UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Caracterización ecofisiológica de curuba (*Passiflora tripartita* var. *mollissima*) en dos condiciones ambientales

Mildred Julieth Mayorga Cobos

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Agronomía
Bogotá, Colombia
2016

Caracterización ecofisiológica de curuba (*Passiflora tripartita* var. *mollissima*) en dos condiciones ambientales

Mildred Julieth Mayorga Cobos

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias Agrarias

Director:

Ph.D., Ingeniero Hortícola, Gerhard Fischer – Facultad de Ciencias Agrarias

Codirectora:

Ph.D., Bióloga, Luz Marina Melgarejo – Departamento de Biología, Facultad de Ciencias

Línea de Investigación:

Fisiología de cultivos

Grupo de Investigación:

Fisiología del estrés y biodiversidad en plantas y microorganismos

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Agronomía

Bogotá, Colombia

2016

Dedicatoria

A mis abuelos, con todo el amor que puedo sentir… Al abuelo de mi corazón, mi compañía, mi apoyo, mi consejero, mi amigo, mi protector, mi ejemplo de ser humano; a quien amo infinitamente, pienso y extraño cada día. A mi abuela la consentidora y alcahueta, fuente de nobleza, bondad y fortaleza. A mi abuela de ojos claros y mirada profunda, un ser dotado de sabiduría, bondad y humildad.

Agradecimientos

¡Gracias a Dios!

Porque la gratitud es uno de los valores del ser humano que inspira a continuar trabajando en equipo por propósitos comunes, agradezco a:

A mis directores de tesis, profesores Gerhard Fischer y Luz Marina Melgarejo, por la orientación y apoyo brindados durante el desarrollo del trabajo.

A la profesora Sandra Melo de la Facultad de Ciencias Agrarias por su asesoría en estadística y al profesor Jesús Efrén Ospina por sus enseñanzas y sugerencias en agroclimatología.

A los agricultores Claudio Patiño y Carolina Rueda, por permitir el establecimiento de los cultivos en sus fincas y por el apoyo brindado en la consecución del proyecto, y a los agricultores en general porque ellos son parte de la inspiración para seguir investigando en pro de la agricultura.

A mi familia: mi hermano, mis padres, mis dos ahijadas y especialmente a mi abuela, por su amor y acompañamiento durante esta fase de mi formación profesional.

A Ivonne Quiroga, Stephany Hurtado y su familia por el apoyo incondicional en las largas y agotadoras jornadas de muestreo y registro de datos, también a los demás compañeros del grupo de investigación “Fisiología del estrés y biodiversidad en plantas y microorganismos” del departamento de biología de la Universidad Nacional de Colombia.

A mis amigos y compañeros de vida y de agronomía, principalmente a Viviana Zambrano, Lorena Solano, Catalina Camacho, Marcela Pineda, Johan Murcia, Julián Latorre y Fabián Padilla; por estar pendientes de mi proceso de aprendizaje, por su cariño y buena energía.

A mi alma máter: la Universidad Nacional de Colombia, a la Facultad de Ciencias Agrarias y al Departamento de Biología de la Sede Bogotá; por ser mi segundo hogar durante varios años, por formar excelentes profesionales y seres humanos comprometidos con la sociedad, y porque estudiar allí ha sido una de mis mejores experiencias de vida.

A Colciencias por la financiación de este trabajo enmarcado en el proyecto “Ecofisiología, nutrición mineral y manejo integrado de plagas y enfermedades en aguacate, curuba, gulupa y tomate de árbol orientados hacia su manejo agronómico, como materia prima para el desarrollo de productos de interés comercial” liderado por Luz Marina Melgarejo, de la “Red nacional para la bioprospección de frutas tropicales-RIFRUTBIO”, código 550854332012, CONTRATO RC No. 0459-2013.

A la Gobernación de Cundinamarca y la Fundación Ceiba por financiar mis estudios de maestría.

Resumen

La curuba es un frutal andino con potencial en industrias de bioprospección dadas sus propiedades organolépticas y bioquímicas; sin embargo, no hay conocimiento completo sobre sus características ecofisiológicas orientado hacia la optimización del sistema productivo. Esta investigación tuvo como objetivo caracterizar el comportamiento fisiológico de plantas de curuba en dos condiciones ambientales contrastantes, en diferentes etapas fenológicas. Se establecieron cultivos y se monitorearon parámetros climáticos en una zona baja (2.006 msnm) y una zona alta (2.498 msnm) del municipio de Pasca (Cundinamarca). Se construyeron curvas de respuesta fotosintética a la luz, se evaluó el intercambio gaseoso, la fluorescencia de la clorofila y el potencial hídrico en plantas en diferentes etapas fenológicas, se realizó seguimiento fenológico al cultivo y se evaluaron propiedades fisicoquímicas de los frutos. La zona alta presenta menor temperatura, mayor humedad relativa, mayor radiación fotosintéticamente activa y menor déficit de presión de vapor, las plantas allí mostraron mayores tasas de fotosíntesis, conductancia estomática, potencial hídrico y menor transpiración que en la zona baja, aunque en esta última tuvieron mayor eficiencia fotosintética y mejor funcionamiento del PSII. A medida que avanzó el desarrollo fenológico disminuyó la tasa fotosintética y aumentó el potencial hídrico foliar. El desarrollo fenológico fue más acelerado en la zona baja dada su alta temperatura, aunque los frutos de la zona alta presentaron mayor tamaño, acidez total titulable y contenido de ácido ascórbico. Las plantas mostraron respuesta fisiológica y fenotípica a las condiciones agroecológicas diferenciales de las dos zonas; sin embargo, las características climáticas de la zona alta permiten que las plantas presenten mejor desempeño fisiológico y mayor tamaño final de fruto.

Palabras clave: factores climáticos, intercambio gaseoso, fluorescencia de la clorofila, potencial hídrico, fenología, características fisicoquímicas de frutos.

Abstract

Banana passion fruit is an Andean fruit with potential in bioprospecting industries due to its organoleptic and biochemical properties; however, there is no complete knowledge about its ecophysiological characteristics oriented towards crop optimization. This research aimed to characterize the physiological behavior of banana passion fruit plants in two contrasting environmental conditions and different phenological stages. Crops were established and climatic parameters were monitored in a low zone (2006 m.a.s.l.) and a high zone (2498 m.a.s.l.) in the municipality of Pasca (Cundinamarca). Photosynthetic response curves to light were constructed; gas exchange, chlorophyll fluorescence and water potential were assessed in plants of different stages of development, crop phenological monitoring was carried out and physical-chemical properties of fruits were evaluated. The high zone presents lower temperature, higher relative humidity, higher photosynthetically active radiation and lower vapor pressure deficit. Plants there showed higher rates of photosynthesis, stomatal conductance, water potential and lower transpiration than in low zone, although the latter plants had greater photosynthetic efficiency and better performance of PSII. As phenological development progressed, the photosynthetic rate decreased and the leaf water potential increased. Phenological development was more accelerated in the low zone due to its high temperature, although the fruits of the high zone presented bigger size, total titratable acidity and ascorbic acid content. Plants showed physiological and phenotypic responses to the agroecological conditions of the two zones, however, climatic characteristics of the high zone allow the plants to present better physiological performance and larger final fruit size.

Keywords: climatic factors, gas exchange, chlorophyll fluorescence, water potential, phenology, physicochemical properties of fruits.

Contenido

Pág.

Resumen ..... **IX**

Abstract ..... **X**

Lista de figuras ..... **XIII**

Lista de tablas ..... **XV**

Lista de Símbolos y abreviaturas **1**

Introducción **2**

Estado del arte **6**

1. Capítulo I: Aspectos fisiológicos en diferentes etapas fenológicas de plantas de curuba crecidas en dos condiciones ambientales **11**

1.1 Introducción 11
1.2 Materiales y métodos 15
1.2.1 Material vegetal y condiciones de crecimiento 15
1.2.2 Variables climáticas 18
1.2.3 Curvas A_N/PPFD y curvas diarias de potencial hídrico 18
1.2.4 Intercambio gaseoso, fluorescencia de la clorofila y potencial hídrico foliar 20
1.2.5 Análisis estadístico 21
1.3 Resultados 22
1.3.1 Condiciones climáticas de las zonas de estudio 22
1.3.2 Curvas A_N/PPDF 23
1.3.3 Intercambio gaseoso 24
1.3.4 Fluorescencia de la clorofila 31
1.3.5 Potencial hídrico foliar 34
1.3.6 Efecto de las condiciones climáticas sobre los aspectos fisiológicos .. 36
1.4 Discusión 40
1.5 Conclusiones 51

2. Capítulo II: Desarrollo fenológico de plantas de curuba crecidas en dos condiciones ambientales **53**

2.1 Introducción 53
2.2 Materiales y métodos 56
2.2.1 Material vegetal y condiciones de crecimiento 56
2.2.2 Desarrollo del tallo principal 57

2.2.3 Desarrollo de ramas ... 57
2.2.4 Desarrollo del botón floral ... 58
2.2.5 Desarrollo del fruto ... 58
2.2.6 Análisis estadístico ... 58
2.3 Resultados ... 59
2.3.1 Condiciones climáticas de las zonas de estudio ... 59
2.3.2 Desarrollo del tallo principal ... 60
2.3.3 Desarrollo de ramas ... 63
2.3.4 Desarrollo de botones florales ... 67
2.3.5 Desarrollo de frutos ... 69
2.3.6 Efecto de las condiciones climáticas sobre la fenología del cultivo ... 71
2.4 Discusión ... 73
2.5 Conclusiones ... 78

3. Capítulo III: Características fisicoquímicas de frutos de curuba crecidos bajo dos condiciones ambientales ... 81
3.1 Introducción ... 81
3.2 Materiales y métodos ... 83
3.2.1 Recolección del material y sitios de la investigación ... 83
3.2.2 Características físicas ... 83
3.2.3 Características químicas ... 84
3.2.4 Análisis estadístico ... 85
3.3 Resultados ... 85
3.3.1 Condiciones climáticas de las zonas de estudio ... 85
3.3.2 Longitud, diámetro y peso ... 86
3.3.3 Color ... 86
3.3.4 Firmeza, sólidos solubles totales y acidez total titulable ... 87
3.3.5 Contenido de ácidos orgánicos ... 88
3.4 Discusión ... 89
3.5 Conclusiones ... 92

4. Conclusiones y recomendaciones generales ... 93
4.1 Conclusiones ... 93
4.2 Recomendaciones ... 94

5. Bibliografía ... 95

6. Anexos ... 113

Lista de figuras

Pág.

Figura 1-1. Comportamiento promedio diario de las variables climáticas en las dos zonas de cultivo en el municipio de Pasca 23

Figura 1-2. Curvas de respuesta fotosintética a la luz (A_N/PPFD) en plantas de curuba en estado vegetativo (VEG) y reproductivo (REP), crecidas en una zona alta (ZA, 2.498 msnm) y una zona baja (ZB, 2.006 msnm) del municipio de Pasca..... 24

Figura 1-3. Intercambio gaseoso en plantas de curuba en diferentes etapas fenológicas, en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. 27

Figura 1-4. Comportamiento diario del intercambio gaseoso en plantas de curuba en etapa vegetativa, en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca 29

Figura 1-5. Comportamiento diario del intercambio gaseoso en plantas de curuba en etapa reproductiva, en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. 31

Figura 1-6. Fluorescencia de clorofila en plantas de curuba en diferentes etapas fenológicas, crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca..... 32

Figura 1-7. Comportamiento diario de la eficiencia real de operación del fotosistema II (ϕ_{PSII}) de plantas de curuba en estado vegetativo crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. 33

Figura 1-8. Comportamiento diario de la eficiencia real de operación del fotosistema II (ϕ_{PSII}) de plantas de curuba en estado reproductivo crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. 34

Figura 2-1. Comportamiento mensual de las variables climáticas en las dos zonas de cultivo en el municipio de Pasca 60

Figura 2-2. Desarrollo del tallo de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca 61

Figura 2-3. Desarrollo de ramas de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca 64

Figura 2-4. Desarrollo de botones florales de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca..... 68

Figura 2-5. Desarrollo del fruto de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca 70

Figura 3-1. Peso fresco (A), longitud (B) y diámetro (C) de frutos de curuba producidos en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca..... 86

Figura 3-2. Atributos del color de frutos de curuba producidos en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca 87

Figura 3-3. Firmeza (A), sólidos solubles totales (B) y acidez total titulable (C) de frutos de curuba producidos en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca..... 87

Figura 3-4. Contenido de ácidos orgánicos en frutos de curuba producidos en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca..... 88

Lista de tablas

Pág.

