esta estrategia muestra una depresión general de la fotosíntesis (Figura 2-9) pérdida de pigmentos (Tabla 2-13) y alta y sostenida capacidad de NPQ (Figura 2-20).

Las especies de un bosque tropical húmedo que crecen en claros naturales en la época seca sufren fotoinhibición hacia el mediodía, que es reversible durante la noche (Krause y Winter 1996). Estos autores concluyeron que la fotoinhibición de la fotosíntesis y la recuperación en estas especies reflejan un mecanismo regulador de la disipación de la energía térmica que permite a estas plantas hacer frente a los períodos de luz de alta intensidad en los claros de los bosques tropicales.

Las reducciones en NPQ observadas en *E. stipitata* luego del medio día durante la época húmeda fueron concomitantes con el ascenso en la Φ_{PSII} , y una reducción en la ETR, lo cual indica una mayor utilización de la absorción de energía en el transporte de electrones y por lo tanto mayor asimilación de CO₂. De acuerdo con Adams *et al.*, (1995), el NPQ llega a más altos niveles a temperaturas que severamente ralentizan las tasas de fotosíntesis. Se sabe que los cambios en NPQ están estrecha y directamente correlacionadas con cambios en las anteraxantinas y zeaxantinas en las hojas expuestas a la luz alta (Bilger y Björkman 1990, Gilmore y Yamamoto 1993, Demmig-Adams y Adams, 1996, Stoch *et al.*, 2008).

Ramalho *et al.*, (1999) demostraron que los altos niveles de irradiancia afectan tanto las reacciones enzimáticas como fotoquímicas de la fotosíntesis, especialmente en aquellas plantas con baja disponibilidad de nitrógeno, y que el

fotosistema I (PS I) fue el más afectado. Da Matta y Maestri (1997) por su parte, al estudiar el efecto de diferentes niveles de irradiancia sobre los procesos de fotoinhibición y recuperación de la fotosíntesis en *C. arabica* L. y *C. canephora*, encontraron que existen diferencias entre los genotipos en cuanto a la cantidad de energía necesaria para la saturación de la fotosíntesis. La fotoinhibición de la fotosíntesis en condiciones de altos niveles de irradiancia se manifestó por una disminución en la máxima eficiencia.

Tabla 2-13: Efecto de la época sobre el contenido de pigmentos de morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda (a) y seca (b). Valores representan promedios \pm el error estándar de medias (SE).

Época	Pigmento (g·m ²)	VRGR	VRAP	TBGR	TBPR	TABR	TAPR	TFGR	TFPQ
Húmeda	Chla	0,44 \pm 0,11	0,24 \pm 0,06	0,34 \pm 0,06	0,31 \pm 0,09	0,39 \pm 0,07	0,22 \pm 0,06	0,24 \pm 0,05	0,11 \pm 0,03
	Chlb	0,23 \pm 0,04	0,18 \pm 0,09	0,23 \pm 0,03	0,21 \pm 0,04	0,17 \pm 0,04	0,13 \pm 0,05	0,08 \pm 0,02	0,03 \pm 0,01
	Chl (a+b)	0,67 \pm 0,15	0,42 \pm 0,13	0,57 \pm 0,09	0,52 \pm 0,12	0,56 \pm 0,11	0,35 \pm 0,11	0,33 \pm 0,06	0,15 \pm 0,04
	Cars (c+d)	0,10 \pm 0,02	0,08 \pm 0,01	0,07 \pm 0,01	0,06 \pm 0,02	0,12 \pm 0,02	0,06 \pm 0,02	0,10 \pm 0,01	0,15 \pm 0,09
Seca	Chla	0,15 \pm 0,03	0,23 \pm 0,02	0,46 \pm 0,08	0,21 \pm 0,06	0,23 \pm 0,02	0,44 \pm 0,04	0,17 \pm 0,009	0,20 \pm 0,007
	Chlb	0,08 \pm 0,01	0,13 \pm 0,02	0,24 \pm 0,04	0,13 \pm 0,03	0,13 \pm 0,04	0,12 \pm 0,02	0,08 \pm 0,006	0,12 \pm 0,003
	Chl (a+b)	0,23 \pm 0,04	0,35 \pm 0,04	0,69 \pm 0,13	0,27 \pm 0,06	0,31 \pm 0,05	0,56 \pm 0,04	0,25 \pm 0,01	0,32 \pm 0,003
	Cars (c+d)	0,05 \pm 0,008	0,07 \pm 0,007	0,18 \pm 0,03	0,12 \pm 0,03	0,18 \pm 0,07	0,19 \pm 0,02	0,07 \pm 0,002	0,07 \pm 0,004

En general no se encontraron influencias significativas de las épocas seca y húmeda sobre los contenidos de pigmentos fotosintéticos en morfotipos de *E. stipitata*, aunque si se evidenciaron diferencias significativas entre morfositios, y en las interacciones entre el morfositio y la época, atribuibles estas al efecto del morfositio (**Tabla 2-14**)

Los contenidos de pigmentos fotosintéticos fueron más bajos para los morfotipos que se desarrollan en tierra firme en el Guaviare y más altos para los que se

desarrollan en Vega del río. Los morfotipos que crecen en unidades de terrazas del Caquetá no presentan mayor diferencia en cuanto a pigmentos fotosintéticos (Tabla 2-14).

Tabla 2-14: Análisis de varianza para las variables de relación de fluorescencia de la clorofila y contenido de clorofilas y carotenoides en la evaluación de morfotipos de *E. stipitata*.

Variable	Época	Morfositio	Interacción
	(E)	(MF)	1
	(gl=1)	(gl=7)	(E x MF)
			(gl=7)
Fv/Fm	55,79**	8,57**	10,37**
Chla	1,13 ^{ns}	4,22**	4,57**
Chlb	3,00 ^{ns}	4,83**	2,15 ^{ns}
Chl (a+b)	3,20 ^{ns}	4,76**	4,16**
C (c+x)	1,73 ^{ns}	1,13 ^{ns}	2,51**

Nota: Los datos de la tabla son el valor de F ; gl para el error = 45; * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, ^{ns} No Significativo.

En *Eugenia stipitata*, las plantas con procedencia del Caquetá presentaron respuesta plástica al contenido de carotenoides C (c+x) y ninguna plasticidad de los contenidos de Chla, Chlb y Chl (a+b), por el contrario, las plantas procedentes del Guaviare presentaron plasticidad en los contenidos y ninguna plasticidad en los contenidos de C (c+x). Estos resultados indican que la plasticidad fenotípica en las respuestas de los contenidos de C (c+x) y de los contenidos de clorofilas ante las condiciones de crecimiento, depende del origen de las plantas, implicando diferenciación en ecotipos dentro de *E. stipitata*, en la cual la variación encontrada en la plasticidad puede ser consecuencia de selección basada en el hábitat, como lo propone la hipótesis de especialización de Lortie y Aarssen (1996).

Balaguer *et al.*, (2001) han encontrado resultados semejantes en *Quercus coccifera*, en los que la variación en plasticidad de parámetros a nivel subcelular como rendimiento cuántico del Fotosistema II y la composición de pigmentos fotosintéticos, hasta aquellos a nivel de órgano como el área foliar específica y la alocaación de nutrientes, indican la diferenciación ecotípica de la especie.

Como el contenido de Carotenoides no presentó variaciones significativas entre morfotipos ni entre épocas, pero si en la interacción entre estas dos fuentes de variación, se considera que en *E. stipitata* aunque el contenido de carotenoides totales no se afecta, probablemente si lo hace su composición, de manera que con la interacción entre época y morfotipo, aumenta posiblemente el contenido de β -caroteno, luteína y pigmentos del ciclo de las xantofilas (particularmente la anteraxantina y zeaxantina); este incremento en la proporción del pool de xantofilas en relación a los carotenoides totales fue reportado por McKinnon y Mitchell (2003) m, en *Picea engelmannii*, siendo mayor en plantas expuestas a mayor luminosidad. El test de contrastes (Tabla 2-15) muestra que las diferencias se dan entre las localidades de vega del río y tierra firme condiciones consideradas puntos extremos en cuanto a disponibilidad de nutrientes y agua.

Tabla 2-15: Test de contrastes de los efectos de la localidad y el morfotipo sobre las variables contenido de pigmentos en *E stipitata*.

Localidades		Chla	Chlb	Chl (a+b)	C (c+x)
VR	TB	--1,71 ^{ns}	-1,89 ^{ns}	-1,66 ^{ns}	-1,18 ^{ns}
VR	TA	-1,48 ^{ns}	0,83 ^{ns}	-0,47 ^{ns}	-2,41*
VR	TF	-2,15*	3,21**	-2,78**	-0,89 ^{ns}
Morfotipos					
GR	AP	1,13 ^{ns}	0,00 ^{ns}	0,77 ^{ns}	0,04 ^{ns}
BR	PR	2,47*	1,92 ^{ns}	2,89**	0,96 ^{ns}

BR	PR	-0,38 ^{ns}	0,75 ^{ns}	-0,24 ^{ns}	0,70 ^{ns}
GR	PQ	-0,92 ^{ns}	0,11 ^{ns}	0,67 ^{ns}	-0,70 ^{ns}

Nota: Los datos de la tabla son el valor de *T-Statistic*; * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, ^{ns} No Significativo. El símbolo (-) significa correlaciones negativas.

El rendimiento cuántico máximo del PSII (Fv/Fm) presentó diferencias significativas a nivel de las fuentes de variación época, morfotipo y la interacción entre estas dos (Tabla 2-14). Estas diferencias son atribuibles a los morfotipos que se desarrollan en unidades de Vega del Río y tierra firme del Guaviare, donde se observa un descenso en la Relación Fv/Fm entre la época húmeda y la época seca, en tanto que para los morfotipos que se desarrollan en terrazas altas y bajas del Caquetá no hay mayor variación en este parámetro (Figura 2-21).

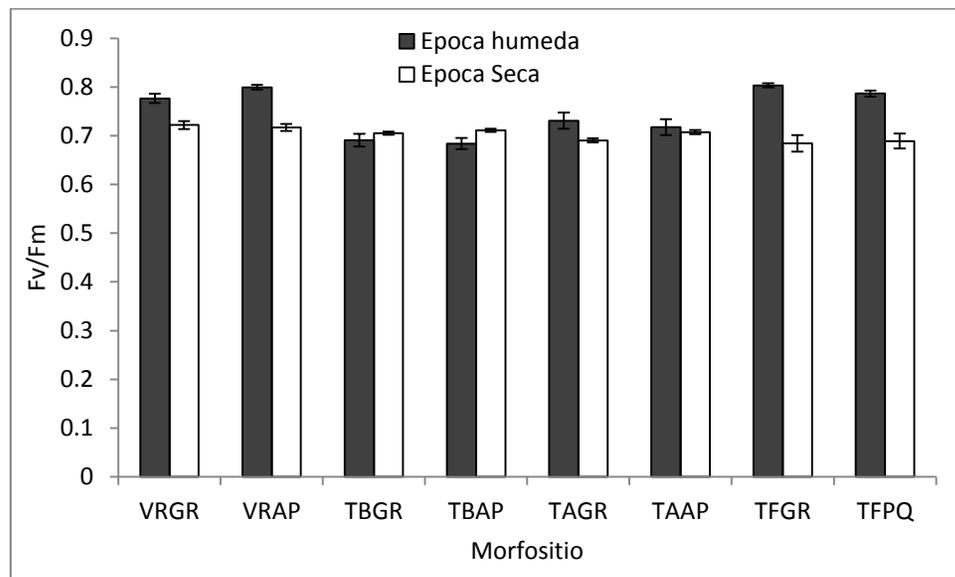


Figura 2-21: Valores de relación Fv/Fm de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF) durante la época húmeda y seca. Las barras corresponden al error estándar de medias (SE)

La determinación del rendimiento cuántico máxima del PSII (F_v/F_m) es un muy buen indicador del estado fisiológico de la planta, ya que depende de la integridad del complejo PSII/LHCII (complejo de absorción de luz) el cual es muy sensible a diferentes tipos de estrés que puedan afectar las membranas tilacoidales o causar la acumulación de especies reactivas de oxígeno en el cloroplasto. Una fanerógama bajo condiciones óptimas presenta valores de F_v/F_m superiores a 0,8. Las tendencias mundiales en estudios ecofisiológicos utilizan esta metodología como herramienta que arroja información altamente confiable que complementa una caracterización de la fisiología de las especies o los ecosistemas (Rosenqvist y Van Kooten, 2003 citados por Solarte *et al.*, 2010).

En general la relación de fluorescencia (F_v/F_m) muestra que *E. stipitata* manifiesta sensibilidad al déficit hídrico pues la relación cae por debajo de 0,8 durante la época seca (**Figura 2-21**). Este comportamiento es consistente con la tasa de fotosíntesis la cual también se ve reducida durante la estación seca en la región. La sensibilidad al déficit hídrico se sustenta en el mecanismo fotoprotector a alta irradiancia que se ha evidenciado con anterioridad. Osmond y Grace (1995) definen a la fotoprotección como una caída (dependiente de la luz y de carácter en general rápidamente reversible) en la eficiencia en los procesos fotoquímicos, indicada por una disminución en la relación fluorescencia variable / fluorescencia máxima (F_v/F_m). Este comportamiento es consistente con la tendencia observada en la eficiencia cuántica del fotosistema II (Φ_{PSII}) que recupera a niveles cercanos a 0,8.

De esta manera la eficiencia fotoquímica de los morfotipos evaluados en las distintas localidades muestra valores óptimos durante la época húmeda pero con una leve reducción en la época seca para los morfotipos del Guaviare en especial en tierra firme. Altas tasas de transporte de electrones se presentaron en los

morfotipos de terrazas bajas del Caquetá los cuales a su vez tiene las más bajas eficiencias en el transporte de electrones, en especial durante la época seca. Como se mencionó con anterioridad durante la época seca, las condiciones de alta irradiancia, el DPV, la temperatura del aire y de la hoja que disminuyen la tasa fotosintética afectan también el aparato fotoquímico al presentarse un desbalance en las dos grandes reacciones fotosintéticas por cierre estomático.

2.3.5. Potencial Hídrico

La mayoría de los procesos en la planta (crecimiento celular, fotosíntesis, respiración, germinación) están influenciados por el agua. El agua constituye el 80-90% del peso fresco en las plantas herbáceas y 50% en plantas maderables (Carme y Boyero, 1995, citados por Pérez *et al.*, 2010). El potencial hídrico es la medida más usada para estimar el estado hídrico de la planta. Se basa en el potencial químico del agua que es una expresión cuantitativa de la energía libre asociada con el agua; es el trabajo que se debe realizar para llevar una unidad de masa de agua, ligada al agua o al suelo hasta un estado de referencia cero, que es el agua pura. Debido a que el estado de referencia es un punto cero, los valores de potencial hídrico son negativos (Pérez *et al.*, 2010)

Se encontraron diferencias significativas en el potencial hídrico del tallo para las fuentes de variación de hora y morfositio y la interacción entre época y morfositio atribuible esta última al efecto del morfositio (Tabla 2-16).

Tabla 2-16: Análisis de varianza para el potencial hídrico del tallo en la evaluación de morfotipos de *E. stipitata*.

Variable	Época	Hora	Morfosito	Interacción	Interacción
	(E)	(H)	(MF)	1	2
				(E x MF)	(H x MF)
	(gl=1)	(gl=23)	(gl=7)	(gl=7)	(gl=161)
Ψ tallo	1,34 ^{ns}	31,34 ^{**}	4,37 ^{**}	6,46 ^{**}	1,19 ^{ns}

Nota: Los datos de la tabla son el valor de *F*, gl para el error = 168; **P*<0,05, ** *P*<0,01, ^{ns} No Significativo.

En cuanto al potencial hídrico del suelo se hallaron diferencias altamente significativas entre épocas y hora pero no entre morfositios, y diferencias significativas en la interacción entre época y morfositio, atribuible al efecto época (Tabla 2-17).

Tabla 2-17: Análisis de varianza para el potencial hídrico del suelo en la evaluación de morfotipos de *E. stipitata*.

Variable	Época	Hora	Morfosito	Interacción	Interacción
	(E)	(H)	(MF)	1	2
				(E x MF)	(H x MF)
	(gl=1)	(gl=5)	(gl=7)	(gl=7)	(gl=35)
Ψ suelo	10,32 ^{**}	0,74 ^{ns}	1,99 ^{ns}	2,47 [*]	1,32 ^{ns}

Nota: Los datos de la tabla son el valor de *F*, gl para el error = 136; **P*<0,05, ** *P*<0,01, ^{ns} No Significativo.

Estos parámetros permiten hacer un seguimiento del estado hídrico de la planta, las cuales muestran una gran variabilidad de acuerdo a las condiciones ambientales. Esta variabilidad también se ve afectada de acuerdo a las

capacidades fisiológicas de la planta, el tipo de suelo en que se encuentren y en menor medida de sus características como taxón. El potencial hídrico es un indicador muy utilizado como medida del estado hídrico en las plantas. Se utiliza principalmente la medida antes del amanecer donde la planta ha podido recuperar el agua perdida en el día y que por tanto está en equilibrio con el contenido de agua del suelo. Si el potencial hídrico foliar es muy negativo aún en la noche, se puede afirmar que hay estrés hídrico en la planta. Durante el día, es importante también la medida del medio día cuando la radiación fotosintéticamente activa es mayor (Pérez *et al.*, 2010).

El test de contrastes muestra que a nivel del potencial hídrico del suelo solo hubo diferencias entre los morfotipos grande y aperado de la vega del río en Guaviare, y a nivel del tallo entre los morfotipos Grande y Aperado de la vega del río en Guaviare y los morfotipos Brasileiro y Peruano de terrazas bajas del Caquetá (Tabla 2-18).

Tabla 2-18: Test de contrastes de los efectos de la localidad y el morfotipo sobre los potenciales hídricos en *E. stipitata*.

Localidades		Ψ suelo	Ψ tallo
VR	TB	-0,78 ^{ns}	-2,85 ^{**}
VR	TA	0,19 ^{ns}	0,40 ^{ns}
VR	TF	-1,10 ^{ns}	-1,72 ^{ns}
Morfotipos			
GR	AP	-2,36 [*]	2,46 [*]
BR	PR	-0,41 ^{ns}	0,68 ^{ns}
BR	PR	1,55 ^{ns}	3,13 ^{**}
GR	PQ	1,07 ^{ns}	-0,73 ^{ns}

Nota: Los datos de la tabla son el valor de *T-Statistic*; * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, ^{ns} No Significativo. El símbolo (-) significa correlaciones negativas.

En la **Figura 2-22** se observa que los morfositios VRGR y VRAP el comportamiento del potencial hídrico del tallo es coincidente con la evolución del potencial hídrico atmosférico durante la época seca, en tanto que durante la época húmeda, fue menos consistente y asincrónico.

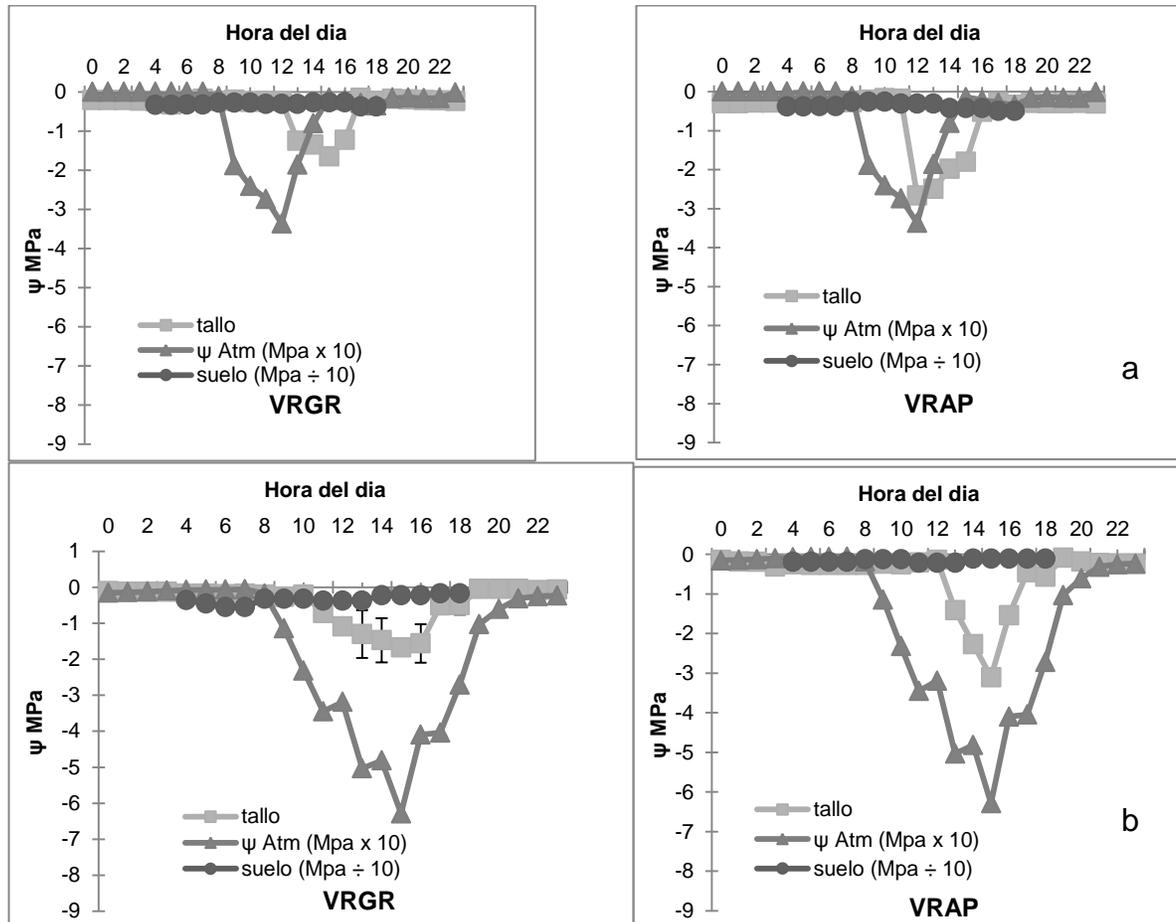


Figura 2-22: Curso diario del potencial hídrico del tallo, suelo y atmósfera de los morfotipos de *E. stipitata* Grande (GR) izquierda y Aperado (AP) derecha, en unidad fisiográfica de Vega del río (VR), durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE)

El potencial hídrico del suelo varía a lo largo del día durante la época seca con tendencia al descenso producto de una mayor demanda hídrica de la planta. Los picos del potencial hídrico del tallo encontrados en estos morfositios alcanzan

valores de -3 MPa en la época húmeda y hasta -4 MPa en la época seca, sin mayores cambios entre una época y otra. Rojas *et al.*, (2012) reportan valores similares cercanos a -3,5 MPa en *G. melina* en el caribe seco colombiano.

Los morfotipos Brasileiro y Peruano del Caquetá en unidad de terraza baja (Figura 2-23) muestran un comportamiento del potencial hídrico del tallo más sincrónico con la evolución del potencial hídrico de la atmósfera tanto en la época húmeda como en la época seca.

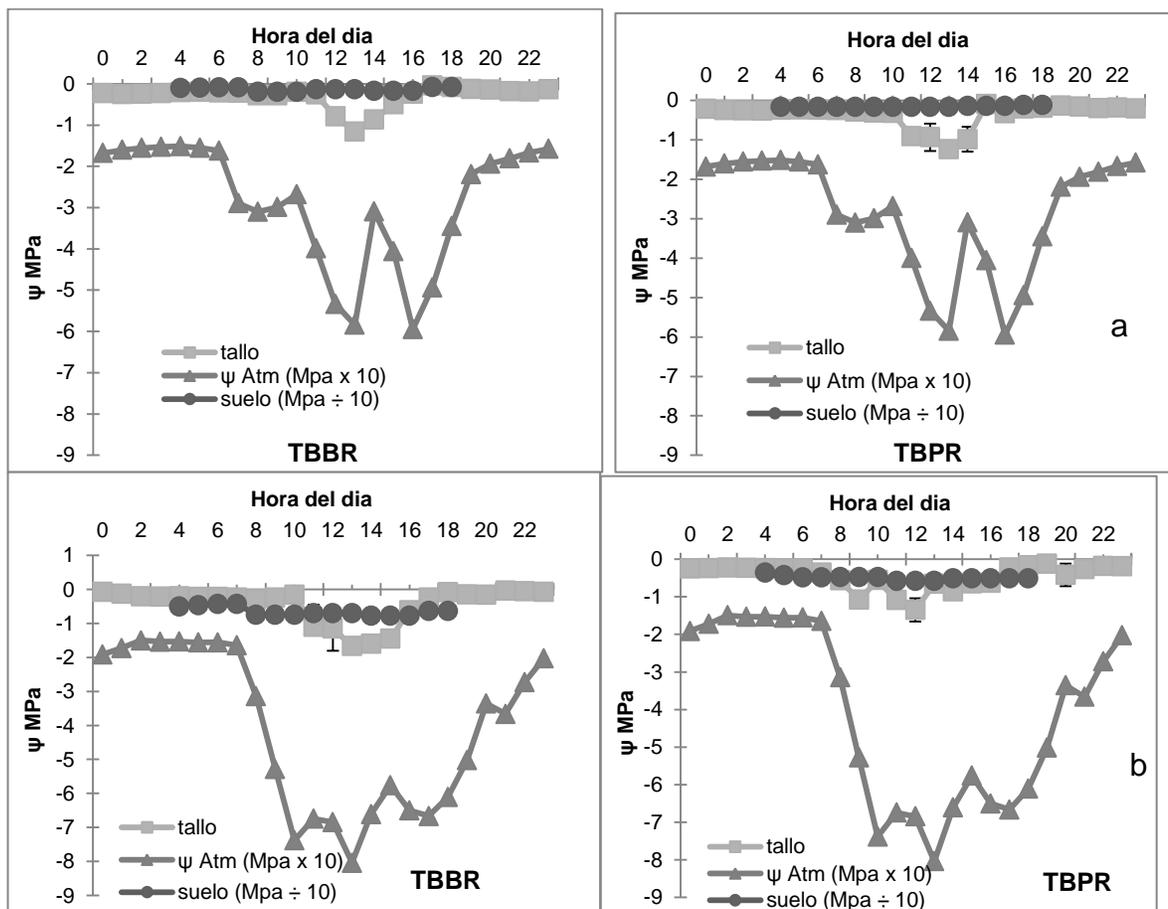


Figura 2-23: Curso diario del potencial hídrico del tallo, suelo y atmósfera de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR) izquierda y Peruano (PR) derecha, en unidad fisiográfica de Terraza baja (TB), durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE)

El potencial hídrico del suelo fue más negativo durante la estación húmeda que durante la estación seca en el morfotipo aperado en esta unidad, y los picos del potencial hídrico del tallo estuvieron por el orden de los -1,5 a -2 MPa sin mayores variaciones entre épocas. En climas de tipo tropical, los contenidos de humedad del suelo en la época seca van disminuyendo lenta y a menudo intermitentemente (Pereira y Chaves, 1993), pero suelen ser suficientes para atender de manera adecuada la demanda hídrica de las plantas en ese período (Dry y Loveys, 1998).

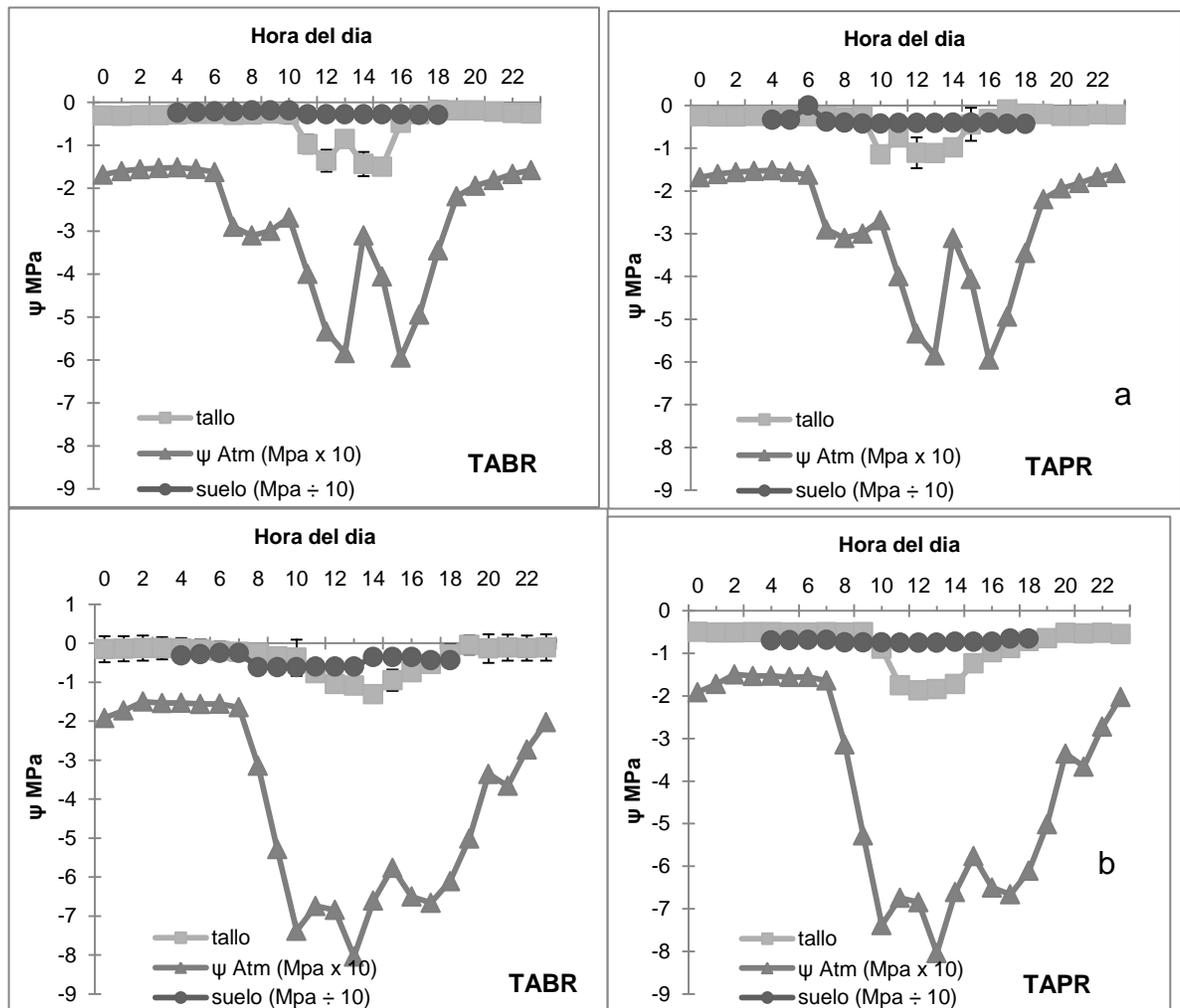


Figura 2-24: Curso diario del potencial hídrico del tallo, suelo y atmosfera de los morfotipos de *E. stipitata* Brasileiro (BR) izquierda y Peruano (PR) derecha, en unidad fisiográfica de Terraza alta (TA), durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias

En la unidad de terraza alta (Figura 2-24) en el Caquetá los morfotipos Brasileiro y peruano presentaron tendencias muy similares entre sí, y entre las épocas seca y húmeda no hubo mayor variación con valores de potencial hídrico del tallo no mayores a -2 MPa en ambas estaciones.

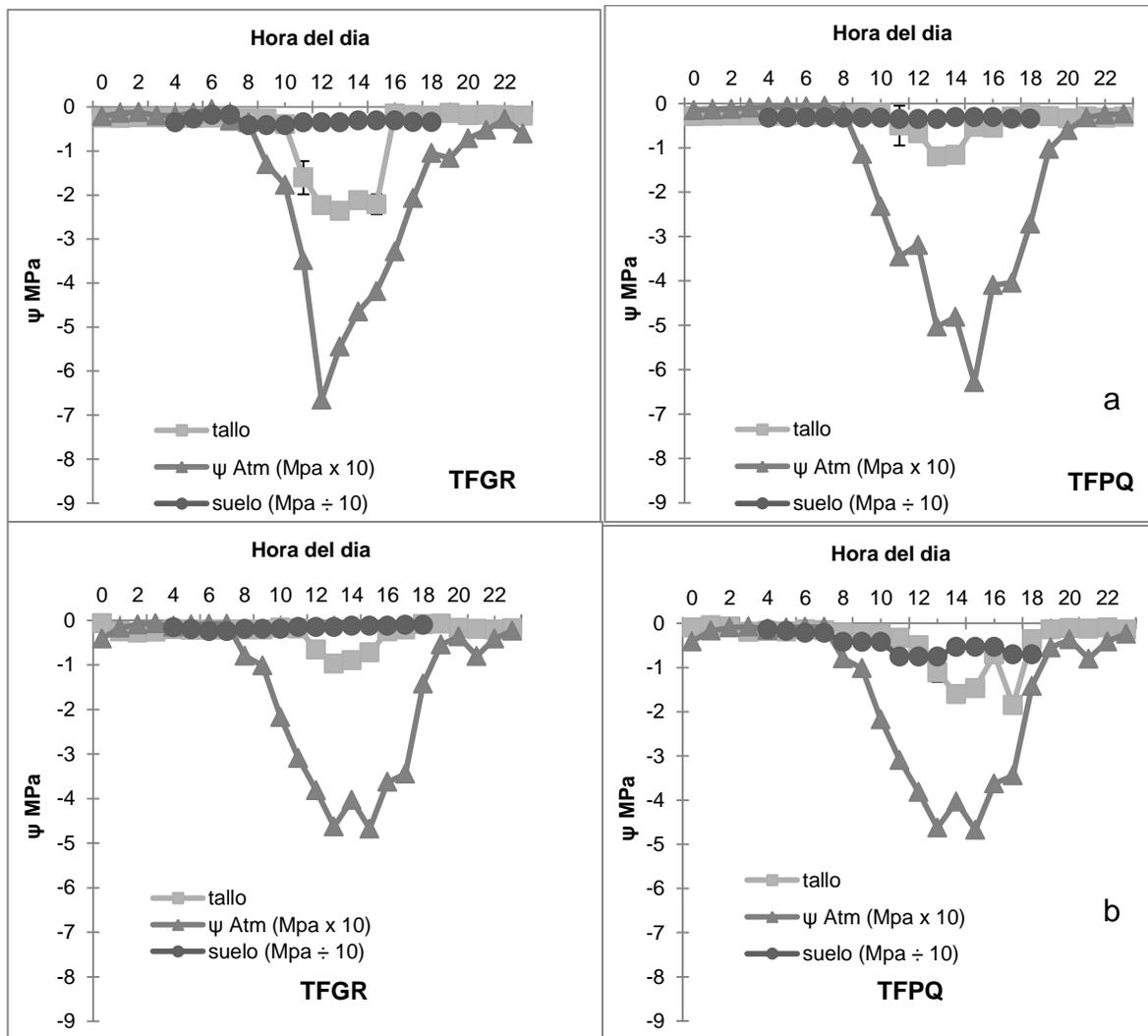


Figura 2-25: Curso diario del potencial hídrico del tallo, suelo y atmósfera de los morfotipos de *E. stipitata* Grande (GR) y Pequeño (PQ) en unidad fisiográfica de Tierra firme (TF), durante la época húmeda (a) y seca (b). Las barras corresponden al error estándar de medias (SE)

El potencial hídrico del suelo si registró valores más negativos durante la estación seca que en la húmeda y se observa sincronía entre los valores de potencial hídrico del tallo y el potencial hídrico atmosférico.

En la unidad de tierra firme (**Figura 2-25**) en Guaviare, los morfotipos grande y pequeño presentaron potenciales hídricos muy similares tanto en la época seca como en la época húmeda.

El potencial hídrico del suelo fue más negativo durante la temporada húmeda en el morfotipo grande, que durante la época seca en tanto que para el morfotipo pequeño los picos más negativos se registraron en la época seca. Se observó sincronía entre el potencial hídrico del tallo y el de la atmósfera durante las dos estaciones.

Cuando el agua existente en el suelo no es suficiente para mantener un flujo a través de las raíces, que evite la disminución del potencial hídrico de las mismas, se produce en el las señales químicas (ABA) que llegan a través de la savia del xilema a las hojas, reduciendo la abertura estomática (Düring, *et al*, 1996). Este es un mecanismo de respuesta de la planta a déficits hídricos crecientes, puesto que evita su deshidratación (Pereira y Chaves, 1993), así como fenómenos de cavitación. Ese cierre estomático permitiría además que la evolución diurna del Ψ tengan una tendencia similar entre plantas que sufren estrés hídrico y las que no lo padecen (Pereira y Chaves, 1993).

Se observa en *E. stipitata*, la correspondencia que hay entre las tendencias del potencial hídrico atmosférico y el potencial hídrico del tallo. Se registran valores

menos negativos de potencial hídrico atmosférico en la vega de río que en tierra firme, lo cual confirma las limitaciones de tipo hídrico que la unidad de tierra firme tiene para el desarrollo de las plantas. Los valores de potencial hídrico del tallo en *E. stipitata* son más negativos durante el día especialmente después del mediodía y hacia la tarde (3 pm), lo cual es consistente con los períodos altos de DPV que se registran en la zona (Figura 2-7). El gradiente de potencial hídrico entre la prealba y el mediodía es mayor durante la época seca que durante la época húmeda, lo cual es un indicador del proceso de recuperación del estado hídrico que desarrolla la planta durante la noche.

Por lo tanto, ni el potencial del tallo en distintos momentos del día, como pone de manifiesto las Figura 2-22, Figura 2-23, Figura 2-24 y Figura 2-25, ni la marcha estacional de los potenciales hídricos del tallo y en especial los datos obtenidos antes del amanecer o a las 9 hs, son indicadores fiables del déficit hídrico que presente la planta en condiciones de estrés moderado. Cuando el estrés hídrico se prolonga, tanto el potencial hídrico del tallo antes del amanecer como los valores que alcanza a lo largo del día vuelven a ser más negativos (Kramer y Boyer, 1995). Esto se observó en todos los casos durante la época seca y podría ser consecuencia de que la conductancia estomática, aunque baja, estaría permitiendo una pérdida de agua por transpiración que no llegaría a recuperarse con la absorbida por las raíces.

Los valores muy negativos de potencial hídrico alrededor del medio día son consistentes con el déficit hídrico observado durante la época seca y que es concomitante con procesos de fotoinhibición reversible observado en especial bajo condición de tierra firme en Guaviare. Durante la época húmeda los valores menos negativos de potencial hídrico en esta unidad indican que el sistema radicular de

las plantas es capaz de suplir la demanda de agua del follaje dado que hay más agua disponible en el suelo.

Los valores menos negativos de potencial hídrico del tallo fueron para las unidades de terrazas bajas y vega del río que es un reflejo de un mejor estado hídrico la mayor disponibilidad de agua en estas unidades ofrecen. El mantenimiento de la asimilación de CO₂ a potenciales hídricos muy negativos se relaciona con una mayor resistencia a la sequía basada en la tolerancia a la deshidratación de los tejidos (Fotelli *et al.*, 2000; Ngugi *et al.*, 2004) aunque muchas de las especies que evidencian esta respuesta, presentan también tasas de intercambio gaseoso elevadas en condiciones de ausencia de estrés.

2.3.6. Plasticidad fenotípica

El significado adaptativo de la plasticidad fenotípica se puede determinar al menos desde tres aproximaciones distintas que además involucran diferentes escalas: 1) al nivel del individuo, 2) al nivel de la población, y 3) al nivel de la especie. En el primer caso, enmarcado dentro de una perspectiva ecofisiológica, se indaga por el significado funcional de las respuestas plásticas observadas en los fenotipos (Gianoli, 2004). El significado funcional de un cambio particular en la morfología, fisiología o patrones de asignación de biomasa puede estimarse a partir del conocimiento de la Ecofisiología de la adquisición de recursos de la planta (Givnish 1986). En general, la tendencia es a maximizar la eficiencia de uso del recurso cuya disponibilidad es limitante.

Los cambios en la disponibilidad de agua que genera durante las estaciones húmeda a seca afectaron principalmente a la respuesta de variables fisiológicas

(Figura 2-26) como conductancia (gs), transpiración (E) y fotosíntesis (A) para los morfotipos que se desarrollaron en unidades de vega y terraza baja, en tanto que para los morfotipos que se desarrollaron en Terrazas altas y tierra firme el factor época afectó principalmente la respuesta de variables como el potencial hídrico del tallo (Ψ_t), Apagamiento fotoquímico (qP) y no fotoquímico (NPQ), lo que podría ser un indicio de regulación de procesos.

El cambio en la disponibilidad de agua por el efecto época, indujo diferencias significativas en la respuesta plástica de las variables fisiológicas a nivel de los morfositios, y comparando estos respecto a la respuesta fisiológica, los morfotipos de tierra firme fueron más plásticos en tanto que los de vega del río fueron los menos plásticos. No hubo mayor diferencia en la respuesta plástica entre los morfotipos de terrazas altas y bajas del Caquetá. Las variables que mayor variación expresaron fueron la conductancia estomática (gs) y el apagamiento no fotoquímico (NPQ)

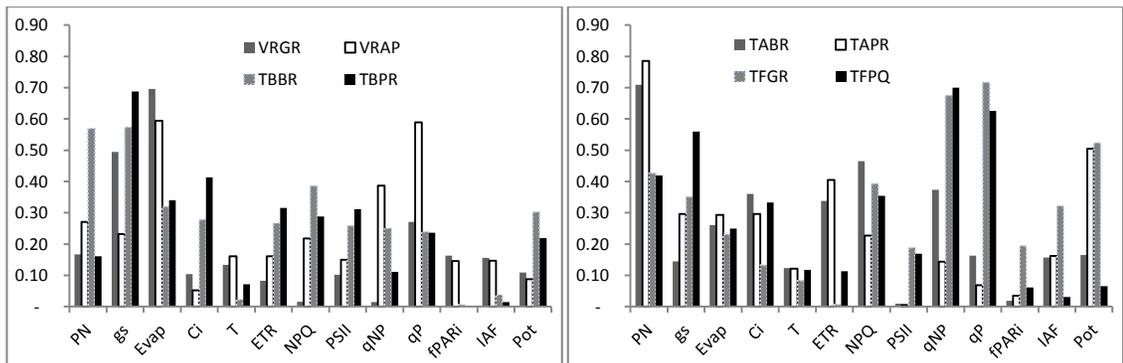


Figura 2-26: Valores de RDPIs (Relative Distance Plasticity Index) para el efecto época (déficit hídrico) de distintas variables fisiológicas (Tasa de Asimilación neta (A), Transpiración (E), Conductancia estomática (gs), Concentración interna de CO₂ (Ci), Temperatura de la hoja (T^o), Tasa de transferencia de electrones (ETR), Disipación No radiactiva (NPQ), apagamiento fotoquímico (qP), eficiencia cuántica del fotosistema II (PSII). potencial hídrico del tallo (P_{tallo}) y

potencial hídrico del suelo (Psuelo), Índice de Área Foliar (IAF), Fracción de radiación interceptada (PAR), para las morfositios estudiados de *E. stipitata*. Brasilero (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Aperado (AP) y Pequeño (PQ) en unidades fisiográficas de Vega del río (VR), Terraza baja (TB), Terraza alta (TA) y Tierra firme (TF)

La teoría ecológica predice que una estrategia generalista está asociada a una mayor plasticidad y sería más favorable en ambientes heterogéneos que en ambientes estables (VanTienderen 1991, Gianoli 2004). La capacidad de respuesta plástica de las plántulas a las condiciones cambiantes del medio puede actuar como un mecanismo para sobrevivir ante un ambiente variable, sobre todo en las primeras etapas del desarrollo, cruciales para el establecimiento (Harper, 1977). En el presente trabajo se han encontrado respuestas plásticas entre los ocho morfositios al factor época, lo cual ayuda a explicar las adaptaciones que exhiben los morfotipos de la unidad de tierra firme acorde con las restricciones que exhibe esta unidad.