Tabla 1-1. Etapas fenológicas evaluadas en muestreos de ecofisiología..... 21

Tabla 1-2. Parámetros estimados a partir del ajuste de curva de respuesta fotosintética a la luz (A_N/PPFD) al modelo de Michaelis Menten, en plantas de curuba en estado vegetativo y reproductivo crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca..... 24

Tabla 1-3. Análisis de varianza para las variables de intercambio gaseoso, fluorescencia de la clorofila y potencial hídrico evaluadas..... 25

Tabla 1-4. Potencial hídrico foliar, del suelo y atmosférico en prealba y a mediodía, en diferentes etapas fenológicas de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca 35

Tabla 1-5. Estimación y significancia de parámetros del modelo para la variable A_N 37

Tabla 1-6. Estimación y significancia de parámetros del modelo para la variable E 37

Tabla 1-7. Estimación y significancia de parámetros del modelo para la variable g_s 38

Tabla 1-8. Estimación y significancia de parámetros del modelo para la variable Φ_{PSII} ... 39

Tabla 1-9. Estimación y significancia de parámetros del modelo para la variable F_v/F_m.. 39

Tabla 1-10. Estimación y significancia de parámetros del modelo para la variable Ψ_{foliar} 40

Tabla 2-1. Parametrización del modelo de Gompertz para la longitud del tallo principal de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca..... 62

Tabla 2-2. Parametrización del modelo de Gompertz para el desarrollo de nudos del tallo principal de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca 63

Tabla 2-3. Parametrización del modelo de Gompertz para la longitud de ramas primarias de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca..... 65

Tabla 2-4. Parametrización del modelo de Gompertz para desarrollo de nudos de ramas primarias de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. 66

Tabla 2-5. Parametrización del modelo polinomial de segundo grado para la longitud de ramas secundarias de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca 67

Tabla 2-6. Parametrización del modelo polinomial de segundo grado para el desarrollo de nudos de ramas secundarias de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. 67

Tabla 2-7. Parametrización del modelo exponencial para la longitud de botones florales de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca..... 69

Tabla 2-8. Parametrización del modelo monomolecular para la longitud de frutos de curuba desarrollados en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca 71

Tabla 2-9. Parametrización del modelo monomolecular para el diámetro de frutos de curuba desarrollados en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca..... 71

Tabla 2-10. Matriz de correlaciones entre indicadores de desarrollo fenológico y variables climáticas, evaluados en plantas de curuba crecidas a 2.498 msnm (zona alta) en el municipio de Pasca..... 72

Tabla 2-11. Matriz de correlaciones entre indicadores de desarrollo fenológico y variables climáticas, evaluados en plantas de curuba crecidas a 2.006 msnm (zona baja) en el municipio de Pasca..... 73

Tabla 3-1. Promedio de las variables climáticas en las zonas de cultivo del municipio de Pasca 85

Lista de Símbolos y abreviaturas

Símbolo	Término	Unidad
A_N	Tasa fotosintética	µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}
$A_{Nmáx}$	Tasa fotosintética máxima (con PAR saturante)	µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}
ATT	Acidez total titulable	% ácido
BBCH	Biologische Bundesanstalt, Bundessortenamt and Chemical Industry	
C*	Croma	
C_a	CO_2 atmosférico o ambiental	µmol mol^{-1}
C_i	CO_2 subestomático o interno	
C_i/C_a	Relación carbono interno / carbono atmosférico	
DPV	Déficit de presión de vapor	kPa
E	Transpiración	mmol H_2O m^{-2} s^{-1}
F_v/F_m	Eficiencia máxima potencial de operación del PSII	
g_s	Conductancia estomática	mol H_2O m^{-2} s^{-1}
H°	Grado hue (tono)	°
K	Constante de saturación por luz	
L*	Luminosidad	
PAR	Radiación fotosintéticamente activa	µmol fotones m^{-2} s^{-1}
PCL	Punto de compensación lumínico	µmol fotones m^{-2} s^{-1}
PPFD	Densidad de flujo fotónico fotosintético	µmol fotones m^{-2} s^{-1}
PSL	Punto de saturación lumínico	µmol fotones m^{-2} s^{-1}
PSII	Fotosistema II	
R_D	Respiración en oscuridad	µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}
Rubisco	Ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa	
RuBP	Ribulosa 1,5-bifosfato	
SST	Sólidos solubles totales	°Brix
WUE_e	Uso eficiente del agua extrínseco	µmol CO_2/mmol H_2O
WUE_i	Uso eficiente del agua intrínseco	µmol CO_2/mol H_2O
φ	Eficiencia fotosintética	µmol CO_2 µmol $fotones^{-1}$
Φ_{PSII}	Eficiencia efectiva de operación del PSII	
Ψf_{oliar}	Potencial hídrico foliar	MPa

Introducción

La ecofisiología vegetal es la ciencia que estudia los mecanismos fisiológicos de las plantas bajo la influencia de factores de su ambiente físico, químico y biótico (Larcher, 2003; Lambers *et al*., 2008). Estos factores ambientales determinan la distribución de especies en función de su adaptación a las condiciones propias de cada zona, siendo así los estudios ecofisiológicos importantes en la determinación de las condiciones más adecuadas para el crecimiento, desarrollo y producción de un cultivo, ya que el ambiente que ofrezca un mínimo de estrés es una condición indispensable para lograr altos rendimientos y calidad de los productos agrícolas (Solarte *et al*., 2010).

La ecofisiología, a partir de la descripción de los mecanismos fisiológicos que explican los procesos ecológicos relacionados con la supervivencia, distribución, abundancia y las interacciones de las plantas con su medio ambiente (Lambers, 2008), es una herramienta para la generación de prácticas de cultivo que propendan por disminuir la influencia de factores ambientales o de manejo que limitan la producción y la calidad de los frutos (Fischer *et al*., 2009) y que permitan optimizar el rendimiento del cultivo, particularmente en frutales promisorios, en los cuales el conocimiento de la ecofisiología es indispensable para aumentar la productividad y mejorar su calidad y longevidad en poscosecha (Fischer, 2005).

Con la actual condición de cambio climático, para finales del siglo XXI (2081-2100) se proyecta un incremento de 1,7-4,8°C en la temperatura media de la superficie global y eventos extremos de precipitación en regiones húmedas tropicales (IPCC, 2014). El aumento de temperatura junto con una disminución en las precipitaciones lleva a la pérdida de agua disponible en el suelo y como consecuencia al déficit hídrico (Muller, 2014) afectando los procesos fisiológicos, el crecimiento y el desarrollo vegetal (Reyer *et al*., 2013). Los cultivos de pasifloras frutales son susceptibles a varios de estos estreses

abióticos que limitan su productividad, por tanto, para mantener la producción es importante su adaptación a las condiciones edafoclimáticas regionales (Gama *et al*., 2013), ya que la capacidad de generar cambios adaptativos en el desarrollo vegetal y en los procesos ecofisiológicos tales como el intercambio gaseoso, tasas de crecimiento y relaciones hídricas, respecto al ambiente, puede ser un factor crítico que determina la supervivencia de especies en condiciones de cambio climático (Cocozza *et al*., 2016). Así, conocer los mecanismos que utilizan las plantas para responder a estreses ambientales, es una herramienta fundamental para el desarrollo de cultivos menos sensibles a estos estreses (Lambers, 2008).

Una manera de estudiar las respuestas fisiológicas de las plantas en condiciones ambientales determinadas, es a través de los gradientes altitudinales (Cordell *et al*., 1999), principalmente en regiones del trópico, en las cuales varios de los factores físicos que componen el clima dependen directamente de la altitud.

Los métodos aplicados en ecofisiología, generalmente se basan en el estudio *in situ* de las respuestas de las plantas a su ambiente (Crous *et al*., 2016), por eso la importancia de emplear equipos de medición portables y que no involucren métodos destructivos.

La curuba (*Passiflora tripartita* var. *mollissima*) es un frutal originario del norte de los Andes, la fruta se encuentra en los mercados locales de diversos pueblos andinos de Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia (Bernal y Díaz, 2005) y su cultivo se ha extendido a Chile, México, Nueva Zelanda, Australia y Estados Unidos (Simirgiotis *et al*., 2013); es clasificada como una de las mejores pasifloras comestibles por sus apetecibles características organolépticas y el alto contenido nutricional (Primot *et al*., 2005); además, es considerado un frutal con potencial de exportación (Lobo, 2006; Cabezas y Sánchez, 2008) y para la industria de bioprospección dados sus contenidos de pasiflorina en hojas (Dhawan *et al*., 2004), un alcaloide con acción sedativa (Mabundza *et al*., 2010; Rudnicki *et al*., 2007).

Colombia es el país en el que se ha explotado la mayor área en el cultivo comercial de curuba (Campos y Quintero, 2012); sin embargo, su producción nacional y área sembrada han disminuido considerablemente en los últimos años, pasando de 44.288 t producidas en un área de 3.233 ha en el año 2001 a 23.697 t producidas en 1.493 ha en el año 2013 (Agronet, 2016). Por otra parte, el rendimiento real del cultivo, 15,9 t/ha para 2013, a pesar

de ser el máximo histórico, presenta una gran brecha con el rendimiento óptimo, que puede alcanzar 20 t/ha en una plantación tecnificada (Quintero, 2009).

Las investigaciones en fisiología de curuba se han realizado principalmente en Colombia y se han enfocado en la caracterización fisiológica y bioquímica del fruto con la aplicación de diferentes tratamientos poscosecha (Tellez *et al*., 2007; Botia *et al*., 2008), en el estudio de los efectos del estrés salino sobre el crecimiento y rendimiento fotosintético de las plantas en estado vegetativo (Casierra *et al*., 2011; Casierra *et al*., 2013) y en la respuesta en producción y distribución de materia seca con diferentes dosis de nutrientes (Cabezas y Sánchez 2008; Lizarazo *et al*., 2013). La información sobre la ecofisiología del cultivo es escasa, hay reportes de aproximaciones a las condiciones climáticas óptimas para el desarrollo de este; sin embargo, no se referencia el efecto de variables ambientales sobre la fisiología, crecimiento y desarrollo de las plantas, además, hay diferencias en la información reportada por las diversas fuentes.

En el tema de ecofisiología se han llevado a cabo investigaciones en algunas especies de pasifloras frutales y ornamentales. Pérez-Martínez y Melgarejo (2012; 2015) realizaron una caracterización ecofisiológica de la gulupa en tres condiciones ambientales y en diferentes etapas fenológicas, registraron las condiciones climáticas de las zonas de crecimiento de las plantas, construyeron curvas de luz y evaluaron variables de intercambio gaseoso, fluorescencia de clorofila y potencial hídrico foliar. Un estudio similar fue realizado por Rodríguez-Castillo y Melgarejo (2015) en granadilla. Fernández *et al*. (2014) midieron parámetros fotosintéticos y de potencial hídrico en plantas de granadilla en estado reproductivo en dos altitudes. Turner *et al*. (1996) estudiaron la respuesta al estrés por déficit hídrico sobre el crecimiento, el estado hídrico y el intercambio gaseoso en maracuyá. Pires *et al*. (2011) evaluaron características fotosintéticas de especies de pasifloras ornamentales bajo diferentes intensidades de luz. Abreu *et al*. (2014) también estudiaron la respuesta fotosintética de dos híbridos de pasifloras ornamentales (*Passiflora* “Aninha” y *Passiflora* “Priscila”) a tres niveles de luz. Melo *et al*. (2014) investigaron el efecto de diferentes niveles de riego sobre el intercambio gaseoso y el rendimiento de los híbridos de maracuyá BRS Sol do Cerrado y BRS Gigante Amarelo. Gama *et al*. (2013) estudiaron y compararon la eficiencia fotosintética y calidad del fruto de cinco cultivares de maracuyá, sembrados en condiciones de campo. Gomes *et al*. (2012) evaluaron la tolerancia a la sequía de plantas de maracuyá, mediante mediciones de fluorescencia de la clorofila y el

potencial hídrico foliar. Romero-Cuellar *et al*. (2013) formularon un modelo de conductancia estomática, fotosíntesis y transpiración para el cultivo de maracuyá (*Passiflora edulis* Sims).

En este contexto, caracterizar la ecofisiología del cultivo de curuba, es un aporte en la generación de conocimiento que propenda por optimizar el sistema productivo, orientado hacia la recuperación de su importancia dentro de la fruticultura nacional y la obtención de un mejor aprovechamiento de su potencial alimenticio, así como para otras industrias de la bioprospección. Por tal razón, surge la necesidad de realizar estudios que amplíen y precisen el conocimiento sobre las características ecofisiológicas de la especie, para lo cual se planteó esta investigación con el objetivo principal de caracterizar el comportamiento fisiológico de plantas de curuba en dos condiciones ambientales contrastantes, durante los estadios de desarrollo fenológico en condiciones de campo, y mediante el cual se pretendió dar respuesta a la pregunta de investigación ¿cómo es el comportamiento fisiológico, el desarrollo fenológico y las propiedades fisicoquímicas de frutos de curuba bajo dos condiciones ambientales contrastantes?. Para lo cual se establecieron cultivos de curuba en dos zonas del municipio de Pasca (Cundinamarca), en las cuales se monitorearon parámetros climáticos durante el tiempo de crecimiento de los cultivos, una zona baja ubicada a 2.006 msnm y una zona alta ubicada a 2.498 msnm. En plantas de cada zona se construyeron curvas de respuesta fotosintética a la luz en estado vegetativo y reproductivo, se evaluó el comportamiento diario de parámetros de intercambio gaseoso, fluorescencia de la clorofila y potencial hídrico foliar en siete etapas fenológicas diferentes, información que se encuentra en el primer capítulo del presente documento. A la vez, se realizó seguimiento al desarrollo de los cultivos durante los estadios principales de la escala BBCH en condiciones de campo, información contenida en el segundo capítulo. Finalmente, para la tercera fase y capítulo de este trabajo, se evaluaron características físicas, químicas y bioquímicas de los frutos producidos en cada zona.

Estado del arte

La ecofisiología vegetal es la ciencia que estudia las respuestas fisiológicas de las plantas a un ambiente determinado (Lambers *et al*., 2008). El ambiente de un huerto frutal puede caracterizarse como aquel compuesto por luz, temperatura, agua, nutrición, humedad, viento y rizosfera (Fischer y Orduz-Rodríguez, 2012).

Las altitudes recomendadas para el cultivo de curuba en Colombia son de 1.800 a 3.200 msnm, aunque Angulo y Fischer (1999) limitan la zona de buen crecimiento entre 2.000 y 3.000 msnm. Fischer *et al.* (2009) reportaron que la curuba requiere una temperatura entre 13 y 16°C para su óptimo crecimiento, desarrollo y producción; temperaturas más altas deshidratan el líquido estigmático imposibilitando la fecundación de las flores y temperaturas más bajas son perjudiciales por la ocurrencia de heladas (Campos *et al*., 2001); sin embargo, hay líneas de *Passiflora mollissima* que pueden tolerar temperaturas de -5°C por períodos de tiempo cortos (National Research Council, 1988). El rango de precipitación requerida es de 1.000 a 1.500 mm año^{-1}, repartidos uniformemente; sin embargo, durante el período de floración, la lluvia debe ser baja, dado que el polen humedecido se fragmenta perdiendo funcionalidad (Fischer *et al*., 2009). Por otra parte, la sequía afecta negativamente la iniciación floral al igual que vientos fuertes porque desecan prematuramente el estigma, dificultando la fecundación; mientras que una humedad relativa del 80% favorece la viabilidad del polen, la receptividad de los pistilos para la polinización y la fecundación (Fischer *et al.,* 2009).

Bernal y Díaz (2005) reportaron para el cultivo de curuba un rango óptimo de temperatura de 12 a 16 °C, indicando que temperaturas inferiores a 8°C reducen la fecundación y la actividad de los insectos polinizadores, mientras que temperaturas superiores a 20°C

provocan esterilidad del polen; por otra parte reportaron requerimientos hídricos de 1.000 a 1.800 mm año^{-1}, humedad relativa óptima de 70 a 75%, horas de brillo solar/año de 2.000 a 2.500, altitud entre 1.700 y 3.000 msnm y vientos suaves que permitan el transporte de polen por acción del viento o de insectos polinizadores.

En relación a la fisiología de la curuba se ha investigado el efecto del estrés salino sobre el crecimiento de plántulas; temática en la cual Casierra *et al.* (2011) encontraron que el área foliar, la producción y distribución de materia seca estuvieron fuertemente afectadas por la salinidad. Casierra *et al.* (2013), evaluaron la fluorescencia de la clorofila y el crecimiento de plantas de curuba crecidas bajo estrés salino; encontrando que en plantas estresadas se redujo el área foliar, la longitud de tallos, el peso seco total y la eficiencia cuántica máxima del fotosistema II, sugiriendo que la mayoría de los impactos de la salinidad en las plantas de curuba se deben a los efectos negativos sobre la fotosíntesis.

Otra temática estudiada ha sido la nutrición, en este aspecto Cabezas y Sánchez (2008) evaluaron el efecto de deficiencias nutricionales sobre la distribución de materia seca en plantas de vivero, ellos indicaron que las deficiencias de nitrógeno y potasio reducen en alta proporción el área foliar y la materia seca de la planta; mientras que las deficiencias de fósforo afectan el patrón de distribución de la biomasa al favorecer la mayor acumulación en la raíz. Lizarazo *et al.* (2013), evaluaron la respuesta en acumulación y distribución de materia seca en curuba sometida a diferentes niveles de nitrógeno, potasio y magnesio, encontrando que la carencia de estos tres nutrientes afecta la acumulación de materia seca, mientras que altas dosis de N incrementan la materia seca especialmente en raíces, el K y Mg en dosis elevadas no generan aumentos en la acumulación de materia seca y la mayor parte de esta se concentra en la parte aérea.

Las investigaciones más recientes en ecofisiología de pasifloráceas se han reportado en gulupa, granadilla, maracuyá y pasifloras ornamentales. Pérez-Martínez y Melgarejo (2012; 2015), realizaron una caracterización ecofisiológica de la gulupa en tres condiciones ambientales, registraron los datos de radiación fotosintéticamente activa, temperatura, humedad relativa y déficit de presión de vapor, y evaluaron el potencial hídrico foliar, la tasa fotosintética, la tasa transpiratoria, el uso eficiente del agua, el rendimiento cuántico fotoquímico del fotosistema II y la tasa de trasporte de electrones; a la vez construyeron curvas de luz. Establecieron que las condiciones climáticas que incluyen alta humedad relativa en la noche, alta PAR, temperatura promedio diaria de 18°C y nocturna de 13°C,

y bajo déficit de presión de vapor son condiciones idóneas para el desarrollo y producción de frutos de gulupa de calidad óptima para el mercado.

Un estudio similar fue realizado por Rodríguez-Castillo y Melgarejo (2015) en plantas de granadilla crecidas en dos condiciones ambientales, quienes indican que, a pesar de las diferencias climáticas entre los dos lugares ambos proporcionan condiciones adecuadas para un buen desempeño fisiológico de las plantas, las cuales presentaron valores de parámetros de intercambio gaseoso, fluorescencia de la clorofila y potencial hídrico en niveles adecuados, reportados para especies cercanas.

Fernández *et al.* (2014) midieron parámetros fotosintéticos y de potencial hídrico en plantas de granadilla en estado reproductivo en dos altitudes (2.060 y 2.270 msnm) del departamento de Huila (Colombia). Al construir curvas de respuesta fotosintética a la luz encontraron que los valores de fotosíntesis máxima, respiración instantánea y punto de compensación para la zona de menor altitud fueron mayores respecto a la zona de mayor altitud, mientras que la eficiencia fotosintética, comparando la menor con la mayor altitud, tuvo un comportamiento opuesto. En la zona de menor altitud se presentaron mayores intensidades de radiación fotosintéticamente activa lo que provocó mayores niveles de transpiración, conductancia estomática, fotosíntesis neta y máxima eficiencia cuántica del fotosistema II y menores niveles de potencial hídrico foliar, uso eficiente del agua y eficiencia de operación del fotosistema II. Sin embargo, los dos ambientes evaluados fueron favorables para el desarrollo del cultivo de granadilla dado que se mantuvo una alta eficiencia fotosintética (Fernández *et al.*, 2014).

Pires *et al.* (2011) evaluaron características fotosintéticas de especies de pasifloras ornamentales bajo diferentes intensidades de luz. Las especies *Passiflora morifolia*, *Passiflora palmeri* var. *sublanceolata* y *Passiflora suberosa litolaris* presentaron las mayores tasas fotosintéticas con 50% de sombrío, 75% de sombrío y plena exposición solar, respectivamente, sugiriendo que *P. morifolia* y *P. palmeri* var. *sublanceolata* presentan una adaptación moderada al sombrío, mientras que *P. suberosa litolaris* presenta la mayor plasticidad a grandes variaciones en los niveles de radiación. La fotoinhibición con plena exposición solar fue un factor limitante para las tres especies. Abreu *et al.* (2014) también estudiaron la respuesta fotosintética de dos híbridos de pasifloras ornamentales (*Passiflora* "Aninha" y *Passiflora* "Priscila") a tres niveles de luz: bajo (25%), medio (50%) y alto (75%), encontrando que la mayor tasa de fotosíntesis neta

para *P.* “Aninha” se obtuvo con el nivel de luz del 25% y para *P.* “Priscila” con el de 50%. En los dos híbridos, con el nivel de luz alto (75%) se disminuyó la conductancia estomática y la tasa de transpiración. Los parámetros de intercambio gaseoso y de fluorescencia de clorofila indicaron que los dos híbridos presentan mayor eficiencia fotosintética con los niveles de luz bajo y medio, mostrando adaptación al sombrío.

Melo *et al.* (2014) investigaron el efecto de diferentes niveles de riego sobre el intercambio gaseoso y el rendimiento de dos híbridos de maracuyá, el híbrido que presentó las mayores tasas de intercambio gaseoso (BRS Sol do Cerrado) registró la más alta producción con el mayor nivel de riego (133% de evapotranspiración), mientras que el híbrido “BRS Gigante Amarelo” con menor exigencia de riego se sugiere como el más indicado para crecer bajo condiciones de baja disponibilidad de agua. Turner *et al*. (1996) evaluaron el efecto del déficit hídrico sobre el crecimiento, fotosíntesis y potencial hídrico de plantas de maracuyá, encontrando que esta condición disminuye la expansión foliar, las tasas de fotosíntesis y el potencial hídrico foliar; sin embargo, la actividad fisiológica se recupera luego de la rehidratación de las plantas. Gomes *et al*. (2012) también evaluaron la respuesta en la fluorescencia de la clorofila al estrés por déficit hídrico en los cultivares de maracuyá Yellow Master y Maguary, reportaron que en los dos cultivares se afecta la ruta fotoquímica, sin embargo, difieren en la plasticidad de la respuesta a la sequía y la rehidratación ya que el cultivar Yellow Master es más estable y eficiente en el uso de la energía lumínica.

Gama *et al.* (2013) compararon la eficiencia fotosintética y calidad del fruto de cinco cultivares de maracuyá, sembrados en condiciones de campo. Encontraron que los cultivares FB 300, BRS Sol do Cerrado y BRS Ouro Vermelho presentaron los mejores rendimientos fotoquímicos y tasas de asimilación de CO_2, por consiguiente, más alto rendimiento del fruto.

Son escasos los reportes literarios que describen el desarrollo fenológico de las plantas de curuba, al igual que son pocos los estudios sobre este desarrollo en función de condiciones climáticas; las investigaciones más cercanas al cultivo de curuba se han realizado en otras especies de pasifloras de interés comercial. En granadilla, Rodríguez-León *et al*. (2015) describieron el desarrollo fenológico de las plantas durante un ciclo productivo en diversas condiciones ambientales del departamento del Huila (Colombia), encontrando que el desarrollo fenológico cambia en respuesta al ambiente y que el crecimiento del tallo, ramas primarias, ramas secundarias, botones florales y frutos se ajusta a modelos logísticos de

tres parámetros. En el cultivo de gulupa se han realizado varios estudios, sin embargo, se limitan al crecimiento del fruto; aunque los resultados generalmente coinciden en que el fruto de esta especie tiene un crecimiento que se ajusta a modelos sigmoidales, ya sean de tipo logístico o monomolecular (Carvajal *et al*., 2012; Franco *et al*., 2014; Flórez *et al*., 2012; Lederman y Gazit, 1993).

En el cultivo de maracuyá, Menzel *et al*. (1987) reportan que altas temperaturas diurnas y nocturnas estimulan el crecimiento del tallo principal, el cual presenta mayor longitud y numero de nudos en comparación al crecimiento a bajas temperaturas; Gómez *et al*. (1999) describieron el crecimiento del fruto como de tipo sigmoidal simple; Freitas *et al*. (2015) estudiaron el crecimiento vegetativo bajo diferentes niveles de incidencia lumínica, reportando que bajos niveles de luz estimulan el crecimiento vegetativo; y Santos *et al*. (2016) describieron el crecimiento vegetativo de diferentes materiales genéticos, indicando que el crecimiento en altura de las plantas y desarrollo de nudos se ajusta a modelos lineales.

El conocimiento sobre características fisicoquímicas de frutos de curuba producidos en ambientes diferentes son escasos, las mayores aproximaciones se han realizado con el objetivo de evaluar características en frutos almacenados a diferentes temperaturas. Téllez *et al.* (2007) encontraron que la consistencia, los sólidos solubles totales (SST), la acidez total titulable (ATT) y el peso fresco fueron mayores en frutos almacenados a 8°C que a 20°C, debido a las menores tasas respiratorias. Por otra parte, Botia *et al*. (2008) reportaron que no hay diferencias significativas en el pH (3,31 - 3,37), SST (19,91 - 20,38 °Brix), ATT (0,19 - 0,22), firmeza (12,88 - 12,66 kgF) y relación de madurez (100 - 111) de frutos de curuba almacenados a 4 y 7°C. Hernández y Fischer (2009) reportaron para frutos de curuba una temperatura crítica de almacenamiento de 10°C, condición en la cual el fruto alcanza 20 días de conservación, sin deterioro de sus cualidades organolépticas. Flórez *et al.* (2012) realizaron la caracterización fisicoquímica de frutos de gulupa producidos en dos altitudes (2.078 y 2.175 msnm), encontrando que el contenido de SST fue mayor en la zona de mayor altitud (10,7 - 12,7 °Brix) que en la zona de menor altitud (7,6 - 10,6 °Brix), al igual que el índice de madurez, mientras que la ATT y el pH no presentaron diferencias significativas entre las dos zonas.

1. Capítulo I: Aspectos fisiológicos en diferentes etapas fenológicas de plantas de curuba crecidas en dos condiciones ambientales

1.1 Introducción

La curuba (*Passiflora tripartita* var. *mollissima*) es un frutal tropical semiperenne perteneciente al subgénero *Tacsonia* del género *Passiflora* (familia Passifloraceae), es el taxón frutal más cultivado y conocido de este subgénero (Segura *et al*., 2005, Coppens *et al*., 2001). La especie es nativa de los Andes, crece desde Venezuela hasta Bolivia entre los 1.800 y 3.600 msnm en bosques altos tropicales, los frutos son apreciados por su agradable sabor y acidez, siendo una de las mejores pasifloras comestibles (Simigiortis *et al*. 2013), adicionalmente, tiene importancia nutracéutica dado el alto potencial antioxidante del fruto (Rojano *et al*., 2012; Simirgiotis *et al*., 2013) y el componente sedativo e hipnótico de sus hojas (Costa *et al*., 2016), las cuales son empleadas en infusiones en la medicina tradicional de numerosos países (Costa *et al*. 2016). Colombia es el país en que se ha destinado la mayor área para el cultivo comercial de curuba, el cual para el año 2013 ocupaba 1.493 ha cosechadas a lo largo de las tres cordilleras (Agronet, 2016; Campos y Quintero 2012).

La curuba es una especie sobre la cual la investigación es promisoria, aún falta precisión en el conocimiento de los aspectos fisiológicos de las plantas en función del medio ambiente en el cual crecen y se desarrollan, este conocimiento es indispensable para la generación de prácticas de manejo de cultivo que optimicen la producción en unas condiciones ambientales determinadas y en constante cambio.

Las plantas están sometidas a condiciones variables de intensidad lumínica, temperatura, humedad del aire, déficit de presión de vapor, precipitación, humedad del suelo, velocidad del viento, entre otros factores, frente a los cuales desarrollan mecanismos de adaptación

para asegurar su supervivencia. Entre estos factores físicos, la temperatura es uno de los más limitantes en la producción agrícola, ya que afecta varios procesos bioquímicos y fisiológicos que repercuten en el crecimiento, el desarrollo fenológico y la calidad final de los productos cosechables. La temperatura ejerce un papel determinante sobre las reacciones enzimáticas, presentándose un efecto positivo cuando esta es óptima y una denaturación e inactivación de enzimas con temperaturas supra-óptimas, principalmente enzimas relacionadas con la fotosíntesis (Chaves *et al*., 2016). La alta temperatura influye también en la capacidad fotosintética y la conductancia estomática, al promover la apertura de estomas para liberar vapor de agua mediante la transpiración (Restrepo *et al*., 2010); además aumenta la solubilidad del O_2 llevando a mayor competición entre el O_2 y el CO_2 por el sitio catalítico de la Rubisco y por tanto a una menor fijación del CO_2 (Chaves *et al*., 2016).

La humedad relativa es otro factor involucrado en varios procesos vegetales; cuando esta es elevada dificulta la transpiración, disminuyendo así la absorción de nutrientes, también afecta la transferencia del polen y el vuelo de las abejas, mientras que cuando es baja puede causar marchitez de las flores, disminución de la fotosíntesis y muerte de brotes jóvenes (Fischer y Orduz-Rodríguez, 2012). Otro parámetro climático importante es el déficit de presión de vapor (DPV), este se obtiene a partir de la humedad relativa y la temperatura (Allen *et al*., 1998), determina en gran medida la apertura estomática y por tanto la transpiración y tasa fotosintética, debido a que el cierre estomático estaría dado por un aumento del DPV (Solarte *et al.*, 2010).

La luz es el factor ambiental más influyente sobre la fotosíntesis, regula el desarrollo y el funcionamiento del aparato fotosintético (Li *et al*., 2014), además actúa como señalizador ambiental en procesos como fotomorfogénesis, fototropismo y apertura estomática (Taiz y Zeiger, 2002). Una condición de baja luminosidad limita la fotosíntesis y por tanto la acumulación de carbohidratos y el crecimiento vegetal, mientras que el exceso de luz causa fotoinhibición y daño al aparato fotosintético (Li *et al*., 2015).