A menudo la plasticidad fenotípica es citada como una característica de plantas generalistas (Spitze y Sadler, 1996). Siguiendo la aproximación de Lortie y Aarssen (1996) que reconcilian la especialización y la plasticidad fenotípica considerando la posición a lo largo de gradientes ambientales sobre los cuales las plantas se especializan, podríamos expresar con estos resultados que las plantas en ambientes más favorables son más plásticas como consecuencia de la selección por especialización a su ambiente. De ahí que las respuestas fisiológicas obtenidas se podrían explicar cómo la cascada de efectos que desencadena el “síndrome de resistencia al estrés” reportado por Chapin *et al.*, (1993), con bajas tasas de crecimiento, bajas tasas de fotosíntesis, bajas tasas de absorción de nutrientes, alta proporción raíz: tallos y alta concentración de metabolitos secundarios.

Considerando los resultados obtenidos se puede afirmar que bajo condiciones favorables de desarrollo como las que ofrece la vega del río y las terrazas altas y bajas, el síndrome de resistencia al estrés se observó en plantas de *E. stipitata* donde las respuestas fueron más plásticas, evidenciado esto en pocos cambios en el potencial hídrico, en el mecanismo fotoprotector a alta irradiancia que se ha evidenciado con anterioridad y en las reducciones de tasas de fotosíntesis y transpiración, observadas entre las épocas seca y húmeda.

En tierra firme se considera que la respuesta es más adaptativa evidenciado esto en menores tasas transpiratorias, potenciales hídricos similares y con tasas de asimilación menores en la época seca pero sin mayor variación entre épocas, aunque si se evidencia en la ETR y el Φ_{PSII} indicios de procesos de fotoinhibición crónica, soportado además en la reducción de la F_v/F_m y una mayor demanda en fotoprotección.

En relación a los pocos cambios en los rasgos estructurales evidenciados en las plantas observadas, se sabe que estos pueden ser consecuencia de un crecimiento de las plántulas en las condiciones típicas del bosque tropical, esto es bajo diferentes ambientes, según donde han sido dispersadas las semillas. Sin embargo con la llegada de la época seca (con altas temperaturas y escasas lluvias), se produce un fuerte descenso en la disponibilidad de agua y las plántulas reducen su rendimiento. Por tanto, no es de esperar que se produzcan cambios estructurales inmediatos, aunque si es posible generar hojas más gruesas, pero si es más probable cambios a nivel fisiológico como se pudo demostrar en este trabajo.

Las plantas de *E. stipitata* pueden responder fisiológicamente a la falta de agua mediante la optimización de la relación fotosíntesis/transpiración (Eficiencia en el uso del agua extrínseca). El comportamiento de la especie en respuesta a las limitaciones estacionales del ambiente coincide con otros trabajos donde se evalúa el comportamiento de diferentes poblaciones frente a factores ambientales, como la disponibilidad hídrica (Guyon y Kremer, 1982; Fernández *et al.*, 1999, 2000; Harfouche, 2003; Zas y Fernández- López, 2005; Chambel *et al.*, 2007).

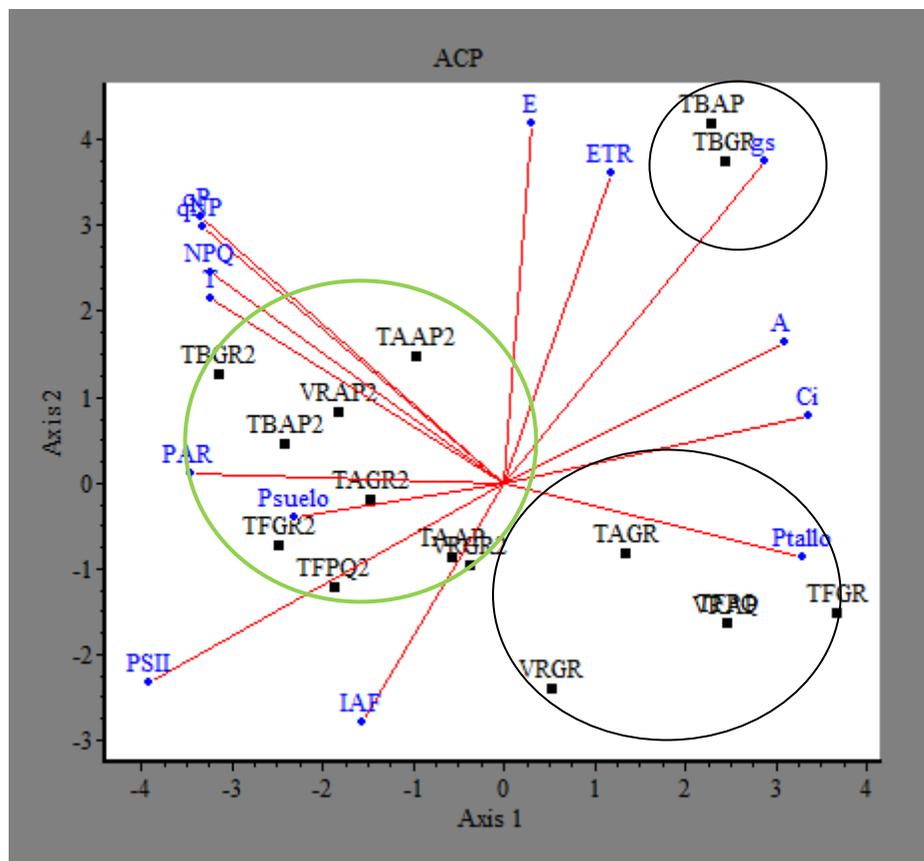


Figura 2-27: Análisis de componentes principales para el efecto época sobre distintas variables fisiológicas (Tasa de Asimilación neta (A), Transpiración (E), Conductancia estomática (gs), Concentración interna de CO₂ (Ci), Temperatura de la hoja (T°), Tasa de transferencia de electrones (ETR), Disipación No radiactiva (NPQ), apagamiento fotoquímico (qP), eficiencia cuántica del fotosistema II (PSII), potencial hídrico del tallo (P_{tallo}) y potencial hídrico del suelo (P_{suelo}), Índice de Área Foliar (IAF), Fracción de radiación interceptada (fPAR_i), para las morfositos estudiados de *E. stipitata*. En círculo verde los morfositos agrupados durante la época

húmeda (Terraza alta (TA), Terraza baja (TB), Tierra firme (TF) y Vega del río (VR)), el número 2 marca la estación húmeda, en negro las agrupaciones en época seca. Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande, (GR) Pequeño (PQ) y Aperado (AP)

En la **Figura 2-27** se muestra el ACP realizado donde se observa que PC1 está ligada a las estaciones (húmeda izquierda y seca a la derecha). Por otra parte PC2 separa claramente los morfositios. El primer componente principal contribuyó con más del 46% de la varianza total explicada (Anexos A), mientras que la distribución de los coeficientes del primer vector propio y de asociación (**Figura 2-27**) indica que los registros de fluorescencia fueron las variables que más contribuyeron en forma negativa a dicho componente. Los resultados anteriores indican que el primer componente permitió distinguir los morfositios que durante la época seca podrían estar exhibiendo fotoinhibición.

El segundo componente principal contribuyó con más del 17% de la varianza total explicada (Anexos A). De acuerdo con los coeficientes del segundo vector propio (Anexos A) y de asociación (**Figura 2-27**) las variables que más contribuyeron en forma positiva fueron la Tasa de asimilación (A) y en forma negativa la conductancia estomática (gs). Con este segundo componente fue posible distinguir los morfositios que exhiben mayor sensibilidad a la alta demanda evaporativa de la época seca.

El ordenamiento de las variables analizadas para las dos épocas estudiadas separó claramente los morfositios por su respuesta al déficit hídrico que impone la época seca. Se observa que los morfotipos se agrupan durante la época húmeda (**Figura 2-27**) pero se separan durante la época seca (**Figura 2-27**).

En la **Figura 2-27** también se puede observar el grado de asociación entre las variables que está determinada por la separación angular que forman sus proyecciones. De acuerdo con la separación angular, la mejor asociación está constituida por variables asociadas a la fluorescencia de la clorofila. La distancia al origen indica que las variables del intercambio gaseoso son las más importantes.

Resultados como los obtenidos muestran cómo el intercambio de gases de la hoja, y el potencial hídrico del tallo se correlacionan entre sí o con parámetros ambientales tales como el déficit de presión de vapor del aire y la radiación solar (Morales y Prado, 1998; Meinzer *et al.*, 1999; Naves-Barbiero *et al.*, 2000).

De acuerdo con Nobel (1999), el cierre parcial de los estomas es más eficaz para limitar la pérdida de vapor de agua a la atmósfera que el ingreso de CO₂ por razones fisicoquímicas (más H₂O que coeficiente de difusión de CO₂ y una ruta del vapor de H₂O más corta hacia el ambiente). Sin embargo, el estrechamiento extremo del poro estomático en condiciones de sequía favorece una alta resistencia a la difusión CO₂ en la cavidad subestomática, lo que reduce la disponibilidad de CO₂ para la carboxilación (Ehleringer, 1995). Nuestros resultados sugieren que esto probablemente ocurrió en la especie bajo condiciones de época seca en las unidades de vega del río y terrazas altas y bajas.

Basado en esta y en otras investigaciones recientes es posible concluir que en las unidades de Vega del río y terrazas altas y bajas, durante la estación seca las hojas de *E. stipitata* están en capacidad de influir fuertemente sobre el control del balance de agua de la planta a corto plazo, ajustando la transpiración como una función de las limitaciones por disponibilidad hídrica en la planta visto desde un aumento en el déficit de presión de vapor y la deshidratación superficial del suelo.

Este control podría mantener la eficiencia del uso del agua instantáneo (fotosíntesis /transpiración), y el balance hídrico de la hoja lo más positiva posible después del pico de intercambio de gases en las primeras horas de la mañana, además del mecanismo de fotoprotección observado.

En contraste, la unidad de tierra firme aunque expresan mecanismos de recuperación hídrica durante la época seca similares a las otras unidades, las bajas tasas de fotosíntesis y la mínima recuperación en Φ PSII son evidencia de un proceso de fotoinhibición crónica durante la época seca lo cual marca diferencias en el desempeño fisiológico de la especie entre esta y las demás unidades evaluadas.

Conclusiones

Las unidades de paisaje donde se desarrolla *E. stipitata*, presentaron un gradiente de retención de humedad decreciente a medida que se asciende en la ubicación de cada unidad, siendo mayor la disponibilidad de agua en la vega del río y menor en tierra firme. Los potenciales hídricos del suelo mostraron que en las unidades del Guaviare durante la época húmeda, la disponibilidad hídrica es similar pero durante la época seca la vega del río exhibe mejores condiciones de disponibilidad de agua. En las terrazas altas y bajas del Caquetá los potenciales hídricos del suelo fueron más negativos durante la época seca.

El gradiente de fertilidad entre unidades de paisaje es similar en cuanto a “disponibilidad” de elementos mayores y menores según los resultados de caracterización de los suelos; sin embargo, la unidad de vega del río en Guaviare, no presenta limitaciones por saturación de aluminio en contraposición a lo que se

observa en las otras tres unidades. Aunque este no es un factor que limita el desempeño de *E. stipitata*, sí favorece las condiciones de desarrollo para las especies en la unidad de vega del río.

Los parámetros fotosintéticos a nivel de hoja muestran que los valores más altos de Amax se obtuvieron en la unidad de Vega del río en el morfotipo aperado, en tanto que los valores más bajos se registraron en la unidad de tierra firme en el morfotipo pequeño, ambos casos en el Guaviare, y fue consistente el valor más alto de Amax con el punto de compensación de luz más bajo en el morfotipo aperado en Vega del Río y a su vez el valor más bajo de Amax consistente con un Punto de Compensación de Luz alto en el morfotipo pequeño en tierra firme.

En las unidades de terrazas del Caquetá los parámetros fotosintéticos a nivel de hoja fueron muy similares entre morfotipos; siendo la única diferencia encontrada en la respiración en oscuridad la cual fue más baja para la terraza baja que para la terraza alta. En todos los casos los valores de Amax son considerados bajos en comparación con otros árboles tropicales, pero consistente con especies de árboles y arbustos tolerantes a la sombra o creciendo bajo modelos multiestrato a pesar de ser esta un especie heliófita...

En su conjunto los parámetros fotosintéticos a nivel de hoja en *E. stipitata* muestran que la capacidad de captura de energía proveniente de la luz, el transporte de electrones y probablemente los procesos enzimáticos están más afectados por la disponibilidad de agua que por un gradiente de fertilidad del suelo. La tasa máxima de asimilación (Amax) está fuertemente asociada con la tasa de respiración en oscuridad; es decir, cuanto mayor es Amax, mayor es la tasa de respiración.

Los parámetros asociados al intercambio gaseoso no mostraron mayor diferencia entre morfotipos que se desarrollan en una misma unidad fisiográfica, pero sí, si se comparan con morfotipos de otras unidades fisiográficas. Esta respuesta se atribuye al efecto que sobre el desempeño fisiológico ejerce la unidad fisiográfica y la estación húmeda o seca y no a un componente varietal.

Las variables del intercambio gaseoso que más se ven afectadas por las estaciones húmeda y seca de la región, son la tasa de fotosíntesis (A), la tasa de transpiración (E), y la Conductancia estomática (g_s). Durante la estación seca cuando el control estomático es mayor se produce una disminución marcada de la fotosíntesis y la transpiración en las horas de máxima demanda evaporativa, lo cual varía con la condición hídrica de la planta. La tasa fotosintética a lo largo del día tendió a seguir estrechamente la marcha de la apertura estomática.

La demanda evaporativa del ambiente y posiblemente el contenido de humedad en las capas superficiales del suelo, son las principales variables ambientales a las que está respondiendo *E. stipitata* en relación al control de las pérdidas de agua por transpiración. Los patrones del intercambio de gases en relación a la conductancia estomática encontrados en todos los morfotipos indican que la apertura estomática responde al incremento en la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) que ocurre tanto diaria como estacionalmente, lo cual conduce a cierre estomático parcial en las horas de máxima demanda evaporativa.

Las respuestas en variables del intercambio gaseoso se ven muy influenciadas por el ambiente, como se anotó anteriormente, pero son más consistentes entre unidades fisiográficas durante la época húmeda que durante la época seca. Esto

es evidencia de la interacción que se da entre la estación seca y la unidad fisiográfica para afectar el desempeño fisiológico de la planta.

El mejor desempeño fisiológico en cuanto a intercambio gaseoso lo exhiben los morfotipos de vega del río y el peor los morfotipos de tierra firme del Guaviare. En Caquetá el desempeño fisiológico de los morfotipos de *E. stipitata* fue muy similar entre unidades fisiográficas y siempre se expresó en el intermedio entre los resultados obtenidos para la Vega del río y tierra firme. Esta situación aporta mejores condiciones de desarrollo de cultivo en el departamento del Caquetá que en el departamento del Guaviare.

Las variables asociadas a la fluorescencia de la clorofila ETR, Φ PSII, NPQ y qP reflejan un mecanismo regulador de la disipación de la energía en *E. stipitata* que permite a estas plantas hacer frente a los períodos de luz de alta intensidad, en especial durante la época seca, y a su vez estas variables están influenciadas por la radiación y la temperatura que ocurren en las zonas durante el día. De otra parte, bajo condición de tierra firme se observó que a pesar de la disminución de la radiación en la tarde, el rendimiento cuántico no se recupera en ninguna de las dos estaciones, lo cual puede ser evidencia de fotoinhibición crónica en los morfotipos que se desarrollan en esta unidad.

Durante la época seca las plantas presentaron un marcado control estomático y tolerancia al déficit hídrico logrando mantener tasas de asimilación aunque bajas, positivas a potenciales hídricos muy negativos. Los valores muy negativos de potencial hídrico principalmente alrededor del mediodía en todos los casos indican un estrés hídrico moderado observado durante la época seca y que es concomitante con procesos de fotoinhibición reversible que expresan las variables

de fluorescencia de la clorofila. Durante la época húmeda los valores menos negativos de potencial hídrico observados indican que el sistema radicular de las plantas es capaz de suplir la demanda de agua del follaje de forma más eficiente que durante la estación seca.

Considerando los resultados obtenidos se puede afirmar que bajo condiciones más favorables de desarrollo como las que ofrece la vega del río en Guaviare y las terrazas altas y bajas en Caquetá, se observó el denominado síndrome de resistencia al estrés en plantas de *E. stipitata* donde las respuestas fueron más plásticas, evidenciado esto en pocos cambios en el potencial hídrico, en el mecanismo fotoprotector a alta irradiancia y en las reducciones de tasas de fotosíntesis y transpiración. En condiciones menos favorables como las de tierra firme en Guaviare las respuestas se basaron en una expresión fisiológica inferior en comparación a las otras unidades evaluadas.

Literatura citada

ACEVEDO, A.; CABRERA, C.; DÍAZ, W.; CARO, P. Tecnología para el manejo de la sombra y la poda sistemática en plantaciones de café en la zona del Escambray. Simposio Internacional de Café y cacao CAFÉ 99. Programa de Conferencias y Resúmenes. **1999**. Santiago de Cuba, 25-27 de Noviembre.

ADAMS WWIII, B DEMMIG-ADAMS, AS VERHOEVEN & DH BARKER
Photoinhibition during winter stress: involvement of sustained xanthophyll's cycle-dependent energy dissipation. *Australian Journal of Plant Physiology* **1995**. 22: 261-276.

ALERIC, K. M. AND KIRKMAN, K. L. Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub, *Lindera melissifolia* (Lauraceae), to varied light environments. *Amer. J. Bot.* **2005**, 92:682-689.

ALLEN RG, PEREIRA LS, RAES D, SMITH M. Crop evapotranspiration. Guidelines for computing crop water requirements. FAO *.Irrigation and Drainage* **1998**. Paper 56.FAO, Roma 300pp.

ANDRADE, J. L.; MEINZER, F. C.; GOLDSTEIN, G.; SCHNITZER, SA.A. .Water uptake and transport in lianas and co-occurring trees of a seasonally dry tropical forest. *Trees* **2005**. 19: 282-289.

ARAUS JL, AMARO T, VOLTAS J, NAKKOUL H, NACHIT MM Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for grain yield in durum wheat under Mediterranean conditions. *Field Crop Research* **1998**. 55: 209-223.

ARO E-M, I VIRGIN & B ANDERSON. Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turn over. *Biochimica et Biophysical Acta* **1993**. 1143: 113-134.

ASADA, K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **1999**. 50:601-639.

BAKER NR.A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiologia Plantarum* **1991**. 81: 563-570.

BALAGUER, L., E. MARTINEZ-FERRI, F. VALLADARES, M. E. PEREZ-CORONA, F. J. BAQUEDANO, F. J. CASTILLO, E. MANRIQUE. Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Functional Ecology*. **2001**. 15:124-135.

BARRERA JA, ORJUELA N, MELGAREJO LM, CAICEDO D, HERNÁNDEZ MS. Efecto de deficiencias minerales y de la luz en arazá (*Eugenia stipitata*) y copoazú

(*Theobroma grandiflorum*). En: Frutas amazónicas: competitividad e innovación. Hernández MS, Barrera J (Compiladores). Editorial Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi, **2009**. Bogotá, Colombia, p 11-34

BARROS, R. S.; MOTTA, JWS, S.; Da MATTA, F. M.; MAESTRI, M. Decline of vegetative growth in *Coffea arabica* L. In relation to leaf temperature, water potential and stomatal conductance, *Field Crops Res.* **1997**. 54:65-72.

BILGER W & O BJÖRKMAN. Role of the xanthophyll cycle in photo protection elucidated by measurement of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research* **1990**. 25: 173-175.

BJÖRKMAN O & B DEMMING-ADAMS. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In: Schulze ED & Caldwell MM (Eds). *Ecophysiology of photosynthesis* Springer- Verlag, Berlin, Germany. **1995**: 17-47

BOLHÀR-NORDENKAMPF H R, ÖQUIST G. Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. En: Photosynthesis and Production in a Changing Environment: A field and Laboratory Manual. Editors: Hall DO, Scurlock JMO, Bolhàr-Nordenkarpf HR, Leegood RC, Long SP. Chapman & Hall **1993**. p 193-206

BOONEN, C.; JONIAUX, O.; JANSSENS, K.; BERCKAMANS, D., LEMEUR, R.; KHAROUBI, A.; PIEN, H. Modeling dynamics behavior of leaf temperature at three-dimensional positions to step variations in air temperature and light. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineer*, **2000**. 43 (6):1755-1766.

BOTTOMLEY, W. Some effects of Triton X-100 on pea etioplasts. *Plant Physiol.* **1970**. 46:437-441.

BROOKS, J. RENÉE, FLANAGAN, LAWRENCE B., VARNEY, GREGORY T. AND EHLERINGER, JAMES R. Vertical gradients in photosynthetic gas exchange

characteristics and refixation of respired CO₂ within boreal forest canopies.. En: *Tree Physiology*. **1997**. Vol. 17, no. 1; p. 1-12.

BUKHOV, N. G. Dynamic light regulation of photosynthesis (A review).En: *Russian Journal of Plant Physiology*. **2004**. Vol. 51, No. 6; p. 825-837.

CHAMBEL, M. R., CLIMENT, J., ALIA, R. Divergence among species and populations of Mediterranean pines in biomass allocation of seedlings grown under two watering regimes. *Annals of Forest Science*. **2007**. 64, 87-97.

CHAPIN, F. S., K. AUTUMN, AND F. PUGNAIRE. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist*. **1993**. 142:S78–S92.

CHAVES, M. M., J. S. PEREIRA, J. MAROCO, M. L. RODRIGUEZ, C. P. P. RICARDO, M. L. OSORIO, I. CARVALHO, T. FARIA Y C. PINHEIRO. How plants cope with water stress in the field: photosynthesis and growth. *Annals of Botany* **2002**. 89: 907-916.

COLMENARES S., MELGAREJO M., AND ROMERO H. M. Ecophysiological studies of two Andean forest contrasting species *Abatia parviflora* and *Myrcianthes leucoxylla* under Bogotá conditions, Colombia. *Braz. J. Plant Physiol*. **2011**. 23 (4): 305-312.

CORNIANI, N.*et al.*, Determinação das trocas gasosas e de potencial hídrico através do uso de sistemas portáteis na avaliação do estresse. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO, 14., **2006**, Piracicaba. Anais. São Paulo: USP.

CORNIC G, MASSACCI A. Leaf photosynthesis under drought stress. In 'Photosynthesis and the environment' (NR Baker Ed.). Kluwer Academic Publishers: Netherlands, **1996**. pp. 347-366.

DA MATTA, F. M, MAESTRI, M., BARROS, R. S. Photosynthetic performance of two coffee species under drought. *Photosynthetica*. **1997**, vol. 34 No 2, p. 257-264.

DA MATTA, F. M.; MAESTRY, M. Photoinhibición and recovery of photosynthesis in *Coffea arabica* and *Coffea canephora*. *Photosynthetica*, **1997**. 34 (3):439-446.

DEAMER D W & A. CROFTS. Action of Triton X-100 on chloroplast membranes. Mechanisms of structural and functional disruption. *J Cell Biol.* **1967**. 33:395-410

DEMMIG-ADAMS B & WIII ADAMS. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta* **1996** 198: 460-470.

DIXON, M. A. & TYREE, M. T., Un nuevo higrómetro de tallo, corregido para las gradientes de temperatura y calibrado contra la bomba de presión, *Planta, Célula y Ambiente* **1984**. 7, 693-697

DURAND L. Z. & GOLDSTEIN G. Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii. **2001**. 126, 345-354.

DÜRING, H., B. R. LOVEYS Y P. R. DRY. Root signáis affect water use efficiency and shoot growth. Proc. Workshop Strategies to Optimize Wine Grape Quality. *Acta Horticulturae* **1996**. 427: 1-13.

EAMUS D & COLE SC. Diurnal and seasonal comparisons of assimilation, phyllode conductance and water potential of three Acacia and one Eucalyptus species in the wet-dry tropics of Australia. *Australian Journal of Botany*. **1997**. 45: 275-290.

EAMUS D & PRIOR L. Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: comparisons among phenologies. *Advances in Ecological Research* **2001**. 32: 113-197.

EHLERINGER JR. Variations in gas exchange characteristics among desert plants. In: Schulze, E-D, Caldwell, MM (Eds). *Ecophysiology of photosynthesis*. **1995**. Springer, New York, USA. P 361-392

EL-SHARKAWY, M.; J. COCK; J. LYNAM; A. HERNÁNDEZ Y L. CADAVID. Relationships Between Biomass, Root yield And Single-Leaf Photosynthesis In Field-Grown Cassava. *Field Crops Research* **1990**. 25, 183-201.

EVANS J. R. & POORTER H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant Cell Environ* .**2001**. 24, 755-767.

FARQUHAR, G. D., WONG, S. C., EVANS, J. R., HUBICK, K. T. Photosynthesis and gas exchange. In: Jones, H., Flowers, T. J., Jones, M. B. (Eds), *Plants under Stress*. **1989**. Society for Experimental Biology, pp. 47-69.

FERUS, P. & M. ARKOSIOVÁ. Variability of chlorophyll content under fluctuating environment. *Acta fytotechnica et zootechnica* **2001**. 4:123-125.

FITTER A. H., HAY R. K. M. Environmental physiology of plants. 3rd edit. Academic Press, **2002**.

FLEXAS J, MEDRANO H. Photosynthetic responses of C₃ plants to drought. In 'Advances in Plant Physiology IV' (Hemantaranjan A Ed.), **2002**. Scientific Publishers: Jodhpur.

FOTELLI M N, RADOGLUO K M, CONSTANTINIDOU H. -I A. Water stress responses of seedlings of four Mediterranean oak species. *Tree Physiol*. **2000**. 20: 1065-1075.

GARCIA-NUÑEZ C. Aspectos ecofisiológicos del establecimiento de dos especies de árboles siempre verdes de las sabanas estacionales. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes Mérida Venezuela. **1991**. 180 p.

GARDNER, F. P.; R. B. PEARCE Y R. L. MITCHELL. Physiology of crop plants.**1985** .Iowa State University, Ames, IA.

GIANOLI E. Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *International Journal of Plant Sciences* **2004**. 165: 825–832.

GILMORE A M & H Y YAMAMOTO. Linear models related xanthophyll and lumen acidity to non-photochemical fluorescence quenching. Evidence that antheraxanthin explains zeaxanthin independent quenching. *Photosynthesis Research* **1993**. 35: 67-78.

GIVNISH T. J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Austral. J. Plant Physiol* **1988**. 15, 63-92.

GIVNISH TJ. Ecological constraints on the evolution of plasticity in *plants*. *Evolutionary Ecology* **2002**. 16: 213–242.

GLIESSMAN STEPHEN. Agroecología: procesos ecológicos en agricultura sostenible. Turrialba C R: CATIE. **2002**. 259 pág.

GOLDSTEIN G, ANDRADE JL, MEINZER FC, HOLBROOK NM, CAVELIER J, *ET AL.*, .Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant Cell Environ.* **1998**. 21:397–406.

GONZÁLEZ MORENO S., PERALES VELA H., SALCEDO M. La fluorescencia de la clorofila a como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. *REB* **2008**. 27 (4): 119-129.

GONZÁLEZ MORENO, S. PERALES VELA, H, SALCEDO ALVAREZ, MO. La fluorescencia de la clorofila a como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. *Revista de Educación Bioquímica*, Vol. 27, Núm. 4, diciembre-sin mes, **2008**, pp. 119-129.

GOUDRIAAN, J. Crop Micrometeorology: A Simulation Study, Center for Agriculture Publication Documentation, **1977**. Wageningen, The Netherlands

GRATANI, L. Leaf temperature effects on gas exchange in *Quercus ilex* L. growing under field conditions. *Plant Biosystems*, **2000**. 134 (1):19-24.

GUYON, J. P. Y KREMER, A. Stabilité phénotypique de la croissance en hauteur et cinétique journalière de la pression de sève et de la transpiration chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). *Canadian Journal of Forest Research* **1982**.12, 936-946.

HARPER J. L. Population biology of plants. Academic Press, London, United Kingdom. **1977**. 892 pp.

HEGAZY, A. K.; EL AMRY, M. I. Leaf temperature of desert sand dune plants Perspective on the adaptability of leaf morphology. *African Journal of Ecology*, **1998**.36 (1):34-43.

HERPPICH, W. B., FLACH, B. M. T.; VON WILLER, D. S.; HERPPICH, M. Field investigations in *Welwitschia mirabilis* during a severe drought.II. Influence of leaf temperature and irradiance on photosynthesis and photoinhibition. *Flora*, **1997**.192 (2):165-174.

HSIAO T.C. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*.**1973**. 24: 519- 570.

IDEAM, IGAC, IAvH, Invemar, I. Sinchi e IIAP. Ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia. Imprenta Nacional de Colombia. **2007**. Bogotá D. C.

IDINOBA, M. E.; P. A. IDINOBA Y A. S. GBADEGESIN. Radiation interception and its efficiency for dry matter production in the three crop species in the transitional humid zone of Nigeria. *Agronomie*. **2002**. 22 (7), 273-281.

INSTITUTO AMAZÓNICO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS – Sinchi. Balance anual sobre el estado de los ecosistemas y el ambiente de la Amazonia colombiana **2007**. Bogotá: Instituto Sinchi.

INSTITUTO AMAZÓNICO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS SINCHI y Unidad de Parques Nacionales Naturales. Coberturas de la tierra para el departamento del Guaviare. **2010**. Bogotá D. C.

INSTITUTO AMAZÓNICO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS SINCHI, CDA y MAVDT. Zonificación y ordenación forestal en áreas de Reserva Forestal en el municipio de San José de Guaviare, Departamento del Guaviare. Documento técnico. **2007**. Bogotá D. C. 165 Pp.

JIANG, C. -D., H. -Y. GAO, Q. ZOU, G. -M. JIANG AND L. -H. LI. Leaf orientation, photorespiration and xanthophyll's cycle protect young soybean leaves against high irradiance in the yield. *Environ. Exp. Bot.* **2006**. 55:87-96

KANTEN, R. AND BEER, J. Production And Phenology Of The Fruit Shrub *Eugenia Stipitata* In Agroforestry Systems In Costa Rica. In: *Agroforestry Systems*. **2005**. 64: 203–209.

KELLY J., JOSE S., NICHOLS J. D. AND BRISTOW M. Growth and physiological response of six Australian rainforest tree species to a light gradient. *Forest Ecol. Mgt* **2009**. 257:287-293.

KIRSCHBAUM, M. U. F.; PEARCY, R. W. Gas exchange analysis of the relative importance of stomatal and biochemical factors in photosynthetic induction in *Alocasia macrorrhiza*. *Plant Physiol.*, **1988**. v. 86, n. 3, p. 782-785.

KOOPMANS, R. W. R., AND R. D. MILLER. Soil freezing and soil water characteristic curves, *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **1966**. 30, 680– 685, 1966.

KOZAKI, A. AND G. TAKEBA. Photorespiration protects C3 plants from photo oxidation. *Nature* 1996. 384:57-560.

KRAMER, P. J. Y J. S. BOYER .Water relations of plants and soils. San Diego, California: Academic Press, Inc. **1995**. USA.

KRAUSE G H, WEIS E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **1991**.42:313-349

KRAUSE GH & K WINTER. Photoinhibition of photosynthesis in plants growing in natural tropical forest gaps A chlorophyll fluorescence study. *Botanica Acta* **1996**.109: 456-462.

KUMAR, D.; TIEZEN, L. L. Photosynthesis in *Coffea arabica* L. I. Effects of light and temperature. *Experimental Agriculture*, London, **1980**. 16:13-19.

KUMAR, N., KUMAR, S., AHUJA, P. S. Photosynthetic characteristics of Hordeum, Triticum, Rumex, and Trifolium species at contrasting altitudes.– *Photosynthetica* **2005**. 43: 195-201.

KURSAR T. A. & COLEY P. D. Contrasting modes of light acclimation in two species of the rainforest understory. **1999**.121, 489-498.

KYPARISSIS A, P DRILIAS & Y MANETAS. Seasonal fluctuations in photo protective (xanthophyll cycle) and photo selective (chlorophylls) capacity in eight Mediterranean plant species belonging to two different growth forms. *Australian Journal of Plant Physiology* **2000**.27: 265-272.

LARCHER, W. Physiological Plant Ecology, Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg. **2003**. New York. P 60-61

LAMBERS, H. F. S. CHAPIN III & PONS T. L. Plant physiological ecology. Springer Verlag, New York. **1998**. USA. P

LE ROUX X & MORDELET P. Leaf and Canopy CO₂ assimilation in a West African humid savanna during the early growing season. *Journal of Tropical Ecology* **1995**.11: 529-545.

LEE, D. W.; S. F. OBERBAUER Y P. JOHNSON. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two southeast Asian Hopea (Diptero carpaceae) species. *Amer. J. Bot.* **2000**. 87 (4), 447-455.

LICHTENTHALER, H., A. AČ, M. MAREK, J. KALINA & O. URBAN. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiology and Biochemistry* **2007** .45:577-588.

LOGGINI B, A SCARTAZZA, E BRUGNOLI & F NAVARI-IZZO. Antioxidative defense system, pigment composition, and photosynthetic efficiency in two wheat cultivars subjected to drought. *Plant Physiology* **1999**. 119: 1091-1099.

LONG SP, S HUMPHRIES & P G FALKOWSKI. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **1994**.45: 633-662.

LOOMIS R. S. AND AMTHOR J. S. Yield Potential, Plant Assimilatory Capacity, and Metabolic Efficiencies. *Crop Sci* **1999**.39:1584-1596.

LORETO, F.; BONGI, G. Combined low temperature-high light effects on gas exchange properties of jojoba leaves. *Plant Physiol.*, **1989** .v. 91, n. 4, p. 1580-1585.

LORTIE, C. & L. W. AARSEN. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of Plant Science* **1996**.157 (4):484-487.

LU C, ZHANG. Effects of water stress on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photoinhibition in wheat plants. *Australian Journal of Plant Physiology* **1998**. 25: 883-892.

LUDLOW, M. M. Strategies of response to water stress. Páginas: En: K. H. Kreeb, H. Richter y T. M. Hinckley, edit. *Structural and Functional Responses to Environmental Stresses: Water Shortage*. **1987**. SPB Academic Pub, The Hague.

MARKWELL, J. P. & J. P. THORNER. Treatment of the thylakoid membrane with surfactants: assessment of effectiveness using the chlorophyll a absorption spectrum. *Plant Physiol.* **1982**. 70:633-636.

MARTÍNEZ PASTUR, J; LENCINAS, M; SOLER ESTEBAN R.; IVANCICH H.; PERI P.; MORETTO A; HERNÁNDEZ L. & LINDSTROM I. Plasticidad ecofisiológica de plántulas de *Nothofagus pumilio* frente a combinaciones de niveles de luz y humedad en el suelo. *Ecología Austral*. **2011**. 21:301-315.

MATEOS-NARANJO, E., S. REDONDO-GÓMEZ, J. CAMBROLLÉ & E. FIGUEROA. Growth and photosynthetic responses to copper stress of an invasive cord grass, *Spartina densiflora*. *Marine Environmental Research* **2008**. 66:459-465

MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *J Exp Bot* **2000**. 51:659–668.

MCKINNON, L. M. & A. K. MITCHELL. Photoprotection, not increased growth, characterizes the response of engelmann spruce (*Picea engelmannii*) seedlings to high light, even when resources are plentiful. *New Phytologist* **2003**. 160:69-79.

MEDRANO H, ESCALONA J M, BOTA J, GULÍAS J, FLEXAS J. Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany* **2002**. 89: 895-905.

MEINZER A. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of Roupala Montana, an evergreen savanna species. *Plant Ecology*, **1998**.136:69-76.

MEINZER FC, GOLDSTEIN G, FRANCO AC, BUSTAMANTE M, IGLER E, JACKSON P, CALDAS LS, RUNDEL PW. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Func. Ecol*. **1999**.13:273-282.

MELGAREJO LUZ MARINA. Experimentos en Fisiología Vegetal. Edición Universidad Nacional. **2010**. 205 p.

MIRANDA E, PRIANTE FILHO N, PRIANTE P, CAMPELO JR., J., SULI, J., FRITZEN, C., NOGUEIRA, J. AND VOURLITIS, G. Maximum leaf photosynthetic light response for three species in a transitional tropical forest in Southern Amazonia. *Rev. Bras. Engen. Agríc. Amb*. **2004**. 8 (1):164-167.

MORAES JAPV, PRADO CHBA. Photosynthesis and water relations in Cerrado vegetation. *Oecol. Brasilien*. **1998**. 4:45-63.

MORENO, FLAVIO. Fotosíntesis en plántulas de sajo (*Camposperma panamensis*) y cuangare (*Otoba gracilipes*) bajo diferentes ambientes lumínicos. En: *Crónica Forestal y del Medio Ambiente*. **1997**. 12; p. 47-62.

MURCIA. U. Análisis de los procesos de deforestación y parkerización en las zonas de colonización de la Amazonia Colombiana, estudio de caso departamento del Guaviare. Universidad javeriana. **2003**. Bogotá. 95 p.

NAVES-BARBIERO C, FRANCO AC, BUCCI SJ, GOLDSTEIN G. Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre verdes no campo sujo e cerrado. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* **2000** .12:119-134.

NGUGI, M. R., DOLEY, D., HUNT, M. A., RYAN, P., DART, P. Physiological responses to water stress in *Eucalyptus cloeziana* and *E. argophloia* seedlings. *Trees* **2004**.18, 381-389.

NIINEMETS Ü., KULL O. & TENHUNEN J. D. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light. *Tree physiology*. **1998**. 18, 681-696.

NIINEMETS U. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* **2001**. 82:453–69.

NIYOGI K, A GROSSMAN & O BJÖRKMAN. Arabidopsis mutants define a central role for the xanthophyll cycle in the regulation of photosynthetic energy conversion. *Plant Cell* **1998** .10: 1121-1134.

NIYOGI K K. Photoprotection revisited: genetic and approaches. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **1999** .50: 333–359.

NOBEL PS. Physicochemical and environmental plant physiology. **1999**. Academic Press, San Diego.

OMETTO, J. P. H. B. *et al.*, Variação temporal do isótopo estável do carbono em material arbóreo em florestas da região Amazônica. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ECOLOGIA, 4., **2003**, Fortaleza. Anais Rio Claro: Sociedade de Ecologia do Brasil.

ORJUELA N, BARRERA J, MELGAREJO L, HERNÁNDEZ M, CAICEDO D. Variación de algunos parámetros morfológicos y bioquímicos en plántulas de arazá (*E. stipitata*). *Revista de la Asociación Colombiana De Ciencias Biológicas.*; **2009**. 21: 222.

OSMOND CB. Photorespiration and photoinhibition: some implications for the energetics of photosynthesis. *Biochimica et Biophysica Acta* **1981**. 639: 77-98.

OSMOND, C. B. & GRACE, S. C. Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential interdependencies of the light and dark reactions of photosynthesis? *J. Exp. Bot.* **1995** .46, 1351-1362.

PEEK, M. S., RUSSEK-COHEN, E., WAIT, D. A. AND FORSETH, I. N. Physiological response curve analysis using nonlinear mixed models. *Oecologia* **2002** .132:175–180.

PEREIRA, J. S. Y M. M. CHAVES. Plant water deficits in Mediterranean ecosystems, ed. J. A. C. Smith, and H. Griffiths. Oxford, BIOS Scientific Publishers Limited, 1993. p. 237- 51.

PEREZ, L., ROJAS, Y. A., MELGAREJO, L. M. AGUA. En: Melgarejo L. M. Experimentos en fisiología vegetal. Ed. Universidad Nacional de Colombia. **2010**. Bogotá. P. 63-78.

PINHEIRO, H., J. SILVA, L. ENDRES, V. FERREIRA, C. CAMARA, F. CABRAL, J. OLIVEIRA, L. TORRES, J. DOS SANTOS & B. DOS SANTOS. Leaf gas exchange, chloroplastic pigments and dry matter accumulation in castor vean (*Ricinus communis* L) seedlings subjected to salt stress conditions. *Industrial crops & products* **2008**. 27:385-392.

POTVIN, C. M., LECHOWICZ, M. J. AND TARDIF, S. The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. *Ecol.* **1990**. 71:1389-1400.

PRADO, C. H. B. A. AND MORAES, J. A. P. V. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* **1997**. 33:103-112.

PRASSAD TK, ANDERSON MD, MARTIN BA, STEWART CR. Evidence for chilling-induced oxidative stress in maize seedlings and a regulatory role for hydrogen peroxide. *The Plant Cell* **1994** .6: 65-74.

PRASSAD TK. Mechanisms of chilling-induced oxidative stress injury and tolerance in developing maize seedlings: changes in antioxidant system, oxidation of proteins and lipids, and protease activities. *Plant Journal* **1996**. 10: 1017-1026.

PRIOR L. EAMUS D. & DUFF GA. Seasonal trends in carbon assimilation, stomatal conductance, pre-dawn leaf water potential and growth in *Terminalia ferdinandiana*, a deciduous tree of northern Australia savannas. *Australian journal of Botany* **1997a**. 45: 53-69.

PRIOR, L., D. EAMUS AND G. A. DUFF. Seasonal and diurnal patterns of carbon assimilation, stomatal conductance, leaf water potential of *Eucalyptus tetradonta* saplings in a wet--dry savanna in Northern Australia. *Aust. J. Bot.* **1997b**. 45:241-258.

QUICK W P, HORTON P. Studies on the induction of chlorophyll fluorescence in barley protoplasts I. Factors affecting the observations of oscillations in the yields of chlorophyll fluorescence and the rate of oxygen evolution. *Proceedings of the Royal Society of London.***1984**. 220, 361-370

RAMALHO, J. C.;CAMPOS, P. S.;QUARTIN, V. L.;SILVA, M. J.;NUNES, M. A. High irradiance impairment on photosynthetic electron transport, ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxigenase and N assimilation as a function of N

availability in *Coffea arabica* L. plants. *Journal of Plant Physiology*, **1999**. 154 (3):319-326.

RANNEY, T. G.; RUTER, J. M. Foliar heat tolerance of three holly species (*Ilex* spp.): Responses of chlorophyll fluorescence and leaf gas exchange to supraoptimal leaf temperatures. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, **1997** .122 (4):499- 503. 1997.

RHIZOPOULOU, S.; NUNES. M. A. Some adaptative photosynthetic characteristics of a sun plant (*Ceratonia siliqua*) and a shade plant (*Coffea Arabica* L.), En: Components of Productivity of Mediterranean Regions: Basic and Applied Aspects, Margaris, N. S. and Money, H. A. **1981** , Eds., Junk, The Hague, 85 p.

RICKLEFS, R. E. & MILLER, G. L. Ecology, 4th. Edn.W. H. Freeman, **1999**. New York.

RODRÍGUEZ LARRAMENDI L A. Efecto eco-fisiológico de diferentes niveles de irradiancia en la productividad biológica y agrícola del cafeto (*Cofia arabica* L.) en ecosistemas típicos de la Sierra Maestra. Tesis Universidad Agraria de la Habana. **2002**. La Habana, Cuba. P 28.

ROJAS A., MORENO L., MELGAREJO L. M., RODRÍGUEZ M. Physiological response of Gmelina (*Gmelina arborea* Roxb.) to hydric conditions of the colombian Caribbean. *Agronomía Colombiana* **2012**. 30 (1), 52-58.

ROMERO H. M.; AYALA I. M.; RUIZ R. R. Ecofisiología de la palma de aceite. **2007**. *Palmas*.28: 176-184

SALISBURY, F. B AND ROOS, C. W. Plant Physiology. **2002** California. Wadsworth.

SHARKEY, T. D.;RASCHKE, K. Effect of light quality on stomatal opening in leaves of *Xanthium strumarium* L. *Plant Physiol.*, **1981**.v. 68, n. 5, p. 1170-1174,.

SHARP, R. E., DAVIES, W. J. Regulations of growth and development of plants growing with a restricted supply of water. In: Jones, H., Flowers, T. J., Jones, M. B. (Eds.), *Plants under stress*. **1989**. Society for Experimental Biology, p. 71-91.

SHIPLEY B., VILE D., GARNIER E., WRIGHT I. J. & POORTER H. Functional linkages between leaf traits and net photosynthetic rate: reconciling empirical and mechanistic models. **2005**. 19, 615.

SOBRADO M. A. Embolism vulnerability of an evergreen tree. *Biol. Plantarum* **1996**. 38:297-301.

SOLARTE, M. E., PEREZ, L., MELGAREJO, L. M. Ecofisiología vegetal. En: Melgarejo, L. M. Experimentos en fisiología vegetal. Ed. Universidad Nacional de Colombia. **2010**. Bogotá. P. 107-122.

SPAANS, E. J A., AND J. M. BAKER. The soil freezing characteristic: Its measurement and similarity to the soil moisture characteristic, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **1996**. 60, 13– 1.

SPITZE K, SADLER TD. Evolution of a generalist genotype: multivariate analysis of the adaptiveness of phenotypic plasticity. *Am. Nat.* **1996**; 148:S108–S123.

STROCH M, K KULDOVÁ, J KALINA & V SPUNDA. Dynamics of the xanthophyll's cycle and nonradioactive dissipation of absorbed light energy during exposure of Norway spruce to high irradiance. *Journal of Plant Physiology* **2008**.165: 612-622.

TAIZ L & ZEIGER E. Plant physiology. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, **2006**. 764 pp.

TAIZ, L. & ZEIGER E. Plant Physiology. Sinauer Associates. **1998** Massachusetts. (US). 792 p.

THOMAS, D. S., D. EAMUS AND S. SHANAHAN. Studies on the influence of season, drought and xylem ABA on stomatal responses to leaf-to-air vapour

pressure difference of trees of the Australian wet--dry tropics. *Aust. J. Bot.* **1999**. 47:540--547.

THURMAN, C. M.; MARTIN, C. E. Growth, leaf temperatures, and leaf conductances of C3 forbs and C4 grasses in a tall grass prairie in north eastern Kansas, USA. *Flora*, **2000**.195 (1):25-34.

ULRICH, L. *Physiological Ecology Of Tropical Plants*. Editorial Springer, **1997**. Berlin. Pp. 77-100.

VALLADARES F, PEARCY R W. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell & Environment* **1997**. 20: 25–36.

VALLADARES, F., E. GIANOLI & J. M. GÓMEZ. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*. **2007**. 176:749-763.

VAN TIENDEREN P H. Evolution of generalists and specialists in spatially heterogeneous environments. *Evolution* **1991**.45: 1317-1331.

VON CAEMMERER S & FARQUHAR G D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* **1981**.153: 376-387.

ARAUJO, W L.; DIAS, P C.; MORAES, G A.B.K.; CELIN, E F.; CUNHA, R L.; BARROS, R S.; DAMATTA, F M., *Plant Physiol. Brioche*. **2008**, doi: 10. 1016/j. plaphy. 05. 005.

WALTERS R. Towards an understanding between the biochemistry of photosynthesis and gas exchange of leaves. *Planta* **2005**. 153:376-387.

WIJK K. J. AND HASSELT P. Photoinhibition of photosystem II in vivo is preceded by down-regulation through light-induced acidification of the lumen: Consequences for the mechanism of photoinhibition in vivo. *Planta*. 1993. 189 (3), 359-368. -

YE, Z. AND ZHAO, Z.A modified rectangular hyperbola to describe the light-response curve of photosynthesis of *Bidens pilosa* L. grown under low and high light conditions. *Front. Agric. China*. **2010**. 4 (1):50-55.

ZAPATA J., QUINTERO L., VARGAS G., BARRERA J. Identificación y caracterización de morfotipos de arazá (*Eugenia stipitata* Mc Vaugh) en fincas de productores de la Amazonia Norte Colombiana. En: Estudios ecofisiológicos en la Amazonia Colombiana. Arazá. Ed Instituto Sinchi. **2011**. Bogotá. P. 85-120.

ZAS, R., MERLO, E., LÓPEZ-RODRÍGUEZ, C. A., FERNÁNDEZ-LÓPEZ, J., Evaluación en vivero de familias de *Pinus pinaster* y correlación con su comportamiento adulto en campo. En: *Proceedings del IV Congreso Forestal* **2005**. Español. Zaragoza.

ZINCK, J. Definición del Ambiente Geomorfológico con fines de Descripción de Suelos. Material Inédito – Subdirección de Agrología – IGAC. Bogotá, **1987**. pp. 85-178,...

3. Capítulo 3. Fenología, Relación Fuente/Demanda y variabilidad ambiental de *E. stipitata* en cuatro paisajes de la Amazonia Colombiana

Resumen

La diversidad en contenidos funcionales que se pueden presentar en los frutos de una misma especie están influenciados por un cierto número de factores de cultivo y por factores climatológicos, Bajo este contexto se llevó a cabo un estudio del comportamiento de la fenología de plantas y la fisiología y bioquímica de hojas fuente asociadas a frutos en tres etapas de crecimiento y desarrollo de 5 morfotipos de *E. stipitata* creciendo en 4 unidades de paisaje de la Amazonia Colombiana mediante determinaciones de porcentaje de intensidad de eventos fenológicos, variables de intercambio gaseoso en hojas fuente y contenidos de metabolitos de importancia en frutos en crecimiento. El análisis de la fenología por morfotipo, muestra que cada uno presenta patrones fenológicos particulares, que no necesariamente coinciden con el patrón general observado. Las variables ambientales que más influenciaron la fenología fueron la precipitación y la temperatura. Las variables fisiológicas evidenciaron mayor desempeño fisiológico de las hojas fuente hacia el estado dos de crecimiento de los frutos y donde la demanda de fotosintatos fue mayor en cada morfotipo evaluado, presentando unas características propias que le otorgan una capacidad específica de respuesta a las condiciones del medio. El análisis de metabolitos involucrados en el metabolismo primario tales como azúcares y ácidos orgánicos de los frutos de morfotipos de *E. stipitata* durante su desarrollo permitieron encontrar diferencias marcadas entre cada uno de ellos, y más aún, encontrar diferencias entre un mismo morfotipo cultivado en diferentes ambientes de cultivo. Los factores climáticos que más afectan la calidad del fruto son la Humedad relativa y el

consecuente efecto del Déficit de Presión de Vapor DPV y las diferencias de temperatura entre el día y la noche

Abstract

The functional contents of the Biodiversity that is possible to found on the same species fruits are influence by some growth and climatological factors. Under this context we conducted a study of the behavior of the plant phenology and physiology and biochemistry associated to source leaves and fruit in three stages of growth of 5 morphotypes of *E. stipitata* growing in four landscape units of the Colombian Amazon by phenological percentage of intensity determinations events, gas exchange variables in source leaves and more importance metabolite contents in fruit growing. The phenology analysis shows that each individual morphotype has phenological patterns that do not necessarily coincide with the general pattern observed. Environmental variables that most influenced the phenology were precipitation and temperature. The physiological variables showed greater physiological performance leaves source at the state two of fruit growth where demand for nutrients was greater and where each morphotype evaluated presents some characteristics that give a specific capacity of response to environmental conditions. Analysis of metabolites involved in primary metabolism such as sugars and acids in fruits during development allowed finding distinct differences between each of them, and furthering, to find differences between the same morphotype grown in different growing environments. Climatic factors that affect fruit quality are relative humidity and the consequent effect of VPD and temperature differences between day and night.

Introducción

Los cambios químicos presentados durante la maduración de las frutas son determinantes de calidad, ya que actúan como atrayentes tanto para el hombre como para otros animales, con el fin de asegurar la dispersión de las semillas (Barry, 2009). Estos cambios incluyen el aumento de peso y de dulzura, el descenso de la acidez y la astringencia, los cambios de coloración, y el incremento en compuestos responsables del aroma, entre otros (Coombe, 1976). Tales cambios inician solo cuando el fruto ha desarrollado sus tejidos luego de las fases de elongación y aumento de número de células, y se dan debido al inicio de una serie de reacciones que incluyen enzimas y metabolitos desarrollados en etapas anteriores.

Aunque el agua contribuye en gran parte al aumento del peso, también se acumulan gran número de compuestos hidrosolubles, entre los cuales se encuentran alcoholes, azúcares (especialmente glucosa, fructosa y sacarosa), ácidos (málico, succínico, tartárico, oxálico, cítrico), protones y otros iones (especialmente K^+ , Cl^- , $SO_4^{=}$, PO_4^{3-} , Ca^{2+} , Mg^{2+}), ésteres, flavonoides, glicósidos, fenoles, aminoácidos, amidas, proteínas, vitaminas, alcaloides, terpenos, lípidos, resinas, taninos, y carbohidratos de cadena larga (Coombe, 1976).

El desarrollo de frutos frescos es esencialmente dividido en cuatro etapas. La primera es el desarrollo floral, el cual es el período desde la iniciación floral hasta la antesis, donde la identidad, el número y la forma de los órganos se determinan. El segundo estado es la división celular, que empieza a partir de la fertilización; el tercero, es constituido por la expansión celular que termina con el inicio de la maduración, a partir del cual se dan diferentes y rápidos cambios bioquímicos y estructurales que determinan el aroma, la textura, el color y el valor nutricional de la fruta (Chong y David, 2010).

La composición química de las frutas también depende de diversos factores abióticos como como luz, temperatura, humedad y fertilidad del suelo, y bióticos

como el cultivar, de la planta, y hasta del mismo individuo, llegando a variar entre diferentes estados de madurez en el momento de la cosecha (Gómez-Romero, *et al.*, 2010). Esta composición puede ser vista como un grupo complejo de metabolitos que desempeñan un papel fundamental en el crecimiento y desarrollo de la planta, en los procesos de respiración, fotosíntesis y síntesis de hormonas y proteínas (Gómez-Romero, *et al.*, 2010). Entre los productos del metabolismo primario se encuentran los carbohidratos, de los cuales es posible resaltar que son una de las partes más representativas de la composición de las frutas ya que constituyen cerca del 90% del peso seco de la fruta (Lozano, 2006). Se producen por el proceso fotosintético y su función puede ser tanto funcional como estructural (Hernández *et al.*, 2007; Gómez-Romero, *et al.*, 2010)

Por su parte, los ácidos orgánicos son intermediarios en el ciclo del ácido tricarbóxico, una de las vías respiratorias presentes en toda la naturaleza. Éstos generalmente se acumulan en etapas tempranas del desarrollo del fruto y son usados como sustratos durante la maduración; sin embargo, la concentración final de ácidos orgánicos está determinada por el balance entre la biosíntesis, la degradación y la acumulación de éstos en la célula (Tang *et al.*, 2007).

E. stipitata es una especie amazónica de gran valor comercial por su fruto que es una baya carnosa que presenta gran variabilidad en tamaño y peso, posee cáscara amarilla muy delgada, de menos de 1mm de grosor, pulpa espesa y firme que es usada para consumo en fresco o procesada. Las semillas son de forma arriñonada y dependiendo del tamaño del fruto se pueden encontrar desde una hasta veinte (Barrera *et al.*, 1995).

En Colombia, el conocimiento de este fruto es regional, siendo los departamentos de Caquetá y Guaviare donde más se produce y consume (Hernández *et al.*, 2006). Estos departamentos, pertenecientes a la región Amazónica Colombiana, poseen unas condiciones ambientales que dificultan el establecimiento de cultivos

tradicionales sembrados en la región Central y Norte del país. El arazá, junto con otros frutos de la Amazonía, ha despertado el interés de instituciones nacionales y centros de investigación principalmente en los países que poseen región Amazónica dentro de sus fronteras.

Dentro de las especies subutilizadas, *E. stipitata* es la que ha sido más ampliamente estudiada, encontrándose información sobre esta planta desde los años 1970. Estos primeros artículos abordan principalmente la morfología de la planta, las condiciones ambientales en las cuales se desarrolla, los tiempos de producción y sobre el fruto se publican análisis bromatológicos y descripciones morfológicas (Aguiar, 1983; Falcão *et al.*, 1988). En publicaciones posteriores se aborda el tema del establecimiento del cultivo y del manejo poscosecha (Barrera *et al.*, 1995; Escobar *et al.*, 1996).

A mediados de la década de 1990 aumenta la presencia de las publicaciones colombianas sobre el arazá, las cuales están encaminadas a aspectos fisiológicos del desarrollo del fruto y desarrollo de tecnologías poscosecha que buscan prolongar la vida de anaquel de los frutos (Peña *et al.*, 2007; Carrillo *et al.*, 2008; Hernández *et al.*, 2007).

En las inmediaciones de San José del Guaviare, se cultiva bajo las condiciones fisiográficas de vega del río y tierra firme dadas por la presencia del río Guaviare, mientras que en el departamento del Caquetá los cultivos se llevan a cabo en unidades de terraza y lomerío. En el presente trabajo se realizaron determinaciones fenológicas, ecofisiológicas y bioquímicas en arbustos de *E. stipitata* subespecie *sororia* con el objetivo de contar con un criterio de selección cuantitativo del desempeño de la especie y analizar el efecto en la composición química de los frutos obtenidos en los ambientes predominantes en los departamentos del Guaviare y Caquetá.

Para tal efecto se realizó un análisis general de los eventos fenológicos durante un año, de la evolución del contenido de algunos metabolitos durante las fases de crecimiento del fruto mencionadas por Hernández *et al.*, 2007 y su asociación con la actividad fotosintética de las hojas fuente asociadas a estos frutos, a un nivel de morfotipo identificado, comúnmente cultivados en ambientes de vega de río y tierra firme del Guaviare, y terrazas altas y bajas en el Caquetá, Amazonía Colombiana.

3. 2. Materiales y métodos

3. 2. 1 Área de estudio

El presente trabajo se realizó en cultivos agroforestales en fincas ubicadas en las veredas El Resbalón y Puerto Colombia pertenecientes al municipio de San José del Guaviare, departamento del Guaviare y la vereda San Isidro en el municipio de Albania, departamento del Caquetá. Globalmente, el área de estudio pertenece a la región Amazónica colombiana, donde las cuencas hidrográficas desempeñan un papel muy importante en las características geomorfológicas propias de cada zona. Las condiciones de cultivo son las mismas que las mencionadas en la **Tabla 2-3** del capítulo 2.

De acuerdo a las características biofísicas, el clima predominante en la región es cálido húmedo; la temperatura media es de 25,3°C., con mínima promedio de 21,5°C., y máxima promedio de 30,2°C; las temperaturas mínimas se presentan entre los meses de junio a agosto y los valores máximas están entre los meses de diciembre a enero (Sinchi, 2007; IDEAM, 2005).

Las fincas donde se llevó a cabo el estudio se encuentran bajo condiciones fisiográficas distintas. Puerto Colombia se encuentra en vega del río (VR) donde el material de origen de los suelos son sedimentos transportados por el río y por lo general contienen una apreciable cantidad de minerales alterables. El Resbalón se ubica en tierra firme (TF) donde los suelos se caracterizan por ser de baja fertilidad y por presentar contenidos altos de aluminio, son suelos susceptibles a la erosión y degradación por compactación superficial. Las terrazas altas (TA) y bajas (TB) en San Isidro, Albania, en el Caquetá son superficies enmarcadas por el plano de inundación y las lomas, localizadas a niveles más altos que el plano de inundación; sin embargo, el nivel bajo se inunda en épocas de crecidas de los ríos; el relieve es plano y ligeramente inclinado en las zonas de contacto con el lomerío.

3. 2. 2. Material vegetal

En el estudio se utilizaron plantas de morfotipos de *E. stipitata* subespecie *sororia*, definidos principalmente por la forma y el tamaño de sus frutos (Vargas y Arguelles, 2000). En todos los casos las edades de los arbustos oscilaron entre los 8 y 10 años de edad y la altura varió según el morfotipo y la unidad fisiográfica donde se desarrolla, oscilando entre los 2,3 y los 3,5 m de altura. En vega del río se encuentran los morfotipos aperado y grande, y en tierra firme los morfotipos grande y pequeño. En las unidades de Terraza baja y alta se encuentran los morfotipos Brasileiro y Peruano (Zapata *et al.*, 2011).

Se llevaron a cabo dos ensayos relacionados: seguimiento fenológico durante un año y estudio de la relación hojas fuente y vertederos. Para el primer ensayo se seleccionaron e identificaron 12 plantas de cultivo en tierra firme y 10 en vega de río y en las terrazas altas y baja en las unidades de producción mencionadas en el

capítulo 2 (Tabla 2-3). Se tomaron registros fenológicos mensuales durante 12 meses, de enero de 2009 a febrero de 2010 en cada una de las áreas de estudio.

Para evaluar cada una de las etapas de desarrollo de hoja, floración y fructificación de la especie, se definieron los siguientes estados o fases fenológicas (Tabla 3-1):

Tabla 3-1: Estados seleccionados para el seguimiento fenológico de la especie arazá (*Eugenia stipitata*).

Etapa	Estado fenológico	
Desarrollo de hoja	Brotación foliar - BF	
Floración	Botón floral -BFL	
	Flor abierta - FA	
Fructificación	Fruto en formación - FC	
	Fruto verde - FV	
	Fruto maduro - FM	

Estos estados se calificaron en campo de acuerdo a la escala propuesta por Fournier (1974) (Tabla 3-2), la cual está conformada por 5 categorías (0 a 4) con un rango del 25% en cada una:

Tabla 3-2: Escala de Fournier utilizada en las evaluaciones fenológicas de arazá (*Eugenia stipitata*).

Escala	Categoría
0	Ausencia del fenómeno observado
1	Presencia del fenómeno con magnitud entre 0–25%
2	Presencia del fenómeno con magnitud entre 25 –50%

3	Presencia del fenómeno con magnitud entre 50 -75%
4	Presencia del fenómeno con magnitud entre 75 –100%

Cada una de estas características se evaluó individualmente dividiendo el arbusto en cuadrantes y estimando el porcentaje de presencia del fenómeno. Para el análisis de los resultados se calculó el porcentaje de intensidad mensual (según Fournier, 1974) de cada uno de los estados fenológicos. Para cada sitio y en cada mes la suma de los valores de intensidad obtenidos para todos los individuos de cada morfotipo se dividió por el valor máximo posible (número de arbustos evaluados multiplicados por cuatro que es la calificación máxima). El resultado obtenido corresponde a una proporción y se multiplicó por 100 para obtener el porcentaje de intensidad (Bencke y Morellato, 2002).

Los datos climatológicos de precipitación (mm) Humedad relativa (HR), Brillo solar (BS) y temperatura (°C) fueron obtenidos de las estaciones portátiles localizadas en las unidades de muestreo.

Para el segundo ensayo se seleccionaron y marcaron 10 frutos pertenecientes a tres estados de desarrollo (Hernández *et al.*, 2007), para un total de 30 frutos por morfotipo por sitio en 4 arbustos seleccionados. Se seleccionaron que los frutos estuvieran ubicados hacia el tercio medio del dosel donde se concentra la mayor producción del arbusto. El crecimiento del fruto de *E. stipitata* se ajusta a una curva sigmoideal con un primer estado de crecimiento lento, donde ocurre división celular, un segundo estado de crecimiento exponencial y un tercer estado donde alcanza su mayor tamaño y adquiere sus características organolépticas finales. Los estados de desarrollo fueron caracterizados por medio de algunas determinaciones fisicoquímicas y morfo anatómicas descritas por Hernández *et al* (2007) para la amazonia occidental colombiana.

Para el presente estudio se emplean los rangos de los diámetros longitudinal (DL) y transversal (DT) definidos para cada estado de crecimiento, de la siguiente manera: estado 1 DL 0,35-1,65 y DT 0,42-1,70; estado 2 DL 3,00-6,30 y DT 2,90-7,10; estado 3 DL 6,10-7,10 y DT 6,80-7,30 (valores en cm). Se seleccionaron frutos solitarios junto con sus dos hojas fuente enteras, que no presentaran perforaciones, para realizar las determinaciones fisiológicas y bioquímicas en cada estado de desarrollo (**Figura 3-1**). Se hizo una única determinación por estado de desarrollo una vez el fruto adquiría el tamaño definido por los diámetros longitudinal y transversal.



Figura 3-1: Hojas fuente seleccionadas para registro de variables fisiológicas en frutos en diversos estados de crecimiento

3. 2. 3. Determinaciones ecofisiológicas

Durante el período de cosecha principal se realizó el registro de asimilación neta (A), la conductancia estomática (gs) y la transpiración (E) en las dos hojas fuente que acompañaban a cada fruto según el estado de desarrollo del fruto, empleando un IRGA unidad portable TPS-2 de PP Systems durante el período de mayor actividad fotosintética de la hoja (de las 09:00 a 12:00 horas). Las condiciones de operación del equipo fueron CO₂ y vapor de agua ambiental, luz LED proporcionando radiación fotosintéticamente activa (PAR) de 1547 $\mu\text{moles de fotones}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de manera constante durante las mediciones, y un flujo de aire

dentro de la cubeta de la hoja de $300 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$. El área de hoja al cual se le realizaron las mediciones fue de $2,5 \text{ cm}^2$ para todas las muestras. Se llevó a cabo un solo punto de medición en la hoja. El valor de PAR se definió para este trabajo basándose en el comportamiento de la curva de luz del *E stipitata*, definida previamente para las plantas objeto del estudio (Barrera *et al.*, 2012). La Eficiencia extrínseca en el uso del agua (EUA) se refiere a la relación Tasa fotosintética/Tasa transpiratoria e indica los moles de CO_2 fijados respecto a los moles de H_2O perdidos por la superficie foliar (Solarte *et al.*, 2011).

3. 2. 4. Determinaciones bioquímicas

Después del registro ecofisiológico, los frutos con sus respectivas hojas fueron colectados, se tomó su peso, en campo, con una balanza portátil de precisión de 0,1 g y su diámetro longitudinal y transversal con un calibrador Vernier (precisión 0,1mm). Posteriormente se recubrieron con papel humedecido, fueron empacados en bolsas de cierre hermético y enviados al laboratorio de poscosecha del Instituto SINCHI en Bogotá. Allí se determinaron y cuantificaron azúcares (sacarosa, glucosa y fructosa) y ácidos orgánicos (ácido oxálico, cítrico, málico y succínico) en fruto y azúcares (sacarosa, glucosa y fructosa) en hoja previo registro del área y peso de cada par de hojas correspondientes a cada uno de los frutos.

De cada par de hojas asociadas a los frutos se tomó una fracción la cual fue homogenizada macerando con nitrógeno líquido. A continuación se tomó 0,1 g de muestra que se depositó en un tubo Eppendorf de 2mL. Los siguientes pasos en la determinación de azúcares en hoja son los mismos que para este parámetro en frutos, únicamente variando que a la muestra, previa a inyectar, se le realizó una dilución con fase móvil de solución de H_2SO_4 5mM (1:10). Se tomaron 10 segmentos de hoja de área conocida y se pusieron en horno de secado por tres

horas, obteniendo de esta manera una relación entre peso fresco, peso seco y área para el análisis de resultados.

3. 2. 4. 1. Ácidos orgánicos en frutos

Para la cuantificación se utilizaron cinco frutos de cada muestreo, cada una de las cuales fue congelada a -20°C , y posteriormente despulpada. 1g de la pulpa congelada fue llevada a extracción con 3mL de buffer de H_2SO_4 5 mM durante 10 minutos en vortex. Acto seguido se llevó a centrifugación a 10000 rpm durante 50 minutos. Finalmente se retiró el sobrenadante y se filtró con membranas PTFE de $0,45\mu\text{m}$ previo a la inyección en el equipo HPLC. Se prefirió la extracción con solución ácida debido a que niveles de pH bajos aseguran la estabilidad del extracto por la disminución de la velocidad de reacciones de oxidación para los ácidos cuantificados.

Se cuantificó el ácido málico, cítrico, oxálico y succínico como indicador de los cambios químicos durante la maduración del fruto. Ésta se realizó por comparación de tiempos de retención y de áreas con la curva de calibración de cada estándar en un equipo HPLC Agilent 1200 series. Para el análisis de cada réplica se empleó una solución de H_2SO_4 5mM como fase móvil a un flujo de 0,5mL/min; la separación se realizó por medio de una columna Aminex HPX-87H de intercambio iónico a una temperatura de 45°C . El equipo se encuentra acoplado a un detector UV – Vis que permitió la detección de los ácidos málico, cítrico y oxálico a 214nm (Usenik *et al.*, 2008).

3. 2. 4. 2. Azúcares en hojas y frutos

Con el fin de detectar la cantidad de mono y di sacáridos individuales en una muestra se utilizó la técnica de HPLC Agilent 1200 acoplada a un detector de infrarrojo RI. Se utilizó la misma fase móvil, la misma columna y las mismas condiciones de flujo y temperatura de corrida que para la determinación de ácidos orgánicos de bajo peso molecular (Usenik *et al.*, 2008). El acoplamiento en serie de los detectores UV-Vis y RI permitió la cuantificación de ácidos orgánicos y azúcares para cada réplica en una misma corrida cromatografía en el caso del muestreo de frutos. La cuantificación se realizó por comparación de tiempos de retención y áreas de pico generados en la calibración del método para sacarosa, D-glucosa y D-fructosa.

3. 2. 4. 3. Determinación de clorofilas y carotenoides

Se tomó una fracción de cada par de hojas asociadas a fruto, se maceró en nitrógeno líquido y se tomaron 0,03 g. Esta muestra se depositó en tubo eppendorf de 2,0 ml por duplicado y se le realizó la extracción de pigmentos con una solución extractora acetona: tritón X-100: agua destilada en proporciones 80:15:5. A cada tubo eppendorf con la muestra se le agregó 1,0 ml de la solución extractora, se homogenizó en vortex por 5 min y se centrifugó a 6000 rpm a 4°C durante 5 min. A continuación se retiró el sobrenadante a un vial ámbar y se agregó nuevamente 1 ml de la solución extractora al pellet. Esta operación se repitió cuatro veces hasta obtener un sobrenadante transparente. La solución extractora con los pigmentos extraídos fue llevada a volumen, en balón aforado de 10 ml, homogenizada, por agitación manual, y a continuación leída en espectrofotómetro (DU Series 640 Beckman) a 663, 647 y 470 nm. El contenido de clorofilas totales, clorofila a, clorofila b y carotenoides totales se halló empleando las ecuaciones propuestas por Lichtenthaler (1987) (Ferus y Arkosiová, 2001; Mateos-Naranjo *et al.*, 2008; Pinheiro *et al.*, 2008). Como blanco se empleó la respectiva solución extractora.

Ecuaciones de Lichtenthaler (1987)

$$\text{Chl a (mg/L)} = 12,25^* (\text{A663}) - 2,79^* (\text{A647})$$

$$\text{Chl b (mg/L)} = 21,5^* (\text{A647}) - 5,1^* (\text{A663})$$

$$\text{Chl (a+b) (mg/L)} = 7,15^* (\text{A663}) + 18,71^* (\text{A647})$$

$$\text{C (c+x) (mg/L)} = (1000^* (\text{A470}) - 1,82^* (\text{Chl a}) - 85,02^* (\text{Chl b})) / 198$$

En donde: Chl a: Clorofila a

Chl b: Clorofila b

Chl (a+b): Clorofilas Totales

C (c+x): Carotenoides Totales (carotenos y xantofilas)

A: absorbancia

El contenido de pigmentos del extracto calculado con estas ecuaciones, fue posteriormente convertido a concentración en unidades de miligramos de pigmento por gramo de peso seco y las concentraciones calculadas de las dos muestras provenientes de cada homogenizado se promediaron.

3.2.5. Análisis estadístico

El análisis estadístico de los resultados obtenidos se realizó teniendo como variables dependientes los parámetros de ácidos oxálico, cítrico, succínico y málico, sacarosa, fructosa y glucosa, Clorofilas a, b y carotenoides, asimilación neta (A), transpiración (E), conductancia estomática (gs) y eficiencia en el uso del agua (EUA). Las variables independientes fijadas fueron por un lado, la localidad de cultivo y el morfotipo evaluado en una misma variable denominada morfositio

(MF) y por otro lado el estado de crecimiento (EC). Se realizó el análisis de varianza para cada una de las variables analizadas obtenido bajo un modelo lineal general, para tal fin se utilizó el software Statistix 9 (Tallahassee FL). Se utilizó el siguiente modelo

$$Y_{ik\epsilon} = \mu + EC_j + MF_k + (EC \times MF)_{jk} + \epsilon_{ijke}$$

Dónde:

EC: Estado de crecimiento

MF: Morfositio

Se calcularon los coeficientes de correlación entre las características cuantitativas usando el procedimiento Correlations Pearson's del paquete Statistix V 9.0 (Tallahassee FL). para las variables fenológicas, fisiológicas y climáticas y mediante la herramienta stepwise regressions se hizo una regresión paso a paso para definir la variables asociadas que más influencia ejerce sobre parámetros fenológicos y de calidad.

3. 3. Resultados y Discusión

3. 3. 1. Fenología y condiciones ambientales

En la **Figura 3-2** se muestra la distribución mensual de las variables climáticas (precipitación acumulada, temperatura promedio por mes y brillo solar acumulado mensual) para cada unidad fisiográfica. El régimen climático durante el período de evaluación muestra un comportamiento monomodal típico con un período húmedo prolongado entre los meses de marzo a agosto para todas las unidades fisiográficas, y un período seco entre octubre y enero para las terrazas del Caquetá y la vega del río Guaviare, mientras que tierra firme en Guaviare dicho

período seco se extiende incluso hasta febrero y parte de marzo. En todas las unidades fisiográficas se observa un corto período de baja precipitación en el mes de agosto denominado comúnmente “veranillo”.

El brillo solar (Figura 3-2) muestra un ciclo largo de ascenso en las horas luz en las unidades de terrazas bajas y altas en Caquetá durante los meses de marzo a septiembre en tanto que en las unidades de Vega del Río y Tierra firme el período de mayor brillo solar se concentra entre julio y septiembre con leves aumentos entre diciembre y enero.

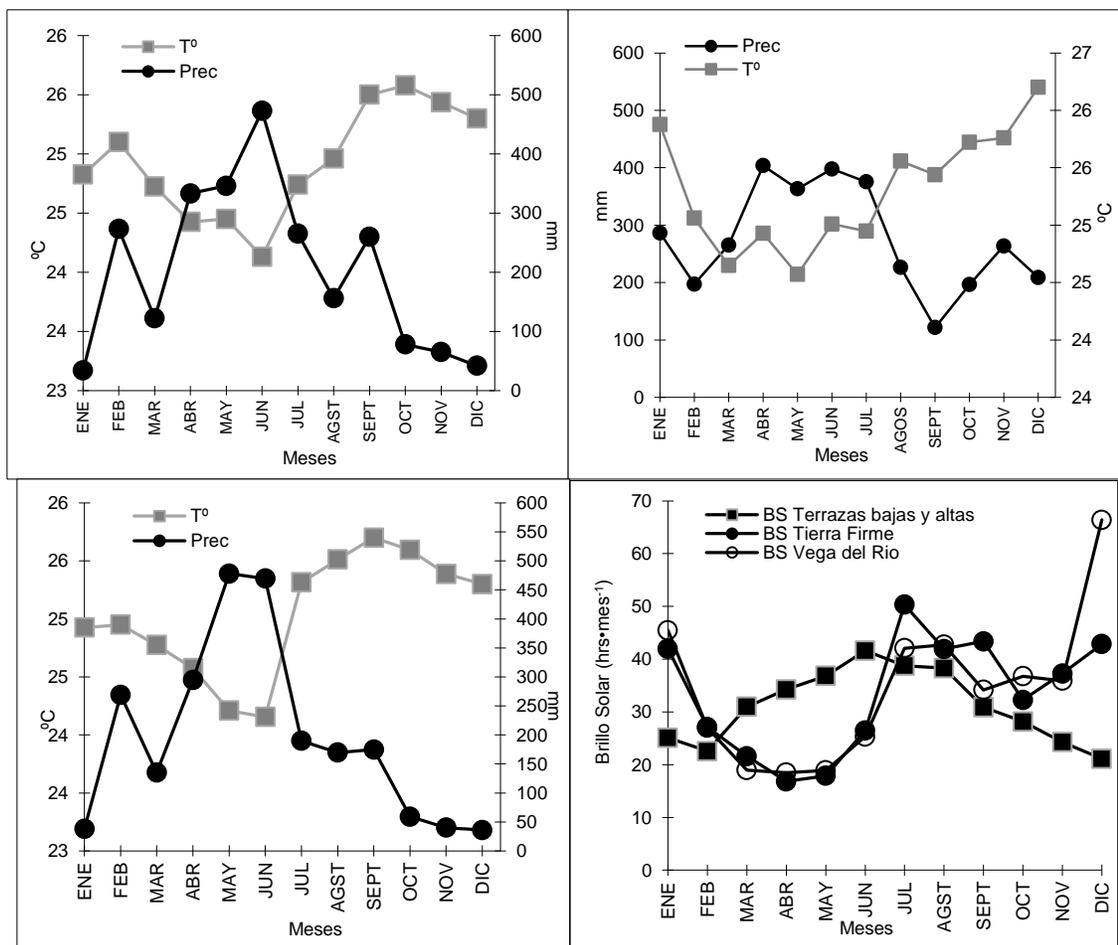


Figura 3-2: Comportamiento de la precipitación total mensual (mm) y la temperatura media mensual (°C) en Albania, Caquetá (Arriba-derecha), San José del Guaviare Tierra firme (Arriba-

izquierda), Vega del río (Abajo-izquierda) y Brillo solar (has/mes) en las 4 unidades fisiográficas (abajo derecha) año 2010. Fuente de datos: IDEAM y micro estación climática.

El diferencial de temperatura entre el día y la noche se registró durante el período de desarrollo del fruto (Tabla 3-3) y muestra un descenso hacia el final del ciclo de desarrollo del fruto en las unidades de terraza baja y alta en Caquetá y vega del río en Guaviare, en tanto que en tierra firme en Guaviare dicho diferencial aumenta hacia el final del ciclo de desarrollo del fruto.

Tabla 3-3 Diferencial de Temperatura entre el día y la noche para cada unidad fisiográfica en estudio.

Unidad Fisiográfica	Estado de Desarrollo	Delta T° (°C) Día/Noche
Terrazas altas y bajas Caquetá	1	7,31
	2	4,71
	3	2,83
Vega del Río Guaviare	1	4,97
	2	6,17
	3	2,83
Tierra firme Guaviare	1	3,61
	2	3,73
	3	4,63

La **Figura 3-3** muestra el comportamiento de la Brotación foliar BF de *E. stipitata* en cada una de las áreas de estudio durante los meses de evaluación. En unidades de vega de río, terrazas y tierra firme se presentaron los estados de brotación foliar durante todos los meses de registro, en donde se observó además una mayor proporción de hojas maduras que de hojas jóvenes.

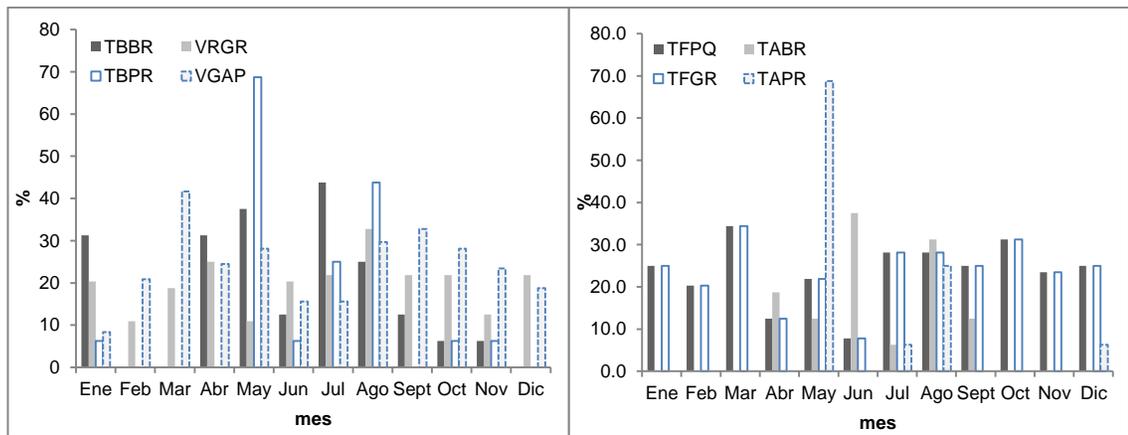


Figura 3-3: Desarrollo del estado fenológico de brotación foliar (BF) de *E. stipitata* medidos como porcentaje de intensidad (%) en cuatro unidades fisiográficas Terraza alta (TA) y Terraza baja (TB) en Caquetá, y Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasilero (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP).

Los picos más altos de brotes foliares en plantas del morfotipo grande de vega del río ocurrieron entre los meses de marzo a octubre; mientras que el morfotipo aperado en la vega del río tuvo dos picos bien definidos, el primero entre marzo y abril y el segundo entre agosto y octubre.

En la unidad de Vega del Río el pico de precipitación se da entre marzo y agosto concomitante con el nivel más bajo de temperatura. Morellato *et al.*, (2000), mencionan que las bajas temperaturas restringen la fenología del bosque en especial el crecimiento vegetativo, de ahí que los picos bajos de brotación foliar correspondan con las temperaturas más bajas y la alta precipitación.

En la **Figura 3-4** se observa la manifestación de los estados de botón floral (BFL) y flor abierta (FA) de los arbustos de *E. stipitata* en tierra firme y vega de río en

Guaviare, donde estos presentaron todos los estados de botón floral (BFL), y flor abierta (FA) con diferentes intensidades durante todos los meses de registro.

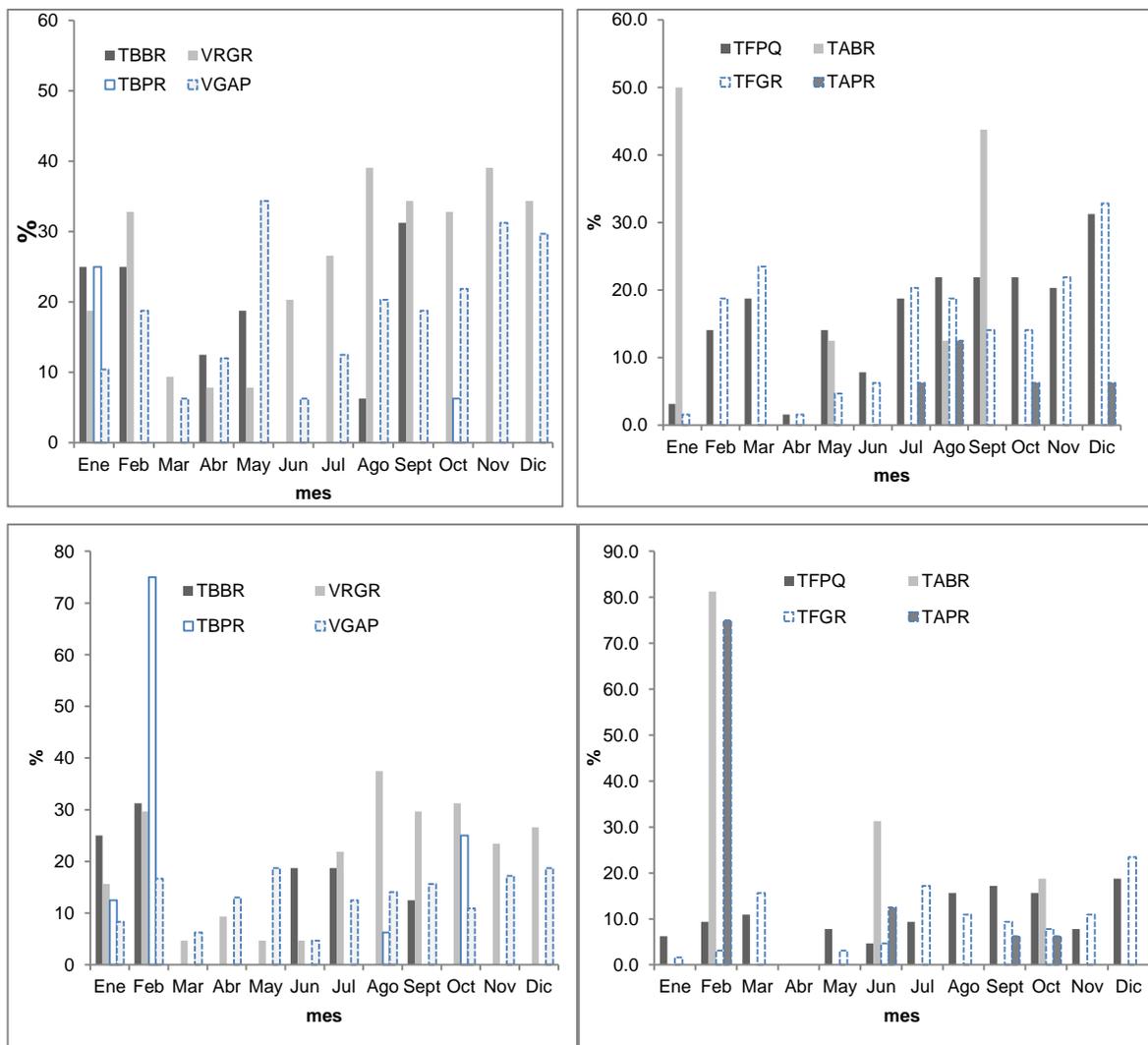


Figura 3-4: Desarrollo del estado fenológico de botón floral (BFL) (arriba) y Flor Abierta (FA) (abajo) de *E. stipitata* medidos como porcentaje de intensidad (%) en cuatro unidades fisiográficas Terraza alta (TA) y Terraza baja (TB) en Caquetá y Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP).

El pico de floración más alto en arbustos de tierra firme ocurrió en los meses de marzo, julio y diciembre alcanzando valores del 56,25 % en botones florales,

35,42% en flores abiertas. En arbustos de vega de río, los valores máximos se observaron a partir de agosto y hasta diciembre con intensidades máximas del 50% en botones florales, 49% en flores abiertas; los registros de precipitación fueron los más bajos durante estos meses y la temperatura promedio fue de 27°C.

Los fenómenos de floración en terrazas altas y bajas del Caquetá se presentaron en tres épocas definidas, durante los meses de enero-febrero, abril-mayo y agosto-septiembre, consistente con períodos secos y de alta temperatura y bajo nivel de lluvias. En ecosistemas tropicales la floración es más sensible a las variaciones estacionales de precipitación y menos a las variaciones en la temperatura y el fotoperíodo (Cleland *et al.*, 2007).

La producción de frutos de *E. stipitata* resultó ser mayor en vega del río, ya que los estados de fructificación evidenciaron una intensidad promedio del 20%, mientras que en tierra firme las plantas manifestaron una intensidad promedio del 10%, lo que indica que el porcentaje de aborto de flores y frutos en Vega del Río es menor que en ecosistemas de tierra firme. En terrazas bajas y altas el porcentaje de intensidad fue de 60 y 40% respectivamente, lo cual evidencia un menor aborto de frutos pequeños en esta condición (**Figura 3-5**).

Los fenómenos de fructificación se presentaron en dos picos de mayor intensidad, en los meses de Abril-Mayo y Septiembre-Octubre consistente con el inicio y final de las lluvias en todas las condiciones (**Figura 3-5**). Se observa que los arbustos evaluados en tierra firme y vega de río manifestaron los estados de fructificación de forma continua durante todo el estudio.