Dado que la ecofisiología busca comprender los mecanismos de las plantas en respuesta a su entorno, los estudios en el área se enfocan en técnicas no invasivas y de práctica aplicación *in situ*; entre los principales métodos de investigación se destacan la evaluación de parámetros de intercambio gaseoso, fluorescencia de la clorofila y el potencial hídrico foliar mediante el uso de equipos portables. A la vez, es indispensable el monitoreo de

variables climáticas para tener un entendimiento integral de la fisiología de la planta en función de su ambiente.

El intercambio gaseoso, a partir de los flujos de entrada de CO_2 y salida de vapor de agua entre el mesófilo y la atmósfera, permite estimar parámetros puntuales que indican el uso que la planta está haciendo de estos dos recursos (CO_2 y H_2O). Puesto que la apertura estomática varía continuamente con cambios en el ambiente (intensidad lumínica, concentración atmosférica de CO_2, temperatura del aire, humedad relativa, viento) y durante el transcurso del día (Jones, 2013), es importante su estudio en la ecofisiología vegetal ya que la regulación estomática de la toma de carbono y la pérdida de agua en un ambiente cambiante, es un paso fundamental en la adaptación de la planta a ese ambiente (Chaves *et al*., 2016; Li *et al*., 2015; Franks y Britton-Harper, 2016), puesto que influye sobre la fotosíntesis, el estado hídrico, la acumulación de biomasa, el rendimiento de cultivos y el secuestro de carbono del agroecosistema (Raquel *et al*., 2016). Las mediciones de intercambio gaseoso en la hoja suelen realizarse en un único momento del día, generalmente en la mitad de la mañana (Medrano *et al*., 2012); sin embargo, estas mediciones no siempre son representativas de las variaciones diarias en la ganancia de carbono y pérdida de agua (Flexas *et al*., 2010), así que para un mejor análisis y entendimiento de la respuesta del intercambio gaseoso a las variaciones climáticas es necesaria la realización de mediciones en varios puntos continuos durante el transcurso del día.

Uno de los parámetros de intercambio gaseoso más determinantes sobre la producción de cultivos es la tasa de asimilación neta de CO_2 o fotosíntesis neta (A_N), entendida como la diferencia entre la tasa de CO_2 consumido por la carboxilación de la ribulosa-1,5-bi-fosfato (RuBP) y la tasa de CO_2 producida por los procesos de respiración y fotorrespiración (Farquhar *et al.,* 1980); la productividad y mejoramiento del rendimiento de cultivos depende en gran medida de las tasas fotosintéticas prevalentes en un ambiente dinámico (Taiz y Zeiger, 2002). Una herramienta ampliamente utilizada para estudiar las características fotosintéticas de las hojas son las curvas de respuesta fotosintética a la luz, que consisten en la evaluación de la tasa de fotosíntesis neta a diferentes niveles de densidad de flujo fotónico (Azcón-Bieto *et al*., 2014).

La transpiración (*E*) es otro parámetro de intercambio gaseoso muy estudiado, es la evaporación de agua desde la superficie de la hoja con el fin de disipar el calor hacia la

atmósfera circundante (Taiz y Zeiger, 2002), convirtiéndose en el principal mecanismo que regula el enfriamiento de las hojas (Chaves *et al*., 2016); la transpiración depende de la demanda evaporativa atmosférica, representada por el DPV, y de la conductancia estomática de la hoja (Flexas *et al*., 2010). La conductancia estomática (g_s) indica la facilidad con que se transportan las moléculas de CO_2 y vapor de agua a través de los estomas, es el resultado de un conjunto de señales originadas en hojas y raíces continuamente (Chaves *et al*., 2016) y regula el carbono interno (C_i), el cual es la presión parcial de CO_2 en los espacios de aire intercelulares de la hoja; por otra parte, el carbono atmosférico (C_a) es la presión parcial de CO_2 en la atmósfera fuera de la hoja; existen barreras estructurales y bioquímicas que interfieren en la difusión de CO_2 entre el aire del ambiente y el interior celular (Berghuijs *et al*. 2016); así, la relación C_i/C_a es un indicador relacionado con limitaciones estomáticas y no estomáticas de la fotosíntesis (Farquhar y Sharkey, 1982). El uso eficiente del agua (WUE por sus siglas en inglés) indica el balance entre la asimilación de CO_2 y el consumo de agua, a nivel de la hoja puede ser determinado mediante mediciones de intercambio gaseoso instantáneas, relacionando la A_N con la g_s para obtener el uso eficiente del agua intrínseco (WUE_i) o la A_N con la E para obtener el uso eficiente del agua extrínseco o instantáneo (WUE_e) (Fischer y Turner, 1978), estos dos parámetros son usados principalmente para caracterizar efectos genéticos y ambientales sobre el uso del agua, respectivamente (Tomás *et al*., 2014).

La energía lumínica absorbida por las moléculas de clorofila en la hoja puede tener tres destinos, ser usada en la ruta fotoquímica para el proceso de fotosíntesis, la energía en exceso puede ser disipada en forma de calor o puede ser re-emitida como energía lumínica de menor energía, este último mecanismo se conoce como la fluorescencia de la clorofila (Baker, 2008); debido a que los tres procesos son competitivos, la fluorescencia ha sido ampliamente usada en estudios de ecofisiología para monitorear la eficiencia fotoquímica y la disipación térmica de la energía absorbida, permitiendo identificar posibles causas de cambios en la fotosíntesis y el desarrollo vegetal (Maxwell y Johnson, 2000; Baker, 2008; Murchie y Lawson, 2013). Además, dado que la fotosíntesis es altamente sensible a los estreses ambientales, las mediciones de fluorescencia de la clorofila representan una herramienta rápida y útil que permite analizar las reacciones fotosintéticas dependientes de la luz en respuesta a una condición de estrés dada (Kalaji *et al*., 2016).

Por otra parte, el potencial hídrico representa la energía libre del agua y es otra variable de uso frecuente en estudios de ecofisiología debido a que refleja la combinación de

factores como la demanda hídrica local, la disponibilidad de agua en el suelo, la conductividad hidráulica interna de la planta y la regulación estomática (Choné *et al*., 2001), además, al ser un indicador del estado hídrico de las plantas, proporciona información adicional para entender el intercambio gaseoso y su efecto sobre el crecimiento vegetal (Larcher, 2003).

Es importante realizar estudios de ecofisiología en diferentes momentos del desarrollo fenológico de las plantas, ya que las respuestas fisiológicas a unas condiciones ambientales determinadas pueden variar entre una etapa a otra, según la capacidad de los sistemas vegetales y las necesidades propias de la planta en cada fase de su ciclo de vida. Hasta la fecha no se han reportado estudios que indaguen sobre la respuesta fisiológica de plantas de curuba a variaciones en factores climáticos, los estudios más próximos se han realizado es otras especies de pasifloras frutales como granadilla (Rodríguez-Castillo y Melgarejo, 2015; Fernández *et al*., 2014), gulupa (Pérez-Martínez y Melgarejo, 2015), maracuyá (Turner *et al*., 1996; Melo *et al*., 2014; Gama *et al*., 2013) y en especies frutales también de hábito trepador (lianas) como la uva (Bertamini y Neduchezhian, 2002-2003; Cuevas *et al*., 2006; Leibar *et al*., 2015; Martínez *et al*., 2015; Medrano *et al*., 2012; Moutinho-Pereira *et al*., 2007; Sawiki *et al*., 2015).

Dada la importancia del cultivo y de los estudios de ecofisiología orientados hacia un adecuado manejo agronómico para optimizar la producción, el trabajo presentado en este capítulo tuvo como objetivo evaluar parámetros fisiológicos en diferentes etapas fenológicas de plantas de curuba crecidas en dos condiciones ambientales contrastantes, estimando el efecto de las variables climáticas sobre dichos parámetros.

1.2 Materiales y métodos

1.2.1 Material vegetal y condiciones de crecimiento

Se establecieron cultivos de curuba en dos zonas del municipio de Pasca (Cundinamarca), una zona alta y una zona baja. En la zona alta, el cultivo se estableció en la vereda Santa Teresita en la finca El Refugio, ubicada a 4°16’20.9’’ N - 74°19’21.7’’ W a una altitud de 2.498 msnm. En la zona baja, el cultivo se estableció en la vereda San Pablo en la finca Bellavista, ubicada a 4°18’45,52’’ N - 74°19’58,13’’ W a una altitud de 2.006 msnm. Se sembraron plántulas de curuba de castilla (*Passiflora tripartita* var. *mollissima*) de

aproximadamente 20 cm de altura, obtenidas en un vivero comercial de la región, a una distancia de 3 m entre surcos y 4 m entre plantas, en un área de 600 m^2, para un total de 50 plantas con densidad de siembra de 834 plantas/ha. Se empleó un sistema de tutorado de espaldera sencilla, siendo este el más usado en el ámbito nacional para el cultivo de curuba (Campos y Quintero, 2012), el cual tenía dos alambres horizontales para la conducción de las ramas primarias, uno ubicado a 1,5 m y el otro a 2 m del nivel del suelo. Las plantas fueron tratadas antes de siembra con un producto a base de azufre con el fin de prevenir la incidencia de enfermedades fungosas.

El suelo de la zona alta se caracterizó por tener una textura areno-franca, con pH de 4,7; bajo contenido de Mg, Ca y S; alto contenido de N, P y K; y de medio a bajo contenido de micronutrientes, excepto Fe, el cual tuvo un contenido óptimo (Anexo A1). El suelo de la zona baja se caracterizó por presentar una textura arcillosa, pH de 4,5; de bajo a medio contenido de N, P y Mg; contenido óptimo de K, Ca y S; y bajo contenido de micronutrientes (Anexo A2). Dos semanas antes de la siembra se realizó el ahoyado de los lotes de cultivo y se aplicó en cada sitio 100 g de cal dolomita para equilibrar el pH de los suelos dada su alta acidez. El plan de fertilización en cada una de las zonas se fracciono en siete fertilizaciones, la primera en el momento de siembra, las tres siguientes durante el desarrollo vegetativo (tallo principal y ramas primarias) y las tres últimas durante el desarrollo de las ramas productivas, tratando que una de estas coincidiera con la predominancia de botones florales y flores abiertas en la planta, y las otras dos con la predominancia de frutos en desarrollo. Cada fertilización se realizó en promedio con una frecuencia de 2 a 2,5 meses, en los anexos B1 y B2 se detallan los planes de fertilización en cada una de las zonas, realizados con base en los análisis de suelos y en niveles nutricionales reportados como óptimos para el cultivo de granadilla (Castro y Gómez, 2010) dada la escasa información para el cultivo de curuba.

En la zona baja fue necesaria la aplicación de riego semanalmente durante los tres primeros meses de crecimiento de las plantas, mientras que en la zona alta solo fue necesario el riego una vez durante el primer ciclo productivo, cuando las plantas tenían aproximadamente un mes y medio de siembra. El manejo de arvenses se realizó cada 2-3 meses, limpiando con azadón una zona de plateo de 60 cm de diámetro y el resto del lote de cultivo con guadaña; en ambas zonas predominaron arvenses de hoja angosta.

Se realizaron aplicaciones quincenales para el manejo preventivo de enfermedades durante los dos primeros meses de establecimiento de los cultivos, intercalando productos a base de *Trichoderma harzianum*, yodo y azufre. En la zona alta la enfermedad de mayor incidencia fue antracnosis (*Colletotrichum* sp.), para su control se realizaron aplicaciones intercaladas de productos a base de difenoconzole y carbendazim, con una frecuencia variable según el nivel de la enfermedad. En la zona baja la enfermedad más limitante fue causada por *Fusarium* sp., principalmente durante la fase vegetativa, para su manejo se realizaron aplicaciones en rotación con productos a base de carbendazim, yodo, oxicloruro de cobre, mancozeb, azoxistrobina y difenoconazole; durante inicios de la fase reproductiva, se realizaron tres aplicaciones semanales del producto Sincosin® para el control de nematodos. En las dos zonas, fue necesaria la aplicación del ingrediente activo validamicina para el control de bacteriosis durante el inicio de la fase reproductiva.

En el cultivo de la zona baja, los trips fueron la plaga más limitante durante la fase vegetativa, para su control se hicieron aplicaciones aproximadamente cada quince días, rotando los ingredientes activos lambdacihalotrina, spinetoram, spinosyn, spinosad, imidacloprid, betaciflutrin, tiametoxam; durante la floración, la plaga más limitante fue *Trigona trinidadensis*, para su control se impregnaron los insectos de Safermix® y posteriormente de buscaron y eliminaron los panales. En el cultivo de la zona alta, se presentaron altas poblaciones de *Rhinchuchus* spp., para su manejo inicialmente se pusieron trampas de color blanco con imidacloprid y melaza, también se realizaron aplicaciones quincenales en momentos de alta población del insecto alternando los ingredientes activos lambdacialotrina, dimetoato, fipronil, tiametoxam y betaciflutrin; para el control de trips durante la floración se aplicó spinosad. En el anexo C se detalla la información de los productos empleados para el manejo fitosanitario de los cultivos.

Se realizaron podas fitosanitarias según las necesidades de los cultivos, incluyendo la erradicación de plantas afectadas por *Fusarium* sp. Las podas de formación se realizaron en función del sistema de tutorado establecido, también se realizaron las prácticas conocidas como “desvestida” y “desenredada” en este sistema productivo, la desvestida consiste en retirar los vestigios de pétalos y sépalos posterior al cuajado del fruto, para evitar deformaciones y problemas fitosanitarios de este, y la desenredada consiste en la separación de las ramas productivas que se entrelazan, principalmente para evitar daños mecánicos del fruto.

1.2.2 Variables climáticas

En cada una de las dos zonas de estudio se instalaron estaciones climáticas (Coltein Ltda., Bogotá, Colombia) con dataloggers (Coltein Ltda., Bogotá y Hobo U12-006, Onset Computer Corporation, Bourne, Massachusetts, USA) para el registro de la humedad relativa, temperatura (sensores THR-102, USA), y radiación fotosintéticamente activa (PAR; sensores LI 190 B, LI-COR Inc. Lincoln, Nebraska, USA). Las estaciones se configuraron para el registro de datos cada 15 minutos. El déficit de presión de vapor (DPV) se calculó a partir de los datos de temperatura y humedad relativa registrados por las estaciones climáticas, por el método propuesto por Allen *et al*. (1998):

$$DPV = e_s - e_a \qquad \text{(Ecuación 1-1)}$$

$$e_a = \frac{e_s * HR}{100} \qquad \text{(Ecuación 1-2)}$$

$$e_s = 0{,}6108\exp\left(\frac{17{,}27T}{T+237{,}3}\right) \qquad \text{(Ecuación 1-3)}$$

Donde, *DPV*: déficit de Presión de Vapor (kPa); e_s: presión de vapor a saturación (kPa); e_a: presión de vapor real (kPa); *HR*: humedad relativa (%) y *T*: temperatura (°C).

Las estaciones climáticas también contaban con pluviómetros para la medición de la precipitación, sin embargo, esta variable no se tuvo en cuenta en el análisis de los resultados debido a que en una de las dos zonas se presentaron problemas técnicos con el pluviómetro, presentando información faltante, adicionalmente en la zona baja fue necesaria la aplicación de riego en repetidas ocasiones, pero dado que no se contaba con un sistema de riego instalado, no fue posible determinar con exactitud la lámina de agua aplicada al suelo y por tanto comparar las respuestas fisiológicas de las plantas en función de las entradas de agua al sistema.

1.2.3 Curvas A_N/PPFD y curvas diarias de potencial hídrico

Se realizaron curvas de respuesta fotosintética a la luz (A_N/PPFD) en tres plantas en etapa vegetativa (entre 80 y 160 cm de altura del tallo, BBCH 34-38) y tres plantas en etapa reproductiva (floración), crecidas en cada una de las dos zonas de estudio; las mediciones se efectuaron entre las 8:00 y 13:00 h; se seleccionó una hoja completamente expandida del tercio medio de la planta para la fase vegetativa o una hoja fuente para la fase

reproductiva, en óptimo estado nutricional y fitosanitario, sobre la cual se realizaron mediciones de tasa fotosintética (A_N) a niveles de densidad de flujo fotónico (PPFD) de 1800, 1600, 1400, 1200, 1000, 800, 600, 400, 300, 200, 100, 50, 40, 30, 20, 10 y 0 µmol de fotones m^{-2} s^{-1}; sin embargo, como el máximo nivel de PPFD empleado consistió en aquel en el cual se estabilizara la A_N sin causar fotoinhibición, este fue variable para cada etapa fenológica y zona. Las mediciones se realizaron con un analizador de gas infrarrojo IRGA (ADC BioScientific Ltd. Hoddesdon, UK), para cada nivel de PPFD se tomaron seis replicas técnicas y el flujo de CO_2 se ajustó para mantener una concentración de 380 µmol mol^{-1} dentro de la cámara. Los datos obtenidos se ajustaron al modelo hiperbólico de Michaelis Menten por medio de una regresión no lineal, empleando la ecuación:

$$A_N = \frac{A_{N_{máx}} * PPFD}{K + PPFD} - R_D \qquad \text{(Ecuación 1-4)}$$

Donde, A_N es la tasa de fotosíntesis, $A_{Nmáx}$ es la tasa de fotosíntesis máxima (en el nivel de PPFD saturante), PPFD es la densidad de flujo fotónico fotosintético, *K* es la constante de saturación por luz (0,5 de la PPFD saturante) y R_D es la respiración en oscuridad. El punto de compensación lumínico (PCL) se calculó resolviendo la ecuación para cero, el punto de saturación lumínico (PSL) se calculó multiplicando por dos el valor de *K* y la eficiencia fotosintética (φ) se estimó como la pendiente de la regresión lineal obtenida con los valores de A_N a PPFD entre 0 y 200 µmol de fotones m^{-2} s^{-1} (Solarte *et al*., 2010). En cada zona y etapa fenológica se seleccionó la curva que presentara el mejor ajuste (R^2).

En las mismas etapas de desarrollo se midió el potencial hídrico foliar (Ψ_{foliar}) en cinco plantas, en intervalos de dos horas desde las 4:00 hasta las 18:00 h, empleando una cámara de presión Schollander (modelo 1000, PMS Instruments Co, Albany, Oregon, USA). De cada curva de comportamiento diario se seleccionaron los puntos del día en los que las plantas presentaron el mayor y el menor potencial hídrico para realizar en estos puntos las posteriores mediciones de Ψ_{foliar} en cada estado fenológico de muestreo ecofisiológico.

1.2.4 Intercambio gaseoso, fluorescencia de la clorofila y potencial hídrico foliar

Los muestreos de ecofisiología se realizaron durante el primer ciclo productivo, cuando más del 50% de la población de plantas estuvieran en las etapas fenológicas descritas en la Tabla 1-1, correspondientes a la escala BBCH (Biologische Bundesantalt, Bundessortenamt and Chemische Industrie), para las etapas evaluadas durante la fase reproductiva se tuvo en cuenta que en las plantas predominaran órganos reproductivos con las características a evaluar, debido a la superposición de estados fenológicos que presentan las especies de la familia Passifloraceae. Las mediciones durante la fase vegetativa se realizaron en hojas del tercio medio del tallo principal de la planta, mientras que durante la fase reproductiva se realizaron en hojas fuente de los órganos reproductivos (flores o frutos) seleccionados en ramas secundarias (ramas productivas) por encontrarse en la etapa fenológica determinada.

En cada etapa fenológica evaluada se realizaron mediciones de tasa fotosintética (A_N), transpiración (E), conductancia estomática (g_s), carbono interno (C_i) y carbono atmosférico (C_a), empleando un IRGA con una cámara de luz para hoja angosta acoplada, a la cual se le configuró la PPFD equivalente al PSL obtenido a partir de la curva A_N/PPFD correspondiente; el flujo de CO_2 fue ajustado para mantener una concentración de 380 µmol mol^{-1} dentro de la cámara. Alternamente, se midió la eficiencia de operación del fotosistema II (ϕ_{PSII}) empleando un fluorómetro modulado (Hansatech FMS2, Norfolk, UK). Las mediciones se realizaron en intervalos de dos horas desde las 8:00 hasta las 18:00 h en ocho plantas, tres hojas por planta, se registraron tres mediciones en cada hoja. Con los datos de intercambio gaseoso obtenidos se calculó la relación carbono interno /carbono atmosférico (C_i/C_a), el uso eficiente del agua extrínseco (WUE_e) como la relación entre A_N y E y el uso eficiente del agua intrínseco (WUE_i) como la relación entre A_N y g_s (Solarte *et al*., 2010).

Para realizar comparaciones de las variables de intercambio gaseoso y ϕ_{PSII} entre etapas fenológicas, se promediaron los valores de los cinco rangos horarios evaluados durante el día, para así tener un dato promedio por etapa. Para evaluar el comportamiento diario de estas variables en la etapa vegetativa, se promediaron los datos de las etapas vegetativo II y vegetativo III; en la etapa reproductiva se promediaron los datos de las etapas floración, fruto I, fruto II y fruto III.

Tabla 1-1. Etapas fenológicas evaluadas en muestreos de ecofisiología. DDS indica el tiempo (días después de siembra) en que se realizó el muestreo en cada cultivo.

Etapa	Abreviatura	Código BBCH	Indicador planta	DDS Zona alta	DDS Zona baja
Vegetativo I	VEG_I	33 - 34	30 – 40% de la altura final del tallo	60	61
Vegetativo II	VEG_II	36 - 37	60 – 70% de la altura final del tallo	101	95
Vegetativo III	VEG_III	39	90 – 100% de la altura final del tallo	143	126
Floración	FLOR	56 - 60	60% tamaño final del botón floral – flor abierta	369	299
Fructificación I	FRUTO_I	73 - 74	30 - 40% tamaño final del fruto	405	331
Fructificación II	FRUTO_II	76 - 77	60 - 70% tamaño final del fruto	439	366
Fructificación III	FRUTO_III	79	90 - 100% tamaño final del fruto	481	391

Se midió la eficiencia máxima potencial de operación del fotosistema II (F_v/F_m), en ocho plantas, tres hojas por planta, en condiciones de prealba para garantizar que las hojas se encontraran adaptadas a oscuridad. En cada muestreo también se realizaron mediciones de Ψ_{foliar} en prealba y a mediodía en ocho plantas, una hoja por planta, ya que son los momentos del día en que las plantas presentaron el mayor y menor potencial hídrico foliar (anexo D), respectivamente. En los mismos intervalos de tiempo se registró potencial hídrico del suelo (ψ_{suelo}) con el uso de tensiómetros ubicados en tres puntos del área del cultivo y se estimó el potencial hídrico de la atmósfera (ψ_{atm}) a partir de los datos de temperatura y humedad relativa, por el método indicado por Solarte *et al*. (2010):

$$\Psi_{atm} = 0{,}4608 * T * Ln(\frac{HR}{100}) \qquad \text{(Ecuación 1-5)}$$

Donde, Ψ_{atm}: potencial hídrico de la atmósfera (MPa); T: temperatura (°Kelvin) y HR: humedad relativa (%).

1.2.5 Análisis estadístico

El ajuste de las curvas A_N/PPFD se hizo con el uso de software estadístico statistix 9.0®. Se realizó análisis estadístico descriptivo para cada una de las variables ecofisiológicas y climáticas evaluadas; se comprobaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad y posteriormente se realizó un análisis de varianza de dos vías para cada variable respuesta

con un $P \leq 0,05$, empleando el software SAS® versión 9.2 (SAS Institute, 2002). Luego se realizó un análisis de componentes principales con el software SPAD® Copyright, Desicia versión 56 y a partir de este se seleccionaron las variables más representativas con las cuales se realizaron modelos con base en análisis longitudinales, para los cuales como individuo se tomó la planta y como el tiempo se tomaron las etapas fenológicas, este análisis permitió modelar la autocorrelación de la planta en las diferentes etapas a través de estructuras autorregresivas de orden 1 AR(1) y compuesta simétrica. El método de estimación de parámetros fue el de máxima verosimilitud restringida (REML) y para el ajuste de los modelos se utilizó el criterio de información Akaike (AIC), estos análisis fueron realizados con el software R versión 3.3.1.

1.3 Resultados

1.3.1 Condiciones climáticas de las zonas de estudio

La zona ubicada a mayor altitud se caracteriza por presentar menores temperaturas mínima, media y máxima diarias (11,9; 14 y 16°C, respectivamente); alta humedad relativa, la cual se mantiene en el transcurso del día en un nivel cercano a 90%; la mayor PAR promedio (405,75 µmol de fotones m^{-2} s^{-1}) y un bajo a medio DPV, que oscila entre 0,3 y 0,5 kPa. Mientras que en la zona ubicada a menor altitud se presentan mayores temperaturas mínima, media y máxima, siendo estas 14,7; 17,9 y 21,3°C, respectivamente; menor humedad relativa, la cual oscila entre 75,9% (a las 16:00 h) y 90,2% (a las 6:00 y 19:00 h); esta zona presenta menor PAR (352,4 µmol de fotones m^{-2} s^{-1}) y mayores niveles de DPV, el cual es de 0,4 kPa en horas de alta humedad relativa y baja temperatura, y alcanza hasta 0,8 kPa en horas de baja humedad relativa y alta temperatura. En las dos zonas, las menores temperaturas se presentan a las 6:00 h y las máximas a las 15:00 h. En la zona baja el DPV tiene un comportamiento diario similar al de la temperatura, mientras que la humedad relativa presenta un comportamiento opuesto a estas dos variables y la PAR es mayor a las 10:00 h. En la zona alta, el DPV y la humedad relativa no presentan oscilaciones marcadas durante el día y la PAR tiene los mayores niveles entre las 10:00 y 11:00 h (Fig. 1-1).

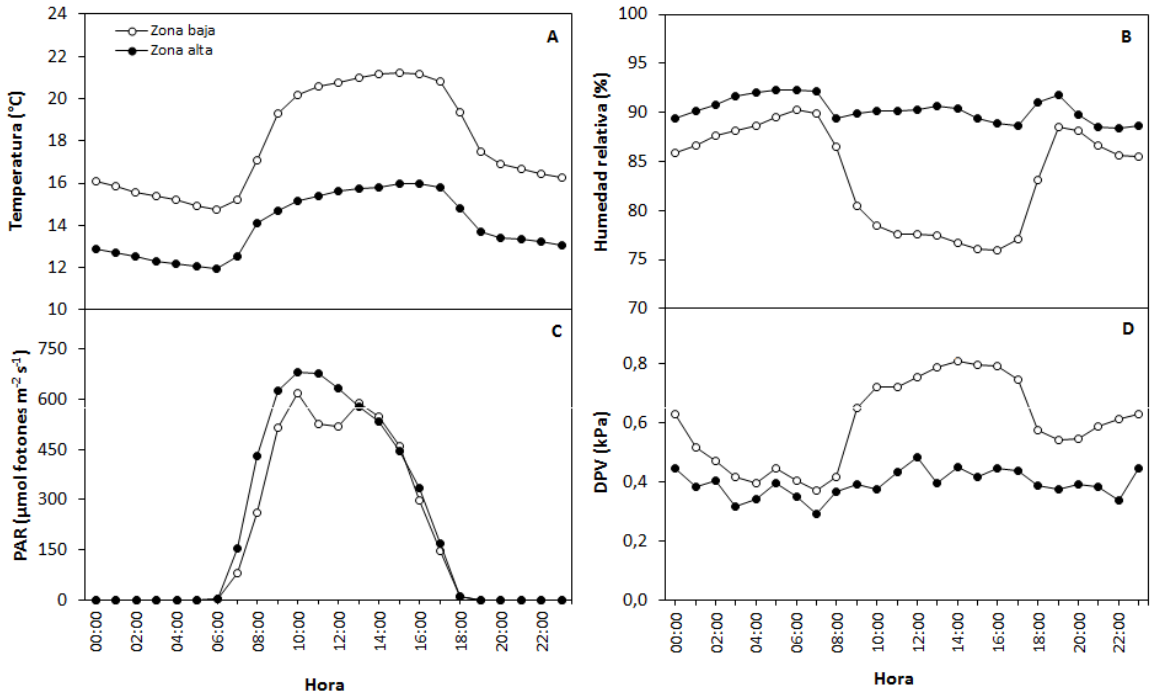


Figura 1-1. Comportamiento promedio diario de las variables climáticas en las dos zonas de cultivo en el municipio de Pasca: zona alta (2.498 msnm) de noviembre de 2014 a marzo de 2016 y zona baja (2.006 msnm) de abril de 2015 a agosto de 2016. Temperatura (**A**), humedad relativa (**B**), radiación fotosintéticamente activa (**C**) y déficit de presión de vapor (**D).**

1.3.2 Curvas A_N/PPDF

La respuesta fotosintética a diferentes niveles de PPFD evidencia que las plantas crecidas en la zona de menor altitud presentan mayor A_N que las plantas crecidas en la zona de mayor altitud, siendo esta diferencia más acentuada cuanto mayor es la PPFD. En la zona baja, a partir de 696 µmol de fotones m^{-2} s^{-1} la A_N es mayor en plantas en estado vegetativo que en plantas en estado reproductivo; mientras que en la zona alta el comportamiento fotosintético de las plantas en ambos estados de desarrollo es el mismo desde los 0 hasta 348 µmol fotones m^{-2} s^{-1}, nivel a partir del cual la A_N es mayor para plantas en estado vegetativo (Fig. 1-2). Las plantas de la zona baja presentan mayor $A_{Nmáx}$ (20,6 - 24,7 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) y φ (0,039 – 0, 045 µmol CO_2 µmol fotones^{-1}) que las plantas de la zona alta; sin embargo, en las dos zonas se encontró una respuesta fotosintética a la luz diferencial entre plantas en estado vegetativo y plantas en estado reproductivo, ya que las plantas en vegetativo presentan mayor $A_{Nmáx}$, PSL, PCL y R_D, mientras que las plantas en estado reproductivo presentan mayor φ (Tabla 1-2).