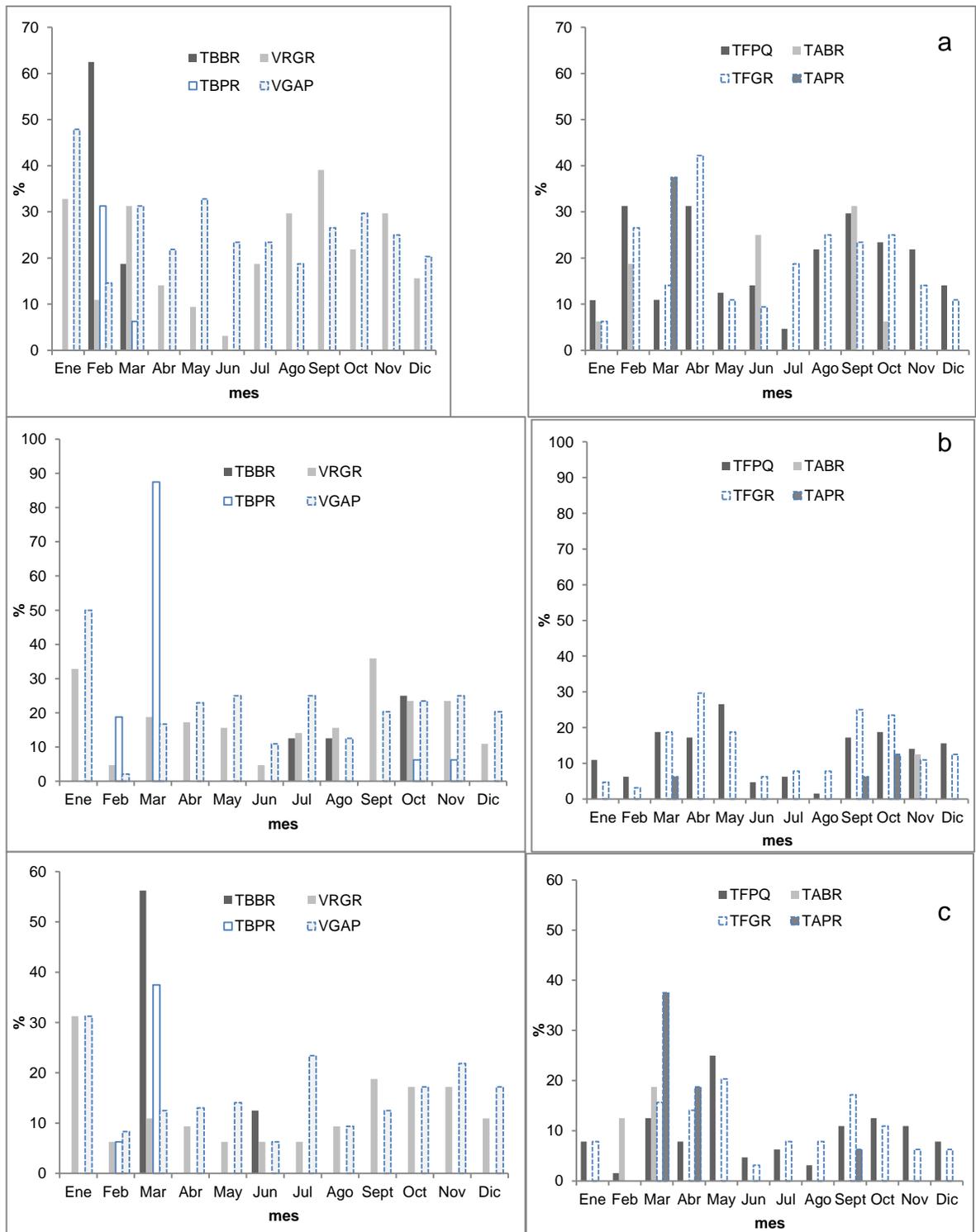


Figura 3-5: Desarrollo del estado fenológico de fruto cuajado (FC) (a), fruto verde (FV) (b) y fruto maduro (c) de *E. stipitata* medidos como porcentaje de intensidad (%) en cuatro unidades

fisiográficas Terraza alta (TA) y Terraza baja (TB) en Caquetá y Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP).

Los picos más altos de fructificación en tierra firme ocurrieron entre febrero-marzo alcanzando intensidades del 25% para fruto cuajado FC, del 40% para fruto verde FV y del 31% para fruto maduro FM; y en vega de río el pico más alto se observó durante el mes de marzo con valores máximos del 38% en frutos cuajados, 48% en frutos verdes y 38% en fruto maduro. Los estados de fructificación de FV y FM en terrazas bajas mostraron picos más consistentes entre Marzo y Mayo en ambos casos.

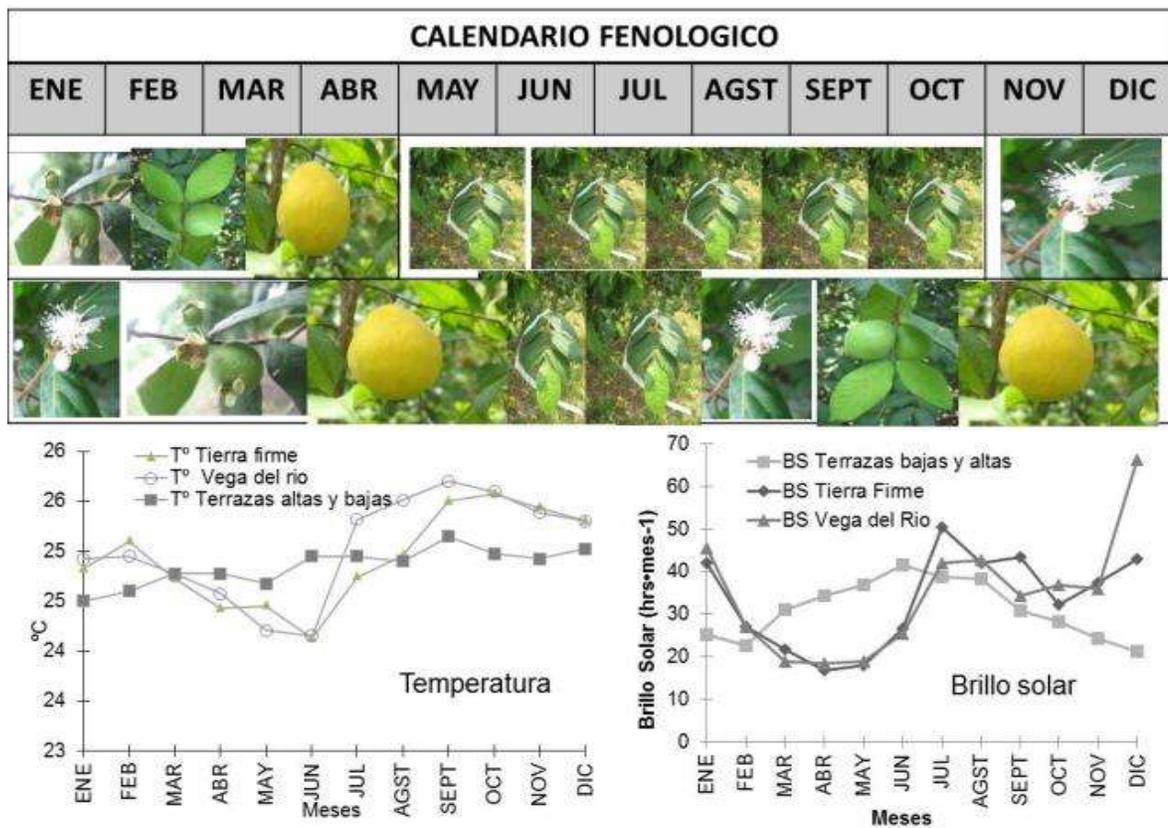


Figura 3-6. Calendario fenológico general de *E. stipitata* y su correspondencia con los cambios en Temperatura y Brillo solar a lo largo del año. 2010.

Aunque no se encontró una sincronía clara entre la fenología reproductiva y la precipitación, el pico de floración en todos los casos coincide con la época de menor precipitación, lo cual concuerda con lo reportado para especies arbóreas por Ochoa-Gaona y Domínguez-Vázquez (2000) en la Selva Lacandona, Chiapas en condiciones tropicales similares. Wright y van Schaik (1994) en un trabajo realizado también con especies arbóreas en Barro Colorado, mencionan que la coincidencia de un período de mayor floración en el período de mayor sequía se corresponde con una fase de mayor irradiación y de menores niveles de plagas por insectos.

Los picos de eventos asociados a la floración no fueron altos con relación a la cantidad de morfotipos floreciendo, lo cual puede deberse a que corresponde con el período de menor precipitación y el mayor brillo solar (**Figura 3-4**). El período de fructificación de los morfotipos se manifiesta a lo largo del año; no obstante, el pico de fructificación es en el bimestre de transición entre la temporada seca y la lluviosa (**Figura 3-6**), esto puede coincidir con la mejor temporada favorable para la germinación de las semillas. Los frutos al caer encuentran el suelo húmedo y se logra un mayor éxito en el desarrollo y establecimiento de plántulas.

Las correlaciones significativas se presentaron entre la temperatura y la Floración (FA) ($r=0,88$; $P<0,01$) y entre la precipitación y la fructificación (FV y FM) ($r=-0,64$; $P<0,05$). También se observaron correlaciones significativas entre el brillo solar y la brotación foliar (BF) ($r=0,80$; $p<0,01$) y entre la precipitación y la brotación foliar (BF) ($r=0,6164$; $p<0,05$). No hubo correlaciones lineales entre la temperatura y la precipitación y los eventos reproductivos en la los morfositios de Caquetá, como si se observó en los morfositios de Guaviare (**Figura 3-7**).

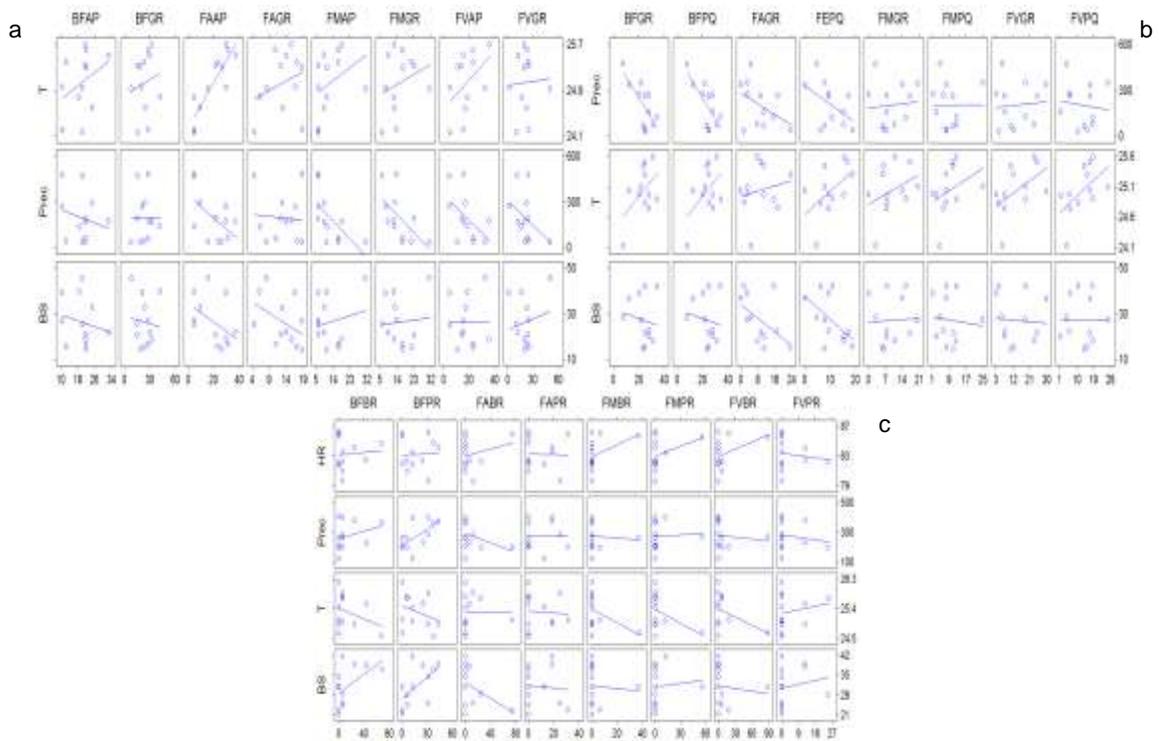


Figura 3-7: Correlaciones obtenidas entre factores climáticos (Brillo solar (BS), Temperatura (T), Precipitación (Prec) y estados fenológicos (brotación foliar (BF), Flor Abierta (FA) fruto verde (FV) y fruto maduro (FM) de *E. stipitata* en las unidades de tierra firme (a), vega del río (b) y terrazas altas y bajas (c). Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP).

El análisis de regresión paso a paso muestra que de las variables climáticas que muestran alguna correlación con la floración, la temperatura es la que mayor grado de relación registra ($P < 0,01$; $R^2 = 0,77$); Palma (2006), en Brasil, encontró que la temperatura y el fotoperíodo son los factores más importantes para la actividad de floración en la mayoría de especies y que la temperatura parece ejercer mayor influencia. De otra parte la fructificación se relaciona conjuntamente con la temperatura ($P < 0,01$; $R^2 = 0,57$) y el brillo solar ($P < 0,01$; $R^2 = 0,57$). Palma, (2006) menciona que en Brasil el índice de insolación y la temperatura están más relacionados con la fructificación.

3. 3. 2. Análisis ecofisiológico en hoja y bioquímico en frutos de arazá (*Eugenia stipitata*) bajo condiciones de producción en la amazonia colombiana

Para comparar la influencia del ambiente sobre el rendimiento de los arbustos de *E. stipitata* se graficaron los promedios de los valores obtenidos para cada una de las variables ecofisiológicas y bioquímicas de los morfotipos identificados, presentes en los cuatro lugares de producción, teniendo en cuenta el estado de desarrollo determinado según los caracteres morfométricos de diámetro longitudinal y transversal (Tabla 3-4) (Figura 3-8). Las figuras se muestran en un gradiente de humedad y fertilidad que va desde la mayor disponibilidad de agua en VR hasta la condición más seca en TF pasando por el nivel medio de TB y TA

Tabla 3-4: Diámetros longitudinal y Transversal de los morfotipos de *E. stipitata* en los estados uno (1), dos (2) y tres (3) de desarrollo en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB) en Caquetá y Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP). SE= Error estándar de medias. N=10

Morfotipo/estado	DL (cm)			DT (cm)		
	1	2	3	1	2	3
TABR	1,16	2,92	4,97	1,17	3,23	5,80
SE	0,0917	0,2682	0,3996	0,9107	0,1657	0,1981
TAPR	2,10	4,68	5,53	1,94	4,13	5,67
SE	0,1308	0,3056	0,4153	0,2741	0,1782	0,1427
TBBR	1,21	3,89	6,34	1,26	4,43	6,72
SE	0,1630	0,1466	0,2377	0,1767	0,1043	0,2513
TBPR	1,65	4,07	6,39	1,60	4,26	6,13
SE	0,1068	0,1229	0,5512	0,1168	0,1452	0,1329
TFGR	2,345	5,783	6,53	2,042	4,891	5,168

SE	0,1001	0,1932	0,1454	0,0716	0,1431	0,472
TFPQ	1,806	4,567	5,402	1,744	3,97	4,688
SE	0,0757	0,2963	0,2398	0,054	0,2304	0,1541
VRAP	2,044	4,866	6,118	1,897	4,343	5,534
SE	0,1632	0,2468	0,2489	0,1429	0,3054	0,2418
VRGR	2,761	6,366	7,377	2,5	5,421	6,08
SE	0,0631	0,241	0,1356	0,0747	0,1672	0,2171

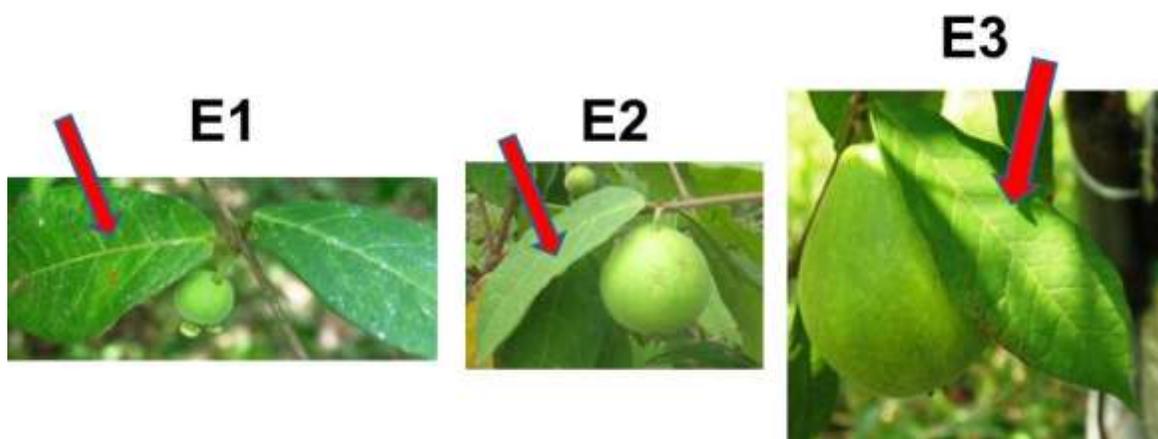


Figura 3-8. Estados de desarrollo determinado según los caracteres morfométricos de diámetro longitudinal y transversal para morfotipos de *E stipitata*.

Comparando los valores obtenidos para cada una de las variables medidas de los morfotipos presentes en cada sitio se observa la respuesta a las condiciones ambientales dadas por cada uno de ellos. Los resultados se presentan en las determinaciones fisiológicas y bioquímicas.

3. 3. 2. 1. Determinaciones ecofisiológicas

En este estudio, el desarrollo del fruto fue dividido en tres estados o fases de acuerdo al patrón estacional de crecimiento del fruto reportado por Hernández *et*

al., 2007. La primera fase caracterizada por un incremento del diámetro del fruto (Estado 1), la segunda fase se caracteriza por un descenso en el crecimiento del diámetro del fruto y un fuerte incremento en el peso fresco (Estado 2) y la tercera fase caracterizada por el desarrollo del color fruto (Estado 3) (Hernández *et al.*, 2007).

Se observaron diferencias altamente significativas entre morfositios más no entre estados de crecimiento; sin embargo, la interacción entre estos dos factores fue altamente significativa, atribuible al efecto del morfotipo más que del estado de desarrollo (Tabla 3-5).

Tabla 3-5: Análisis de varianza para los parámetros fisiológicos en hojas de morfotipos de *E. stipitata*.

Variable	Morfositio	Estado	Interacción 1
	(MF)	(E)	(E x MF)
	(gl=7)	(gl=2)	(gl=14)
A	9,16**	1,9 ^{ns}	2,49**
E	4,00**	0,59 ^{ns}	6,245**
gs	8,37**	2,44 ^{ns}	4,96**
EUA	95,36*	12,33**	6,42**

Nota: Los datos de la tabla son el valor de *F*, gl para el error = 233; **P*<0,05, ** *P*<0,01, ^{ns} No Significativo.

La Tasa de asimilación neta (A) en las hojas fuente asociadas a frutos solitarios fue menor en tierra firme con valores entre 1,75 y 3,6 $\mu\text{moles CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (Figura 3-9) a diferencia de vega del río con valores entre 3,83 y 6,68 $\mu\text{moles CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (Figura 3-9). Los valores de tasa de asimilación neta (A) observados en cada sitio para los morfotipos allí presentes muestran las mayores variaciones entre sí en el estado 2, por esta razón, el morfotipo peruano en Caquetá es el que muestra

mejor desempeño en TA mientras que en TB lo hace el morfotipo brasilero, también en Caquetá (**Figura 3-9**).

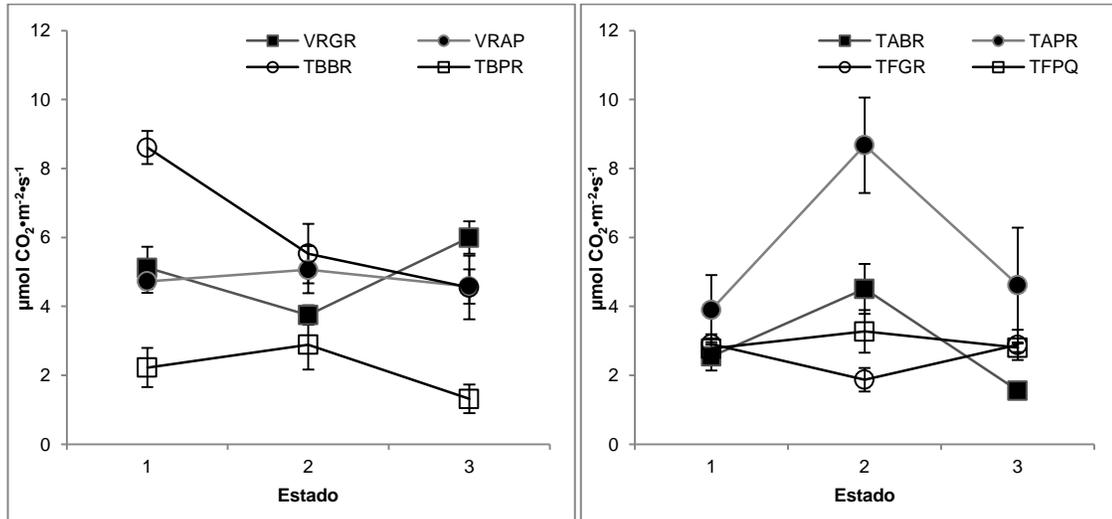


Figura 3-9: Tasa de asimilación neta en las hojas fuente asociadas a frutos solitarios de *E. stipitata* en tres estados de maduración en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB) en Caquetá, Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP). N=10

En las unidades de terraza baja y alta el desempeño de los morfotipos fue diferente para cada uno, pero fue mejor para los morfotipos que se desarrollan en terraza alta. El morfotipo peruano se destacó en su desempeño en la terraza alta, con valores de $8,6 \mu\text{moles CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ en el estado 2 (**Figura 3-9**) mientras que en terraza baja lo hizo el morfotipo brasilero con valores de $5,6 \mu\text{moles CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ en el estado 2.

La A de cada morfotipo muestra una tendencia relacionada con el crecimiento de los frutos, la cual se mantiene en los lugares, evidenciando una identidad en el comportamiento ecofisiológico de cada uno de ellos (**Figura 3-9**). En conjunto los morfotipos presentes en los sitios mostraron mayor A en TA que en TB en

Caquetá y mayor A en VR que en TF en Guaviare (**Figura 3-9**), lo que indica que está ocurriendo una mayor fijación de CO₂ en TA en el Caquetá y en VR en Guaviare, presentándose en estas unidades una mayor producción de fotosintatos.

Las diferencias observadas se explican por las condiciones ambientales. En VR en Guaviare el cultivo agroforestal en el cual se encuentran las plantas de *E. stipitata* está a una distancia mínima de 20m del río Guaviare, y TA y TB en Caquetá se encuentra rodeado por árboles de porte alto, características que influyen de manera localizada en la temperatura, humedad, luz y calidad del ambiente y finalmente en la producción de las plantas. En TF en Guaviare el cultivo agroforestal en el cual se encuentra *E. stipitata* tiene limitaciones por retención de humedad en el suelo dada la textura del suelo.

Los valores de A registrados para los morfotipos presentes en cada sitio muestran las mayores diferencias en el estado 2 (**Figura 3-9**), estado que corresponde al período de 15 a 35 días después del cuajado (Hernández *et al.*, 2007), donde ocurre el crecimiento exponencial del fruto habiendo mayor demanda de nutrientes, por lo que la A cambia su valor del estado 1 al 2. En los morfotipos Pequeño, Peruano y Aperado se observa un aumento en tanto que en los morfotipos Grande y Brasileiro por el contrario hay un descenso lo que estaría indicando que estos son menos eficientes manejando la fijación de CO₂ que se da al lograrse mayor apertura estomática (**Figura 3-10**) que permite captar más CO₂ con la consecuente pérdida de H₂O que se produce.

En todos los morfotipos la A decae en el paso del estado 2 al 3 excepto en el morfotipo grande, esto es debido a que en este tiempo, el fruto ha alcanzado su tamaño total y ha acumulado la cantidad de azúcares necesarios para continuar su desarrollo. En manzanas y aguacates la tasa relativa de fijación de CO₂ es mayor

durante las etapas tempranas de desarrollo del fruto y declina con la maduración (Fleancu, 2007).

La Conductancia estomática (gs) en las hojas fuente asociadas a frutos solitarios en Guaviare fue mayor en vega del río con valores entre 65 y 290 $\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Figura 3-10) en comparación con tierra firme cuyos valores estuvieron entre 95 y 153 $\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Figura 3-10).

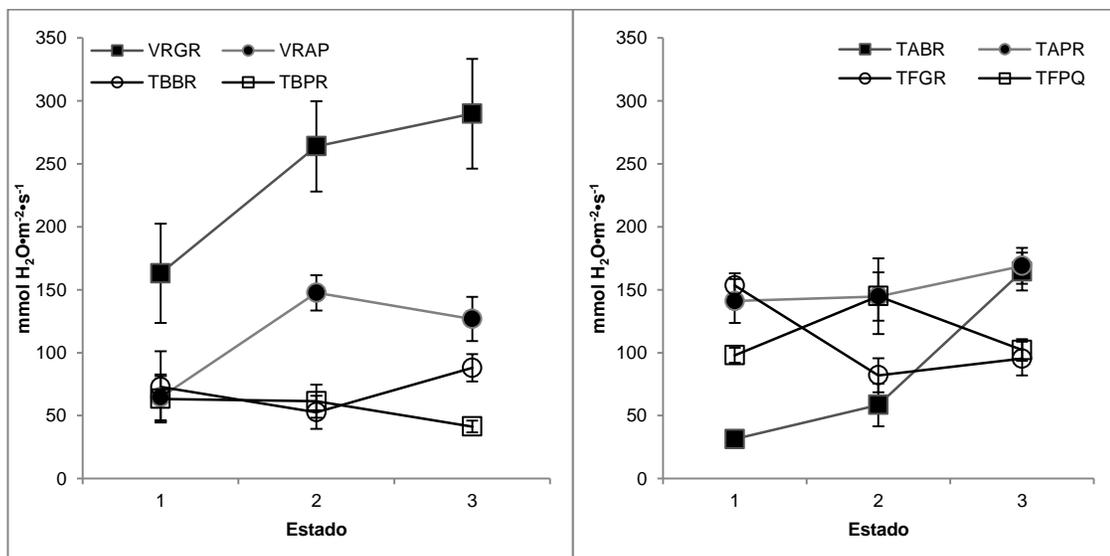


Figura 3-10: Conductancia estomática (gs) en las hojas fuente asociadas a frutos solitarios de *E. stipitata* en tres estados de maduración en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB) en Caquetá, Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR). Pequeño (PQ) y Aperado (AP). N=10

El morfotipo pequeño presentó la mayor gs en el estado 2 en TF en tanto que los morfotipos BR y PR presentaron mayor valor en el estado 3 de desarrollo del fruto en TA. El morfotipo grande registró la mayor gs en el estado 1 (Figura 3-10). El desempeño de los morfotipos en VR presentó mayor variación que en TB, donde los valores de gs están más cercanos entre sí.

La gs en la unidad de terraza baja fue menor que para la unidad de terraza alta a lo largo del desarrollo del fruto en las unidades de Caquetá y no muy diferente la tendencia entre los morfotipos que allí se desarrollan. El morfotipo peruano presentó la mayor gs en terraza alta en los estados 2 y 3, mientras que en la terraza baja la gs en los dos morfotipos tuvo una tendencia muy parecida a lo largo de los tres estados de desarrollo del fruto.

La transpiración en las hojas fuente asociadas a frutos solitarios en los estados de crecimiento 1, 2 y 3 del morfotipo grande en Guaviare son mayores en VR en comparación con TF (**Figura 3-11**). En TF el morfotipo pequeño muestra valores de E más altos a los del morfotipo grande en los estados 2 y 3 (**Figura 3-11**). En el estado 2 el morfotipo grande en Guaviare presenta mayor transpiración (0,95 a 1,64 $\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), en VR, seguido del morfotipo peruano en TB del Caquetá (1,02 a 1,17 $\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) en tanto que el morfotipo aperado en VR del Guaviare presenta los valores más bajos (0,71 a 0,96 $\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) al igual que el morfotipo peruano en TA del Caquetá con valores de 0,62 a 0,80 $\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (**Figura 3-11**).

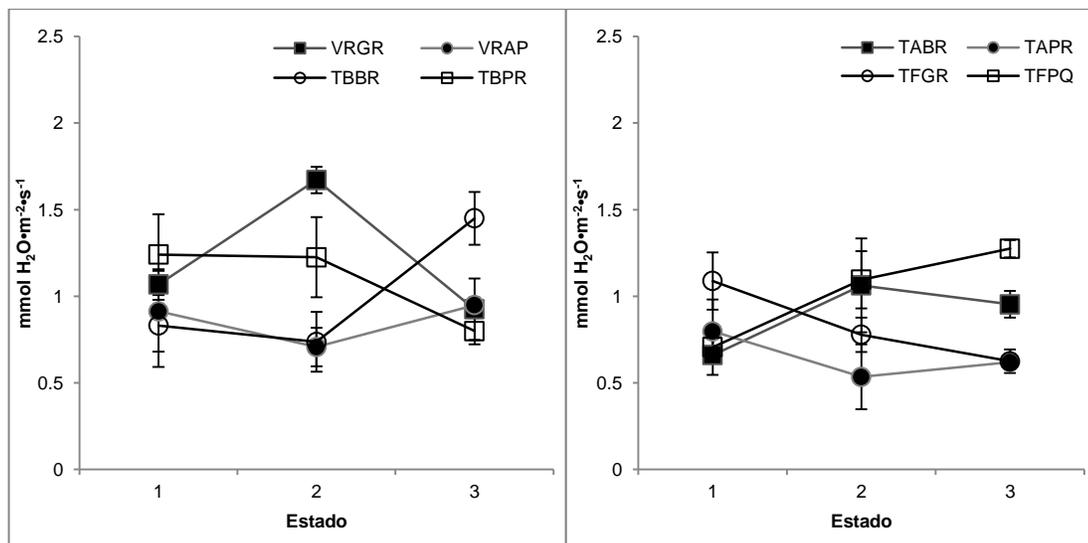


Figura 3-11: Transpiración en las hojas fuente asociadas a frutos solitarios de *E. stipitata* en tres estados de maduración en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB) en

Caquetá, Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP). N=10

En las unidades de terraza alta y baja del Caquetá, la transpiración estuvo entre 0,5 y 1,24 mmol H₂O•m⁻²•s⁻¹, el morfotipo peruano presentó las mayores tasas transpiratorias durante los estados 1 y 2 en la terraza baja mientras que en la terraza alta el valor más alto fue en el estado 1

En la unidad de terraza baja en el estado 3 el morfotipo peruano redujo su tasa transpiratoria en tanto que el morfotipo brasileiro la aumentó, caso contrario ocurrió en la unidad de terraza alta donde en el estado 3 el morfotipo peruano aumentó su tasa en tanto que el morfotipo brasileiro la redujo (**Figura 3-11**).

El registro de la *g_s* y la *E* (**Figura 3-10** y **Figura 3-11**) permiten explicar más en detalle los valores reportados para *A*. En Guaviare la *g_s* y la *E* se muestran más altas en VR, concordando con una mayor *A* en esta unidad. En TF las condiciones ambientales, en especial la humedad relativa y el potencial hídrico del suelo, limitan la apertura estomática para evitar la pérdida de agua de las plantas, ocurriendo una menor toma de CO₂ y por ende una menor productividad. En VR, TB y TA las plantas presentan mayor conductancia estomática lo que sugiere que en estas la disponibilidad de agua del suelo suple la demanda de agua por parte de las hojas por lo que las raíces deben tener una adecuada distribución en el suelo.

El uso eficiente del agua (EUA) extrínseco, registra los valores más altos en Guaviare para los morfotipos presentes en vega del río, excepto por el estado 2 del morfotipo grande (1,35 a 1,42 μmol CO₂/mmol H₂O en TF y 2,33 a 9,38 μmol CO₂/mmol H₂O en VR (**Figura 3-12**).

En Caquetá los valores más altos de (EUA) se observaron para el morfotipo brasilero en terraza baja (3,02 a 16,1 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$) y peruano en terraza alta con valores entre (5,2 y 16,5 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$). Sobresale el morfotipo peruano en terraza alta en el estado 2 con una EUA de 16,5 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$, y el morfotipo brasilero en terraza baja en el estado 1 con una EUA de 16,1 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$.

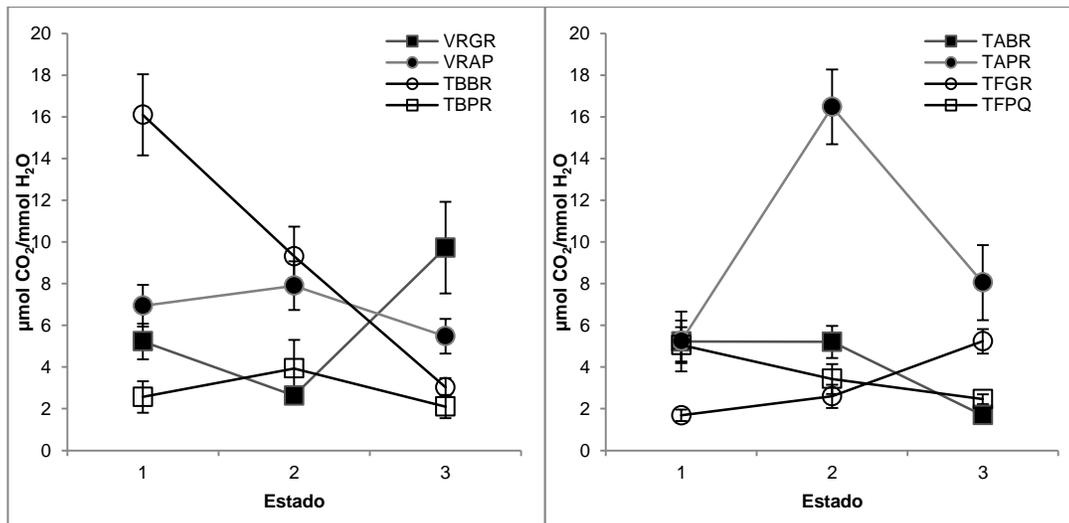


Figura 3-12: Uso eficiente del agua (EUA) de los tres morfotipos de *E. stipitata* en tres estados de maduración en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB) en Caquetá, Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasilero (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP). N=10

Además de la observación directa sobre las variables ecofisiológicas determinadas, la eficiencia de los morfotipos se puede analizar por medio del EUA extrínseca (Solarte, 2010). El morfotipo peruano en TA presentó el mayor valor de EUA, en el estado 2 que concuerda con lo analizado a partir de las variables ecofisiológicas una por una. Este morfotipo toma el CO_2 de manera más eficiente, durante la fase de crecimiento exponencial del fruto presentando poca pérdida de agua.

Los morfotipos Aperado en VR, Peruano en TB, Brasileiro en TA y Pequeño en TF presentaron valores más altos de EUA en el estado de crecimiento exponencial del fruto (Estado 2). El morfotipo grande en Guaviare tanto en VR como en TF presentó la mayor EUA en el estado 3 de desarrollo y el morfotipo brasileiro en TA y TB en Caquetá presentó la mayor EUA en el estado 1 de desarrollo del fruto.

Estos resultados sugieren nuevamente que entre los morfotipos evaluados el morfotipo Peruano en Caquetá se adapta mejor a un rango de condiciones más variable mostrando niveles de eficiencia mayores en los dos lugares con valores que sobrepasan al morfotipo brasileiro.

El morfotipo peruano en TA fue el que presentó mayor A en el estado 2, y sin embargo tuvo, a lo largo del crecimiento del fruto, los valores más bajos de E, que hacen que tenga entre los morfotipos la gs más alta después del morfotipo grande en VR. Estas características evaluadas demuestran que en Terraza alta, el morfotipo peruano es el que presenta mayor eficiencia, puesto que suple la demanda de compuestos orgánicos, como la sacarosa, requeridos por el fruto durante su crecimiento con menor apertura estomática de las hojas, perdiendo poca cantidad de agua en el proceso y mejor EUA.

En los morfotipos de tierra firme es posible que la temperatura esté afectando la transferencia de protones y electrones de la membrana tilacoidal del cloroplasto, siendo así menor la tasa de asimilación neta y la energía lumínica colectada por los fotosistemas, por lo tanto, es posible que esté tomando una ruta no fotoquímica, y presente disipación de energía en forma de calor o fluorescencia de la clorofila. En el capítulo dos de este trabajo se menciona la fotoinhibición crónica que presentan los morfotipos en esta unidad durante la época seca basado en estos rasgos de fluorescencia. Niveles de radiación solar y temperatura que ocasionan estrés están plenamente ligadas a estos tipos de disminución en la eficiencia fotosintética de las plantas (Lambers *et al.*, 2008).

3. 3. 2. 2. Determinaciones bioquímicas

En el flujo de carbono, un gradiente de sacarosa entre la hoja fuente y el órgano demanda, determina la dirección y extensión del movimiento de sacarosa. Los órganos demanda influyen los patrones de distribución del carbono por la regulación de descarga, incrementando el gradiente de concentración de sacarosa entre fuente y vertedero (Wardlaw, 1990) en base al flujo de sacarosa que se da desde la hoja al fruto. Este flujo está regulado por el gradiente de concentración de sacarosa entre los dos órganos, presentándose una relación inversa entre los niveles de sacarosa entre la hoja y el fruto.

Bajo las condiciones del presente estudio el contenido de sacarosa en los frutos mostró una clara tendencia al aumento al transcurrir el tiempo de desarrollo de los frutos y a su vez de disminución en las hojas fuente. En Guaviare el morfotipo grande presentó contenidos similares de sacarosa en VR y TF en los estados 1 y 2, mientras que fueron mayores en el estado 3 en VR (**Figura 3-13**). En TF el morfotipo grande presentó mayores valores de sacarosa en cada uno de los estados de maduración en comparación con el morfotipo pequeño.

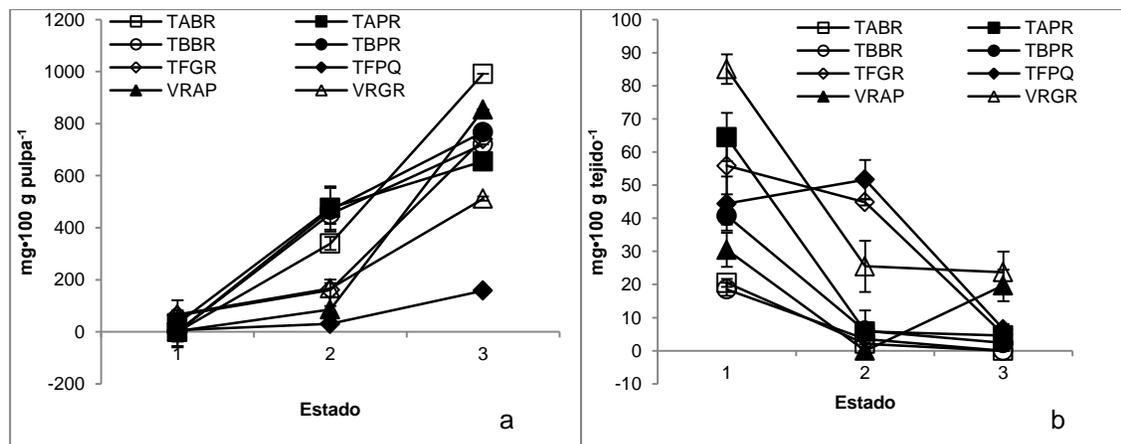


Figura 3-13: Contenido de Sacarosa ($\text{mg}\cdot 100^{-1}$ g de pulpa) en frutos (a) y ($\text{mg}\cdot 100^{-1}$ g de tejido) en hojas (b) para *E. stipitata* en tres estados de desarrollo en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB) en Caquetá y Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los

morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP).

En Caquetá los morfotipos registran valores similares de sacarosa en ambas unidades fisiográficas en evaluación. En todos los casos durante el estado 1 no se obtuvieron niveles detectables de sacarosa excepto el morfotipo peruano en terraza alta, en el estado 2 los niveles de sacarosa fueron muy similares, pero en el estado 3 se observaron los mayores valores de sacarosa principalmente en el morfotipo brasileiro en terraza alta (**Figura 3-13**).

El contenido de sacarosa en hoja en las localidades de Guaviare disminuye, en tanto que aumenta en el fruto vertedero a medida avanza su desarrollo. Esto fue más consistente para el morfotipo grande de manera similar en los dos sitios (**Figura 3-13**). En TF el morfotipo grande muestra que el contenido de sacarosa es más variable en la hoja, con un descenso continuo a medida que se desarrolla el fruto, en tanto que el morfotipo pequeño presenta entre la transición del estado dos a tres una disminución (**Figura 3-13**). En VR el comportamiento de la sacarosa en la hoja de los dos morfotipos es igual, descendiendo en el paso de estado 1 a 2 y aumentando levemente al pasar de estado 2 a 3. (**Figura 3-13**).

Un órgano de demanda activo debe mantener bajas concentraciones de sacarosa en el sitio de descarga del floema, este proceso es activo y mediado por transportadores (Patrick y Offler, 1996; Patrick, 1997) y el turgor celular parece influenciar la toma de sacarosa (Dwelle, 1990). En Caquetá los contenidos de sacarosa en hojas de los morfotipos peruano y brasileiro son más bajos que en los morfotipos de Guaviare (**Figura 3-13**). No hubo mayor diferencia entre los contenidos de sacarosa en hojas conforme a la unidad fisiográfica donde se desarrolla, más bien si entre los morfotipos (**Tabla 3-6**).

Las correlaciones obtenidas entre los azúcares del fruto y la hoja muestran correlación significativa de tipo negativo en sacarosa ($r=-0,17$, $P<0,05$), positiva entre los de fructosa ($r=0,7363$; $P<0,01$) y ninguna correlación entre los de glucosa ($r=0,0220$; $P>0,01$). El análisis de varianza muestra diferencias significativas entre los azúcares de frutos a nivel del morfositio y del estado de desarrollo y altamente significativas a nivel de la hoja en el caso de fructosa y sacarosa más no en glucosa (Tabla 3-6).

Las frutas son vertederos irreversibles de azúcares, los asimilados que importa son usados para crecimiento o almacenados como reserva y durante la vida de este órgano no ocurre exportación neta (Ho, 1992). Los fotoasimilados se transportan de las hojas maduras al fruto en forma de sacarosa la cual después de haber sido producida por la acción de la sacarosa sintasa sobre las hexosas glucosa y fructosa, atraviesa las vainas del haz de las venas menores en la lámina foliar y pasa a las células cribosas, de allí fluye sucesivamente hacia venas de mayor tamaño y eventualmente a las venas mayores que conectan la hoja con el fruto (Wardlaw, 1990).

El flujo del carbono en la planta se divide en cinco fases. La primera es la fijación de carbono en la fotosíntesis. La segunda es la partición del carbono fijado en la hoja en sacarosa y almidón; si el carbono es repartido a sacarosa queda disponible para rápida exportación desde el tejido foliar, pero si se acumula almidón en la hoja, este se removiliza durante la noche. La tercera fase del flujo de carbono es la carga floemática de sacarosa, que es un proceso activo en el cual se requiere energía (Turgeon y Medville, 2004). La cuarta fase es la translocación a larga distancia conducida por flujo de masa; el transporte de azúcares de hoja a fruto se realiza a través del floema por medio del mecanismo de presión de flujo generado osmóticamente (Lalonde *et al.*, 2004). La quinta fase es la descarga floemática y uso por los tejidos vertedero.

Tabla 3-6: Análisis de varianza para los contenidos de azúcares en hojas y frutos de morfotipos de *E. stipitata*.