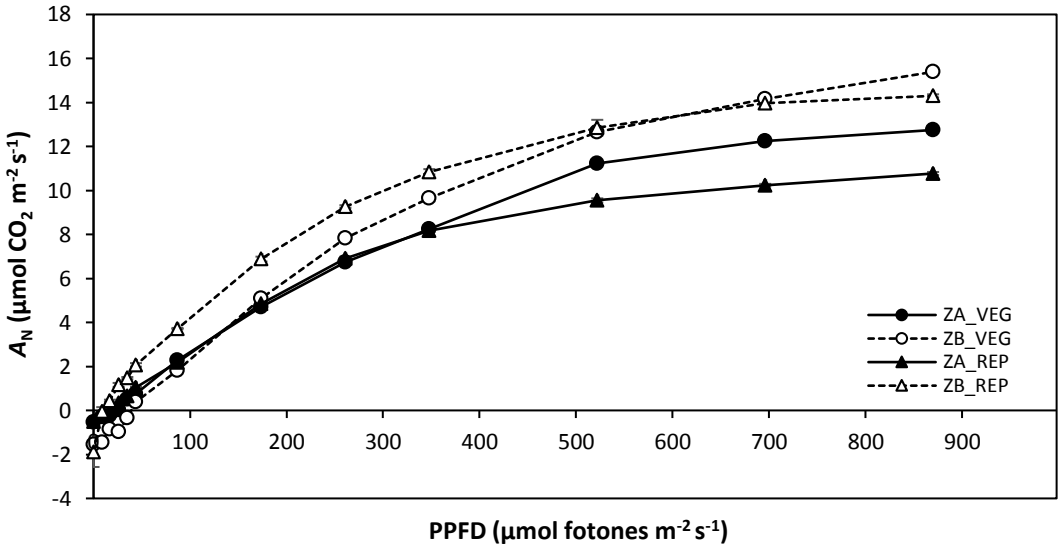


Figura 1-2. Curvas de respuesta fotosintética a la luz (A_N/PPFD) en plantas de curuba en estado vegetativo (VEG) y reproductivo (REP), crecidas en una zona alta (ZA, 2.498 msnm) y una zona baja (ZB, 2.006 msnm) del municipio de Pasca. Las barras verticales indican el error estándar (n=6).

Tabla 1-2. Parámetros estimados a partir del ajuste de curva de respuesta fotosintética a la luz (A_N/PPFD) al modelo de Michaelis Menten, en plantas de curuba en estado vegetativo y reproductivo crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. Tasa fotosintética a saturación lumínica (A_{Nmax}), punto de compensación lumínico (P_{CL}), respiración en oscuridad (R_D), punto de saturación lumínico (PSL), eficiencia fotosintética (φ).

Zona	Estado de desarrollo	R^2	A_{Nmax} (µmol CO_2 m^{-2} s^{-1})	PCL (µmol fotones m^{-2} s^{-1})	R_D (µmol CO_2 m^{-2} s^{-1})	PSL (µmol fotones m^{-2} s^{-1})	Φ (µmol CO_2 µmol fotones^{-1})
Alta	Vegetativo	0,99	19,19±0,19	24,05	1,25±0,10	689,96± 28,38	0,030±0,0007
	Reproductivo	0,99	16,09±0,11	19,07	0,99±0,08	584,78± 18,82	0,031±0,0004
Baja	Vegetativo	0,99	24,71±0,38	38,64	2,31±0,14	748,78± 40,04	0,039±0,0009
	Reproductivo	0,99	20,55±0,34	11,25	0,82±0,13	542,18± 21,24	0,045±0,0023

1.3.3 Intercambio gaseoso

Las variables ecofisiológicas evaluadas de intercambio gaseoso, fluorescencia de la clorofila y potencial hídrico, presentaron diferencias estadísticamente significativas entre etapas fenológicas, entre zonas y también entre la interacción de etapa y zona ($P \leq 0,05$), excepto la relación C_i/C_a, la cual no presentó diferencias significativas entre zonas, pero sí entre etapas y en la interacción de los dos factores (Tabla 1-3).

Tabla 1-3. Análisis de varianza para las variables de intercambio gaseoso, fluorescencia de la clorofila y potenciales hídricos. *$P \leq 0,05$; **$P \leq 0,01$; ***$P \leq 0,001$; ns - No significativo.

Fuente de variación	A_N	E	g_s	C_i/C_a	WUE_e	WUE_i	Φ_{PSII}	F_v/F_m	Ψ_{foliar} Prealba	Ψ_{foliar} Mediodía
Etapa	***	***	**	***	***	***	**	***	***	**
Zona	**	***	***	ns	***	***	***	***	***	***
Etapa* Zona	**	***	***	***	***	***	**	***	***	***

En las dos zonas, la A_N presenta diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$) entre plantas de diferentes etapas fenológicas, también hay diferencias significativas entre plantas de las dos zonas evaluadas y en la interacción de los dos factores (Tabla 1-3), presentando mayores tasas de A_N las plantas crecidas en la zona alta en comparación con la zona baja. El comportamiento de la A_N durante el ciclo de vida de la planta se caracteriza porque esta disminuye gradualmente a medida que avanza el desarrollo fenológico, presentándose los mayores valores en la etapa de vegetativo II (11,4 – 12,7 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) y los menores valores en la etapa de fruto III (7,4 – 8 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}), cuando el fruto ya ha llegado a su madurez de cosecha. Para las dos zonas también se observa un incremento de la A_N en algún punto del crecimiento y desarrollo del fruto; en la zona baja, este incremento se observa en la etapa inicial del crecimiento del fruto, mientras que en la zona alta el incremento de la A_N se observa en la etapa intermedia. La mayor A_N se registró en la zona alta en la etapa vegetativo II y la menor A_N en la zona alta en la etapa de fruto III (Fig. 1-3 A).

La E presenta diferencias significativas entre zonas, entre las etapas fenológicas evaluadas y entre la interacción de los dos factores ($P \leq 0,05$) (Tabla 1-3). En las dos zonas, las plantas presentaron alta E en las primeras y en las últimas etapas de desarrollo, en la zona alta 3,5 y 2,2 mmol H_2O m^{-2} s^{-1}, y en la zona baja 2,6 y 3,6 mmol H_2O m^{-2} s^{-1} para las etapas de vegetativo II y fruto III, respectivamente. Mientras que en la etapa intermedia del desarrollo se presentaron los valores más bajos de E, 1,3 y 1,9 mmol H_2O m^{-2} s^{-1} para la zona alta y baja, respectivamente. Adicionalmente, en la zona baja se observa que las plantas en estado de fruto I presentan un incremento en la E, al igual que ocurre con la A_N. Al comparar las dos zonas, se observa que en la zona baja las plantas

presentan los mayores valores de *E*, posiblemente debido a los altos niveles de DPV de la zona (Fig. 1-1 D). La mayor *E* se registró en la zona alta en la etapa vegetativo II y en la zona baja en la etapa de fruto, mientras que la menor *E* se presentó en la zona alta en las etapas de floración y fruto I (Fig. 1-3 B).

La g_s también presenta diferencias significativas entre las dos zonas, entre etapas fenológicas y en la interacción de los dos factores ($P \leq 0,05$) (Tabla 1-3). El comportamiento de la g_s presenta los menores valores en las primeras y en las últimas etapas del desarrollo, siendo estos de 0,2 y 0,3 mol H_2O m^{-2} s^{-1} en la zona alta y de 0,3 y 0,2 mol H_2O m^{-2} s^{-1} en la zona baja para las etapas de vegetativo II y fruto III, respectivamente, y los mayores valores en la etapa de floración, 0,6 y 0,36 mol H_2O m^{-2} s^{-1} para la zona alta y baja. En general, las plantas de la zona alta presentan mayores valores de g_s que las plantas de la zona baja, presentándose la mayor g_s en plantas de la zona alta en la etapa de floración y la menor g_s en plantas de la zona baja en la etapa de fruto III (Fig. 1-3 C).

Las relaciones C_i/C_a no presentan diferencias estadísticamente significativas entre zonas, pero sí entre etapas fenológicas y en la interacción etapa-zona (Tabla 1-3). En las dos zonas, las plantas en la etapa de floración tienen la C_i/C_a más alta (0,82-0,85); en la zona baja para las demás etapas fenológicas la C_i/C_a se mantiene constante entre 0,72 y 0,77; mientras que en la zona alta las plantas de la etapa vegetativo II presentan la más baja C_i/C_a (0,55), esta luego asciende hasta alcanzar el máximo valor en floración y se mantiene constante entre 0,82 y 0,85 hasta la maduración de cosecha del fruto, excepto en la etapa fruto II, en la cual la C_i/C_a disminuye a un valor de 0,71, una disminución similar fue observada en la g_s y un aumento en la A_N para la misma etapa fenológica (Fig. 1-3 A y C). En la zona alta se registró la mayor y menor C_i/C_a, en las etapas de floración y vegetativo II, respectivamente (Fig. 1-3 D).

El WUE_e de las plantas presenta diferencias significativas entre etapas fenológicas, entre zonas y en la interacción etapa-zona (Tabla 1-3). En la zona alta, las plantas en etapa vegetativo II tienen el menor WUE_e (3,7 μmol CO_2/mmol H_2O), este aumenta hasta alcanzar el máximo valor en etapa de floración (8,1 μmol CO_2/mmol H_2O) y vuelve a disminuir a medida que las plantas continúan su desarrollo, hasta alcanzar un valor de 3,8 μmol CO_2/mmol H_2O en la etapa de fruto III. En la zona baja, las plantas mantienen un WUE_e constante entre 4,4 y 5,7 μmol CO_2/mmol H_2O durante la fase vegetativa y floración, pero este luego disminuye manteniendo valores entre 2,4 y 3 μmol CO_2/mmol H_2O durante todas

las etapas del crecimiento y desarrollo del fruto. Las plantas de la zona alta presentan en general un mayor WUE_e que las plantas de la zona baja, registrándose el mayor WUE_e en la zona alta en la etapa de floración y el menor WUE_e en la zona baja en la etapa de fruto III (Fig. 1-3 E).

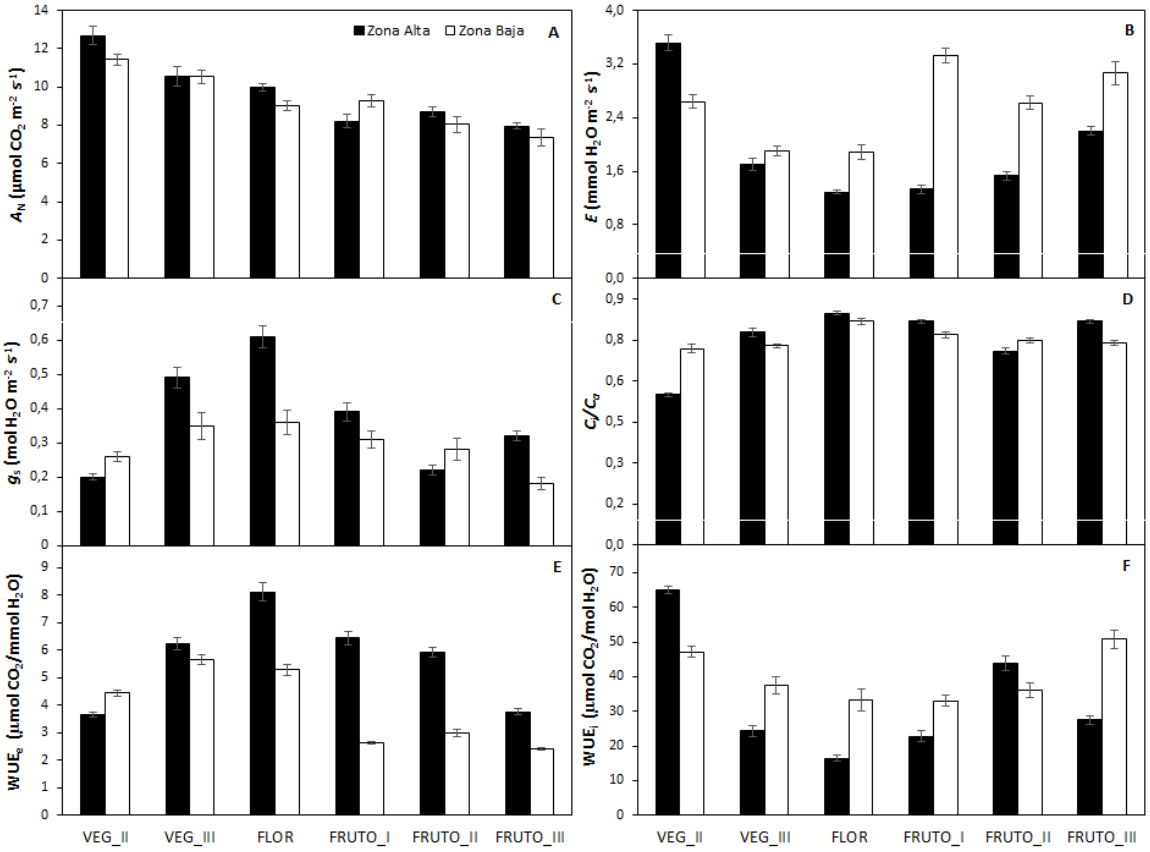


Figura 1-3. Intercambio gaseoso en plantas de curuba en diferentes etapas fenológicas, en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. Tasa fotosintética (A_N) (**A**), Transpiración (E) (**B**), Conductancia estomática (g_s) (**C**), Relación carbono interno / carbono atmosférico (C_i/C_a) (**D**), Uso eficiente del agua extrínseco (WUE_e) (**E**) y Uso eficiente del agua intrínseco (WUE_i) (**F**). Las barras verticales indican el error estándar (n=8).

El WUE_i de las plantas también presenta diferencias significativas entre etapas fenológicas, entre zonas y en la interacción de los dos fcatores (Tabla 1-3). En la zona baja, las plantas en la etapa vegetativo II tienen un WUE_i de 47,1 µmol CO_2/mol H_2O, este luego disminuye a 33 µmol CO_2/mol H_2O en etapa de floración y fruto I, y luego asciende durante el desarrollo del fruto hasta alcanzar el máximo valor de 50,9 µmol CO_2/mol H_2O cuando el fruto alcanza su madurez de cosecha. En la zona alta el comportamiento es

similar, las plantas en estado vegetativo II presentan el mayor WUE_i (65,1 µmol CO_2/mol H_2O), este luego disminuye hasta alcanzar el mínimo valor en la floración (16,5 µmol CO_2/mol H_2O) y aumenta durante el desarrollo del fruto. Las plantas de la zona baja presentan en general un mayor WUE_i que las plantas de la zona alta, sin embargo, en la zona alta se registró el mayor y menor WUE_i, en las etapas de vegetativo II y floración, respectivamente (Fig. 1-3 F). En la zona alta, un aumento particular del WUE_i se observa en la etapa de fruto II, el cual coincide con un leve aumento de la A_N y una disminución acentuada de la g_s y la relación C_i/C_a (Fig. 1-3 A, C y D).

Al observar el comportamiento diario de los parámetros de intercambio gaseoso en plantas en estado vegetativo, se encontró que la A_N de las plantas crecidas en la zona baja es alta en las primeras horas del día (13 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) y va disminuyendo gradualmente hasta alcanzar los valores más bajos finalizando el día entre las 16:00 y 18:00 h (8,38 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}). En la zona alta, las plantas presentan la A_N más alta entre las 12:00 y 14:00 h (13,7 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) y luego desciende hasta presentar los valores más bajos finalizando el día (7,9 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) (Fig. 1-4 A).

Para el mismo estado de desarrollo, las plantas de la zona baja alcanzan los mayores niveles de *E* entre las 10:00 y 12:00 h (2,6 H_2O m^{-2} s^{-1}); mientras que las plantas de la zona alta presentan la mayor *E* entre las 12:00 y 14:00 h (3,3 mmol H_2O m^{-2} s^{-1}). En las dos zonas, las plantas tienen la menor *E* finalizando el día, entre las 14:00 y 16:00 h (2,1 y 1,8 mmol H_2O m^{-2} s^{-1} para la zona alta y baja, respectivamente) (Fig. 1-4 B).

La g_s en plantas de la zona baja presenta el mayor valor en las primeras horas del día (0,4 mol H_2O m^{-2} s^{-1}), luego disminuye a entre las 10:00 y 12:00 h, después aumenta entre las 12:00 y 14:00 h y finalmente disminuye hasta alcanzar el valor más bajo finalizando el día (0,2 mol H_2O m^{-2} s^{-1}). En la zona alta, las plantas mantienen una g_s constante entre 0,33 y 0,36 mol H_2O m^{-2} s^{-1} durante casi todo el transcurso del día y luego disminuye a 0,28 mol H_2O m^{-2} s^{-1} entre las 16:00 y 18:00 h (Fig. 1-4 C).

La relación C_i/C_a en las plantas de la zona baja es alta en las primeras horas del día entre las 8:00 y 10:00 h (0,76), luego disminuye y se mantiene constante entre 0,7 y 0,72 durante el resto del día. En la zona alta, las plantas inician el día con una relación C_i/C_a de 0,66; luego esta disminuye a 0,6 entre las 12:00 y 14:00 h y aumenta en las últimas horas del día hasta alcanzar el máximo valor de 0,74 entre las 16:00 y 18:00 h (Fig. 1-4 D).

El WUE_e de las plantas tiene un comportamiento diario similar para las dos zonas, siendo alto entre las 8:00 y 10:00 h (5,9 y 5,5 μmol CO_2/mmol H_2O, para la zona baja y alta, respectivamente), luego disminuye a 4,8 entre las 10:00 y 12:00 h y se mantiene constante hasta las 18:00 h en la zona baja y hasta las 16:00 h en la zona alta, donde finalmente disminuye hasta obtener el mínimo valor de 3,9 μmol CO_2/mmol H_2O entre las 16:00 y 18:00 h (Fig. 1-4 E).

El WUE_i de las plantas de la zona baja aumenta en el transcurso del día desde 35,7 μmol CO_2/mol H_2O hasta alcanzar 46,1 μmol CO_2/mol H_2O entre las 16:00 y 18:00 h; en la zona alta, las plantas presentan un máximo WUE_i de 52,7 μmol CO_2/mol H_2O entre las 12:00 y 14:00 h (Fig. 1-4 F), comportamiento similar a la A_N y la E (Fig. 1-4 A y B).

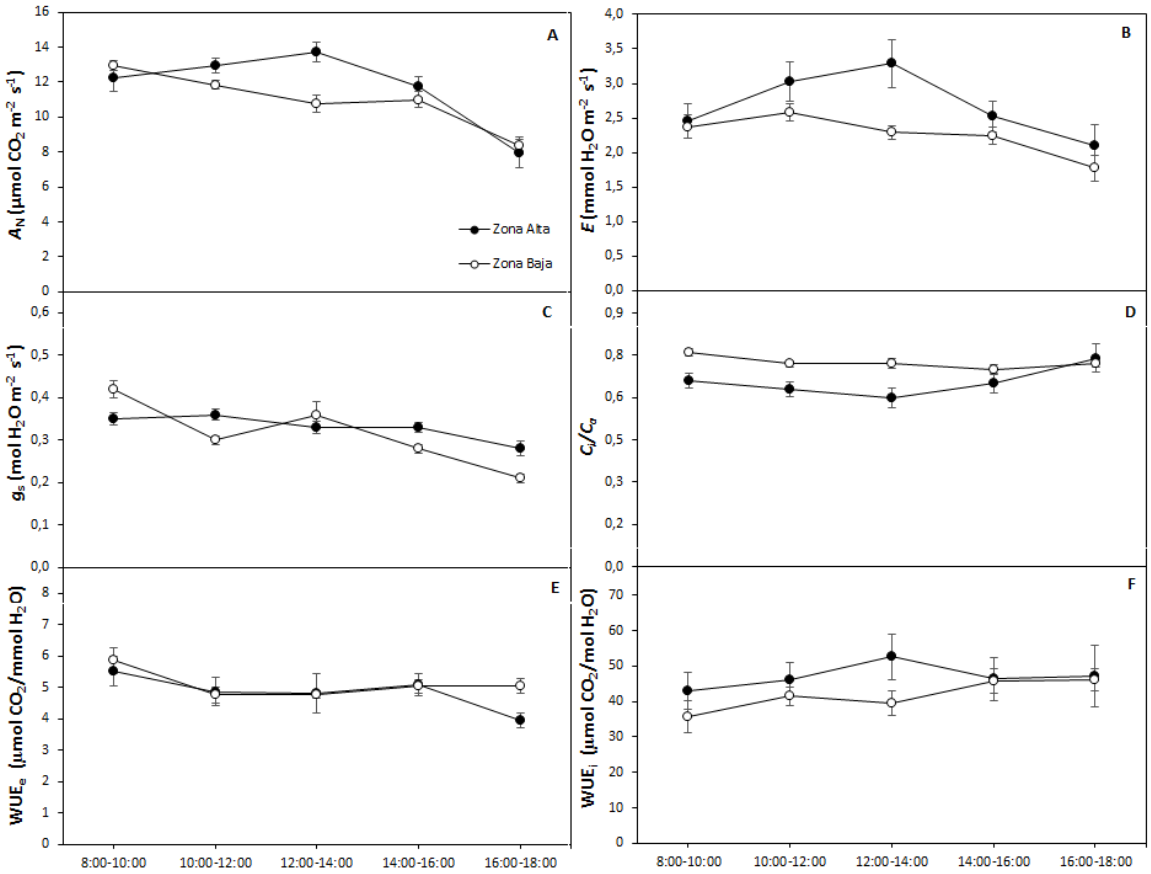


Figura 1-4. Comportamiento diario del intercambio gaseoso en plantas de curuba en etapa vegetativa, en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. Tasa fotosintética (A_N) (**A**), Transpiración (E) (**B**), Conductancia estomática (g_s) (**C**), Relación carbono interno / carbono atmosférico (C_i/C_a) (**D**), Uso eficiente del agua extrínseco (WUE_e) (**E**) y Uso eficiente del agua intrínseco (WUE_i) (**F**). Las barras verticales indican el error estándar (n=8).

Al evaluar el comportamiento diario de los parámetros de intercambio gaseoso en plantas en estado reproductivo, se encontró que la A_N en las plantas de la zona baja es alta en las primeras horas del día (10,4 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) y luego disminuye gradualmente presentando los valores más bajos finalizando el día, entre las 16:00 y 18:00 h (6 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}). En la zona alta, las plantas presentan la A_N más alta entre las 10:00 y 12:00 h (10 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}), luego esta desciende alcanzando los valores más bajos finalizando el día (6,9 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) (Fig. 1-5 A).

Por otra parte, las plantas crecidas en la zona baja presentaron los mayores niveles de *E* entre las 10:00 y 12:00 h (3,2 mmol H_2O m^{-2} s^{-1}); mientras que las plantas de la zona alta tuvieron la mayor *E* entre las 12:00 y 14:00 h (1,8 mmol H_2O m^{-2} s^{-1}). Las plantas de ambas zonas presentaron la menor *E* finalizando el día entre las 14:00 y 16:00 h (2,1 y 1,3 mmol H_2O m^{-2} s^{-1} para la zona baja y alta, respectivamente) (Fig. 1-5 B).

La g_s en plantas de la zona baja es alta en las primeras horas del día entre las 8:00 y 10:00 h (0,5 mol H_2O m^{-2} s^{-1}) y luego disminuye a medida que avanza el día hasta alcanzar los menores valores entre las 16:00 y 18:00 h (0,16 mol H_2O m^{-2} s^{-1}). En la zona alta, las plantas mantienes una g_s constante entre 0,34 y 0,38 mol H_2O m^{-2} s^{-1} (Fig. 1-5 C).

En plantas la zona baja la relación C_i/C_a es alta entre las 10:00 y 12:00 h (0,82) y se mantiene constante entre 0,72 y 0,76 para las demás horas del día, mientras que en la zona alta las plantas presentan una relación C_i/C_a variable durante el día, siendo baja en las primeras horas del día y a mediodía (0,77) y alta entre las 16:00 y 18:00 h (0,85) (Fig. 1-5 D).

Las plantas de la zona baja presentan un WUE_e de 4,1 µmol CO_2/mmol H_2O entre las 8:00 y 10:00 h, este después disminuye a 3,3 µmol CO_2/mmol H_2O y se mantiene constante hasta las 18:00 h; mientras que en plantas de la zona alta, el WUE_e presenta el mayor valor entre las 10:00 y 12:00 h (6,5 µmol CO_2/mmol H_2O) (Fig. 1-5 E).

Las plantas de la zona baja presentan un WUE_i que aumenta en el transcurso del día desde 25,3 µmol CO_2/mol H_2O hasta alcanzar 49,4 µmol CO_2/mol H_2O entre las 16:00 y 18:00 h; las plantas de la zona alta presentan el máximo WUE_i de 34,3 µmol CO_2/mol H_2O entre las 8:00 y 10:00 h, este disminuye en el transcurso del día hasta presentar el mínimo valor de 22 µmol CO_2/mol H_2O entre las 16:00 y 18:00 h (Fig. 1-5 F).

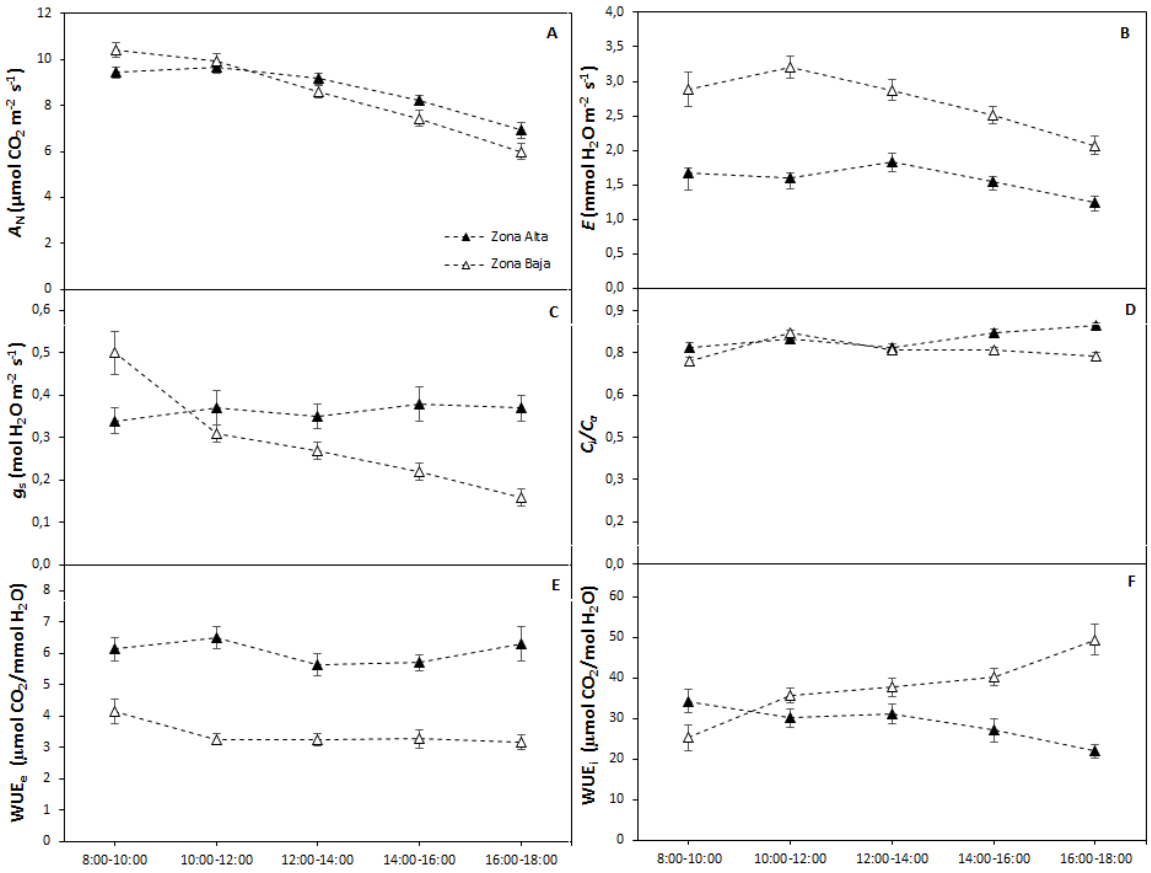


Figura 1-5. Comportamiento diario del intercambio gaseoso en plantas de curuba en etapa reproductiva, en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. Tasa fotosintética (A_N) (**A**), Transpiración (E) (**B**), Conductancia estomática (g_s) (**C**), Relación carbono interno / carbono atmosférico (C_i/C_a) (**D**), Uso eficiente del agua extrínseco (WUE_e) (**E**) y Uso eficiente del agua intrínseco (WUE_i) (**F**). Las barras verticales indican el error estándar (n=8).