Variable	Morfosito	Estado	Interacción 1
	(MF)	(E)	(E x MF)
	(gl=7)	(gl=2)	(gl=14)
Fructosa (Hojas)	61,23**	10,43**	5,86**
Sacarosa (Hojas)	3,52**	6,89**	3,25**
Glucosa (Hojas)	20,12**	1,29 ^{ns}	1,36 ^{ns}
Fructosa (Frutos)	95,36*	12,33**	6,42**
Sacarosa (Frutos)	15,8**	257,87**	9,28**
Glucosa (Frutos)	2,7*	3,7*	1,79*

Nota: Los datos de la tabla son el valor de *F*, gl para el error = 152; **P*<0,05, ** *P*<0,01, ^{ns} No Significativo.

En el fruto, la sacarosa puede mantener su estructura y almacenarse como reserva energética para la respiración o ser transformada de nuevo a hexosa, y ser empleada en procesos de crecimiento, principalmente en la formación de paredes celulares y sustrato energético para las reacciones anabólicas (Ho, 1992).

La acumulación de azúcares en las células parenquimatosas del mesocarpo de *E. stipitata* es crucial para su tamaño final y su sabor (Hernández *et al.*, 2007). En los frutos estudiados se encontró que la fructosa es el mayor componente en azúcares del fruto. Esto indica que a lo largo del crecimiento del fruto la enzima invertasa está actuando sobre la sacarosa transportada desde la hoja, realizando su transformación a fructosa y glucosa y es la glucosa la que se usa principalmente como sustrato respiratorio, puesto que su contenido es el más bajo dentro de los azúcares determinados.

Los valores registrados de contenido de sacarosa en hoja presentaron una disminución a lo largo del desarrollo del fruto (**Figura 3-13**). En la literatura se

menciona que se han realizado observaciones variadas en este sentido, encontrándose casos donde el aumento del contenido de azúcares en hoja está acompañado por un aumento paralelo de los mismos compuestos en fruto y casos donde ocurre lo observado en este estudio (Wardlaw, 1990). Wang *et al* (1993) encontraron en tomate la misma tendencia que la observada en este caso.

El cambio del contenido de sacarosa en hoja de los morfotipos se da de forma más acentuada en VR y TB y TA, probablemente debido a que las condiciones ambientales permiten la acumulación de fotoasimilados en el fruto en menor tiempo. En guayaba (Solarte, 2010), se registraron diferencias en los tiempos de crecimiento y desarrollo del fruto en ecotipos cultivados en distintas locaciones de una misma región, donde los cambios en las condiciones ambientales no son drásticos pero influyen en gran medida en el rendimiento de las plantas.

El contenido de glucosa en frutos de todos los morfotipos muestra un descenso en el estado 2 de maduración y un aumento en el estado 3. El morfotipo grande muestra valores de glucosa, en los estados 1 y 3 en TF, mayores que los presentados en VR (**Figura 3-14**).

En TF el morfotipo grande muestra mayor cantidad de glucosa que el morfotipo pequeño durante el crecimiento de los frutos (**Figura 3-14**). En vega del río el contenido de glucosa a lo largo del crecimiento de los frutos muestra un comportamiento similar en todos los morfotipos, con diferencias en los valores registrados en el estado 1 y 3. En este sitio el morfotipo aperado es el que presenta los mayores valores registrados. En Caquetá el mayor contenido de glucosa en el estado 3 lo registró el morfotipo brasilero en terraza alta más que terraza baja, en tanto que el morfotipo peruano registró mayor contenido de glucosa en terraza baja que en la terraza alta (**Figura 3-14**).

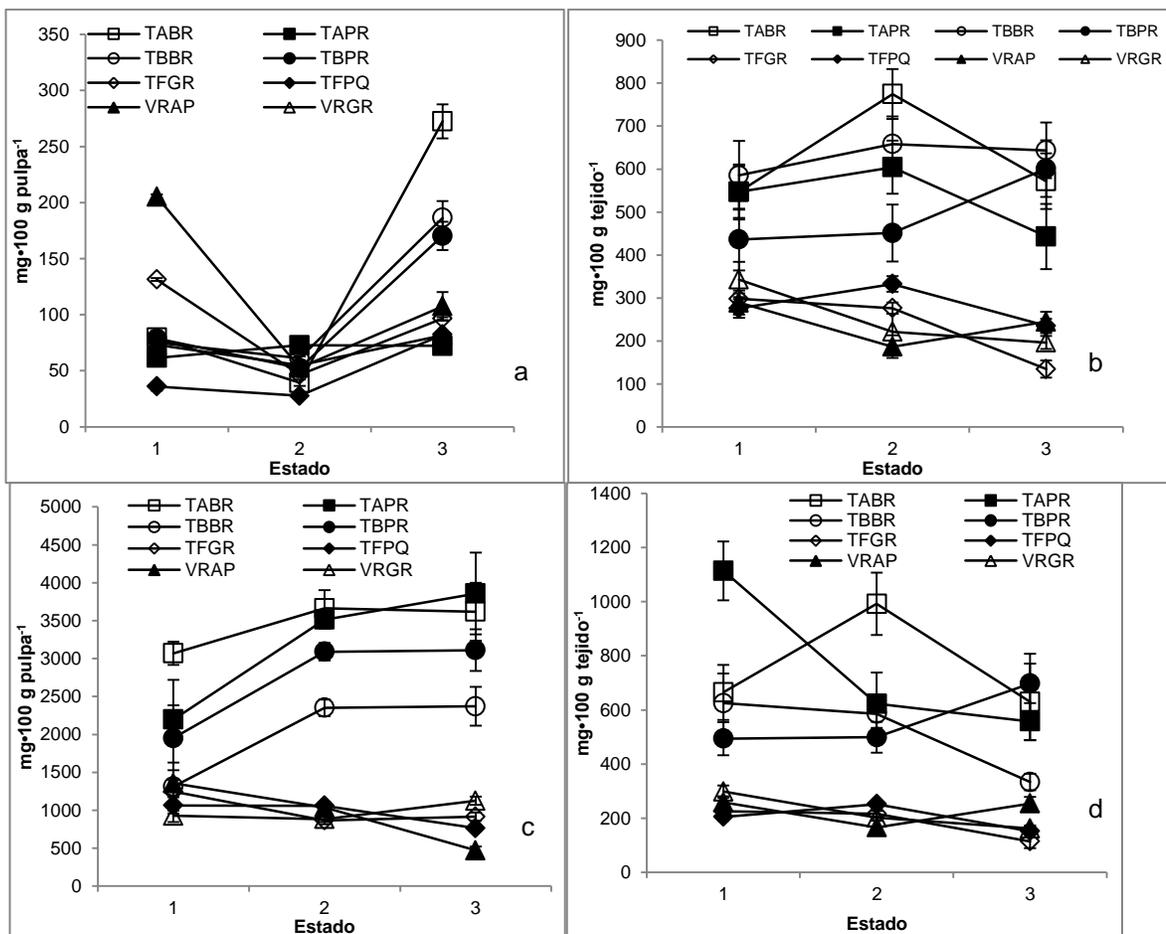


Figura 3-14: Contenido de Glucosa ($\text{mg}\cdot 100^{-1}\text{g}$ de pulpa) en frutos (a) y ($\text{mg}\cdot 100^{-1}\text{g}$ de tejido) en hojas (b) y de Fructosa ($\text{mg}\cdot 100^{-1}\text{g}$ de pulpa) en frutos (c) y ($\text{mg}\cdot 100^{-1}\text{g}$ de tejido) en hojas (d) para *E. stipitata* en tres estados de desarrollo en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB) en Caquetá, Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (PQ) y Aperado (AP). N=10

El contenido de fructosa de los morfotipos grande y pequeño en los dos sitios de Guaviare TF y VR, muestran una tendencia similar a lo largo de los tres estados de maduración del fruto. En tierra firme los morfotipos presentan valores cercanos de fructosa durante los estados de desarrollo (**Figura 3-14**), mientras que en vega del río los valores se mueven en un rango más amplio. Los contenidos de fructosa en frutos de Caquetá muestran un aumento hacia el estado 2 para luego

estabilizarse, en tanto que en hojas el comportamiento es más variable con leve tendencia hacia el descenso en todos los morfotipos (**Figura 3-14**)

Es de notar que entre los morfotipos estudiados la fructosa presentó los mayores valores en contenido (469,06 y 1604,02 mg•100⁻¹g de pulpa) en comparación con los otros azúcares, sacarosa (2,19 y 854,01 mg•100⁻¹g de pulpa) y glucosa (27,61 y 205,25 mg•100⁻¹g de pulpa).

El análisis de varianza para los parámetros de contenido de azúcares indica diferencias significativas, según los estados de desarrollo evaluados excepto glucosa en hojas (**Tabla 3-6**). En los frutos para los parámetros de glucosa y sacarosa esta diferencia se extiende hacia una diferenciación que implica interacciones localidad – morfotipo; lo que, al igual que los ácidos orgánicos probablemente influya de modo directo sobre la caracterización de sabor de cada uno de los morfotipos evaluados. Este comportamiento, se debe probablemente a que el metabolismo de cada morfotipo está directamente influenciado por factores ambientales como la intensidad lumínica, la cantidad de agua disponible, la temperatura, la riqueza de los nutrientes en el suelo, la concentración de pigmentos necesarios en la fotosíntesis, entre otros.

El contenido de sacarosa en *E. stipitata* presentó un aumento continuo a lo largo de los estados de crecimiento del fruto (**Figura 3-13**), mientras que hubo una disminución de glucosa en el estado 2 en todos los morfotipos (**Figura 3-14**) y de fructosa en el morfotipo grande en TF y VR (**Figura 3-14**). Este comportamiento permite suponer que en el estado 2 la glucosa y fructosa comienzan a ser sustrato en el proceso respiratorio del fruto. En el caso de fructosa en los morfotipos pequeño y aperado no hay disminución del contenido de sacarosa en el paso de estado 2 a 3, fenómeno que ocurre posiblemente porque estos morfotipos mostraron ser más eficientes que el morfotipo grande manteniendo mejor suplida la demanda de fotoasimilados.

El contenido de glucosa en hoja tiende a disminuir durante el desarrollo del fruto en todos los morfotipos (**Figura 3-14**). Los valores determinados para el morfotipo grande en los dos sitios son muy cercanos, con valores de 190,12 a 390,24 $\text{mg}\cdot 100^{-1}$ g de pulpa en VR y 257,18 a 463,11 $\text{mg}\cdot 100^{-1}$ g de pulpa en TF (**Figura 3-14**). En TF el morfotipo pequeño es el que muestra, en general, un menor contenido de glucosa durante el desarrollo del fruto (**Figura 3-14**).

En Caquetá los contenidos de glucosa y fructosa en los frutos de los morfotipos de esta unidad mostraron valores más altos que los morfotipos en Guaviare aunque el comportamiento fue el mismo tendiendo hacia una reducción a medida que se aproxima la maduración de los frutos excepto en el morfotipo peruano en terraza baja el cual presentó un aumento hacia el estado 3 (pasando de 451 a 600 $\text{mg}\cdot 100^{-1}$ g de pulpa).

El metabolismo de la fuente y la demanda están estrechamente acoplados porque la información de disponibilidad de asimilados en cada órgano, es percibida y usada para orquestar la expresión de genes. Esta coordinación es necesaria para evitar amplias fluctuaciones y desbalances entre el abastecimiento y la demanda (Santos *et al.*, 2010). Bajas demandas de fotosintatos pueden acumular asimilados en las hojas fuente, causando la represión de genes que codifican para componentes fotosintéticos lo cual resulta en una disminución de la capacidad fotosintética, por consiguiente, la capacidad de la demanda puede regular la actividad de la fuente (Foyer y Paul, 2001).

Varios autores sugieren que las altas tasas de translocación son un importante factor en el mantenimiento de altas tasas fotosintéticas en muchas plantas (Wardlaw, 1990; Dwelle, 1990; Roitsch, 1999), de igual forma una inadecuada utilización de fotoasimilados y bajas tasas de translocación pueden resultar en una reducción de la fotosíntesis (Wardlaw, 1990), manifestando una estrecha relación entre la potencia de fuente y la potencia de demanda.

De acuerdo con estudios previos del morfotipo peruano en condiciones de lomerío en el Departamento de Caquetá, el azúcar mayoritario fue la fructosa (Hernández et al., 2007; Carrillo *et al.*, 2011). La fructosa dobló o en algunos casos triplicó en contenido durante estados sucesivos de maduración a la glucosa y la sacarosa, las cuales aumentaron moderadamente o eventualmente se mantuvieron estables durante el tiempo. El aumento encontrado en estos tres azúcares indica que la actividad metabólica del fruto es alta durante el proceso de maduración. Probablemente las reservas de almidón de los amiloplastos durante las etapas tempranas de formación del fruto fueron hidrolizadas en este período.

Los ácidos orgánicos málico y succínico son los que se encontraron en mayor proporción en el fruto de *E. stipitata* (**Figura 3-15**), siendo el ácido málico el que presenta los valores más altos (hasta $5074 \text{ mg} \cdot 100^{-1} \text{ g}$ de pulpa en ácido málico y hasta $300 \text{ mg} \cdot 100^{-1} \text{ g}$ de pulpa en ácido succínico). Estos dos ácidos muestran un comportamiento congruente con las demás variables observadas.

Los mayores valores se presentan en frutos de *E. stipitata* de terrazas altas y bajas de Caquetá denominados Brasileiro y Peruano y en la vega del río en Guaviare, los morfotipos Pequeño y Aperado registran las mayores cantidades, estando el morfotipo grande en Guaviare en última posición en cuanto a contenidos.

El ácido succínico presenta una disminución de contenido en la transición del estado 1 al 2 y aumenta nuevamente en el estado tres en todos los morfotipos y sitios. El morfotipo grande presenta mayores contenido del ácido en el estado 1 en ambas unidades donde se desarrolla y el morfotipo peruano en TA muestra los valores más altos hacia los estados 2 y 3 de desarrollo (**Figura 3-17**).

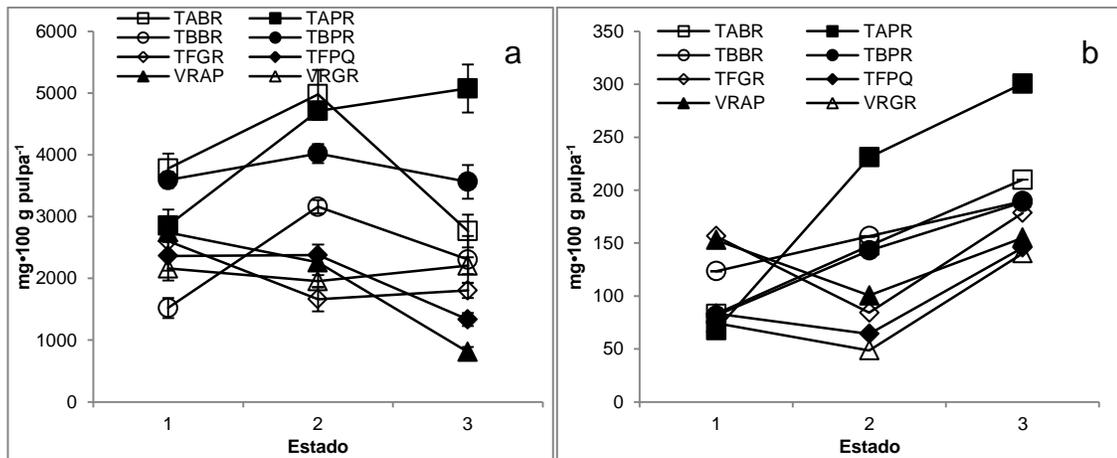


Figura 3-15: Contenido de Ácido Málico ($\text{mg}\cdot 100^{-1}\text{g}$ de pulpa) (a) y succínico ($\text{mg}\cdot 100^{-1}\text{g}$ de pulpa) (b) en frutos para *E. stipitata* en tres estados de desarrollo en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB) en Caquetá y Tierra firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), pequeño (PQ) y Aperado (AP).N=10

En cuanto al ácido succínico, sus cantidades fueron diez veces menos del contenido de ácido málico y coinciden con lo reportado por Hernández *et al.*, (2007) y Carrillo *et al.*, (2011) en estudios de conservación del fruto. Los contenidos de ácido cítrico fueron tan bajos y no presentaron significancia estadística por ello no se presentan. Los contenidos que se encuentran son similares y en un mismo ciclo productivo los niveles fueron similares. Los cambios en los contenidos que se afectan por los procesos de variabilidad climática no se encuentran en poblaciones establecidas, aunque la productividad si se ha visto influenciadas por dichas variaciones.

El análisis de varianza realizado permitió encontrar diferencias altamente significativas entre morfositos y estados para los ácidos málico y succínico, considerados mayoritarios; lo cual puede derivarse en desigualdades en el sabor causadas por interacciones localidad x morfotipo (Tabla 3-7). Se debe tener en cuenta que los parámetros de acumulación de los ácidos orgánicos como el ácido málico difieren entre especies, e incluso entre cultivares (Sweetman *et al.*, 2009).

Otro factor a tener en cuenta es el efecto de la localidad. Es claro que el desarrollo de los frutos se da en todos los casos durante la época seca y la maduración al comienzo de la temporada de lluvias. De acuerdo a la unidad fisiográfica el estrés por déficit hídrico puede ser más o menos severo como se demostró en el capítulo 2 y ello de manera análoga afectará la calidad final del fruto. Varios trabajos han demostrado que el estrés por déficit hídrico ejerce un significativo impacto sobre algunas propiedades organolépticas de las frutas (Bielorai, 1982; Kuriyama *et al*, 1981; Yakushiji *et al*, 1998. Hockema y Etxeberria, 2001), que muestra que dicho estrés aumenta los contenidos de Sólidos solubles Totales (SST) y Acidez Total Titulable (ATT) en los cítricos. En este contexto Perez-Perez *et al.*, (2009) señaló que una reducción general de riego durante el período de madurez en naranja dulce aumentó significativamente SST y ATT, sin cambios en el diámetro de los frutos, el índice de madurez, o espesor de la cáscara.

Tabla 3-7: Análisis de varianza para los contenidos de ácidos orgánicos en hojas y frutos de morfotipos de *E. stipitata*.

Variable	Morfositio	Estado	Interacción 1
	(MF) (gl=7)	(E) (gl=2)	(E x MF) (gl=14)
Málico	37,84**	13,05**	8,48**
Succínico	21,2**	40,92**	9,71**
Cítrico	1,55 ^{ns}	2,97 ^{ns}	1,70 ^{ns}

Nota: Los datos de la tabla son el valor de F , gl para el error = 156; * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, ^{ns} No Significativo.

El comportamiento descendente del ácido málico, puede ser explicado por el hecho que éstos pueden ser usados en los ciclos involucrados en la respiración y la fotosíntesis de la planta como sustratos, lo cual se traduce en un constante flujo

de éstos entre los tejidos vegetales. Éstos además de desempeñar un papel fundamental en el sabor, textura y color de la fruta, también son involucrados en otros procesos metabólicos de la planta como su nutrición, el incremento de resistencia a la toxicidad de los metales pesados, y la apertura de estomas (Sweetman *et al.*, 2009), la modificación de la acción de algunas hormonas de la planta y en el control de los cambios ontogénicos (Fennema, 2000).

La matriz de correlaciones entre variables climáticas y los componentes de calidad del fruto más importantes como son sacarosa (Sac), fructosa (Fru) y Acido málico (Mal) muestra correlaciones significativas negativas entre los deltas de temperatura entre el día y la noche y los contenidos de sacarosa (**Figura 3-16**). La regresión paso a paso muestra que la sacarosa y el delta de temperatura registra mayor relación ($P < 0,01$; $R^2 = 0,52$) lo que indica que a mayor diferencia entre las temperatura diurna y nocturna menor contenido de sacarosa en el fruto. Morelli *et al.*, 2010 mencionan que las altas temperaturas diurnas producto de plantas creciendo a plena exposición, incrementan el contenido de azúcares en frutos de vid y manzanas. Es importante señalar que una baja temperatura nocturna estimula la producción de etileno en frutos tropicales como algunos cítricos produciendo su "desverdización" y también por consiguiente estimulando su maduración climatérica que requiere energía de la sacarosa. Este es el motivo casi seguro tal y como se ve en Hernández *et al.* (2007), que demuestran que el fruto es climatérico.

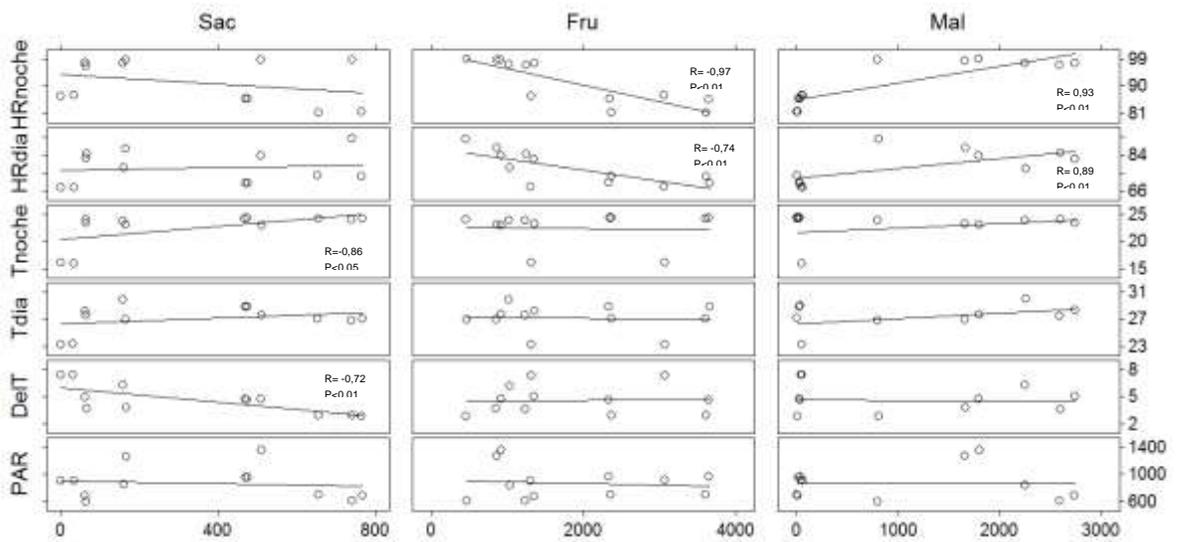


Figura 3-16: Matriz de correlaciones entre parámetros climáticos (Radiación fotosintética activa (PAR), Delta de temperatura día y noche (DeIT), Temperatura día (Tdía), Temperatura Noche (Tnoche), Humedad relativa día (HRdía) y Humedad relativa noche (HRnoche) y los componentes de calidad del fruto (Sacarosa (Sac), Fructosa (Fru) y Acido málico (Mal)).

Se observa también correlación negativa entre la humedad relativa diurna y nocturna con la fructosa del fruto y positiva de estas con el ácido málico (**Figura 3-16**). El análisis de regresión paso a paso muestra que de las variables climáticas que muestran alguna correlación con los azúcares del fruto tipo fructosa el delta de temperatura (**Tabla 3-3**) y la humedad relativa diurna son la que mayor grado de relación registra ($P < 0,01$; $R^2 = 0,75$), mientras que la humedad relativa nocturna se relaciona más con el ácido málico ($P < 0,01$; $R^2 = 0,72$) Leonardi *et al.*, 2000 reportan que bajo alta humedad relativa, y su consecuente disminución en el DPV determina variaciones sensibles en las características de calidad del fruto como ácidos y azúcares.

El metabolismo de ácidos orgánicos es fundamentalmente importante en diferentes procesos como la producción de energía, la formación de precursores de otros compuestos como los aminoácidos y algunos metabolitos secundarios, y por tanto tienen directa relación con los procesos de adaptación de la planta (Glew *et al.*, 2003)

Los valores registrados de clorofila a (**Figura 3-17**), considerando todos los morfotipos y sitios, se encuentra en el rango de 1,3 a 6,0 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ peso seco siendo la media 3,2 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ peso seco en el estado 2 de crecimiento. En contraste, el valor medio de clorofila b es 2,0 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ peso seco (**Figura 3-17**) siendo cerca de la mitad del contenido de clorofila a. El contenido medio de carotenoides totales para todos los morfotipos y sitios fue de 1. 2 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ peso seco (**Figura 3-17**).

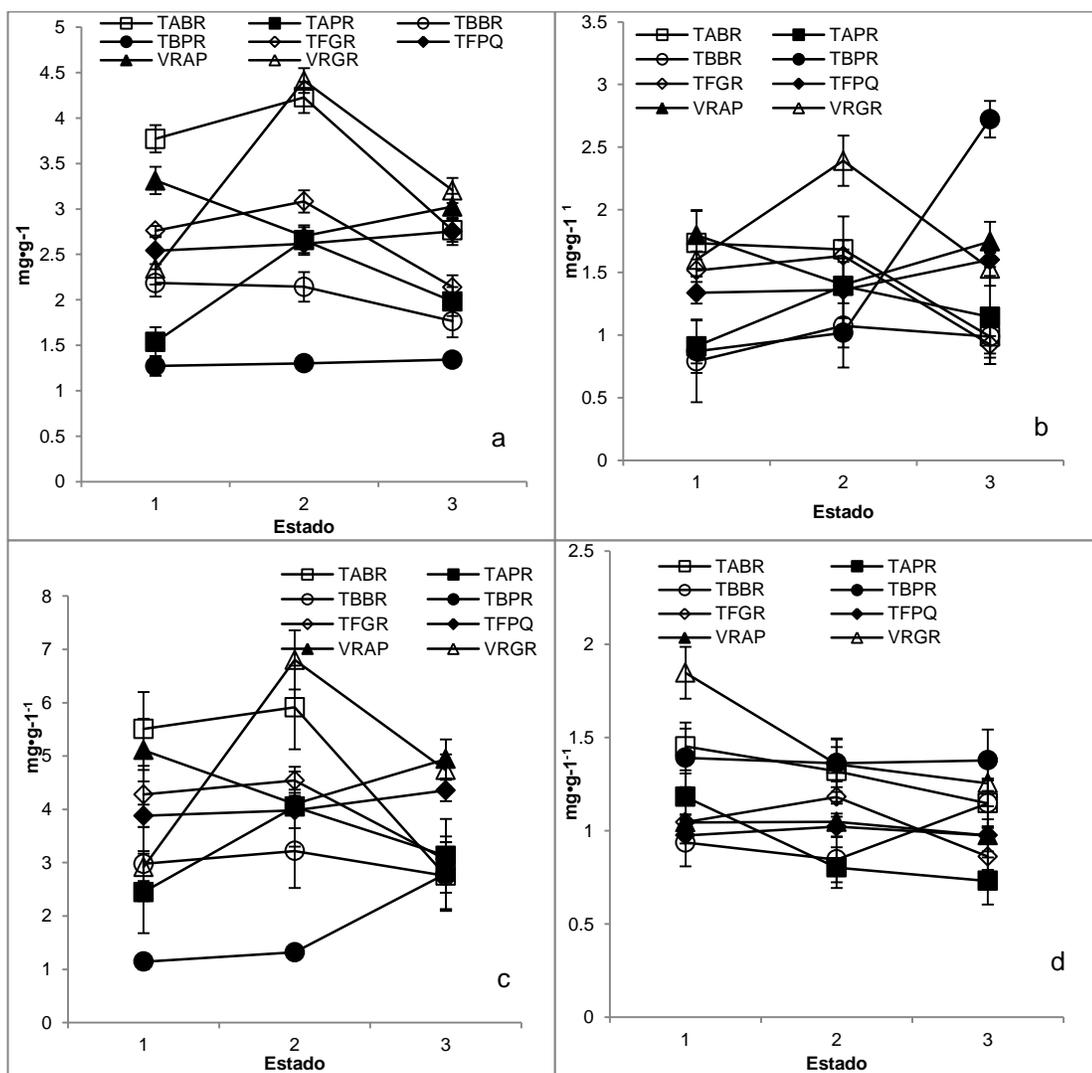


Figura 3-17: Contenido de Clorofila a ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ peso seco) (a), Clorofila b ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) (b), Clorofila (a+b) ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) (c) y Carotenoides totales ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) (d) en hojas de *E. stipitata* en tres estados de desarrollo en cuatro unidades de paisaje. Terraza alta (TA), Terraza baja (TB) en Caquetá y, Tierra

firme (TF) y Vega del río (VR) en Guaviare. Los morfotipos corresponden a Brasileiro (BR), Peruano (PR), Grande (GR), Pequeño (AP) y Aperado (AP). N=10

En términos generales, los resultados obtenidos en la determinación de clorofilas y carotenoides arrojaron resultados congruentes con los obtenidos en las otras determinaciones bioquímicas. En Guaviare los valores más altos se obtuvieron en vega del río y tierra firme, donde el morfotipo grande mostró valores mayores en vega del río, en tanto que el morfotipo aperado en VR presentó los menores valores entre los morfotipos allí presentes (**Figura 3-17**)

La concentración de Chl b es afectada directamente por la luminosidad a la que está expuesta la planta, siendo menor cuando la luminosidad es más alta (Hernández y Barrera, 2009), lo que explicaría el por qué los valores de Chl b y Chl (a+b) son más bajos en TF y TA. Sin embargo, la luminosidad no afecta los valores de Chl a, lo cual se evidencia en los resultados. Es probable que esta diferencia se deba principalmente a una menor disponibilidad de Nitrógeno en los suelos de TF y TA, puesto que el Nitrógeno es un elemento estructural de las moléculas de proteína y clorofila, y por lo tanto afecte la formación de cloroplastos y la acumulación de clorofilas en ellos (Bojović y Marković, 2009).

El análisis de varianza (**Tabla 3-8**) muestra diferencias altamente significativas a nivel de morfositios y de estados de desarrollo de frutos en los contenidos de clorofila a, b y carotenoides de las hojas fuente asociadas a cada estado.

Tabla 3-8: Análisis de varianza para los contenidos de clorofilas en hojas de morfotipos de *E. stipitata*.

Variable	Morfositio	Estado	Interacción 1
	(MF)	(E)	(E x MF)
	(gl=7)	(gl=2)	(gl=14)

Chla	6,83**	15,51**	4,62**
Chlb	0,79**	2,80 ^{ns}	2,66**
Chl (a+b)	3,72**	8,99*	3,76**
C (c+d)	6,77**	12,39**	4,79**

Nota: Los datos de la tabla son el valor de *F*, gl para el error = 156; **P*<0,05, ** *P*<0,01, ^{ns} No Significativo.

Considerando que hay variación en la radiación solar recibida por las plantas en los sitios es de esperarse que el contenido de carotenoides varíe entre unidades fisiográficas (**Figura 3-17**), puesto que estos actúan en la protección de los fotosistemas contra la formación de especies reactivas de oxígeno cuando hay exceso de energía en el sistema.

Estos resultados permiten mencionar que la manera en que las plantas se adaptan a suelos con baja oferta en nutrientes y mayor exposición a radiación solar es disminuyendo su proporción de pigmentos fotosintéticos, captando menos energía.

Conclusiones

El régimen climático de todas las unidades fisiográficas en estudio fue monomodal con un período húmedo que varía entre los meses de marzo y agosto. Solamente enero y febrero se consideran como meses secos, ya que estuvo por debajo de los <100 mm que la literatura considera como el valor que se puede tomar como referencia para determinar si un mes es o no considerado como seco.

Se presenta una estacionalidad marcada en todas las fisiografías, un período seco entre noviembre, diciembre, enero y febrero, y un período lluvioso durante el resto del año (siendo los meses más lluviosos mayo, junio y julio). En la temporada de finalización del período lluvioso y mayor brillo solar comienza el aumento del

número de morfotipos en floración, y entre la transición del período seco y el período lluvioso se presenta el mayor pico de fructificación.

El análisis de la fenología por morfotipo mostró que cada uno presenta patrones particulares, que no necesariamente coinciden con el patrón general observado. Asimismo, se observó, que cada morfotipo presenta un patrón propio. En este sentido los factores climáticos que más afectan los eventos fenológicos son el brillo solar y la temperatura, aunque la precipitación también muestra efectos individuales importantes en la distribución de los patrones fenológicos en la unidad fisiográfica de tierra firme en Guaviare.

El comportamiento de los mismos morfotipos bajo las condiciones evaluadas en especial en TA y TB indican los niveles de adaptación que posee cada uno para funcionar de manera que suplan la demanda de fotoasimilados que se origina durante el desarrollo del fruto. El registro de A, gs y E del morfotipo grande en Guaviare y el morfotipo brasilero en Caquetá entre los sitios evaluados muestra cambios mayores que los que se producen en los otros morfotipos, y al compararlos se encuentra que el morfotipo brasilero ajusta más eficientemente sus procesos fisiológicos en un rango más amplio de condiciones ambientales cambiantes que el morfotipo grande.

Cada morfotipo evaluado presenta unas características propias que le otorgan una capacidad específica de respuesta a las condiciones del medio. Se encontró que los morfotipos pequeño y aperado resultan ser más eficientes en términos fisiológicos (A y EUA) que el morfotipo grande bajo las dos condiciones de cultivo estudiadas en Guaviare en unidades de TF y VR, mientras que el comportamiento del contenido de Chla en los dos lugares da indicios de la diferencia en la disponibilidad de N en los suelos.

El análisis de azúcares y ácidos orgánicos de los morfotipos de *E. stipitata* durante su desarrollo presentaron diferencias marcadas entre cada uno de ellos. Además se encontraron diferencias entre un mismo morfotipo cultivado en diferentes ambientes de cultivo.

Por su parte, se encontraron niveles siempre descendentes de ácido málico, que indiferentemente del caso evaluado permanece durante toda la maduración como el ácido predominante en la fruta. Los ácidos orgánicos se ven fuertemente influenciados por la localidad dado el estrés por déficit hídrico que se produce en la etapa de desarrollo de los frutos y que es diferencial para cada unidad a fisiográfica.

Vega del río y Terraza baja proporcionan las condiciones más adecuadas para el desarrollo del cultivo de *E. stipitata* en la región, donde el azúcar predominante en la especie, a lo largo de los estados de crecimiento, es la fructosa y el contenido de sacarosa en hoja muestra un comportamiento inverso al de la sacarosa en fruto.

En *E. stipitata* los ácidos orgánicos son una parte importante de su peso seco, aumentan a lo largo de su desarrollo, y lo expresan en el sabor intensamente ácido que tiene. De otra parte, los ácidos de menor cuantía como el succínico o el cítrico tienen una tendencia ascendente probablemente derivada de un limitado consumo en los ciclos de oxidación correspondientes a los procesos de respiración y fotosíntesis de la fruta dentro de su metabolismo primario.

Adicionalmente, se encontró que éstos mismos ácidos muestran diferencias causadas por interacciones localidad – morfotipo, al observar las interacciones del análisis de varianza, lo cual confirma lo planteado por otros autores sobre la influencia que tienen las diferencias entre cultivares y especies en los parámetros de acumulación de ácidos orgánicos.

Se encontró además que los azúcares experimentan un aumento constante durante el período de maduración de *E. stipitata*, relacionable con la hidrólisis de carbohidratos presentes en la fruta, lo cual se da previo a su utilización como compuestos de reserva en los ciclos oxidativos de ésta.

Se encuentra, paralelamente que los valores de sacarosa en los tres morfotipos evaluados son ascendentes, a diferencia de los monosacáridos fructosa y glucosa, cuyo comportamiento es hiperbólico mostrando un mínimo hacia el estado 2 de desarrollo. Sin embargo, es importante aclarar que el contenido de cada uno de los azúcares mayoritarios analizados tiene un comportamiento en el tiempo característico de cada morfotipo; lo cual seguramente se deriva en cambios en la palatabilidad y dulzura de cada uno de ellos.

Los factores climáticos que más afectan la calidad del fruto son la Humedad relativa y el consecuente efecto del DPV y las diferencias de temperatura entre el día y la noche, en especial las altas temperaturas que incrementan los contenidos de azúcar del fruto, en tanto que el aumento en la humedad relativa incrementa la acidez del fruto.

Los resultados de la relación fuente demanda entre morfotipos indican que la potencia de fuente basado en las tendencias a lo largo del desarrollo del fruto se pueden interpretar como el momento en el cual la maquinaria fotosintética es más eficiente en este proceso metabólico (generalmente estado 2 para todos los morfotipos y localidades) y también donde las redes vasculares fueron más eficientes en la carga floemática de azúcares como lo explica Wardlaw (1990).

Por otro lado, la potencia de demanda o habilidad de los frutos para obtener asimilados puede estar relacionada con la etapa de rápida división y expansión celular de los mismos (estados 1 y 2) en este período del ciclo de cultivo, que se refleja en una fase lineal de acumulación de materia seca. Este proceso implica

una mayor descarga floemática de fotoasimilados en el tejido vertedero y por ende una mayor fuerza como tejidos “demandantes” de carbohidratos y otras sustancias orgánicas cuya acumulación tiene lugar en los frutos.

Literatura citada

AGUIAR J. Araça-boi (*Eugenia stipitata* Mc. Vaugh): aspectos e dados preliminares sobre a sua composição química. *Acta Amazónica* **1983** 13. 5 (6): 953-954.

BARRERA J, HERNÁNDEZ M, GALVIS J, ACOSTA J. Prefactibilidad técnico-económica de arazá (*Eugenia stipitata* McVaugh) y copoazú (*Theobroma grandiflorum* Will ex Spreng), en la zona de colonización de San José del Guaviare. 1995. *Amazonia Colombiana Rev Colombia Amazonica*. **1995**. Vol 8. (1): 141-164.

BARRERA J., HERNANDEZ M- S., GARCIA A., VARGAS G., CAICEDO D., MARTINEZ O., MELGAREJO L M., FERNANDEZ TRUJILLO J. P. Maximum leaf photosynthetic light response for Arazá (*Eugenia stipitata* McVaugh) plants growing in four environments of Southern Colombian Amazonian. *Acta Horticulturae* **2012**. No 928. Ed ISHS. p 187-192.

BARRERA J.A. HERNANDEZ M.S. MELGAREJO L.M. Estudio ecofisiológicos en la Amazonia Colombiana. 1. Arazá. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi. **2011**. Bogotá. Colombia. ISBN 1-978-958-8317-67-0. 104 p.

BARRERA, J. A.; HERNÁNDEZ, M. S.; MELGAREJO, L. M.; MARTINEZ, O.; FERNANDEZ-TRUJILLO, J. P. Physiological behavior and quality traits during fruit growth and ripening of four Amazonic hot pepper accessions. *Journal of the Science of food and agriculture*. **2008**. 88:847-857.

BARRY, C. S. Factors influencing the ripening and quality of fleshy fruits. In: L. Ostergaard, Annual Plant Reviews Fruit Development and Seed Dispersal, **2009**. Vol 38 p. 296-325. Wiley-Blackwell.

BIELORAI, H., The effect of partial wetting of the root zone on yield and water use efficiency in drip and sprinkler mature grape fruit grove. *Irrig. Sci.* **1982** 3, 89–100.

BOJOVIĆ B, MARKOVIĆ A. Correlation between nitrogen and chlorophyll content in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Kragujevac J. Sci.* **2009**. 31:69-74.

CARRILLO M, HERNÁNDEZ M, BARRERA J, FERNÁNDEZ-TRUJILLO J, MARTÍNEZ O. Benefits of treating arazá fruit (*Eugenia stipitata*) with 1-MCP on a commercial scale in the Colombian amazonic region. *LWT-Food Science and Technology*. **2011**. Vol 4 (1): 250-255.

CHONG PUA, E.; DAVID, M. R., Plant developmental biology - biotechnological perspectives. New York, **2010**; Vol. 1

CLELAND E; CHUINE I; MENZEL A; MOONEY H.A & SCHWARTZ M.D. Shifting plant phenology in response to global change. *TRENDS in Ecology and Evolution* **2007**. 22:357-364.

COOMBE, B. G. The development of fleshy fruits. *Annual Reviews of Plant Physiology*, **1976**. 27, 507-528 p.

DWELLE, R. Source/Sink Relationships during tuber growth. *American Journal of Potato Research* **1990**.67 (12):829-833 p.

FALCÃO M, CHAVEZ W, FERREIRA S, CLEMENT C, BARROS M, BRITO J, SANTOS T. Aspectos fenológicos ecológicos do "araçá-boi" (*Eugenia stipitata* Mac Vaugh) na Amazônia Central. I. Plantas juvenis. *Acta Amazon.* **1988**. 18: 27-38 p.

FENNEMA, F. Food chemistry. Tercera edición. Marcel Dekker Inc. New York. **2000**. .978 - 984.

FERNANDEZ- TRUJILLO, J. P., HERNANDEZ M. S., CARRILLO M., BARRERA J. Arazá (*Eugenia stipitata* Mc Vaugh). In: Postharvest biology and technology of tropical and subtropical fruits.. Vol 2: Acai to citrus. Edited by Elhadi M. Yahai. UK. **2011**. p. 98-112.

FERUS, P. & M. ARKOSIOVÁ.. Variability of chlorophyll content under fluctuating environment. *Acta fytotechnica et zootechnica* **2001**. 4:123-125.

FLEANCU M. Correlations among Some Physiological Processes in Apple Fruit During Growing and Maturation Processes *International Journal Of Agriculture & Biology*. **2007**. 9. No 4. p <http://www.fspublishers.org>. 613–616

FOURNIER, L.A. & C. CHARPANTIER. El tamaño de la muestra y la frecuencia de observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. *Turrialba* **1974**. 25: 45-48.

FOURNIER, L.A. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* **1974**. 24:422-423.

FOYER, C. AND M. PAUL. Source-Sink Relationships. In: Encyclopedia of Life Sciences. Nature Publishing Group, **2001**.United Kingdom. p. 11

FUJII J, KENNEDY R. Seasonal Changes in the Photosynthetic Rate in Apple Trees - A comparison between fruiting and non fruiting trees. *Plant Physiol*. **1985**. 78: 519-524 p.

GARCIA, D., B. F. CHAO, J. DEL RIO, I. VIGO, AND J. GARCIA LA FUENTE On the steric and mass-induced contributions to the annual sea level variations in the Mediterranean Sea, *J. Geophys. Res.*, 111, **2006**. C09030, doi:10.1029/2005JC002956

GLEW, R. H.; AYAZ, F. A.; SANZ, C.; VANDERJAGT, D. J.; HUANG, H. S.; CHUANG, L. T.; STRNAD, M., Changes in sugars, organic acids and amino acids

in medlar (*Mespilus germanica* L.) during fruit development and maturation. *Food Chemistry* **2003**, 83 (3), 363-369.

GÓMEZ-ROMERO, M.; SEGURA-CARRETERO, A.; FERNÁNDEZ-GUTIÉRREZ, A., Metabolite profiling and quantification of phenolic compounds in methanol extracts of tomato fruit. *Phytochemistry* **2010**, 71 (16), 1848-1864

HERNÁNDEZ M, BARRERA J, CARRILLO M. FERNÁNDEZ-TRUJILLO, J.P. Arazá. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas- Sinchi. **2006**. Bogotá. Colombia ISBN 9588317-08-3. 144 p.

HERNÁNDEZ M, BARRERA J. Frutas amazónicas competitividad e innovación. Instituto amazónico de investigaciones científicas – SINCHI – Ministerio de Ambiente, vivienda y desarrollo territorial. **2009**. Bogota Colombia ISBN 9789588317-45-8. 99 p.-

HERNÁNDEZ M, MARTÍNEZ O, FERNÁNDEZ-TRUJILLO J. Behavior of arazá (*Eugenia stipitata* Mc Vaugh) fruit quality traits during growth, development and ripening. *Scientia horticultrae*. **2007**. 111: 220-227.

HERNÁNDEZ, M. S. Y J. A. BARRERA. Bases técnicas para el aprovechamiento Agroindustrial de especies nativas de la Amazonia. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas 'SINCHI'. Bogotá, **2004**. Colombia. 68 p.

HERNÁNDEZ, M.S., BARRERA, J., FERNÁNDEZ-TRUJILLO, J.P., CARRILLO, M.P., BARDALES, X.L. Manual de manejo de cosecha y postcosecha de frutos de arazá (*Eugenia stipitata* Mc. Vaugh) en la Amazonia colombiana. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. **2007**. Bogotá, Colombia. ISBN 958-8317-11-3. 64 p.

HO L.C. Fruit growth and sink strength. En: Marshall C, Grace J. Fruit and seed production aspects of development, environmental physiology and ecology. Cambridge: Cambridge University. Pres. **1992**. p. 101-117.

HOCKEMA, B.R., ETEXEBERRIA, E., Metabolic contributors to drought-enhanced accumulation of sugars and acids in oranges. *J. Am. Soc. Hortic.* **2001**. Sci. 126, 599–605.

IDEAM, IGAC, IAvH, Invemar, I. Sinchi e IIAP. Ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia. **2007**. Bogotá D. C.: Imprenta Nacional de Colombia.

INSTITUTO AMAZÓNICO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS – Sinchi. Balance anual sobre el estado de los ecosistemas y el ambiente de la Amazonia colombiana **2007**. Bogotá: Instituto Sinchi.

KURIYAMA, T., SHIMOOSAKO, M., YOSHIDA, M., SHIRAIISHI, S. The effect of soil moisture on the fruit quality of Satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc). *Proc. Int. Soc. Citricult.* **1981**. 2, 524–527.

LALONDE S, WIPF D, FROMMER W. Transport mechanisms for organic forms of carbon and nitrogen between source and sink. *Annu. Rev. Plant Biol.* **2004**. 55: 341–372.

LAMBERS H, PONS T, CHAPIN F. Plant physiological ecology. 2008. 2 ed. New York: Springer.

LEONARDI C. GUICHARD S, BERTIN N. High vapour pressure deficit influences growth, transpiration and quality of tomato fruits. *Scientia Horticulturae* **2000**. 84. p. 285-296

LICHTENTHALER, H., A. AČ, M. MAREK, J. KALINA & O. URBAN. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiology and Biochemistry* **2007**. 45:577-588.

MATEOS-NARANJO, E., S. REDONDO-GÓMEZ, J. CAMBROLLÉ & E. FIGUEROA. Growth and photosynthetic responses to copper stress of an invasive cord grass, *Spartina densiflora*. *Marine Environmental Research* **2008**. 66:459-465.

MERCADO SILVA, E.; BENITO- BAUTISTA, P.; GARCÍA-VELAZCO, M. A. Fruit development, harvest index and ripening changes of guavas produced in central Mexico. *Postharvest biology and technology*. **1998** 13: 143-150.

MORELLATO, L.P.C., D.C. TALORA, A TAKAHASI, C.C. BENCKE, E.C. ROMERA & V.B. ZIPPARRO. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica* **2000**. 32: 811-823

MORETTI CL, MATTOS LM, CALBO AG, SARGENT SA. Climate changes and potential impacts on postharvest quality of fruit and vegetable crops, a review. *Food Research International* **2010**. 43 1824–1832

OCHOA-GAONA S. DOMINGUEZ-VAZQUEZ G. Distribución y fenología de la flora leñosa de Chajul, selva Lacandoana, Chiapas, México. *Brenesia* **2000**. 54:1-24.

ORJUELA N, BARRERA J, MELGAREJO L, HERNÁNDEZ M, CAICEDO D. Variación de algunos parámetros morfológicos y bioquímicos en plántulas de arazá (*E. stipitata*). *Revista de la Asociación Colombiana De Ciencias Biológicas*. **2009**. 21: 222.

PATRICK, J.W. AND C.E. OFFLER. Post-sieve element transport of photo assimilates in sink regions. *Journal of Experimental Botany* **1996**. 47 (Special Issue): 1165-1177.

PATRICK, J.W. Phloem unloading: sieve element unloading and post-sieve element transport. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. **1997**. 48: 191-222.

PEÑA A, GONZÁLEZ M, HERNÁNDEZ M, NOVOA C, QUICAZÁN M, FERNÁNDEZ-TRUJILLO J. P. Evaluación del comportamiento del fruto de arazá (*Eugenia stipitata* McVaugh) en las operaciones de acondicionamiento húmedo poscosecha. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*. **2007**. 1 (2): 182-188.

PEREZ-PEREZ, J.G., ROBLES, J.M., BOTIA, and P. Influence of deficit irrigation in phase III of fruit growth on fruit quality in “lane late” sweet orange. *Agric. Water Management*. **2009**. 96, 969–979

PINHEIRO, H., J. SILVA, L. ENDRES, V. FERREIRA, C. CAMARA, F. CABRAL, J. OLIVEIRA, L. TORRES, J. DOS SANTOS & B. DOS SANTOS. Leaf gas exchange, chloroplastic pigments and dry matter accumulation in castor vean (*Ricinus communis* L.) seedlings subjected to salt stress conditions. *Industrial crops & products* **2008**. 27:385-392

ROITSCH, T.. Source-sink regulation by sugar and stress. *Current Opinion in Plant Biology* **1999**. 2 (3): 198-206.

SANTOS CASTELLANOS M., SEGURA ABRIL M., Y NÚNTEZ LÓPEZ C. E. Análisis de Crecimiento y Relación Fuente-Demanda de Cuatro Variedades de Papa (*Solanum tuberosum* L.) en el Municipio de Zipaquirá (Cundinamarca, Colombia) *Rev.Fac.Nal.Agr.Medellín* **2010**. 63(1): 5253-5266.

SOLARTE M, INSUSATY O, MELGAREJO L. Calendario fenológico de la guayaba en la hoya del río Suárez. En: Desarrollo de productos funcionales promisorios a partir de la guayaba (*Psidium guajava* L.) para el fortalecimiento de la cadena productiva. **2010**. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia; p. 61-71.

SOLARTE M, PÉREZ L, MELGAREJO L. Ecofisiología vegetal. En: Melgarejo L. Experimentos en fisiología vegetal. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. **2010**. p. 141-143.

SWEETMAN, C., DELUC, L. G., CRAMER, G. R., FORD, C. M., SOOLE, K. L. Regulation of malate metabolism in grape berry and other developing fruits. *Phytochemistry*: **2009**. 1329-1344

TANG, M.; BIE, Z.-L.; WU, M.-Z.; YI, H.-P.; FENG, J.-X., Changes in organic acids and acid metabolism enzymes in melon fruit during development. *Scientia Horticulturae* **2010**, 123 (3), 360-365.

TURGEON R. AND MEDVILLE R. Phloem Loading. A Reevaluation of the Relationship between Plasmodesmatal Frequencies and Loading Strategies. *Plant Physiology*, **2004**. Vol. 136, p. 3795–3803

USENIK, V.; FABRIC, J.; STAMPAR, F., Sugars, organic acids, phenolic composition and antioxidant activity of sweet cherry (*Prunus avium* L.). *Food Chemistry* **2008**, 107 (1), 185-192.

VARGAS G, ARGUELLES J. Clasificación y caracterización morfoagronómica del germoplasma de cinco especies frutales amazónicas. Cartilla técnica. Instituto amazónico de investigaciones científicas - SINCHI. **2000**. San José del Guaviare. 60 p.

VÍLCHEZ, B. & O. ROCHA. Fenología y biología reproductiva del nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica, América Central. *Kurú: Rev. For.* **2004**. 1: 1-14.

WANG F, SANZ A, BRENNER M, SMITH A. Sucrose Synthase, Starch Accumulation, and Tomato Fruit Sink Strength. *Plant Physiol.* **1993**; 101: 321-327.

WARDLAW I. The control of carbon partitioning in plants. *New phytol.* **1990**; 116: 341-381.

WRIGHT, S.J. & C.P. VAN SCHAİK. Light and the phenology of tropical trees. *Am. Nat.* **1994**. 143: 192-199.

YAKUSHIJI, H., MORINAGA, K., NONAMI, H. Sugar accumulation and partitioning in Satsuma mandarin tree tissues and fruit in response to drought stress. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* **1998** 123, 719–726.

ZAPATA J., QUINTERO L., VARGAS G., BARRERA J. Identificación y caracterización de morfotipos de arazá (*Eugenia stipitata* Mc Vaugh) en fincas de productores de la Amazonia Norte Colombiana. En: Estudios ecofisiológicos en la Amazonia Colombiana. Arazá. **2011**. Ed I. Sinchi. p. 85-120.

4. Conclusiones finales

El enfoque de los factores que definen y limitan la productividad biológica y de las plantas no debe interpretarse como elementos aislados del ecosistema, dada las características propias que él mismo impone, y la gran variabilidad en el efecto de, por ejemplo los niveles de luz que llega al dosel de la planta o el agua disponible, que inciden sobre el resto de las variables ecológicas propias del microclima que rodea la planta. Es así que, regímenes de luz contrastantes, tanto en exceso como deficientes de irradiancia afectan las características de acomodo mostrada por la planta especialmente cuando se siembra bajo altos niveles de luz, pero ello no garantiza la resistencia al estrés que esto provoca, sobre todo si los suelos no presentan la fertilidad adecuada. Las condiciones ecológicas imperantes en el agroecosistema, en interacción con las fases fenológicas del cultivo, provocan respuestas de aclimatación y a largo de plazo de adaptación de la planta, que en dependencia de la incidencia de factores definen y/o limitan la bioproductividad

En la **Figura 4-1** se intenta esquematizar los principales factores procesos y sus interacciones que influyen en la dinámica de respuesta de la plantas al ambiente. El eje principal del diagrama está conformado por los principales determinantes ambientales y las respuestas fisiológicas de las plantas de *E. stipitata*. Del eje principal donde se ubica el clima y la unidad fisiográfica como factores determinantes, hacia abajo se presentan los principales mecanismos que contribuyen a mantener un balance hídrico favorable entre los que se relacionan la precipitación, el brillo solar, el gradiente de temperatura día/noche, la humedad relativa, el DPV y la disponibilidad de agua en el suelo y que tienen que ver con algunas de las consecuencias para la ganancia de carbono. Así mismo del eje central hacia arriba se exponen las principales características morfofuncionales relacionadas con el patrón de respuesta fisiológica al déficit hídrico así como los principales eventos afectados por este déficit que caracterizan la ecología

reproductiva de esta especie entre los cuales se destacan la fenología en general, la respuesta fisiológica del intercambio de gases a nivel de hoja y la relación fuente /demanda.

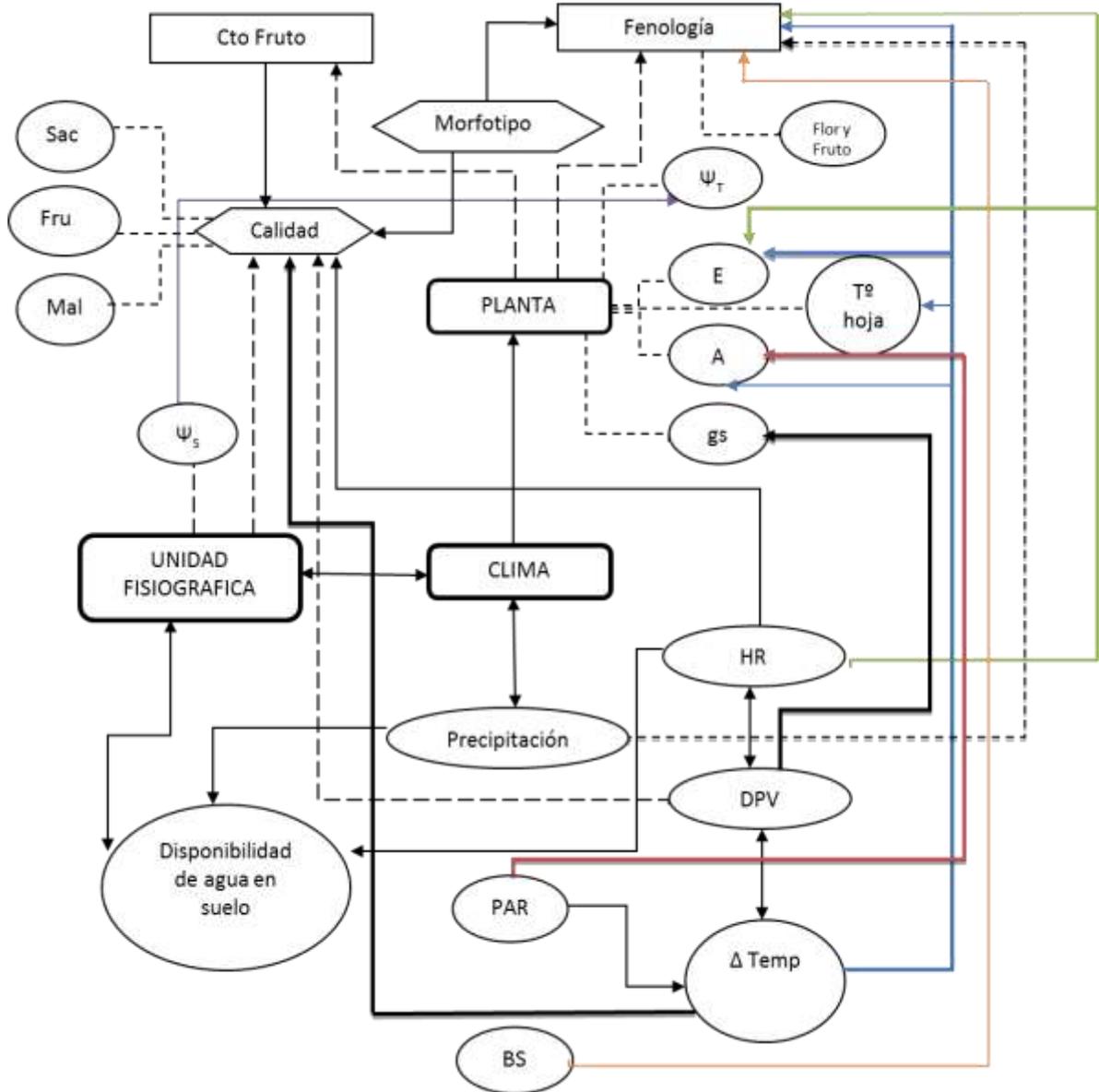


Figura 4-1. Esquemización de los principales factores y procesos ecofisiológicos. Tasa de Asimilación neta (A), Transpiración (E), Conductancia estomática (gs), Temperatura de la hoja (T° hoja), potencial hídrico del tallo (Ψ_T), potencial hídrico del suelo (Ψ_s), Sacarosa (Sac), Fructosa (Fru) y Acido Málico (Mal) que intervienen en la respuesta de las plantas de *E. stipitata* a los

principales factores que influyen en el medio ambiente amazónico (Humedad Relativa (HR), Radiación fotosintética activa (PAR), gradiente de Temperatura día/noche (Δ Temp), Déficit de presión de vapor (DPV), Brillo solar (BS)).

El esquema muestra conectores en línea continua de diferente tonalidad que esquematizan efectos directos y líneas discontinuas también de diferente tonalidad que muestran efectos indirectos. El grosor de línea significa el nivel de afectación que tiene el parámetro ambiental sobre la respuesta fisiológica y reproductiva de la planta, a mayor grosor mayor efecto. Los colores se usan para diferenciar claramente entre cuáles procesos fisiológicos y factores ambientales hay principalmente esa relación.

Se plantean cuatro variables de importancia: Radiación Fotosintética Activa (PAR) gradiente de Temperatura día/noche (Δ Temp), Humedad relativa (HR) y consecuentemente el Déficit de presión de Vapor (DPV) y precipitación, tomando como punto central la interacción entre la planta, el clima y la unidad fisiográfica con sus ejes respectivos de variación.

Tomando uno de los puntos centrales, las plantas, encontramos que intensidades de luz mayores a $1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ pueden generar efectos fotoinhibitorios en algunas unidades fisiográficas y problemas de déficit hídrico que aunado a mayores diferencias en el DPV puede producir potenciales hídricos muy negativos, cierres estomáticos y en consecuencia menores tasas de asimilación de CO_2 . Con las altas radiaciones se debe considerar el aumento de la temperatura foliar lo que implica manejar mejor la disponibilidad de recursos como agua y nutrientes para reducir la fotoinhibición. Como se aprecia es un ambiente micro climático complejo de varias variables que interactúan.

Analizando en detalle por épocas, se puede inferir que la marcada estacionalidad de la estación seca en la región puede ser considerada como una de las mayores

limitaciones para el óptimo desempeño de la especie en concordancia con los gradientes fisiográficos en los cuales se desarrolla, debido a los efectos negativos que sobre el desempeño fisiológico de los arbustos se pudieron observar.

La respuesta fisiológica de *E. stipitata* a niveles de radiación solar está determinada por una serie de mecanismos fisiológicos que denotan patrones de aclimatación a los niveles extremos de irradiancia. Esta respuesta al mismo tiempo depende de las propias características del cultivo entre las que desempeña un importante papel la fenología del mismo en referencia a la brotación foliar analizada, así como aquellas características morfofisiológicas de la planta (Roças *et al.*, 1997), como son la disposición y estructura del dosel (Índice de Área Foliar (IAF) y fracción de radiación interceptada (fPARi) por su importancia en la interceptación de la luz solar.

Los resultados muestran que las variables del intercambio gaseoso se ven muy influenciadas por el ambiente (líneas gruesas de diferente tonalidad) siendo más afectados la tasa de fotosíntesis (A), la tasa de transpiración (E) y la Conductancia estomática (gs) por variables ambientales como son el DPV y la intensidad de la PAR.

El análisis de la fenología por morfotipo, muestra que cada uno presenta patrones fenológicos particulares, que no coinciden con un patrón general, afectado principalmente por la precipitación y la temperatura. Los factores climáticos que más afectan la calidad del fruto son la Humedad relativa (HR) y en consecuencia el efecto del DPV y las diferencias de temperatura entre el día y la noche.

Las principales modificaciones observadas se centran en la partición de la biomasa y el comportamiento del follaje en especial en la producción de los tejidos como determinantes para, la absorción del agua, el balance de carbono a nivel de las relaciones fuente/vertedero y la intercepción de la luz (Walters y Reich 1999;

Lusk y Piper 2007). Este último desempeña un rol fundamental en la tolerancia de las plantas al exceso de luz (Lusk 2004), donde la aclimatación a las diferentes condiciones ambientales es determinante. Los cambios en la disponibilidad de luz y humedad del suelo pueden conducir a diferencias en las características fotosintéticas (Lusk & del Pozo 2002; Martínez Pastur *et al.*, 2007) y en consecuencia afectar sensiblemente el desarrollo reproductivo y fenológico de las plantas (Tognetti *et al.*, 1998; Lencinas *et al.*, 2007).

A través del estudio ecofisiológico de esta especie se dilucidaron un conjunto de estrategias funcionales que ayudan a explicar la plasticidad fenotípica y el éxito al establecimiento de esta y otras especies en los ambientes de la región. Mejorar el entendimiento sobre la interacción del microclima y la Ecofisiología de los árboles, en especial en cuanto a la humedad del suelo y luz disponibles, permite generar prácticas silvícolas viables y útiles para su manejo (Aussenac 2000). Cabe destacar que los cambios en las variables morfológicas y ecofisiológicas observadas en los arbustos de *E. stipitata* a lo largo de gradientes fisiográficos que a su vez determinan gradientes hídricos y lumínicos tienen una importancia enorme para la definición de nuevas estrategias de manejo forestal en la región (Martínez Pastur *et al.* 2009).

En tal sentido se puede afirmar que las variables evaluadas en este estudio de manera particular, responden al efecto ambiental y se pueden clasificar en dos tipos, aquellas cuyas variaciones están relacionadas con el desempeño fisiológico del cultivo como son la Tasa de Asimilación neta (A), la transpiración (E) y la conductancia estomática (gs), y en segundo lugar las que responden a los cambios en la radiación solar, la humedad relativa y los gradientes de temperatura que afectan la fenología (Floración y fructificación) y el desarrollo reproductivo de la especie (relaciones fuente/demanda).

Entre éstas últimas se destacan los eventos fenológicos de Floración y Fructificación y algunos aspectos ligados a la calidad del fruto. Los resultados encontrados demostraron que estos últimos indicadores denotan atributos de acomodo a los cambios en la luz disponible en el dosel y la disponibilidad de agua en el suelo acorde al gradiente fisiográfico que se evaluó.

Un aspecto importante a tener en cuenta en la respuesta que *E. stipitata* muestra a los ambientes amazónicos tiene que ver con las estrategias contrastantes, especialmente durante la etapa reproductiva que coincide con la transición entre las épocas seca y húmeda de la región. Por una parte la de morfotipos como el aperado del Guaviare y/o tipo peruano del Caquetá que en temporada seca presentan menor sensibilidad al déficit hídrico reflejado en un ajuste transpiratorio y en la tasa de asimilación neta, cambios en el potencial hídrico y la implementación de mecanismos de fotoprotección, es decir muestran una estrategia de uso rápido del agua disponible y expresa respuestas fenológicas asociadas a un mejor índice de eventos reproductivos lo cual es evidencia de una mayor plasticidad, lo que les imprime gran capacidad de respuesta a los cambios ambientales.

Por el contrario los morfotipos como el pequeño y el grande en Tierra firme en Guaviare que en temporada seca presentan una alta sensibilidad al déficit hídrico reflejado en un desempeño fotosintético mucho menor que se expresa en reducciones importantes en la tasa de asimilación neta y mínima recuperación de la eficiencia cuántica, es consistente con patrones fenológicos muy estacionales y por ende exhiben estrategias más conservadoras de uso del agua, lo que les imprime un carácter más adaptativo que plástico a las respuestas y ello se puede asociar a una mejor capacidad de tolerancia a la sequía pero con bajas tasas de productividad.

Ambas estrategias observadas y reportadas en otras especies (Li *et al.*, 2004, Zhang *et al.*, 2007) confirma la existencia de diferencias genéticas interespecíficas en el crecimiento, distribución de asimilados, eficiencia extrínseca en el uso del agua en condiciones de estrés por déficit hídrico y pueden ayudar a entender mejor las implicaciones que la variabilidad climática tendrá sobre la especie y otras en particular en el medio ambiente amazónico.

Es posible obtener interesantes conclusiones sobre el valor adaptativo de una baja o alta plasticidad (Valladares *et al.*, 2007), ya que la plasticidad de las plantas a factores como luz (Valladares *et al.*, 2003) y agua (Corcuera *et al.*, 2004) parece estar muy relacionada con su crecimiento, supervivencia y distribución. Estos mecanismos y estrategias descritos ayudan a explicar cómo la disponibilidad de agua o de luz aunque no genere cambios estructurales inmediatos si se expresan en respuestas fisiológicas que regulan el compromiso frente al crecimiento, la fenología y por ende la supervivencia y la productividad.

En el medio ambiente amazónico es necesario considerar que el manejo de los agroecosistemas debe tener en cuenta el ambiente original sobre el cual se desarrollan las especies a fin de aprovechar de manera más eficiente el buen desempeño que estas pueden tener y garantizar así la productividad y el beneficio que se espera de los recursos de la biodiversidad.

Literatura citada

AUSSENAC, G. Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silvicultura. *Ann. For. Sci.* **2000**. 57:287-301.

CORCUERA L, JJ CAMARERO & E GIL-PELEGRIN. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees, Structure and Function* **2004** 18: 83-92

LENCINAS, M V; G MARTÍNEZ PASTUR; A MORETTO; EGALLO & C BUSO.. Producción diferencial de biomasa en plántulas de *Nothofagus pumilio* bajo gradientes de luz y humedad del suelo. *Bosque*. **2007**. 28(3):241-248.

LI, J., CHRISTOPHEL, D.C., CONRAN, J.G. Y LI, H.-W. «Phylogenetic relationships within the 'core' Laureae (*Litsea complex*, Lauraceae) inferred from sequences of the chloroplast gene *matK* and nuclear ribosomal DNA ITS regions.». *Plant Systematics and Evolution* **2004**. 246. p. 19-34

LUSK, C H & A DEL POZO. Survival and growth of seedlings of 12 Chilean rainforest trees in two light environments: Gas exchange and biomass distribution correlates. *Aust. Ecol.* 2002. 27:173-182.

LUSK, C H & F PIPER. Seedling size influences relationships of shade tolerance with carbohydrate storage patterns in a temperate rainforest. *Funct. Ecol.* **2007**. 21:78-86.

LUSK, C H. Leaf area and growth of juvenile temperate evergreens in low light: species of contrasting shade tolerance change rank during ontogeny. *Funct. Ecol.* **2004**. 18:820-828.

MARTÍNEZ PASTUR, G; MV LENCINAS; JM CELLINI; P PERI & R SOLER ESTEBAN. Timber management with variable retention in *Nothofagus pumilio* forests of Southern Patagonia. *For. Ecol. Manage* **2009**. 258:436- 443.

MARTÍNEZ PASTUR, G; M V LENCINAS; P PERI & M ARENA. Photosynthetic plasticity of *Nothofagus pumilio* seedlings to light intensity and soil moisture. *For. Ecol. Manage.* **2007**. 243(2):274-282

RÔÇAS, G; CF BARROS & FR SCARANO. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. *Trees* **1997**. 11(8):469-473.

TOGNETTI, R; G MINOTTA; S PINZAUTI; M MICHELOZZI & M BORGHETTI. Acclimation to changing light conditions of long-term shade-grown beech (*Fagus sylvatica*) seedlings of different geographic origins. *Trees* **1998**. 12:326-333.

VALLADARES F, E GIANOLI & JM GÓMEZ Ecological limits to plant phenotypic plasticity. Tansley. Review. *New Phytologist* **2007**. 176: 749-763

VALLADARES F, L G HERNÁNDEZ, I DOBARRO, C. GARCÍA-PÉREZ, R SANZ & FI PUGNAIRE. The ratio of leaf to total photosynthetic area influences shade

survival and plastic response to light of green-stemmed leguminous shrubs seedlings. *Annals of Botany* **2003**. 91: 577-584.

WALTERS, M B & P B REICH. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: Do winter deciduous and broad leaved evergreen species differ?. *New Phytol.* **1999**. 143:143-154.

ZHANG S XIA J, ZHOU Z. ZHANG G. Photosynthesis responses to various soil moisture in leaves of *Wisteria sinensis* *Journal of Forestry Research*, **2007**. 18(3): 217-220

5. Productos académicos

- Barrera et al., 2010. Maximum leaf photosynthetic light response for Araza (*Eugenia stipitata* McVaugh) plants growing in four environments of Southern Colombian Amazonian. XXVIII Congreso Internacional de Ciencias Hortícolas ISHS Lisboa 2010. Poster and Abstracts Vol II (Symposia) P 767.
- Barrera et al., 2012 Maximum leaf photosynthetic light response for Araza (*Eugenia stipitata* McVaugh) plants growing in four environments of Southern Colombian Amazonian. 2012. Acta Horticulturae 928: 187-192
- Barrera et al., 2009. Efecto de deficiencias minerales y de la luz en Araza y Copoazu. En: Frutas Amazónicas Competitividad e Innovación. Ed Instituto Sinchi. Octubre de 2009. Pp 11-32
- Barrera et al., 2009. Interacciones planta-ambiente en modelos de producción con arazá y copoazu.. En: Frutas Amazónicas Competitividad e Innovación. Ed Instituto Sinchi. Octubre de 2009. Pp 35.60. ISBN 978-958-8317-45-8
- Barrera J. Hernandez, M.S. Melgarejo. L.M. 2011. Arazá. Estudios ecofisiológicos en la Amazonia Colombiana. Ed Instituto Sinchi.104 P. ISBN OBRA 978-958-8317-65-6. ISBN TOMO 1- 978-958-8317-67-0

Anexos A

ANALISIS ESTADISTICOS

Analysis of Variance Table for IAF

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	2.513	2.5134	2.77	0.0966
hora	2	24.081	12.0407	13.26	0.0000
Morfositi	7	53.140	7.5914	8.36	0.0000
Epoca*Morfositi	7	29.547	4.2210	4.65	0.0000
hora*Morfositi	14	65.851	4.7036	5.18	0.0000
Error	830	753.929	0.9083		
Total	861				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 2.3303 CV 40.90

Analysis of Variance Table for fPARi

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	0.3829	0.38288	27.02	0.0000
hora	2	0.3172	0.15860	11.19	0.0000
Morfositi	7	0.9197	0.13139	9.27	0.0000
Epoca*Morfositi	7	0.7944	0.11349	8.01	0.0000
hora*Morfositi	14	0.4815	0.03440	2.43	0.0024
Error	830	11.7627	0.01417		
Total	861				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 0.8194 CV 14.53

Analysis of Variance Table for tau

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	0.3417	0.34170	25.71	0.0000
hora	2	0.3092	0.15458	11.63	0.0000
Morfositi	7	0.8826	0.12609	9.49	0.0000
Epoca*Morfositi	7	0.7450	0.10643	8.01	0.0000
hora*Morfositi	14	0.4715	0.03368	2.53	0.0015
Error	830	11.0317	0.01329		
Total	861				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 0.1791 CV 64.39

Analysis of Variance Table for chl_a

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	0.01242	0.01242	1.13	0.2944
Morfositi	7	0.32605	0.04658	4.22	0.0012
Epoca*Morfositi	7	0.35290	0.05041	4.57	0.0006
Error	45	0.49666	0.01104		
Total	60				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 0.2758 CV 38.09

Analysis of Variance Table for chl_b

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	0.01236	0.01236	3.00	0.0904
Morfositi	7	0.13938	0.01991	4.83	0.0004
Epoca*Morfositi	7	0.06208	0.00887	2.15	0.0574

Anexos estadísticos

Error	45	0.18570	0.00413
Total	60		

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 0.1409 CV 45.61

Analysis of Variance Table for chlab

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	0.07675	0.07675	3.20	0.0805
Morfositi	7	0.80041	0.11434	4.76	0.0005
Epoca*Morfositi	7	0.69890	0.09984	4.16	0.0013
Error	45	1.08005	0.02400		
Total	60				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 0.4095 CV 37.83

Analysis of Variance Table for Carot

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	0.00795	0.00795	1.73	0.1955
Morfositi	7	0.03657	0.00522	1.13	0.3592
Epoca*Morfositi	7	0.08101	0.01157	2.51	0.0287
Error	45	0.20727	0.00461		
Total	60				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 0.1036 CV 65.51

Statistix 9.0

Means Fluorometro, 25/08/2012, 9:56:57

Analysis of Variance Table for etr

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	44.1	44.1	0.23	0.6344
Hora	3	35819.1	11939.7	61.38	0.0000
Morfositi	7	27271.6	3895.9	20.03	0.0000
Epoca*Morfositi	7	5656.3	808.0	4.15	0.0003
Hora*Morfositi	21	13323.0	634.4	3.26	0.0000
Epoca*Hora*Morfositi	24	10985.3	457.7	2.35	0.0007
Error	189	36765.7	194.5		
Total	252				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 28.567 CV 48.82

Analysis of Variance Table for npq

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	3.9153	3.91535	80.09	0.0000
Hora	3	4.8466	1.61554	33.05	0.0000
Morfositi	7	10.8292	1.54703	31.64	0.0000
Epoca*Morfositi	7	1.0990	0.15700	3.21	0.0031
Hora*Morfositi	21	4.0378	0.19228	3.93	0.0000
Epoca*Hora*Morfositi	24	3.8574	0.16072	3.29	0.0000
Error	189	9.2398	0.04889		
Total	252				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 0.6989 CV 31.64

Anexos estadísticos

Analysis of Variance Table for qp

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	16.2218	16.2218	154.10	0.0000
Hora	3	2.8519	0.9506	9.03	0.0000
Morfositi	7	17.1999	2.4571	23.34	0.0000
Epoca*Morfositi	7	22.2668	3.1810	30.22	0.0000
Hora*Morfositi	21	7.2172	0.3437	3.26	0.0000
Epoca*Hora*Morfositi	24	11.0589	0.4608	4.38	0.0000
Error	189	19.8959	0.1053		
Total	252				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 1.3587 CV 23.88

Analysis of Variance Table for qnp

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	2.35906	2.35906	248.63	0.0000
Hora	3	1.09385	0.36462	38.43	0.0000
Morfositi	7	3.61204	0.51601	54.38	0.0000
Epoca*Morfositi	7	1.27571	0.18224	19.21	0.0000
Hora*Morfositi	21	1.09444	0.05212	5.49	0.0000
Epoca*Hora*Morfositi	24	0.87584	0.03649	3.85	0.0000
Error	189	1.79330	0.00949		
Total	252				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 0.4929 CV 19.76

Analysis of Variance Table for psii

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	0.59668	0.59668	259.84	0.0000
Hora	3	1.15431	0.38477	167.56	0.0000
Morfositi	7	0.61535	0.08791	38.28	0.0000
Epoca*Morfositi	7	0.26443	0.03778	16.45	0.0000
Hora*Morfositi	21	0.30427	0.01449	6.31	0.0000
Epoca*Hora*Morfositi	24	0.46496	0.01937	8.44	0.0000
Error	189	0.43401	0.00230		
Total	252				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 0.6245 CV 7.67

Statistix 9.0

18/11/2012, 12:59:14

Analysis of Variance Table for Carot

Source	DF	SS	MS	F	P
Estado	2	2.7069	1.35343	6.77	0.0015
Morfositi	7	17.3238	2.47483	12.39	0.0000
Estado*Morfositi	14	13.3954	0.95681	4.79	0.0000
Error	156	31.1675	0.19979		
Total	179				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 1.1785 CV 37.93

Analysis of Variance Table for chla

Source	DF	SS	MS	F	P
Estado	2	12.989	6.4945	6.83	0.0014
Morfositi	7	103.292	14.7560	15.51	0.0000

Anexos estadísticos

Estado*Morfositi	14	61.578	4.3984	4.62	0.0000
Error	156	148.423	0.9514		
Total	179				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 2.3685 CV 41.18

Analysis of Variance Table for Chlab

Source	DF	SS	MS	F	P
Estado	2	17.048	8.5239	3.72	0.0265
Morfositi	7	144.258	20.6083	8.99	0.0000
Estado*Morfositi	14	120.586	8.6133	3.76	0.0000
Error	156	357.701	2.2930		
Total	179				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 3.7789 CV 40.07

Analysis of Variance Table for Chlb

Source	DF	SS	MS	F	P
Estado	2	0.8947	0.44736	0.79	0.4571
Morfositi	7	11.1457	1.59225	2.80	0.0090
Estado*Morfositi	14	21.1564	1.51117	2.66	0.0017
Error	156	88.6984	0.56858		
Total	179				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 1.4235 CV 52.97

Statistix 9.0

FLUOROMETRO NOCHE, 28/07/2012, 9:51:49

Analysis of Variance Table for Fm

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	1.257E+08	1.257E+08	169.07	0.0000
Morfositi	7	1.106E+08	1.581E+07	21.26	0.0000
Epoca*Morfositi	7	5.321E+07	7601332	10.22	0.0000
Error	366	2.722E+08	743789		
Total	381				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 2631.6 CV 32.77

Analysis of Variance Table for Fo

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	1.201E+07	1.201E+07	88.98	0.0000
Morfositi	7	7936097	1133728	8.40	0.0000
Epoca*Morfositi	7	9633337	1376191	10.20	0.0000
Error	366	4.940E+07	134972		
Total	381				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 747.04 CV 49.18

Analysis of Variance Table for Fv~01

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	0.17501	0.17501	55.79	0.0000
Morfositi	7	0.18822	0.02689	8.57	0.0000
Epoca*Morfositi	7	0.22783	0.03255	10.37	0.0000

Anexos estadísticos

Error	366	1.14824	0.00314
Total	381		

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 0.7259 CV 7.72

Analysis of Variance Table for Fv

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	5.310E+07	5.310E+07	164.79	0.0000
Morfositi	7	5.573E+07	7961536	24.71	0.0000
Epoca*Morfositi	7	2.279E+07	3255411	10.10	0.0000
Error	366	1.179E+08	322245		
Total	381				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 1859.5 CV 30.53

Statistix 9.0

FLUOROMETRO NOCHE, 25/08/2012, 19:57:18

Analysis of Variance Table for FvFm

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	0.17501	0.17501	55.79	0.0000
Morfositi	7	0.18822	0.02689	8.57	0.0000
Epoca*Morfositi	7	0.22783	0.03255	10.37	0.0000
Error	366	1.14824	0.00314		
Total	381				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 0.7259 CV 7.72

Statistix 9.0

BASE HPLC FUENTE-DEM..., 16/11/2012, 22:18:33

Analysis of Variance Table for Citrico

Source	DF	SS	MS	F	P
Morfositi	7	942.8	134.685	1.55	0.1539
Tama	2	515.1	257.570	2.97	0.0544
Morfositi*Tama	14	2063.2	147.370	1.70	0.0610
Error	156	13544.0	86.820		
Total	179				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 2.5905 CV 359.69

Analysis of Variance Table for Fructosa

Source	DF	SS	MS	F	P
Morfositi	7	1.573E+08	2.247E+07	95.36	0.0000
Tama	2	5808159	2904080	12.33	0.0000
Morfositi*Tama	14	2.119E+07	1513240	6.42	0.0000
Error	156	3.676E+07	235624		
Total	179				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 1908.7 CV 25.43

Analysis of Variance Table for Glucosa

Source	DF	SS	MS	F	P
Morfositi	7	979124	139875	2.23	0.0345
Tama	2	463580	231790	3.70	0.0270

Anexos estadísticos

Morfositi*Tama	14	1574359	112454	1.79	0.0438
Error	156	9779653	62690		
Total	179				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 121.92 CV 205.37

Analysis of Variance Table for Long

Source	DF	SS	MS	F	P
Morfositi	7	44113.0	6301.86	549.68	0.0000
Tama	2	14744.5	7372.24	643.04	0.0000
Morfositi*Tama	14	10637.2	759.80	66.27	0.0000
Error	156	1788.5	11.46		
Total	179				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 21.047 CV 16.09

Analysis of Variance Table for Malico

Source	DF	SS	MS	F	P
Morfositi	7	1.217E+08	1.739E+07	37.84	0.0000
Tama	2	1.199E+07	5997556	13.05	0.0000
Morfositi*Tama	14	5.459E+07	3899604	8.48	0.0000
Error	156	7.172E+07	459739		
Total	179				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 2775.2 CV 24.43

Analysis of Variance Table for Oxalico

Source	DF	SS	MS	F	P
Morfositi	7	440948	62993	10.95	0.0000
Tama	2	341303	170652	29.67	0.0000
Morfositi*Tama	14	534202	38157	6.63	0.0000
Error	156	897400	5753		
Total	179				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 46.532 CV 163.00

Analysis of Variance Table for Sacarosa

Source	DF	SS	MS	F	P
Morfositi	7	2486548	355221	15.80	0.0000
Tama	2	1.159E+07	5796445	257.87	0.0000
Morfositi*Tama	14	2921643	208689	9.28	0.0000
Error	156	3506591	22478		
Total	179				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 322.85 CV 46.44

Analysis of Variance Table for Succinico

Source	DF	SS	MS	F	P
Morfositi	7	2.038E+07	2911634	21.22	0.0000
Tama	2	1.122E+07	5614164	40.92	0.0000
Morfositi*Tama	14	1.865E+07	1332438	9.71	0.0000
Error	156	2.140E+07	137192		
Total	179				

Anexos estadísticos

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 418.18 CV 88.57

Analysis of Variance Table for Transv

Source	DF	SS	MS	F	P
Morfositi	7	48557.5	6936.79	1160.77	0.0000
Tama	2	16281.5	8140.73	1362.23	0.0000
Morfositi*Tama	14	12594.5	899.61	150.54	0.0000
Error	156	932.3	5.98		
Total	179				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 21.361 CV 11.44

Statistix 9.0

Means IRGA, 25/08/2012, 10:42:40

Analysis of Variance Table for ci

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoc	1	434	434	0.09	0.7651
Hora	3	1387608	462536	95.31	0.0000
Morfositi	7	34583	4940	1.02	0.4198
Epoc*Morfositi	7	503926	71989	14.83	0.0000
Hora*Morfositi	21	439563	20932	4.31	0.0000
Epoc*Hora*Morfositi	24	363454	15144	3.12	0.0000
Error	192	931805	4853		
Total	255	3661374			

Grand Mean 433.83 CV 16.06

Analysis of Variance Table for evap

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoc	1	10.7153	10.7153	187.46	0.0000
Hora	3	14.3703	4.7901	83.80	0.0000
Morfositi	7	13.9880	1.9983	34.96	0.0000
Epoc*Morfositi	7	8.7107	1.2444	21.77	0.0000
Hora*Morfositi	21	5.2054	0.2479	4.34	0.0000
Epoc*Hora*Morfositi	24	14.7504	0.6146	10.75	0.0000
Error	192	10.9750	0.0572		
Total	255	78.7151			

Grand Mean 1.0314 CV 23.18

Analysis of Variance Table for gs

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoc	1	150044	150044	87.97	0.0000
Hora	3	486558	162186	95.09	0.0000
Morfositi	7	216602	30943	18.14	0.0000
Epoc*Morfositi	7	81697	11671	6.84	0.0000
Hora*Morfositi	21	283085	13480	7.90	0.0000
Epoc*Hora*Morfositi	24	1044741	43531	25.52	0.0000
Error	192	327475	1706		
Total	255	2590202			

Grand Mean 96.833 CV 42.65

Analysis of Variance Table for pn

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoc	1	630.26	630.264	205.83	0.0000
Hora	3	976.56	325.521	106.31	0.0000
Morfositi	7	135.49	19.355	6.32	0.0000

Anexos estadísticos

Epoc*Morfositi	7	313.75	44.821	14.64	0.0000
Hora*Morfositi	21	253.35	12.064	3.94	0.0000
Epoc*Hora*Morfositi	24	242.97	10.124	3.31	0.0000
Error	192	587.91	3.062		
Total	255	3140.30			

Grand Mean 2.5087 CV 69.75

Analysis of Variance Table for t

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoc	1	476.06	476.063	2212.37	0.0000
Hora	3	1731.49	577.163	2682.20	0.0000
Morfositi	7	23.16	3.309	15.38	0.0000
Epoc*Morfositi	7	117.09	16.728	77.74	0.0000
Hora*Morfositi	21	88.89	4.233	19.67	0.0000
Epoc*Hora*Morfositi	24	170.57	7.107	33.03	0.0000
Error	192	41.32	0.215		
Total	255	2648.58			

Grand Mean 30.954 CV 1.50

Analysis of Variance Table for eua

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoc	1	1391.19	1391.19	189.80	0.0000
Hora	3	461.65	153.88	20.99	0.0000
Morfositi	7	262.25	37.46	5.11	0.0000
Epoc*Morfositi	7	635.91	90.84	12.39	0.0000
Hora*Morfositi	21	663.65	31.60	4.31	0.0000
Epoc*Hora*Morfositi	24	437.25	18.22	2.49	0.0003
Error	192	1407.33	7.33		
Total	255	5259.23			

Grand Mean 3.0688 CV 88.22

Statistix 9.0

Base fuente demanda..., 18/11/2012, 11:39:27

Analysis of Variance Table for A

Source	DF	SS	MS	F	P
Morfos	7	523.55	74.7935	9.16	0.0000
Estado	2	31.03	15.5140	1.90	0.1520
Morfos*Estado	14	284.16	20.2973	2.49	0.0027
Error	233	1902.99	8.1674		
Total	256				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 3.9683 CV 72.02

Analysis of Variance Table for E

Source	DF	SS	MS	F	P
Morfos	7	7.3218	1.04597	4.00	0.0004
Estado	2	0.3094	0.15469	0.59	0.5545
Morfos*Estado	14	22.8763	1.63402	6.24	0.0000
Error	233	60.9677	0.26166		
Total	256				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 0.9812 CV 52.14

Analysis of Variance Table for EUA

Source	DF	SS	MS	F	P
Morfos	7	1754.25	250.606	8.37	0.0000

Anexos estadísticos					
Estado	2	145.93	72.965	2.44	0.0897
Morfos*Estado	14	2078.53	148.466	4.96	0.0000
Error	233	6977.20	29.945		
Total	256				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 5.6915 CV 96.15

Analysis of Variance Table for gs

Source	DF	SS	MS	F	P
Morfos	7	730454	104351	14.82	0.0000
Estado	2	56216	28108	3.99	0.0197
Morfos*Estado	14	224940	16067	2.28	0.0061
Error	233	1640242	7040		
Total	256				

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 116.40 CV 72.08

Statistix 9.0

Means PSY-1-2, 26/08/2012, 10:02:35

Analysis of Variance Table for pot

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	0.1097	0.10970	1.34	0.2477
hora	23	58.7954	2.55632	31.34	0.0000
morfositi	7	2.4956	0.35651	4.37	0.0002
Epoca*morfositi	7	3.6908	0.52725	6.46	0.0000
hora*morfositi	161	15.5860	0.09681	1.19	0.1302
Error	184	15.0086	0.08157		
Total	383	95.6861			

Grand Mean -0.4637 CV -61.60

Statistix 9.0

suelo, 28/07/2012, 9:57:22

Analysis of Variance Table for suelo

Source	DF	SS	MS	F	P
Epoca	1	0.01987	0.01987	10.32	0.0016
hora	5	0.00708	0.00142	0.74	0.5980
morfositi	7	0.02680	0.00383	1.99	0.0609
Epoca*morfositi	7	0.03329	0.00476	2.47	0.0203
hora*morfositi	35	0.08912	0.00255	1.32	0.1311
Error	136	0.26177	0.00192		
Total	191	0.43792			

Grand Mean -0.0384 CV -114.12

Statistix 9.0

Means IRGA, 29/08/2012, 9:53:50

AOV Contrasts of ci by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 -1 0 0 0 0 0 0

Contrast	6.6724	SS (Contrast)	712.33
Scheffe's F	0.02	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	0.38	P (T-Statistic)	0.7021
SE (Contrast)	17.416		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 0 0 1 -1 0 0 0 0

Contrast	2.0919	SS (Contrast)	70.014
----------	--------	---------------	--------

		Anexos estadísticos	
Scheffe's F	0.00	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	0.12	P (T-Statistic)	0.9045
SE (Contrast)	17.416		

Contrast Number 3
 Contrast Coefficients: 0 0 0 0 1 -1 0 0

Contrast	14.697	SS (Contrast)	3456.2
Scheffe's F	0.10	P (Scheffe's F)	0.9982
T-Statistic	0.84	P (T-Statistic)	0.3998
SE (Contrast)	17.416		

Contrast Number 4
 Contrast Coefficients: 0 0 0 0 0 0 1 -1

Contrast	21.511	SS (Contrast)	7403.5
Scheffe's F	0.22	P (Scheffe's F)	0.9809
T-Statistic	1.24	P (T-Statistic)	0.2183
SE (Contrast)	17.416		

Error term used: Error, 192 DF

AOV Contrasts of evap by Morfositi

Contrast Number 1
 Contrast Coefficients: 1 -1 0 0 0 0 0 0

Contrast	-0.0869	SS (Contrast)	0.1209
Scheffe's F	0.30	P (Scheffe's F)	0.9523
T-Statistic	-1.45	P (T-Statistic)	0.1475
SE (Contrast)	0.0598		

Contrast Number 2
 Contrast Coefficients: 0 0 1 -1 0 0 0 0

Contrast	0.1003	SS (Contrast)	0.1611
Scheffe's F	0.40	P (Scheffe's F)	0.9000
T-Statistic	1.68	P (T-Statistic)	0.0948
SE (Contrast)	0.0598		

Contrast Number 3
 Contrast Coefficients: 0 0 0 0 1 -1 0 0

Contrast	-0.1620	SS (Contrast)	0.4197
Scheffe's F	1.05	P (Scheffe's F)	0.3984
T-Statistic	-2.71	P (T-Statistic)	0.0073
SE (Contrast)	0.0598		

Contrast Number 4
 Contrast Coefficients: 0 0 0 0 0 0 1 -1

Contrast	-0.0288	SS (Contrast)	0.0133
Scheffe's F	0.03	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	-0.48	P (T-Statistic)	0.6307
SE (Contrast)	0.0598		

Error term used: Error, 192 DF

AOV Contrasts of gs by Morfositi

Contrast Number 1
 Contrast Coefficients: 1 -1 0 0 0 0 0 0

Contrast	12.070	SS (Contrast)	2330.8
Scheffe's F	0.20	P (Scheffe's F)	0.9862
T-Statistic	1.17	P (T-Statistic)	0.2438
SE (Contrast)	10.325		

Anexos estadísticos

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 0 0 1 -1 0 0 0 0

Contrast	-2.1350	SS (Contrast)	72.933
Scheffe's F	0.01	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	-0.21	P (T-Statistic)	0.8364
SE (Contrast)	10.325		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 1 -1 0 0

Contrast	-19.080	SS (Contrast)	5824.4
Scheffe's F	0.49	P (Scheffe's F)	0.8427
T-Statistic	-1.85	P (T-Statistic)	0.0661
SE (Contrast)	10.325		

Contrast Number 4

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 0 0 1 -1

Contrast	1.1321	SS (Contrast)	20.507
Scheffe's F	0.00	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	0.11	P (T-Statistic)	0.9128
SE (Contrast)	10.325		

Error term used: Error, 192 DF

AOV Contrasts of pn by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 -1 0 0 0 0 0 0

Contrast	-0.6171	SS (Contrast)	6.0937
Scheffe's F	0.28	P (Scheffe's F)	0.9595
T-Statistic	-1.41	P (T-Statistic)	0.1600
SE (Contrast)	0.4375		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 0 0 1 -1 0 0 0 0

Contrast	1.1814	SS (Contrast)	22.330
Scheffe's F	1.04	P (Scheffe's F)	0.4033
T-Statistic	2.70	P (T-Statistic)	0.0075
SE (Contrast)	0.4375		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 1 -1 0 0

Contrast	-0.0542	SS (Contrast)	0.0469
Scheffe's F	0.00	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	-0.12	P (T-Statistic)	0.9016
SE (Contrast)	0.4375		

Contrast Number 4

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 0 0 1 -1

Contrast	0.3969	SS (Contrast)	2.5202
Scheffe's F	0.12	P (Scheffe's F)	0.9971
T-Statistic	0.91	P (T-Statistic)	0.3654
SE (Contrast)	0.4375		

Error term used: Error, 192 DF

AOV Contrasts of t by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 -1 0 0 0 0 0 0

Contrast	-0.7266	SS (Contrast)	8.4471
----------	---------	---------------	--------

		Anexos estadísticos	
Scheffe's F	5.61	P (Scheffe's F)	0.0000
T-Statistic	-6.27	P (T-Statistic)	0.0000
SE (Contrast)	0.1160		

Contrast Number 2
 Contrast Coefficients: 0 0 1 -1 0 0 0 0

Contrast	-0.2947	SS (Contrast)	1.3900
Scheffe's F	0.92	P (Scheffe's F)	0.4899
T-Statistic	-2.54	P (T-Statistic)	0.0118
SE (Contrast)	0.1160		

Contrast Number 3
 Contrast Coefficients: 0 0 0 0 1 -1 0 0

Contrast	-0.1277	SS (Contrast)	0.2607
Scheffe's F	0.17	P (Scheffe's F)	0.9904
T-Statistic	-1.10	P (T-Statistic)	0.2724
SE (Contrast)	0.1160		

Contrast Number 4
 Contrast Coefficients: 0 0 0 0 0 0 1 -1

Contrast	-0.7578	SS (Contrast)	9.1889
Scheffe's F	6.10	P (Scheffe's F)	0.0000
T-Statistic	-6.53	P (T-Statistic)	0.0000
SE (Contrast)	0.1160		

Error term used: Error, 192 DF

AOV Contrasts of eua by Morfositi

Contrast Number 1
 Contrast Coefficients: 1 -1 0 0 0 0 0 0

Contrast	-0.2959	SS (Contrast)	1.4011
Scheffe's F	0.03	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	-0.44	P (T-Statistic)	0.6625
SE (Contrast)	0.6768		

Contrast Number 2
 Contrast Coefficients: 0 0 1 -1 0 0 0 0

Contrast	0.7565	SS (Contrast)	9.1561
Scheffe's F	0.18	P (Scheffe's F)	0.9894
T-Statistic	1.12	P (T-Statistic)	0.2651
SE (Contrast)	0.6768		

Contrast Number 3
 Contrast Coefficients: 0 0 0 0 1 -1 0 0

Contrast	-1.4012	SS (Contrast)	31.413
Scheffe's F	0.61	P (Scheffe's F)	0.7454
T-Statistic	-2.07	P (T-Statistic)	0.0398
SE (Contrast)	0.6768		

Contrast Number 4
 Contrast Coefficients: 0 0 0 0 0 0 1 -1

Contrast	0.5571	SS (Contrast)	4.9661
Scheffe's F	0.10	P (Scheffe's F)	0.9984
T-Statistic	0.82	P (T-Statistic)	0.4115
SE (Contrast)	0.6768		

Error term used: Error, 192 DF

Anexos estadísticos

AOV Contrasts of Ch1a by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 -1 0 0 0 0 0 0

Contrast	0.0643	SS (Contrast)	0.0142
Scheffe's F	0.18	P (Scheffe's F)	0.9875
T-Statistic	1.13	P (T-Statistic)	0.2633
SE (Contrast)	0.0567		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 0 0 1 -1 0 0 0 0

Contrast	0.1348	SS (Contrast)	0.0671
Scheffe's F	0.87	P (Scheffe's F)	0.5385
T-Statistic	2.47	P (T-Statistic)	0.0176
SE (Contrast)	0.0547		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 1 -1 0 0

Contrast	-0.0201	SS (Contrast)	1.62E-03
Scheffe's F	0.02	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	-0.38	P (T-Statistic)	0.7038
SE (Contrast)	0.0525		

Contrast Number 4

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 0 0 1 -1

Contrast	0.0485	SS (Contrast)	9.40E-03
Scheffe's F	0.12	P (Scheffe's F)	0.9964
T-Statistic	0.92	P (T-Statistic)	0.3609
SE (Contrast)	0.0525		

Error term used: Error, 45 DF

AOV Contrasts of Ch1b by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 -1 0 0 0 0 0 0

Contrast	-1.54E-04	SS (Contrast)	8.15E-08
Scheffe's F	0.00	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	-0.00	P (T-Statistic)	0.9965
SE (Contrast)	0.0347		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 0 0 1 -1 0 0 0 0

Contrast	0.0643	SS (Contrast)	0.0152
Scheffe's F	0.53	P (Scheffe's F)	0.8088
T-Statistic	1.92	P (T-Statistic)	0.0609
SE (Contrast)	0.0334		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 1 -1 0 0

Contrast	0.0242	SS (Contrast)	2.34E-03
Scheffe's F	0.08	P (Scheffe's F)	0.9990
T-Statistic	0.75	P (T-Statistic)	0.4558
SE (Contrast)	0.0321		

Contrast Number 4

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 0 0 1 -1

Contrast	3.64E-03	SS (Contrast)	5.29E-05
Scheffe's F	0.00	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	0.11	P (T-Statistic)	0.9103

Anexos estadísticos

SE (Contrast) 0.0321

Error term used: Error, 45 DF

AOV Contrasts of Chlab by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 -1 0 0 0 0 0 0

Contrast	0.0643	SS (Contrast)	0.0142
Scheffe's F	0.08	P (Scheffe's F)	0.9989
T-Statistic	0.77	P (T-Statistic)	0.4462
SE (Contrast)	0.0837		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 0 0 1 -1 0 0 0 0

Contrast	0.2329	SS (Contrast)	0.2003
Scheffe's F	1.19	P (Scheffe's F)	0.3265
T-Statistic	2.89	P (T-Statistic)	0.0059
SE (Contrast)	0.0806		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 1 -1 0 0

Contrast	-0.0186	SS (Contrast)	1.38E-03
Scheffe's F	0.01	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	-0.24	P (T-Statistic)	0.8110
SE (Contrast)	0.0775		

Contrast Number 4

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 0 0 1 -1

Contrast	0.0521	SS (Contrast)	0.0109
Scheffe's F	0.06	P (Scheffe's F)	0.9995
T-Statistic	0.67	P (T-Statistic)	0.5044
SE (Contrast)	0.0775		

Error term used: Error, 45 DF

AOV Contrasts of Carot by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 -1 0 0 0 0 0 0

Contrast	1.59E-03	SS (Contrast)	8.73E-06
Scheffe's F	0.00	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	0.04	P (T-Statistic)	0.9655
SE (Contrast)	0.0367		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 0 0 1 -1 0 0 0 0

Contrast	0.0339	SS (Contrast)	4.25E-03
Scheffe's F	0.13	P (Scheffe's F)	0.9954
T-Statistic	0.96	P (T-Statistic)	0.3416
SE (Contrast)	0.0353		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 1 -1 0 0

Contrast	0.0236	SS (Contrast)	2.23E-03
Scheffe's F	0.07	P (Scheffe's F)	0.9994
T-Statistic	0.70	P (T-Statistic)	0.4906
SE (Contrast)	0.0339		

Contrast Number 4

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 0 0 1 -1

Anexos estadísticos

Contrast	-0.0238	SS (Contrast)	2.27E-03
Scheffe's F	0.07	P (Scheffe's F)	0.9994
T-Statistic	-0.70	P (T-Statistic)	0.4862
SE (Contrast)	0.0339		

Error term used: Error, 45 DF

Statistix 9.0

Means Fluorometro, 29/08/2012, 12:00:24

AOV Contrasts of etr by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 -1 0 0 0 0 0 0

Contrast	-5.9571	SS (Contrast)	567.79
Scheffe's F	0.42	P (Scheffe's F)	0.8910
T-Statistic	-1.71	P (T-Statistic)	0.0892
SE (Contrast)	3.4868		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 0 0 1 -1 0 0 0 0

Contrast	2.2092	SS (Contrast)	78.088
Scheffe's F	0.06	P (Scheffe's F)	0.9997
T-Statistic	0.63	P (T-Statistic)	0.5271
SE (Contrast)	3.4868		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 1 -1 0 0

Contrast	1.6663	SS (Contrast)	37.412
Scheffe's F	0.03	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	0.44	P (T-Statistic)	0.6615
SE (Contrast)	3.7997		

Contrast Number 4

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 0 0 1 -1

Contrast	-0.4269	SS (Contrast)	2.9154
Scheffe's F	0.00	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	-0.12	P (T-Statistic)	0.9027
SE (Contrast)	3.4868		

Error term used: Error, 189 DF

AOV Contrasts of npq by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 -1 0 0 0 0 0 0

Contrast	-0.1870	SS (Contrast)	0.5597
Scheffe's F	1.64	P (Scheffe's F)	0.1276
T-Statistic	-3.38	P (T-Statistic)	0.0009
SE (Contrast)	0.0553		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 0 0 1 -1 0 0 0 0

Contrast	-0.2037	SS (Contrast)	0.6636
Scheffe's F	1.94	P (Scheffe's F)	0.0656
T-Statistic	-3.68	P (T-Statistic)	0.0003
SE (Contrast)	0.0553		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 1 -1 0 0

Contrast	-0.2392	SS (Contrast)	0.7711
----------	---------	---------------	--------

		Anexos estadísticos	
Scheffe's F	2.25	P (Scheffe's F)	0.0318
T-Statistic	-3.97	P (T-Statistic)	0.0001
SE (Contrast)	0.0602		

Contrast Number 4
 Contrast Coefficients: 0 0 0 0 0 0 1 -1

Contrast	0.1920	SS (Contrast)	0.5896
Scheffe's F	1.72	P (Scheffe's F)	0.1058
T-Statistic	3.47	P (T-Statistic)	0.0006
SE (Contrast)	0.0553		

Error term used: Error, 189 DF

AOV Contrasts of qp by Morfositi

Contrast Number 1
 Contrast Coefficients: 1 -1 0 0 0 0 0 0

Contrast	-0.0894	SS (Contrast)	0.1278
Scheffe's F	0.17	P (Scheffe's F)	0.9903
T-Statistic	-1.10	P (T-Statistic)	0.2720
SE (Contrast)	0.0811		

Contrast Number 2
 Contrast Coefficients: 0 0 1 -1 0 0 0 0

Contrast	-0.2027	SS (Contrast)	0.6575
Scheffe's F	0.89	P (Scheffe's F)	0.5137
T-Statistic	-2.50	P (T-Statistic)	0.0133
SE (Contrast)	0.0811		

Contrast Number 3
 Contrast Coefficients: 0 0 0 0 1 -1 0 0

Contrast	-0.2015	SS (Contrast)	0.5469
Scheffe's F	0.74	P (Scheffe's F)	0.6365
T-Statistic	-2.28	P (T-Statistic)	0.0238
SE (Contrast)	0.0884		

Contrast Number 4
 Contrast Coefficients: 0 0 0 0 0 0 1 -1

Contrast	0.1808	SS (Contrast)	0.5231
Scheffe's F	0.71	P (Scheffe's F)	0.6637
T-Statistic	2.23	P (T-Statistic)	0.0270
SE (Contrast)	0.0811		

Error term used: Error, 189 DF

AOV Contrasts of qnp by Morfositi

Contrast Number 1
 Contrast Coefficients: 1 -1 0 0 0 0 0 0

Contrast	-0.0277	SS (Contrast)	0.0122
Scheffe's F	0.18	P (Scheffe's F)	0.9884
T-Statistic	-1.14	P (T-Statistic)	0.2575
SE (Contrast)	0.0244		

Contrast Number 2
 Contrast Coefficients: 0 0 1 -1 0 0 0 0

Contrast	-0.0975	SS (Contrast)	0.1520
Scheffe's F	2.29	P (Scheffe's F)	0.0293
T-Statistic	-4.00	P (T-Statistic)	0.0001
SE (Contrast)	0.0244		

Anexos estadísticos

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 1 -1 0 0

Contrast	-0.1207	SS (Contrast)	0.1962
Scheffe's F	2.95	P (Scheffe's F)	0.0058
T-Statistic	-4.55	P (T-Statistic)	0.0000
SE (Contrast)	0.0265		

Contrast Number 4

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 0 0 1 -1

Contrast	0.0840	SS (Contrast)	0.1128
Scheffe's F	1.70	P (Scheffe's F)	0.1116
T-Statistic	3.45	P (T-Statistic)	0.0007
SE (Contrast)	0.0244		

Error term used: Error, 189 DF

AOV Contrasts of psii by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 -1 0 0 0 0 0 0

Contrast	0.0256	SS (Contrast)	0.0105
Scheffe's F	0.65	P (Scheffe's F)	0.7115
T-Statistic	2.14	P (T-Statistic)	0.0338
SE (Contrast)	0.0120		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 0 0 1 -1 0 0 0 0

Contrast	0.0333	SS (Contrast)	0.0177
Scheffe's F	1.10	P (Scheffe's F)	0.3629
T-Statistic	2.78	P (T-Statistic)	0.0060
SE (Contrast)	0.0120		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 1 -1 0 0

Contrast	1.42E-03	SS (Contrast)	2.74E-05
Scheffe's F	0.00	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	0.11	P (T-Statistic)	0.9131
SE (Contrast)	0.0131		

Contrast Number 4

Contrast Coefficients: 0 0 0 0 0 0 1 -1

Contrast	-7.63E-03	SS (Contrast)	9.32E-04
Scheffe's F	0.06	P (Scheffe's F)	0.9997
T-Statistic	-0.64	P (T-Statistic)	0.5249
SE (Contrast)	0.0120		

Error term used: Error, 189 DF

Statistix 9.0

Means and SE suelo, 29/08/2012, 10:57:14

AOV Contrasts of pot by morfosit

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 -1 0 0 0 0 0 0

Contrast	-0.0328	SS (Contrast)	6.44E-03
Scheffe's F	0.79	P (Scheffe's F)	0.5974
T-Statistic	-2.36	P (T-Statistic)	0.0234
SE (Contrast)	0.0139		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 0 0 1 -1 0 0 0 0

Anexos estadísticos

Contrast	-5.77E-03	SS (Contrast)	2.00E-04
Scheffe's F	0.02	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	-0.41	P (T-Statistic)	0.6806
SE (Contrast)	0.0139		

Contrast Number 3
 Contrast Coefficients: 0 0 0 0 1 -1 0 0

Contrast	0.0216	SS (Contrast)	2.79E-03
Scheffe's F	0.34	P (Scheffe's F)	0.9287
T-Statistic	1.55	P (T-Statistic)	0.1288
SE (Contrast)	0.0139		

Contrast Number 4
 Contrast Coefficients: 0 0 0 0 0 0 1 -1

Contrast	0.0149	SS (Contrast)	1.32E-03
Scheffe's F	0.16	P (Scheffe's F)	0.9910
T-Statistic	1.07	P (T-Statistic)	0.2911
SE (Contrast)	0.0139		

Error term used: Epoca*hora*morfositi, 40 DF

Statistix 9.0

Means IRGA, 29/08/2012, 10:24:23

AOV Contrasts of ci by Morfositi

Contrast Number 1
 Contrast Coefficients: 1 1 -1 -1 0 0 0 0

Contrast	-3.3213	SS (Contrast)	88.250
Scheffe's F	0.00	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	-0.13	P (T-Statistic)	0.8929
SE (Contrast)	24.630		

Contrast Number 2
 Contrast Coefficients: 1 1 0 0 -1 -1 0 0

Contrast	-45.123	SS (Contrast)	16288
Scheffe's F	0.48	P (Scheffe's F)	0.8488
T-Statistic	-1.83	P (T-Statistic)	0.0685
SE (Contrast)	24.630		

Contrast Number 3
 Contrast Coefficients: 1 1 0 0 0 0 -1 -1

Contrast	-31.160	SS (Contrast)	7767.5
Scheffe's F	0.23	P (Scheffe's F)	0.9781
T-Statistic	-1.27	P (T-Statistic)	0.2074
SE (Contrast)	24.630		

Error term used: Error, 192 DF

AOV Contrasts of evap by Morfositi

Contrast Number 1
 Contrast Coefficients: 1 1 -1 -1 0 0 0 0

Contrast	-0.7171	SS (Contrast)	4.1133
Scheffe's F	10.28	P (Scheffe's F)	0.0000
T-Statistic	-8.48	P (T-Statistic)	0.0000
SE (Contrast)	0.0845		

Contrast Number 2
 Contrast Coefficients: 1 1 0 0 -1 -1 0 0

Contrast	-0.2687	SS (Contrast)	0.5776
----------	---------	---------------	--------

		Anexos estadísticos	
Scheffe's F	1.44	P (Scheffe's F)	0.1900
T-Statistic	-3.18	P (T-Statistic)	0.0017
SE (Contrast)	0.0845		

Contrast Number 3
 Contrast Coefficients: 1 1 0 0 0 0 -1 -1

Contrast	0.5410	SS (Contrast)	2.3413
Scheffe's F	5.85	P (Scheffe's F)	0.0000
T-Statistic	6.40	P (T-Statistic)	0.0000
SE (Contrast)	0.0845		

Error term used: Error, 192 DF

AOV Contrasts of gs by Morfositi

Contrast Number 1
 Contrast Coefficients: 1 1 -1 -1 0 0 0 0

Contrast	-108.50	SS (Contrast)	94185
Scheffe's F	7.89	P (Scheffe's F)	0.0000
T-Statistic	-7.43	P (T-Statistic)	0.0000
SE (Contrast)	14.601		

Contrast Number 2
 Contrast Coefficients: 1 1 0 0 -1 -1 0 0

Contrast	-34.496	SS (Contrast)	9519.6
Scheffe's F	0.80	P (Scheffe's F)	0.5904
T-Statistic	-2.36	P (T-Statistic)	0.0192
SE (Contrast)	14.601		

Contrast Number 3
 Contrast Coefficients: 1 1 0 0 0 0 -1 -1

Contrast	48.078	SS (Contrast)	18492
Scheffe's F	1.55	P (Scheffe's F)	0.1531
T-Statistic	3.29	P (T-Statistic)	0.0012
SE (Contrast)	14.601		

Error term used: Error, 192 DF

AOV Contrasts of pn by Morfositi

Contrast Number 1
 Contrast Coefficients: 1 1 -1 -1 0 0 0 0

Contrast	-0.3573	SS (Contrast)	1.0213
Scheffe's F	0.05	P (Scheffe's F)	0.9999
T-Statistic	-0.58	P (T-Statistic)	0.5643
SE (Contrast)	0.6187		

Contrast Number 2
 Contrast Coefficients: 1 1 0 0 -1 -1 0 0

Contrast	0.8678	SS (Contrast)	6.0247
Scheffe's F	0.28	P (Scheffe's F)	0.9608
T-Statistic	1.40	P (T-Statistic)	0.1623
SE (Contrast)	0.6187		

Contrast Number 3
 Contrast Coefficients: 1 1 0 0 0 0 -1 -1

Contrast	2.9359	SS (Contrast)	68.957
Scheffe's F	3.22	P (Scheffe's F)	0.0030
T-Statistic	4.75	P (T-Statistic)	0.0000
SE (Contrast)	0.6187		

Anexos estadísticos

Error term used: Error, 192 DF

AOV Contrasts of t by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 1 -1 -1 0 0 0 0

Contrast	-0.5667	SS (Contrast)	2.5692
Scheffe's F	1.71	P (Scheffe's F)	0.1097
T-Statistic	-3.46	P (T-Statistic)	0.0007
SE (Contrast)	0.1640		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 -1 -1 0 0

Contrast	-0.1394	SS (Contrast)	0.1555
Scheffe's F	0.10	P (Scheffe's F)	0.9981
T-Statistic	-0.85	P (T-Statistic)	0.3964
SE (Contrast)	0.1640		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 0 0 -1 -1

Contrast	0.0657	SS (Contrast)	0.0346
Scheffe's F	0.02	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	0.40	P (T-Statistic)	0.6891
SE (Contrast)	0.1640		

Error term used: Error, 192 DF

AOV Contrasts of eua by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 1 -1 -1 0 0 0 0

Contrast	2.4022	SS (Contrast)	46.163
Scheffe's F	0.90	P (Scheffe's F)	0.5078
T-Statistic	2.51	P (T-Statistic)	0.0129
SE (Contrast)	0.9572		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 -1 -1 0 0

Contrast	-1.4877	SS (Contrast)	17.707
Scheffe's F	0.35	P (Scheffe's F)	0.9321
T-Statistic	-1.55	P (T-Statistic)	0.1218
SE (Contrast)	0.9572		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 0 0 -1 -1

Contrast	3.0741	SS (Contrast)	75.603
Scheffe's F	1.47	P (Scheffe's F)	0.1788
T-Statistic	3.21	P (T-Statistic)	0.0015
SE (Contrast)	0.9572		

Error term used: Error, 192 DF

Statistix 9.0

Means Fluorometro, 29/08/2012, 12:09:36

AOV Contrasts of etr by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 1 -1 -1 0 0 0 0

Contrast	-57.156	SS (Contrast)	26134
Scheffe's F	19.19	P (Scheffe's F)	0.0000
T-Statistic	-11.59	P (T-Statistic)	0.0000

Anexos estadísticos

SE (Contrast) 4.9311

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 -1 -1 0 0

Contrast	-23.512	SS (Contrast)	4043.4
Scheffe's F	2.97	P (Scheffe's F)	0.0056
T-Statistic	-4.56	P (T-Statistic)	0.0000
SE (Contrast)	5.1571		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 0 0 -1 -1

Contrast	-23.109	SS (Contrast)	4272.1
Scheffe's F	3.14	P (Scheffe's F)	0.0037
T-Statistic	-4.69	P (T-Statistic)	0.0000
SE (Contrast)	4.9311		

Error term used: Error, 189 DF

AOV Contrasts of npq by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 1 -1 -1 0 0 0 0

Contrast	-0.9832	SS (Contrast)	7.7330
Scheffe's F	22.60	P (Scheffe's F)	0.0000
T-Statistic	-12.58	P (T-Statistic)	0.0000
SE (Contrast)	0.0782		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 -1 -1 0 0

Contrast	-0.3268	SS (Contrast)	0.7813
Scheffe's F	2.28	P (Scheffe's F)	0.0296
T-Statistic	-4.00	P (T-Statistic)	0.0001
SE (Contrast)	0.0818		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 0 0 -1 -1

Contrast	-0.2799	SS (Contrast)	0.6267
Scheffe's F	1.83	P (Scheffe's F)	0.0834
T-Statistic	-3.58	P (T-Statistic)	0.0004
SE (Contrast)	0.0782		

Error term used: Error, 189 DF

AOV Contrasts of qp by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 1 -1 -1 0 0 0 0

Contrast	-1.3320	SS (Contrast)	14.193
Scheffe's F	19.26	P (Scheffe's F)	0.0000
T-Statistic	-11.61	P (T-Statistic)	0.0000
SE (Contrast)	0.1147		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 -1 -1 0 0

Contrast	-0.4698	SS (Contrast)	1.6146
Scheffe's F	2.19	P (Scheffe's F)	0.0368
T-Statistic	-3.92	P (T-Statistic)	0.0001
SE (Contrast)	0.1200		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 0 0 -1 -1

Anexos estadísticos

Contrast	-0.3423	SS (Contrast)	0.9373
Scheffe's F	1.27	P (Scheffe's F)	0.2662
T-Statistic	-2.98	P (T-Statistic)	0.0032
SE (Contrast)	0.1147		

Error term used: Error, 189 DF

AOV Contrasts of qnp by Morfositi

Contrast Number 1
 Contrast Coefficients: 1 1 -1 -1 0 0 0 0

Contrast	-0.5400	SS (Contrast)	2.3332
Scheffe's F	35.13	P (Scheffe's F)	0.0000
T-Statistic	-15.68	P (T-Statistic)	0.0000
SE (Contrast)	0.0344		

Contrast Number 2
 Contrast Coefficients: 1 1 0 0 -1 -1 0 0

Contrast	-0.2303	SS (Contrast)	0.3879
Scheffe's F	5.84	P (Scheffe's F)	0.0000
T-Statistic	-6.39	P (T-Statistic)	0.0000
SE (Contrast)	0.0360		

Contrast Number 3
 Contrast Coefficients: 1 1 0 0 0 0 -1 -1

Contrast	-3.81E-03	SS (Contrast)	1.16E-04
Scheffe's F	0.00	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	-0.11	P (T-Statistic)	0.9119
SE (Contrast)	0.0344		

Error term used: Error, 189 DF

AOV Contrasts of psii by Morfositi

Contrast Number 1
 Contrast Coefficients: 1 1 -1 -1 0 0 0 0

Contrast	0.2359	SS (Contrast)	0.4451
Scheffe's F	27.69	P (Scheffe's F)	0.0000
T-Statistic	13.92	P (T-Statistic)	0.0000
SE (Contrast)	0.0169		

Contrast Number 2
 Contrast Coefficients: 1 1 0 0 -1 -1 0 0

Contrast	0.0119	SS (Contrast)	1.03E-03
Scheffe's F	0.06	P (Scheffe's F)	0.9996
T-Statistic	0.67	P (T-Statistic)	0.5024
SE (Contrast)	0.0177		

Contrast Number 3
 Contrast Coefficients: 1 1 0 0 0 0 -1 -1

Contrast	0.1388	SS (Contrast)	0.1542
Scheffe's F	9.59	P (Scheffe's F)	0.0000
T-Statistic	8.19	P (T-Statistic)	0.0000
SE (Contrast)	0.0169		

Error term used: Error, 189 DF

Statistix 9.0

Means PSY-1-2, 29/08/2012, 10:36:19

AOV Contrasts of pot by morfositi

Anexos estadísticos

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 1 -1 -1 0 0 0 0

Contrast	-0.2351	SS (Contrast)	0.6632
Scheffe's F	1.16	P (Scheffe's F)	0.3270
T-Statistic	-2.85	P (T-Statistic)	0.0048
SE (Contrast)	0.0824		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 -1 -1 0 0

Contrast	0.0326	SS (Contrast)	0.0128
Scheffe's F	0.02	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	0.40	P (T-Statistic)	0.6930
SE (Contrast)	0.0824		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 0 0 -1 -1

Contrast	-0.1419	SS (Contrast)	0.2415
Scheffe's F	0.42	P (Scheffe's F)	0.8871
T-Statistic	-1.72	P (T-Statistic)	0.0870
SE (Contrast)	0.0824		

Error term used: Epoca*hora*morfositi, 184 DF

Statistix 9.0

Means and SEsuelo, 29/08/2012, 11:01:41

AOV Contrasts of pot by morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 1 -1 -1 0 0 0 0

Contrast	-0.0154	SS (Contrast)	7.08E-04
Scheffe's F	0.09	P (Scheffe's F)	0.9987
T-Statistic	-0.78	P (T-Statistic)	0.4392
SE (Contrast)	0.0197		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 -1 -1 0 0

Contrast	3.67E-03	SS (Contrast)	4.05E-05
Scheffe's F	0.00	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	0.19	P (T-Statistic)	0.8527
SE (Contrast)	0.0197		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 0 0 -1 -1

Contrast	-0.0216	SS (Contrast)	1.40E-03
Scheffe's F	0.17	P (Scheffe's F)	0.9894
T-Statistic	-1.10	P (T-Statistic)	0.2781
SE (Contrast)	0.0197		

Error term used: Epoca*hora*morfositi, 40 DF

Statistix 9.0

Means clorofilas, 29/08/2012, 10:53:57

AOV Contrasts of Chla by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 1 -1 -1 0 0 0 0

Contrast	-0.1345	SS (Contrast)	0.0322
Scheffe's F	0.42	P (Scheffe's F)	0.8870
T-Statistic	-1.71	P (T-Statistic)	0.0946
SE (Contrast)	0.0788		

Anexos estadísticos

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 -1 -1 0 0

Contrast	-0.1147	SS (Contrast)	0.0243
Scheffe's F	0.31	P (Scheffe's F)	0.9437
T-Statistic	-1.48	P (T-Statistic)	0.1450
SE (Contrast)	0.0773		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 0 0 -1 -1

Contrast	0.1662	SS (Contrast)	0.0510
Scheffe's F	0.66	P (Scheffe's F)	0.7043
T-Statistic	2.15	P (T-Statistic)	0.0370
SE (Contrast)	0.0773		

Error term used: Error, 45 DF

AOV Contrasts of Ch1b by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 1 -1 -1 0 0 0 0

Contrast	-0.0912	SS (Contrast)	0.0148
Scheffe's F	0.51	P (Scheffe's F)	0.8206
T-Statistic	-1.89	P (T-Statistic)	0.0648
SE (Contrast)	0.0482		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 -1 -1 0 0

Contrast	0.0394	SS (Contrast)	2.87E-03
Scheffe's F	0.10	P (Scheffe's F)	0.9981
T-Statistic	0.83	P (T-Statistic)	0.4088
SE (Contrast)	0.0473		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 0 0 -1 -1

Contrast	0.1518	SS (Contrast)	0.0425
Scheffe's F	1.47	P (Scheffe's F)	0.2014
T-Statistic	3.21	P (T-Statistic)	0.0024
SE (Contrast)	0.0473		

Error term used: Error, 45 DF

AOV Contrasts of Ch1ab by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 1 -1 -1 0 0 0 0

Contrast	-0.1924	SS (Contrast)	0.0658
Scheffe's F	0.39	P (Scheffe's F)	0.9023
T-Statistic	-1.66	P (T-Statistic)	0.1047
SE (Contrast)	0.1162		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 -1 -1 0 0

Contrast	-0.0531	SS (Contrast)	5.20E-03
Scheffe's F	0.03	P (Scheffe's F)	1.0000
T-Statistic	-0.47	P (T-Statistic)	0.6440
SE (Contrast)	0.1140		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 0 0 -1 -1

Contrast	0.3175	SS (Contrast)	0.1861
----------	--------	---------------	--------

		Anexos estadísticos	
Scheffe's F	1.11	P (Scheffe's F)	0.3751
T-Statistic	2.78	P (T-Statistic)	0.0078
SE (Contrast)	0.1140		

Error term used: Error, 45 DF

AOV Contrasts of Carot by Morfositi

Contrast Number 1

Contrast Coefficients: 1 1 -1 -1 0 0 0 0

Contrast	-0.0602	SS (Contrast)	6.44E-03
Scheffe's F	0.20	P (Scheffe's F)	0.9839
T-Statistic	-1.18	P (T-Statistic)	0.2431
SE (Contrast)	0.0509		

Contrast Number 2

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 -1 -1 0 0

Contrast	-0.1202	SS (Contrast)	0.0267
Scheffe's F	0.83	P (Scheffe's F)	0.5703
T-Statistic	-2.41	P (T-Statistic)	0.0203
SE (Contrast)	0.0499		

Contrast Number 3

Contrast Coefficients: 1 1 0 0 0 0 -1 -1

Contrast	-0.0444	SS (Contrast)	3.65E-03
Scheffe's F	0.11	P (Scheffe's F)	0.9972
T-Statistic	-0.89	P (T-Statistic)	0.3783
SE (Contrast)	0.0499		

Error term used: Error, 45 DF

Statistix 9.0

fenologia vs clima t..., 11/12/2012, 8:31:25

Correlations (Pearson)

	BS	Prec	T	BFBR	BFBR2	BFPR	BFPR2
Prec	0,6045						
P-VALUE	0,0373						
T	-0,6041	-0,5400					
	0,0375	0,0699					
BFBR	0,5255	0,3028	-0,3370				
	0,0793	0,3388	0,2841				
BFBR2	0,3655	0,2463	-0,3582	0,9373			
	0,2427	0,4404	0,2530	0,0000			
BFPR	0,5935	0,6164	-0,3124	0,6140	0,4702		
	0,0419	0,0328	0,3229	0,0337	0,1229		
BFPR2	0,7959	0,3955	-0,2723	0,3195	0,2145	0,3028	
	0,0020	0,2032	0,3919	0,3114	0,5032	0,3387	
FABR	-0,4434	-0,3634	0,0007	-0,2097	-0,1840	-0,3518	-0,3088
	0,1489	0,2455	0,9983	0,5129	0,5669	0,2621	0,3288
FABR2	-0,3222	-0,2691	-0,1570	-0,2415	-0,1864	-0,3892	-0,1429
	0,3071	0,3978	0,6260	0,4496	0,5619	0,2112	0,6578
FAPR	-0,0842	0,0058	-0,0654	-0,2473	-0,3153	0,0813	-0,0439
	0,7947	0,9858	0,8399	0,4385	0,3182	0,8017	0,8922
FAPR2	-0,2241	-0,1641	-0,1590	-0,2516	-0,2152	-0,4141	-0,0360
	0,4839	0,6103	0,6216	0,4303	0,5017	0,1808	0,9115

Anexos estadísticos

FMBR	-0,0688 0,8318	-0,0797 0,8055	-0,4259 0,1674	-0,2286 0,4747	-0,1612 0,6166	-0,4003 0,1972	-0,2762 0,3848
FMBR2	0,0622 0,8476	0,0909 0,7788	-0,4702 0,1230	-0,3054 0,3345	-0,2153 0,5015	-0,2041 0,5246	-0,1126 0,7275
FMPR	0,1020 0,7525	0,0584 0,8569	-0,4386 0,1538	-0,2182 0,4957	-0,1679 0,6018	-0,3618 0,2478	-0,0895 0,7821
FMPR2	-0,2277 0,4767	-0,1861 0,5625	-0,4358 0,1567	-0,2836 0,3717	-0,2000 0,5332	-0,4965 0,1006	-0,3426 0,2757
FVBR	-0,1195 0,7115	-0,1156 0,7205	-0,3985 0,1994	-0,2547 0,4244	-0,1888 0,5568	-0,4507 0,1414	-0,3234 0,3052
FVBR2	-0,1225 0,7044	-0,4911 0,1049	0,0769 0,8122	-0,2669 0,4016	-0,2447 0,4434	-0,3866 0,2144	-0,2868 0,3661
FVPR	0,1838 0,5675	-0,1637 0,6111	0,1896 0,5551	0,1735 0,5897	-0,0288 0,9292	0,1105 0,7325	-0,0221 0,9457
FVPR2	-0,3091 0,3283	-0,0403 0,9011	0,2719 0,3926	-0,1054 0,7444	-0,1380 0,6688	-0,2181 0,4959	-0,2364 0,4594
HR	0,3123 0,3230	0,3774 0,2265	-0,8189 0,0011	0,0925 0,7749	0,1735 0,5897	0,0362 0,9110	0,1358 0,6740
FABR2 P-VALUE	FABR 0,9310 0,0000	FABR2	FAPR	FAPR2	FMBR	FMBR2	FMPR
FAPR	0,5670 0,0546	0,6406 0,0248					
FAPR2	0,8997 0,0001	0,9641 0,0000	0,6247 0,0299				
FMBR	0,0138 0,9662	0,0410 0,8994	-0,1374 0,6703	0,0101 0,9751			
FMBR2	-0,2221 0,4878	-0,1772 0,5818	-0,3178 0,3141	-0,2211 0,4897	0,8567 0,0004		
FMPR	-0,1732 0,5903	-0,1086 0,7368	-0,1775 0,5811	-0,0829 0,7979	0,9582 0,0000	0,8440 0,0006	
FMPR2	0,4191 0,1751	0,4625 0,1301	0,1415 0,6609	0,4049 0,1917	0,9012 0,0001	0,6822 0,0145	0,7839 0,0026
FVBR	0,0642 0,8429	0,0773 0,8112	-0,1436 0,6561	0,0510 0,8749	0,9948 0,0000	0,8350 0,0007	0,9432 0,0000
FVBR2	0,0664 0,8375	-0,0952 0,7685	-0,2721 0,3923	-0,0359 0,9118	0,2958 0,3505	0,2766 0,3842	0,2852 0,3688
FVPR	0,1063 0,7424	-0,1360 0,6734	-0,1979 0,5376	-0,0359 0,9118	-0,1883 0,5579	-0,2514 0,4305	-0,1961 0,5413
FVPR2	-0,1424 0,6589	-0,1228 0,7039	-0,2372 0,4579	-0,1418 0,6603	-0,1062 0,7426	-0,1418 0,6602	-0,1106 0,7322
HR	0,2531 0,4274	0,3867 0,2143	-0,0229 0,9436	0,3707 0,2355	0,4139 0,1811	0,4951 0,1017	0,3497 0,2652
	FMPR2	FVBR	FVBR2	FVPR	FVPR2		

Anexos estadísticos

FVBR	0,9121				
P-VALUE	0,0000				
FVBR2	0,1868 0,5610	0,3364 0,2850			
FVPR	-0,2335 0,4651	-0,1508 0,6399	0,5714 0,0523		
FVPR2	-0,1317 0,6832	-0,0458 0,8876	-0,1612 0,6168	-0,1612 0,6168	
HR	0,5368 0,0719	0,4010 0,1964	-0,0788 0,8078	-0,1333 0,6795	-0,3380 0,2825

Cases Included 12 Missing Cases 0
Statistix 9.0

29/11/2012, 11:16:08

Correlations (Pearson)

	BF	BF~01	BS	FA	FA~01	FM	FM~01
BF~01	1,0000						
P-VALUE	0,0000						
BS	-0,1503 0,6411	-0,1503 0,6411					
FA	0,5435 0,0678	0,5435 0,0678	-0,5119 0,0889				
FA~01	0,6415 0,0246	0,6415 0,0246	-0,5605 0,0580	0,6597 0,0196			
FM	0,2629 0,4090	0,2629 0,4090	0,0504 0,8764	-0,0783 0,8089	0,0389 0,9044		
FM~01	0,2081 0,5164	0,2081 0,5164	-0,0951 0,7688	-0,0842 0,7947	-0,0056 0,9861	0,7967 0,0019	
FV	0,0617 0,8489	0,0617 0,8489	-0,0705 0,8278	-0,1001 0,7570	0,0235 0,9422	0,7828 0,0026	0,5130 0,0881
FV~01	0,1935 0,5468	0,1935 0,5468	0,0005 0,9987	-0,0550 0,8652	0,0263 0,9353	0,7892 0,0023	0,8848 0,0001
Prec	-0,7172 0,0087	-0,7172 0,0087	0,1968 0,5399	-0,4414 0,1508	-0,4874 0,1080	0,0791 0,8069	0,0088 0,9782
T	0,4983 0,0992	0,4983 0,0992	-0,4623 0,1302	0,1966 0,5403	0,5315 0,0754	0,3569 0,2548	0,3617 0,2480

FV
FV~01
P-VALUE 0,7346
0,0065

Prec	0,0802 0,8043	-0,1114 0,7302	
T	0,5188 0,0839	0,5479 0,0652	-0,5657 0,0552

Cases Included 12 Missing Cases 0
Statistix 9.0

29/11/2012, 11:06:29

Correlations (Pearson)

BF	BF~01	BS	FA	FA~01	FM	FM~01
----	-------	----	----	-------	----	-------

Anexos estadísticos

BF~01	0,0668						
P-VALUE	0,8366						
BS	-0,1069 0,7408	-0,1991 0,5349					
FA	0,0620 0,8481	-0,2720 0,3925	-0,4318 0,1610				
FA~01	0,0059 0,9855	0,3299 0,2949	-0,4547 0,1375	0,4409 0,1513			
FM	-0,4858 0,1094	-0,0805 0,8036	0,0774 0,8111	0,0056 0,9863	0,0290 0,9288		
FM~01	-0,2224 0,4872	0,0661 0,8382	0,1941 0,5456	-0,1755 0,5853	0,1635 0,6117	0,6930 0,0125	
FV	-0,3942 0,2047	0,0336 0,9174	0,1867 0,5613	-0,1271 0,6940	-0,1915 0,5511	0,8932 0,0001	0,7725 0,0032
FV~01	0,1661 0,6059	0,1355 0,6746	0,0049 0,9880	-0,0233 0,9428	0,1594 0,6206	0,5493 0,0643	0,8362 0,0007
Prec	0,0101 0,9753	-0,2236 0,4849	0,1621 0,6146	-0,0725 0,8229	-0,5472 0,0656	-0,5987 0,0397	-0,6393 0,0252
T	0,1562 0,6278	0,3570 0,2547	-0,5033 0,0953	0,3054 0,3344	0,8753 0,0002	0,2711 0,3940	0,3668 0,2409

	FV	FV~01	Prec
FV~01	0,6811		
P-VALUE	0,0148		
Prec	-0,3944 0,2046	-0,5110 0,0895	
T	0,0539 0,8678	0,4693 0,1237	-0,7745 0,0031

Cases Included 12
Statistix 9.0

Missing Cases 0

18/11/2012, 6:34:19

Correlations (Pearson)

	FRUCTO~01	Fructosa	GLUCOS~01	Glucosa	SACARO~01
Fructosa	0,7363				
P-VALUE	0,0000				
GLUCOS~01	-0,0491 0,5201	0,1052 0,1672			
Glucosa	0,5332 0,0000	0,7441 0,0000	0,0220 0,7733		
SACARO~01	0,2259 0,0027	0,0588 0,4411	-0,0160 0,8339	0,0968 0,2039	
Sacarosa	0,0274 0,7202	0,0121 0,8739	0,0112 0,8829	0,0988 0,1948	-0,1759 0,0202

Cases Included 174
Statistix 9.0

Missing Cases 6

correlatiósn clima v..., 10/12/2012, 8:44:17

Correlations (Pearson)

DeIT	Fru1	Fru2	HRdia	HRnoche	Ma11	Ma12
------	------	------	-------	---------	------	------

Anexos estadísticos

Fru1	0,0231						
P-VALUE	0,9433						
Fru2	-0,1688 0,5999	0,8967 0,0001					
HRdia	-0,5400 0,0699	-0,7418 0,0057	-0,7088 0,0099				
HRnoche	-0,0237 0,9416	-0,8424 0,0006	-0,9420 0,0000	0,8364 0,0007			
Ma11	-0,0507 0,8756	-0,6622 0,0190	-0,8278 0,0009	0,6758 0,0159	0,8512 0,0004		
Ma12	-0,2386 0,4551	-0,7919 0,0021	-0,8580 0,0004	0,8950 0,0001	0,9345 0,0000	0,8838 0,0001	
PAR	0,2576 0,4188	-0,1200 0,7102	-0,1691 0,5993	-0,0025 0,9937	0,1937 0,5464	0,0020 0,9951	-0,0431 0,8942
Sac1	-0,5176 0,0848	0,4032 0,1937	0,5305 0,0760	-0,1282 0,6913	-0,4480 0,1442	-0,3779 0,2259	-0,4543 0,1379
Sac2	-0,7206 0,0082	0,2247 0,4827	0,4652 0,1275	0,1214 0,7070	-0,3168 0,3157	-0,4389 0,1535	-0,2691 0,3977
Tdia	-0,4176 0,1768	-0,0647 0,8417	-0,0412 0,8989	0,2945 0,3527	0,2614 0,4119	0,4160 0,1786	0,3286 0,2970
Tnoche	-0,7990 0,0018	-0,0549 0,8655	0,0610 0,8506	0,4772 0,1167	0,1854 0,5640	0,3019 0,3403	0,3425 0,2758

	PAR	Sac1	Sac2	Tdia
Sac1	0,1697			
P-VALUE	0,5980			
Sac2	-0,1119 0,7292	0,7696 0,0034		
Tdia	-0,0123 0,9697	0,2125 0,5073	0,3053 0,3345	
Tnoche	-0,1428 0,6579	0,4104 0,1851	0,5782 0,0489	0,8801 0,0002

Cases Included 12 Missing Cases 0
Statistix - 30 Day Trial Version 9.0

10/01/2012, 18:23:27

Nonlinear Regression

MODEL: $PN = a \cdot (1 - \exp(-b \cdot (PAR - c)))$

Parameter	Estimate	Std Error	Lower 95% C.i.	Upper 95% C.i.
a	3.7218	0.3038	3.1013	4.3424
b	3.531E-03	8.239E-04	1.849E-03	5.214E-03
c	73.557	18.812	35.138	111.98

Convergence criterion met after 26 iterations.

Residual SS (SSE)	27.039
Residual MS (MSE)	0.9013
Standard Deviation	0.9494
Degrees of Freedom	30
AICc	2.8539
Pseudo R-Squared	0.9326

Anexos estadísticos

Parameter Correlations

	a	b	c
a	1,0000		
b	-0,5979	1,0000	
c	0,1011	-0,0461	1,0000

Cases Included 33 Missing Cases 0
 Statistix - 30 Day Trial Version 9.0

10/01/2012, 18:28:02

Nonlinear Regression

MODEL: $PN = a*(1-Exp(-b*(PAR-c)))$

Parameter	Estimate	Std Error	Lower 95% C.i.	Upper 95% C.i.
a	3.7987	0.2414	3.3033	4.2940
b	3.284E-03	5.603E-04	2.135E-03	4.434E-03
c	59.631	13.705	31.510	87.752

Convergence criterion met after 29 iterations.

Residual SS (SSE)	10.321
Residual MS (MSE)	0.3823
Standard Deviation	0.6183
Degrees of Freedom	27
AICC	-22.411
Pseudo R-Squared	0.8815

Parameter Correlations

	a	b	c
a	1,0000		
b	-0,6635	1,0000	
c	0,0507	0,1121	1,0000

Cases Included 30 Missing Cases 0
 Statistix - 30 Day Trial Version 9.0

10/01/2012, 18:19:39

Nonlinear Regression

MODEL: $PN = a*(1-Exp(-b*(PAR-c)))$

Parameter	Estimate	Std Error	Lower 95% C.i.	Upper 95% C.i.
a	3.6243	0.2506	3.1091	4.1394
b	3.067E-03	6.209E-04	1.791E-03	4.344E-03
c	39.976	18.991	0.9396	79.013

Convergence criterion met after 33 iterations.

Residual SS (SSE)	10.126
Residual MS (MSE)	0.3895
Standard Deviation	0.6241
Degrees of Freedom	26
AICC	-20.846
Pseudo R-Squared	0.8441

Parameter Correlations

	a	b	c
a	1,0000		
b	-0,6638	1,0000	
c	-0,0603	0,3716	1,0000

Cases Included 29 Missing Cases 0
 Statistix - 30 Day Trial Version 9.0

10/01/2012, 18:17:55

Nonlinear Regression

Anexos estadísticos

MODEL: PN = a*(1-Exp(-b*(PAR-c)))

Parameter	Estimate	Std Error	Lower 95% C.i.	Upper 95% C.i.
a	3.4124	0.1762	3.0509	3.7740
b	2.368E-03	3.474E-04	1.655E-03	3.081E-03
c	30.571	15.792	-1.8327	62.974

Convergence criterion met after 24 iterations.

Residual SS (SSE)	4.1030
Residual MS (MSE)	0.1520
Standard Deviation	0.3898
Degrees of Freedom	27
AICC	-50.085
Pseudo R-Squared	0.9199

Parameter Correlations

	a	b	c
a	1,0000		
b	-0,7015	1,0000	
c	-0,1145	0,4342	1,0000

Cases Included 30 Missing Cases 0
Statistix - 30 Day Trial Version 9.0

10/01/2012, 18:30:39

Nonlinear Regression

MODEL: PN = a*(1-Exp(-b*(PAR-c)))

Parameter	Estimate	Std Error	Lower 95% C.i.	Upper 95% C.i.
a	3.0444	0.2220	2.5896	3.4992
b	3.501E-03	6.708E-04	2.127E-03	4.875E-03
c	77.659	15.002	46.928	108.39

Convergence criterion met after 51 iterations.

Residual SS (SSE)	10.807
Residual MS (MSE)	0.3860
Standard Deviation	0.6213
Degrees of Freedom	28
AICC	-23.129
Pseudo R-Squared	0.9263

Parameter Correlations

	a	b	c
a	1,0000		
b	-0,6360	1,0000	
c	0,1233	-0,0913	1,0000

Cases Included 31 Missing Cases 0
Statistix - 30 Day Trial Version 9.0

10/01/2012, 18:33:49

Nonlinear Regression

MODEL: PN = a*(1-Exp(-b*(PAR-c)))

Parameter	Estimate	Std Error	Lower 95% C.i.	Upper 95% C.i.
a	1.6860	0.1478	1.3828	1.9892
b	5.415E-03	1.245E-03	2.860E-03	7.971E-03
c	67.656	13.457	40.045	95.267

Convergence criterion met after 27 iterations.

Residual SS (SSE)	5.3214
Residual MS (MSE)	0.1971

Anexos estadísticos

Standard Deviation 0.4439
 Degrees of Freedom 27
 AICC -42.284
 Pseudo R-Squared 0.9735

Parameter Correlations

	a	b	c
a	1,0000		
b	-0,6404	1,0000	
c	0,2139	-0,3340	1,0000

Cases Included 30 Missing Cases 0
 Statistix - 30 Day Trial Version 9.0

10/01/2012, 17:02:29

Nonlinear Regression

MODEL: $PN = a \cdot (1 - \exp(-b \cdot (PAR - c)))$

Parameter	Estimate	Std Error	Lower 95% C.i.	Upper 95% C.i.
a	4.9704	0.4269	4.0960	5.8447
b	3.743E-03	9.319E-04	1.834E-03	5.652E-03
c	34.644	19.723	-5.7574	75.046

Convergence criterion met after 18 iterations.

Residual SS (SSE) 36.698
 Residual MS (MSE) 1.3106
 Standard Deviation 1.1448
 Degrees of Freedom 28
 AICC 14.769
 Pseudo R-Squared 0.7591

Parameter Correlations

	a	b	c
a	1,0000		
b	-0,6611	1,0000	
c	-0,0225	0,2982	1,0000

Cases Included 31 Missing Cases 0
 Statistix - 30 Day Trial Version 9.0

10/01/2012, 18:38:00

Nonlinear Regression

MODEL: $PN = a \cdot (1 - \exp(-b \cdot (PAR - c)))$

Parameter	Estimate	Std Error	Lower 95% C.i.	Upper 95% C.i.
a	3.4353	0.3316	2.7570	4.1135
b	6.623E-03	1.993E-03	2.547E-03	0.0107
c	41.323	14.744	11.168	71.479

Convergence criterion met after 24 iterations.

Residual SS (SSE) 35.840
 Residual MS (MSE) 1.2359
 Standard Deviation 1.1117
 Degrees of Freedom 29
 AICC 13.108
 Pseudo R-Squared 0.9428

Parameter Correlations

	a	b	c
a	1,0000		
b	-0,6159	1,0000	
c	0,1326	-0,1010	1,0000

Cases Included 32 Missing Cases 0

Eigenvalues / Eigenvectors Based on Correlation Matrix

	Eigenvalues	Percent of Variance	Cumulative Percent of Variance
1	4.62051	46,2	46,2
2	1.72390	17,2	63,4
3	1.22409	12,2	75,7
4	0.91190	9,1	84,8
5	0.56248	5,6	90,4
6	0.30615	3,1	93,5
7	0.26108	2,6	96,1
8	0.22537	2,3	98,4
9	0.12860	1,3	99,6
10	0.03591	0,4	100,0

Factor	Vectors						
	1	2	3	4	5	6	7
ci	0,3348	-0,2898	0,1436	-0,3874	0,1180	-0,3967	-0,6587
etr	-0,3674	-0,0264	-0,1047	-0,2735	-0,4821	-0,6808	0,2769
evap	-0,0074	-0,0352	-0,8627	-0,1406	0,2978	-0,0523	-0,0401
gs	0,2823	-0,4168	-0,3934	0,1771	-0,2794	0,1153	0,1320
npq	-0,3786	-0,3943	-0,0202	0,0670	0,0406	0,1515	-0,2318
pn	-0,2551	0,3657	-0,1739	0,5735	-0,2407	-0,1545	-0,5660
psii	0,3672	0,0303	-0,0152	0,4395	0,2988	-0,4816	0,1342
qnp	-0,3705	-0,4141	0,0070	0,0332	0,0028	0,1109	-0,1690
qp	-0,3012	-0,3584	0,1764	0,3212	0,4707	-0,2680	0,2218
t	-0,3192	0,3877	-0,0858	-0,3053	0,4653	-0,0156	-0,0232

Factor	Vectors		
	8	9	10
ci	0,1543	-0,0646	0,0008
etr	-0,0498	-0,0194	0,0556
evap	0,0193	0,3633	-0,0965
gs	0,2285	-0,6209	0,1183
npq	-0,3246	0,1005	0,7089
pn	0,1846	-0,0674	-0,0362
psii	-0,5623	-0,1095	0,0588
qnp	-0,4075	-0,1799	-0,6714
qp	0,5463	0,0624	-0,0413
t	-0,0311	-0,6443	0,1177

Correlations (Pearson)

	ci	etr	evap	gs	npq	pn	psii
etr	-0,3447						
P-VALUE	0,0000						
evap	-0,2069	0,5753					
	0,0116	0,0000					
gs	-0,0707	0,4692	0,7974				
	0,3933	0,0000	0,0000				
npq	-0,1718	0,5028	0,4375	0,3115			
	0,0368	0,0000	0,0000	0,0001			
pn	-0,6323	0,4573	0,5739	0,4142	0,2945		
	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0003		
psii	0,3311	-0,7032	-0,6866	-0,4992	-0,4558	-0,4416	
	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	
qnp	-0,1392	0,4316	0,4853	0,3527	0,8174	0,2942	-0,3558
	0,0915	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0003	0,0000

Anexos estadísticos

qp	0,0092 0,9117	0,3585 0,0000	0,4327 0,0000	0,3938 0,0000	0,6596 0,0000	0,1588 0,0539	-0,1995 0,0151
t	-0,3965 0,0000	0,6230 0,0000	0,7404 0,0000	0,4640 0,0000	0,4101 0,0000	0,5371 0,0000	-0,7782 0,0000

	qnp	qp
qp	0,7751	
P-VALUE	0,0000	
t	0,4242 0,0000	0,2895 0,0004

Cases Included 148 Missing Cases 9
Statistix 9.0

28/07/2012, 10:40:24

Correlations (Pearson)

	ci	etr	evap	gs	npq	pn	psii
etr	-0,4755 P-VALUE 0,0000						
evap	-0,0652 0,4699	0,0858 0,3416					
gs	0,4710 0,0000	-0,3936 0,0000	0,3299 0,0002				
npq	-0,4038 0,0000	0,5920 0,0000	0,0573 0,5255	-0,2208 0,0134			
pn	-0,7034 0,0000	0,3503 0,0001	0,0625 0,4889	-0,3916 0,0000	0,2434 0,0062		
psii	0,4316 0,0000	-0,6968 0,0000	-0,0062 0,9454	0,4562 0,0000	-0,6183 0,0000	-0,2408 0,0068	
qnp	-0,3736 0,0000	0,6062 0,0000	0,0188 0,8351	-0,1955 0,0289	0,9573 0,0000	0,1964 0,0281	-0,6062 0,0000
qp	-0,3251 0,0002	0,3628 0,0000	-0,1091 0,2259	-0,2212 0,0132	0,7304 0,0000	0,1979 0,0269	-0,3482 0,0001
t	-0,5536 0,0000	0,4890 0,0000	0,1650 0,0659	-0,7269 0,0000	0,2866 0,0012	0,4246 0,0000	-0,5492 0,0000

	qnp	qp
qp	0,7140	
P-VALUE	0,0000	
t	0,2758 0,0018	0,2107 0,0184

Cases Included 125 Missing Cases 35
Statistix 9.0

Base correlaciones i..., 8/17/2012, 9:41:45 AM

Correlations (Pearson)

	qnp	npq	etr	qp	psii	T~01	RH
npq	0,7747 P-VALUE 0,0000						
etr	0,1611 0,3783	0,3960 0,0249					

Anexos estadísticos

qp	0.8974 0.0000	0.7522 0.0000	0.1399 0.4451				
psii	0.2657 0.1415	-0.0396 0.8298	-0.6688 0.0000	0.3876 0.0284			
T~01	0.1197 0.5141	0.2408 0.1843	0.6203 0.0002	0.0566 0.7581	-0.6727 0.0000		
RH	-0.1686 0.3562	-0.2421 0.1820	-0.5288 0.0019	-0.0569 0.7569	0.6187 0.0002	-0.9470 0.0000	
solarrad	0.0932 0.6119	0.1517 0.4071	0.5272 0.0019	-0.0648 0.7245	-0.5944 0.0003	0.7845 0.0000	-0.8669 0.0000
par	0.1162 0.5267	0.1533 0.4021	0.5078 0.0030	-0.0490 0.7902	-0.5529 0.0010	0.7583 0.0000	-0.8558 0.0000

solarrad
par 0.9959
P-VALUE 0.0000

Cases Included 32 Missing Cases 32
Statistix 9.0 Base correlaciones i..., 06/12/2012, 10:25:23

Correlations (Pearson)

	EUA	A	Ci	E	T	RAF	Temp
A	0,8692 P-VALUE 0,0000						
Ci	-0,5302 0,0018	-0,6636 0,0000					
E	-0,0875 0,6340	0,3458 0,0525	-0,4463 0,0105				
T	0,0219 0,9053	0,3076 0,0868	-0,7190 0,0000	0,7194 0,0000			
RAF	0,3372 0,0592	0,4283 0,0145	-0,6307 0,0001	0,2784 0,1228	0,4868 0,0047		
Temp	0,2608 0,1493	0,4045 0,0216	-0,5717 0,0006	0,3880 0,0282	0,7303 0,0000	0,7583 0,0000	
HR	-0,2638 0,1445	-0,3560 0,0455	0,5646 0,0008	-0,2506 0,1666	-0,6426 0,0001	-0,8558 0,0000	-0,9470 0,0000
Radso1	0,3676 0,0385	0,4484 0,0100	-0,6398 0,0001	0,2704 0,1345	0,4869 0,0047	0,9959 0,0000	0,7845 0,0000
gs	-0,2831 0,1164	-0,2013 0,2693	0,3355 0,0605	0,2296 0,2061	-0,2726 0,1312	-0,2420 0,1820	-0,3181 0,0760

HR Radso1
Radso1 -0,8669
P-VALUE 0,0000

gs 0,3448 -0,2313
0,0533 0,2027

Cases Included 32 Missing Cases 32
Statistix 9.0 Base correlaciones i..., 06/12/2012, 10:35:47

Correlations (Pearson)

Anexos estadísticos

	RAF	Temp	HR	Radso1	ETR	NPQ	PSII
Temp	0,7583						
P-VALUE	0,0000						
HR	-0,8558	-0,9470					
	0,0000	0,0000					
Radso1	0,9959	0,7845	-0,8669				
	0,0000	0,0000	0,0000				
ETR	0,5078	0,6203	-0,5288	0,5272			
	0,0030	0,0002	0,0019	0,0019			
NPQ	0,1533	0,2408	-0,2421	0,1517	0,3960		
	0,4021	0,1843	0,1820	0,4071	0,0249		
PSII	-0,5529	-0,6727	0,6187	-0,5944	-0,6688	-0,0396	
	0,0010	0,0000	0,0002	0,0003	0,0000	0,8298	
qNP	0,1162	0,1197	-0,1686	0,0932	0,1611	0,7747	0,2657
	0,5267	0,5141	0,3562	0,6119	0,3783	0,0000	0,1415
qP	-0,0490	0,0566	-0,0569	-0,0648	0,1399	0,7522	0,3876
	0,7902	0,7581	0,7569	0,7245	0,4451	0,0000	0,0284

qNP
 qP 0,8974
 P-VALUE 0,0000
 Statistix 9.0

Base correlaciones i..., 06/12/2012, 10:27:10

Stepwise Linear Regression of A
 Unforced Variables: HR Radso1 Temp RAF
 P to Enter 0,0500
 P to Exit 0,0500

Step	Variable	Coefficient	T	P	R Sq	MSE
1	Constant	-28.3200	-1,27		0,2908	3.77291
	HR	0.18261	1,36	0,1852		
	Radso1	0.01282	0,80	0,4286		
	Temp	0.50324	1,21	0,2378		
	RAF	-0.00473	-0,49	0,6280		
2	Constant	-33.5899	-1,74		0,2845	3.67054
	HR	0.20923	1,73	0,0952		
	Radso1	0.00509	2,11	0,0439		
	Temp	0.61212	1,76	0,0894		
3	Constant	-0.98769	-0,23		0,2083	3.92140
	Radso1	0.00250	1,28	0,2109		
	Temp	0.09327	0,51	0,6108		
4	Constant	1.20403	2,40		0,2011	3.82528
	Radso1	0.00329	2,75	0,0100		

Resulting Stepwise Model

Variable	Coefficient	Std Error	T	P	VIF
Constant	1.20403	0.50234	2,40	0,0230	
Radso1	0.00329	0.00120	2,75	0,0100	1,0

Cases Included 32 R Squared 0,2011 MSE 3.82528
 Missing Cases 32 Adjusted R Sq 0,1745 SD 1.95583

Variables Not in the Model

Variable	Multiple	Partial	T	P
----------	----------	---------	---	---

Anexos estadísticos
 HR 0,8669 0,0736 0,40 0,6940
 Temp 0,7845 0,0951 0,51 0,6108
 RAF 0,9959 -0,2270 -1,26 0,2194
 Statistix 9.0 Base correlaciones i..., 13/12/2012, 8:24:25

Stepwise Linear Regression of ci
 Unforced Variables: RH par solarrad
 P to Enter 0,0500
 P to Exit 0,0500

Step	Variable	Coefficient	T	P	R Sq	MSE
1	Constant	473.368	2,16		0,4145	4846.37
	RH	0.12608	0,06	0,9557		
	par	0.14019	0,48	0,6359		
	solarrad	-0.41203	-0,83	0,4132		
2	Constant	485.601	25,74		0,4145	4679.78
	par	0.14295	0,50	0,6181		
	solarrad	-0.42072	-0,91	0,3710		
3	Constant	489.066	28,19		0,4093	4563.40
	solarrad	-0.18839	-4,56	0,0001		

Resulting Stepwise Model

Variable	Coefficient	Std Error	T	P	VIF
Constant	489.066	17.3504	28,19	0,0000	
solarrad	-0.18839	0.04132	-4,56	0,0001	1,0

Cases Included 32 R Squared 0,4093 MSE 4563.40
 Missing Cases 32 Adjusted R Sq 0,3896 SD 67.5529

Variables Not in the Model
 Correlations

Variable	Multiple	Partial	T	P
RH	0,8669	0,0261	0,14	0,8893
par	0,9959	0,0932	0,50	0,6181

Statistix 9.0 Base correlaciones i..., 06/12/2012, 10:27:47

Stepwise Linear Regression of E
 Unforced Variables: HR Radsol Temp RAF
 P to Enter 0,0500
 P to Exit 0,0500

Step	Variable	Coefficient	T	P	R Sq	MSE
1	Constant	-17.0524	-4,58		0,5314	0.10453
	HR	0.09612	4,30	0,0002		
	Radsol	-0.00823	-3,10	0,0045		
	Temp	0.35155	5,07	0,0000		
	RAF	0.00546	3,40	0,0021		

Resulting Stepwise Model

Variable	Coefficient	Std Error	T	P	VIF
Constant	-17.0524	3.72075	-4,58	0,0001	
HR	0.09612	0.02236	4,30	0,0002	18,9
Radsol	-0.00823	0.00265	-3,10	0,0045	180,3
Temp	0.35155	0.06938	5,07	0,0000	14,3
RAF	0.00546	0.00161	3,40	0,0021	176,0

Cases Included 32 R Squared 0,5314 MSE 0.10453
 Missing Cases 32 Adjusted R Sq 0,4620 SD 0.32331
 Statistix 9.0 Base correlaciones i..., 06/12/2012, 10:36:33

Stepwise Linear Regression of ETR
 Unforced Variables: HR Radsol Temp RAF
 P to Enter 0,0500
 P to Exit 0,0500

Anexos estadísticos

Step	Variable	Coefficient	T	P	R Sq	MSE
1	Constant	-272.035	-2,29		0,4744	106.529
	HR	1.46257	2,05	0,0503		
	Radso1	-0.01523	-0,18	0,8587		
	Temp	6.08768	2,75	0,0105		
	RAF	0.02241	0,44	0,6658		
2	Constant	-263.288	-2,47		0,4738	102.848
	HR	1.42254	2,14	0,0416		
	Temp	5.88990	3,12	0,0042		
	RAF	0.01330	1,72	0,0967		
3	Constant	-164.020	-1,78		0,4183	109.780
	HR	0.66966	1,29	0,2068		
	Temp	4.87091	2,63	0,0135		
4	Constant	-46.4362	-2,94		0,3848	112.222
	Temp	2.60549	4,33	0,0002		

Resulting Stepwise Model

Variable	Coefficient	Std Error	T	P	VIF
Constant	-46.4362	15.7923	-2,94	0,0063	
Temp	2.60549	0.60144	4,33	0,0002	1,0

Cases Included	32	R Squared	0,3848	MSE	112.222
Missing Cases	32	Adjusted R Sq	0,3643	SD	10.5935

Variables Not in the Model

Variable	Correlations		T	P
	Multiple	Partial		
HR	0,9470	0,2332	1,29	0,2068
Radso1	0,7845	0,0834	0,45	0,6556
RAF	0,7583	0,0731	0,39	0,6959

Statistix 9.0 Base correlaciones i..., 06/12/2012, 10:28:06

Stepwise Linear Regression of EUA
Unforced Variables: HR Radso1 Temp RAF

P to Enter 0,0500
P to Exit 0,0500

Step	Variable	Coefficient	T	P	R Sq	MSE
1	Constant	11.5835	0,36		0,2747	7.62028
	HR	-0.01005	-0,05	0,9584		
	Radso1	0.05308	2,34	0,0268		
	Temp	-0.35334	-0,60	0,5558		
	RAF	-0.02870	-2,09	0,0461		
2	Constant	9.94835	1,52		0,2747	7.34888
	Radso1	0.05271	2,49	0,0189		
	Temp	-0.32577	-1,20	0,2413		
	RAF	-0.02841	-2,30	0,0288		
3	Constant	2.14669	2,85		0,2375	7.45857
	Radso1	0.04012	2,17	0,0383		
	RAF	-0.02235	-1,97	0,0580		
4	Constant	1.60485	2,18		0,1351	8.17848
	Radso1	0.00379	2,16	0,0385		

Resulting Stepwise Model

Variable	Coefficient	Std Error	T	P	VIF
Constant	1.60485	0.73451	2,18	0,0368	
Radso1	0.00379	0.00175	2,16	0,0385	1,0

Cases Included	32	R Squared	0,1351	MSE	8.17848
----------------	----	-----------	--------	-----	---------

Anexos estadísticos
 Missing Cases 32 Adjusted R Sq 0,1063 SD 2.85980

Variables Not in the Model
 Correlations

Variable	Multiple	Partial	T	P
HR	0,8669	0,1183	0,64	0,5263
Temp	0,7845	-0,0478	-0,26	0,7986
RAF	0,9959	-0,3441	-1,97	0,0580

Statistix 9.0 fenologia vs clima t..., 11/12/2012, 8:38:56

Stepwise Linear Regression of BFPR2
 Unforced Variables: T Prec HR BS
 P to Enter 0,0500
 P to Exit 0,0500

Step	Variable	Coefficient	T	P	R Sq	MSE
1	Constant	-651.822	-1,40		0,7357	72.1540
	T	16.5362	1,47	0,1847		
	Prec	-0.00820	-0,22	0,8289		
	HR	2.15388	0,93	0,3844		
	BS	2.12780	3,86	0,0062		
2	Constant	-659.003	-1,51		0,7338	63.5886
	T	16.8553	1,61	0,1460		
	HR	2.13434	0,98	0,3558		
	BS	2.07858	4,37	0,0024		
3	Constant	-259.448	-1,67		0,7018	63.3075
	T	8.31750	1,44	0,1845		
	BS	1.89291	4,35	0,0018		
4	Constant	-37.1910	-3,21		0,6334	70.0544
	BS	1.51531	4,16	0,0020		

Resulting Stepwise Model

Variable	Coefficient	Std Error	T	P	VIF
Constant	-37.1910	11.5834	-3,21	0,0093	
BS	1.51531	0.36457	4,16	0,0020	1,0

Cases Included 12 R Squared 0,6334 MSE 70.0544
 Missing Cases 0 Adjusted R Sq 0,5967 SD 8.36985

Variables Not in the Model
 Correlations

Variable	Multiple	Partial	T	P
T	0,6041	0,4321	1,44	0,1845
Prec	0,6045	-0,1775	-0,54	0,6016
HR	0,3123	-0,1961	-0,60	0,5634

Statistix 9.0 fenologia vs clima t..., 11/12/2012, 8:39:41

Stepwise Linear Regression of FMPR2
 Unforced Variables: T Prec HR BS
 P to Enter 0,0500
 P to Exit 0,0500

Step	Variable	Coefficient	T	P	R Sq	MSE
1	Constant	240.675	0,95		0,6491	21.3769
	T	-10.0758	-1,65	0,1436		
	Prec	-0.02420	-1,22	0,2633		
	HR	0.47554	0,38	0,7178		
	BS	-0.51373	-1,71	0,1309		
2	Constant	329.326	3,71		0,6420	19.0831
	T	-11.9645	-3,62	0,0068		
	Prec	-0.02391	-1,27	0,2387		
	BS	-0.55673	-2,12	0,0667		

Anexos estadísticos						
3	Constant	297.711	3,38		0,5694	20.4006
	T	-10.8056	-3,29	0,0094		
	BS	-0.69535	-2,82	0,0202		

Resulting Stepwise Model

Variable	Coefficient	Std Error	T	P	VIF
Constant	297.711	88.0055	3,38	0,0081	
T	-10.8056	3.28511	-3,29	0,0094	1,6
BS	-0.69535	0.24687	-2,82	0,0202	1,6

Cases Included	12	R Squared	0,5694	MSE	20.4006
Missing Cases	0	Adjusted R Sq	0,4738	SD	4.51670

Variables Not in the Model
Correlations

Variable	Multiple	Partial	T	P
Prec	0,6431	-0,4105	-1,27	0,2387
HR	0,8502	0,1129	0,32	0,7561

Statistix 9.0 fenologia vs clima t..., 11/12/2012, 8:36:40

Stepwise Linear Regression of BFGR

Unforced Variables: BS Prec T
P to Enter 0,0500
P to Exit 0,0500

Step	Variable	Coefficient	T	P	R Sq	MSE
1	Constant	-46.6337	-0,30		0,5289	35.8606
	BS	0.03604	0,18	0,8614		
	Prec	-0.03344	-2,15	0,0637		
	T	3.03658	0,49	0,6340		
2	Constant	-33.5757	-0,25		0,5270	32.0057
	Prec	-0.03369	-2,30	0,0468		
	T	2.55628	0,49	0,6362		
3	Constant	31.2617	11,02		0,5144	29.5722
	Prec	-0.03774	-3,25	0,0087		

Resulting Stepwise Model

Variable	Coefficient	Std Error	T	P	VIF
Constant	31.2617	2.83803	11,02	0,0000	
Prec	-0.03774	0.01160	-3,25	0,0087	1,0

Cases Included	12	R Squared	0,5144	MSE	29.5722
Missing Cases	0	Adjusted R Sq	0,4658	SD	5.43803

Variables Not in the Model
Correlations

Variable	Multiple	Partial	T	P
BS	0,1968	-0,0134	-0,04	0,9689
T	0,5657	0,1611	0,49	0,6362

Statistix 9.0 fenologia vs clima vega, 11/12/2012, 8:35:07

Stepwise Linear Regression of FAAP

Unforced Variables: T Prec BS
P to Enter 0,0500
P to Exit 0,0500

Step	Variable	Coefficient	T	P	R Sq	MSE
1	Constant	-675.170	-3,82		0,8148	35.0656
	T	27.4237	4,04	0,0037		
	Prec	0.02875	1,45	0,1864		
	BS	0.10954	0,50	0,6278		
2	Constant	-619.616	-4,69		0,8089	32.1595
	T	25.3529	4,90	0,0008		

Anexos estadísticos						
	Prec	0.02457	1,42	0,1896		
3	Constant	-472.406	-5,49		0,7662	35.4181
	T	19.6654	5,72	0,0002		

Resulting Stepwise Model

Variable	Coefficient	Std Error	T	P	VIF
Constant	-472.406	86.0244	-5,49	0,0003	
T	19.6654	3.43536	5,72	0,0002	1,0

Cases Included	12	R Squared	0,7662	MSE	35.4181
Missing Cases	0	Adjusted R Sq	0,7428	SD	5.95131

Variables Not in the Model
Correlations

Variable	Multiple	Partial	T	P
Prec	0,7745	0,4276	1,42	0,1896
BS	0,5033	-0,0339	-0,10	0,9212

Statistix 9.0 fenologia vs clima t..., 11/12/2012, 8:55:19

Stepwise Linear Regression of FMPR2

Unforced Variables: BS HR Prec T

P to Enter 0,0500

P to Exit 0,0500

Step	Variable	Coefficient	T	P	R Sq	MSE
1	Constant	240.675	0,95		0,6491	21.3769
	BS	-0.51373	-1,71	0,1309		
	HR	0.47554	0,38	0,7178		
	Prec	-0.02420	-1,22	0,2633		
	T	-10.0758	-1,65	0,1436		
2	Constant	329.326	3,71		0,6420	19.0831
	BS	-0.55673	-2,12	0,0667		
	Prec	-0.02391	-1,27	0,2387		
	T	-11.9645	-3,62	0,0068		
3	Constant	297.711	3,38		0,5694	20.4006
	BS	-0.69535	-2,82	0,0202		
	T	-10.8056	-3,29	0,0094		

Resulting Stepwise Model

Variable	Coefficient	Std Error	T	P	VIF
Constant	297.711	88.0055	3,38	0,0081	
BS	-0.69535	0.24687	-2,82	0,0202	1,6
T	-10.8056	3.28511	-3,29	0,0094	1,6

Cases Included	12	R Squared	0,5694	MSE	20.4006
Missing Cases	0	Adjusted R Sq	0,4738	SD	4.51670

Variables Not in the Model
Correlations

Variable	Multiple	Partial	T	P
HR	0,8502	0,1129	0,32	0,7561
Prec	0,6431	-0,4105	-1,27	0,2387

Statistix 9.0 correlati0sn clima v..., 10/12/2012, 8:48:27

Stepwise Linear Regression of Fru1

Unforced Variables: HRdia HRnoche DelT

P to Enter 0,0500

P to Exit 0,0500

Step	Variable	Coefficient	T	P	R Sq	MSE
1	Constant	14380.4	5,48		0,7523	425108
	HRdia	-162.022	-1,17	0,2748		
	HRnoche	21.8680	0,17	0,8722		

Anexos estadísticos						
	DeLT	-430.109	-1,11	0,3003		
2	Constant	14359.9	5,80		0,7514	379177
	HRdia	-139.553	-5,21	0,0006		
	DeLT	-370.269	-2,70	0,0244		

Resulting Stepwise Model

Variable	Coefficient	Std Error	T	P	VIF
Constant	14359.9	2477.59	5,80	0,0003	
HRdia	-139.553	26.7656	-5,21	0,0006	1,4
DeLT	-370.269	137.201	-2,70	0,0244	1,4

Cases Included	12	R Squared	0,7514	MSE	379177
Missing Cases	0	Adjusted R Sq	0,6962	SD	615.773

Variables Not in the Model

Correlations		
Variable	Multiple	Partial
HRnoche	0,9788	0,0586

T P
0,17 0,8722

Statistix 9.0 correlatiósn clima v..., 10/12/2012, 8:49:13

Stepwise Linear Regression of Mall

Unforced Variables: HRdia HRnoche DeLT

P to Enter 0,0500

P to Exit 0,0500

Step	Variable	Coefficient	T	P	R Sq	MSE
1	Constant	-9755.36	-4,29		0,8165	319205
	HRdia	-238.403	-1,99	0,0817		
	HRnoche	353.597	3,10	0,0147		
	DeLT	-657.343	-1,95	0,0866		
2	Constant	-11123.8	-4,48		0,7290	419018
	HRdia	-16.4290	-0,38	0,7126		
	HRnoche	146.980	3,01	0,0148		
3	Constant	-10976.2	-4,68		0,7246	383176
	HRnoche	131.433	5,13	0,0004		

Resulting Stepwise Model

Variable	Coefficient	Std Error	T	P	VIF
Constant	-10976.2	2343.05	-4,68	0,0009	
HRnoche	131.433	25.6238	5,13	0,0004	1,0

Cases Included	12	R Squared	0,7246	MSE	383176
Missing Cases	0	Adjusted R Sq	0,6971	SD	619.012

Variables Not in the Model

Correlations		
Variable	Multiple	Partial
HRdia	0,8364	-0,1258
DeLT	0,0237	-0,0581

T P
-0,38 0,7126
-0,17 0,8652

Statistix 9.0 Base correlaciones i..., 06/12/2012, 10:37:29

Stepwise Linear Regression of PSII

Unforced Variables: HR Radsol Temp RAF

P to Enter 0,0500

P to Exit 0,0500

Step	Variable	Coefficient	T	P	R Sq	MSE
1	Constant	1.11036	1,32		0,5701	0.00534
	HR	-0.00120	-0,24	0,8142		
	Radsol	-0.00147	-2,45	0,0210		
	Temp	-0.01320	-0,84	0,4072		
	RAF	8.191E-04	2,25	0,0325		

Anexos estadísticos

2	Constant	0.91529	5,27		0,5692	0.00516
	Radsol	-0.00151	-2,70	0,0116		
	Temp	-0.00991	-1,37	0,1801		
	RAF	8.539E-04	2,61	0,0142		
3	Constant	0.67787	33,70		0,5401	0.00532
	Radsol	-0.00190	-3,85	0,0006		
	RAF	0.00104	3,43	0,0018		

Resulting Stepwise Model

Variable	Coefficient	Std Error	T	P	VIF
Constant	0.67787	0.02011	33,70	0,0000	
Radsol	-0.00190	4.935E-04	-3,85	0,0006	122,4
RAF	0.00104	3.024E-04	3,43	0,0018	122,4

Cases Included	32	R Squared	0,5401	MSE	0.00532
Missing Cases	32	Adjusted R Sq	0,5084	SD	0.07293

Variables Not in the Model

Correlations		T	P
Variable	Multiple	Partial	
HR	0,8710	0,2016	1,09 0,2854
Temp	0,8247	-0,2515	-1,37 0,1801

Statistix 9.0 correlatiósn clima v..., 10/12/2012, 8:49:42

Stepwise Linear Regression of Sac2

Unforced Variables: HRdia HRnoche DelT
P to Enter 0,0500
P to Exit 0,0500

Step	Variable	Coefficient	T	P	R Sq	MSE
1	Constant	2129.38	2,56		0,6327	42755.8
	HRdia	8.85496	0,20	0,8449		
	HRnoche	-21.6042	-0,52	0,6188		
	DelT	-108.229	-0,88	0,4052		
2	Constant	2170.67	2,84		0,6309	38199.1
	HRnoche	-13.3483	-1,65	0,1335		
	DelT	-131.851	-3,60	0,0058		
3	Constant	946.991	4,88		0,5193	44771.7
	DelT	-130.415	-3,29	0,0082		

Resulting Stepwise Model

Variable	Coefficient	Std Error	T	P	VIF
Constant	946.991	193.860	4,88	0,0006	
DelT	-130.415	39.6805	-3,29	0,0082	1,0

Cases Included	12	R Squared	0,5193	MSE	44771.7
Missing Cases	0	Adjusted R Sq	0,4712	SD	211.593

Variables Not in the Model

Correlations		T	P
Variable	Multiple	Partial	
HRdia	0,5400	-0,4587	-1,55 0,1558
HRnoche	0,0237	-0,4818	-1,65 0,1335

Statistix 9.0 Base correlaciones i..., 06/12/2012, 10:29:09

Stepwise Linear Regression of T

Unforced Variables: HR Radsol Temp RAF
P to Enter 0,0500
P to Exit 0,0500

Step	Variable	Coefficient	T	P	R Sq	MSE
1	Constant	-45.1545	-1,89		0,6749	4.31842
	HR	0.28131	1,96	0,0607		

		Anexos estadísticos					
	Radso1	-0.05347	-3,13	0,0041			
	Temp	1.96096	4,40	0,0002			
	RAF	0.03195	3,09	0,0046			
2	Constant	0.61684	0,12		0,6288	4.75529	
	Radso1	-0.04304	-2,53	0,0173			
	Temp	1.18932	5,43	0,0000			
	RAF	0.02377	2,40	0,0234			

Resulting Stepwise Model

Variable	Coefficient	Std Error	T	P	VIF
Constant	0.61684	5.27722	0,12	0,9078	
Radso1	-0.04304	0.01701	-2,53	0,0173	162,7
Temp	1.18932	0.21892	5,43	0,0000	3,1
RAF	0.02377	0.00992	2,40	0,0234	147,2

Cases Included	32	R Squared	0,6288	MSE	4.75529
Missing Cases	32	Adjusted R Sq	0,5890	SD	2.18066

Variables Not in the Model

		Correlations		T	P
Variable	Multiple	Partial			
HR	0,9732	0,3526	1,96	0,0607	

Cases Included 32 Missing Cases 32
 Statistix 9.0 Base correlaciones i..., 02/01/2013, 11:56:17

Correlations (Pearson)

	qNP	NPQ	ETR	qP	PSII	PAR	Temp
NPQ	0,7747						
P-VALUE	0,0000						
ETR	0,1611	0,3960					
	0,3783	0,0249					
qP	0,8974	0,7522	0,1399				
	0,0000	0,0000	0,4451				
PSII	0,2657	-0,0396	-0,6688	0,3876			
	0,1415	0,8298	0,0000	0,0284			
PAR	0,1162	0,1533	0,5078	-0,0490	-0,5529		
	0,5267	0,4021	0,0030	0,7902	0,0010		
Temp	0,1197	0,2408	0,6203	0,0566	-0,6727	0,7583	
	0,5141	0,1843	0,0002	0,7581	0,0000	0,0000	
RadSolar	0,0932	0,1517	0,5272	-0,0648	-0,5944	0,9959	0,7845
	0,6119	0,4071	0,0019	0,7245	0,0003	0,0000	0,0000

Cases Included 32 Missing Cases 32