1.3.4 Fluorescencia de la clorofila

Las plantas de las dos zonas presentan Φ_{PSII} similar para la mayoría de etapas fenológicas evaluadas, con valores que oscilan entre 0,555 y 0,620, excepto para la etapa de vegetativo II en la cual las plantas de la zona baja tienen una Φ_{PSII} de 0,630 y las plantas de la zona alta de 0,491, siendo este último valor el más bajo en el ciclo de cultivo para esa zona, también en la etapa de fruto III hay diferencias entre las dos zonas, ya que la Φ_{PSII} de las plantas de la zona baja aumenta alcanzando un valor de 0,712 siendo el más alto en el ciclo de cultivo para esa zona. En general, la Φ_{PSII} es mayor en plantas de la zona baja (0,555 – 0,712) que en las de la zona alta (0,491 – 0,614) (Fig. 1-6 A).

Las plantas de curuba crecidas en ambas zonas presentan altos de niveles de F_v/F_m, superiores a 0,800. Para las tres etapas evaluadas de la fase vegetativa, la F_v/F_m fue mayor en plantas de la zona baja (0,823 – 0,828) que en las de la zona alta (0,811 – 0,818), mientras que en la fase reproductiva en las dos zonas se mantienen valores similares (0,822 - 0,825), excepto en fruto II, etapa en la cual en la zona alta se presenta la mayor F_v/F_m (0,829) y en la zona baja la menor F_v/F_m del ciclo de cultivo (0,821); sin embargo, al igual que sucede con la Φ_{PSII}, la F_v/F_m es mayor en plantas de la zona baja que en las de la zona alta (Fig. 1-6 B).

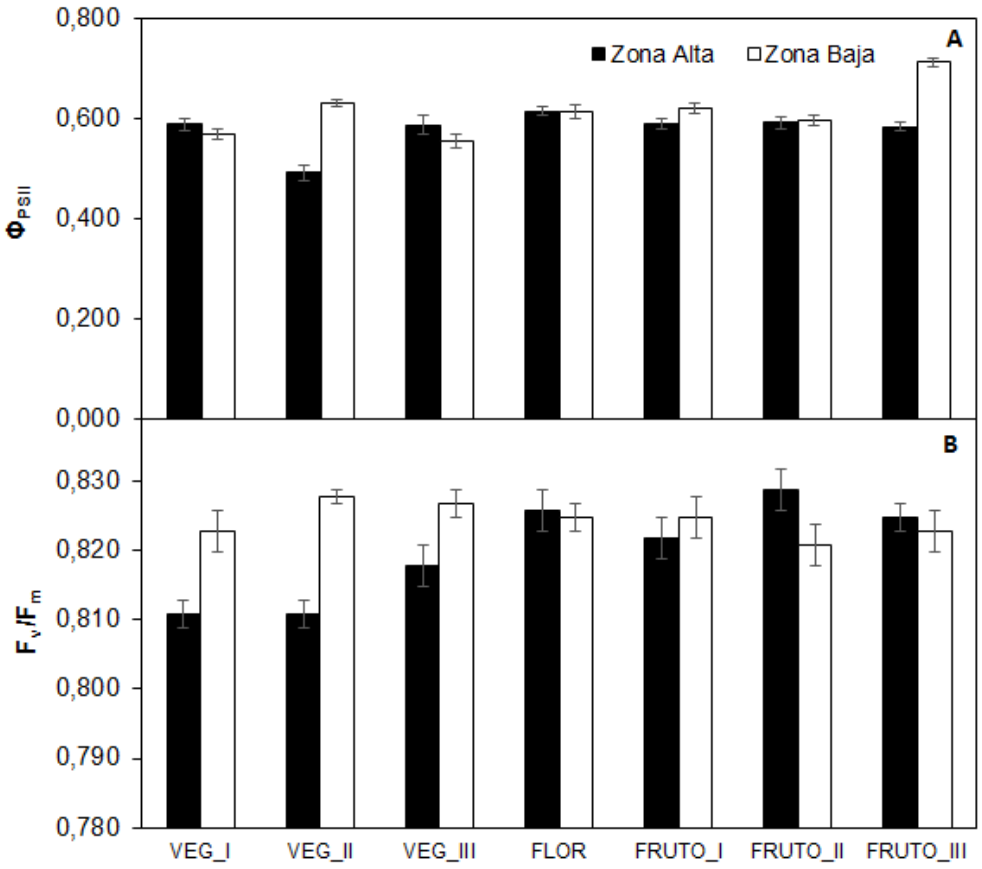


Figura 1-6. Fluorescencia de clorofila en plantas de curuba en diferentes etapas fenológicas, crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. Eficiencia real de operación del fotosistema II (ϕ_{PSII}) (**A**) y eficiencia máxima potencial de operación del fotosistema II (F_v/F_m) (**B**). Las barras verticales indican el error estándar (n=8).

Las plantas en estado vegetativo de las dos zonas presentan la mayor Φ_{PSII} en las primeras horas del día, entre las 8:00 y 10:00 h (0,630 y 0,591 para la zona baja y alta

respectivamente), luego hay una disminución en la variable presentando bajos valores en horas cercanas al mediodía, 0,533 para plantas de la zona baja entre las 12:00 y 14:00 h y 0,540 para plantas de la zona alta entre las 10:00 y 14:00 h; para el rango horario comprendido entre las 14:00 y 16:00 h las plantas de las dos zonas presentan un aumento de la Φ_{PSII}, la cual finalmente disminuye y tiene los valores más bajos entre las 16:00 y 18:00 h (0,560 y 0,531 para la zona baja y alta respectivamente) (Fig. 1-7).

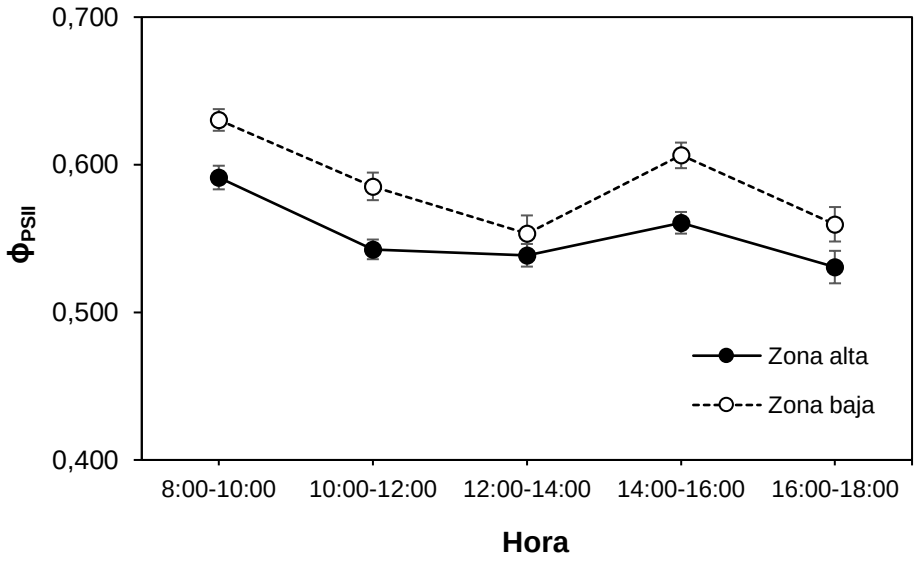


Figura 1-7. Comportamiento diario de la eficiencia real de operación del fotosistema II (ϕ_{PSII}) de plantas de curuba en estado vegetativo crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. Las barras verticales indican el error estándar (n=8).

La Φ_{PSII} en plantas en estado reproductivo de la zona baja se mantiene constante entre 0,620 y 0,640 durante el transcurso del día, mientras que la Φ_{PSII} en plantas de la zona alta presenta un comportamiento variable ya que es baja en las primeras y en las últimas horas del día y a mediodía (0,580), registrándose los mayores valores entre las 10:00 y 12:00 h (0,609) y entre las 14:00 y 16:00 h (0,600) (Fig. 1-8).

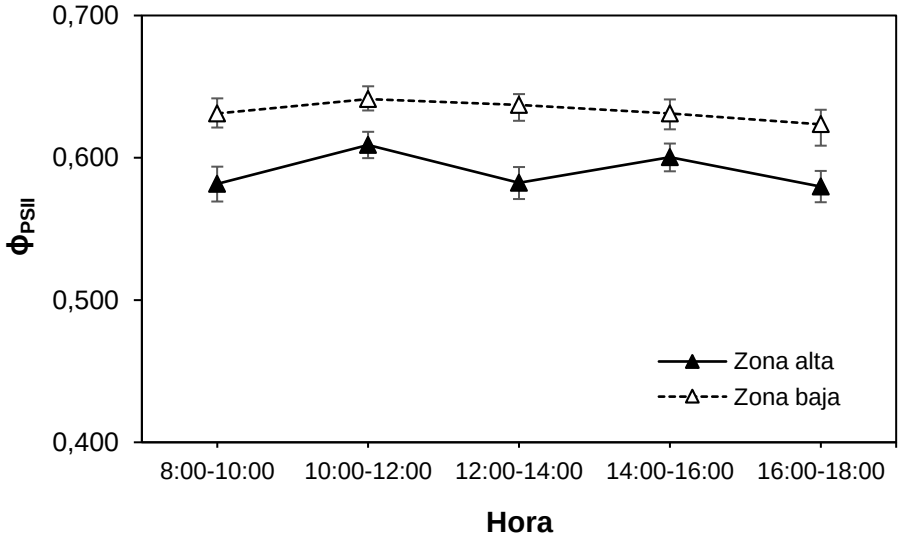


Figura 1-8. Comportamiento diario de la eficiencia real de operación del fotosistema II (ϕ_{PSII}) de plantas de curuba en estado reproductivo crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. Las barras verticales indican el error estándar (n=8).

1.3.5 Potencial hídrico foliar

En condiciones de prealba, el ψ_{foliar} en la zona alta aumenta gradualmente a medida que avanza el desarrollo de la planta durante la fase vegetativa, luego se mantiene constante entre las etapas de vegetativo III y fruto I, alcanzando el máximo valor en la etapa de fruto II (-0,24 MPa), luego disminuye considerablemente presentando el menor ψ_{foliar} en la etapa de fruto III (-0,62 MPa); en la zona baja, también se observa un aumento gradual del ψ_{foliar} en las primeras etapas del desarrollo de las plantas, desde vegetativo I (-0,7 MPa) hasta floración (-0,2 MPa), luego el ψ_{foliar} disminuye durante la formación y crecimiento del fruto hasta -0,43 MPa (Tabla 1-4).

En condiciones de mediodía, en la zona alta nuevamente se observa que el ψ_{foliar} aumenta desde las primeras etapas del desarrollo hasta la etapa de fruto I, en la cual se presenta el mayor ψ_{foliar} del ciclo de cultivo (-0,51 MPa) y luego este desciende registrando el menor valor en la etapa de fruto III (-1,52 MPa); mientras que en la zona baja, para este momento del día, el ψ_{foliar} se mantiene constante durante el ciclo de cultivo, excepto en las últimas etapas del desarrollo del fruto (fruto II y III), en las cuales se presentan los mayores ψ_{foliar} (-1,05 MPa) (Tabla 1-4).

En general, las plantas de la zona alta presentan mayor ψ_{foliar} que las plantas de la zona baja, tanto en el prealba como al mediodía, respuesta que va a acompañada de mayores niveles de ψ_{suelo} y ψ_{atm} en esta zona de mayor humedad relativa y menor DPV, lo cual indicaría un mejor estatus hídrico del sistema.

El ψ_{foliar} es mayor en condiciones de prealba que en condiciones del mediodía, en todas las etapas fenológicas evaluadas, en las dos zonas; resultado que se relaciona con los mayores niveles de ψ_{atm} que se presentan en el prealba dada la alta humedad relativa, baja temperatura y bajo DPV que se presenta en este punto del día. Igualmente, el ψ_{suelo} en la zona alta también es mayor en el prealba, sin embargo, en la zona baja en varios puntos de evaluación inesperadamente se presentó un mayor ψ_{suelo} al mediodía, a pesar de esto el ψ_{foliar} en todos los puntos de muestreo fue menor en este momento del día, evidenciando un mayor efecto que tendrían el ψ_{atm}, el DPV, la temperatura y la humedad relativa sobre esta variable en comparación con el efecto del ψ_{suelo}. Las variables ψ_{atm} y DPV están muy relacionadas ya que ambas dependen de la temperatura y la humedad relativa (Tabla 1-4)

Tabla 1-4. Potencial hídrico foliar, del suelo y atmosférico en prealba y a mediodía, en diferentes etapas fenológicas de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. Los datos son representados como la media (n=8 para ψ_{foliar} y n=3 para ψ_{suelo}) ± el error estándar.

ZONA	ETAPA	ψ_{foliar} (MPa)		ψ_{suelo} (MPa)		ψ_{atm} (MPa)	
		Prealba	Mediodía	Prealba	Mediodía	Prealba	Mediodía
Alta	VEG_I	-0,46±0.18	-1,04±0.19	-0,009±0.001	-0,009±0.001	-20,45	-33,15
	VEG_II	-0,38±0.11	-1,22±0.09	-0,016±0.001	-0,016±0.001	-22,76	-28,97
	VEG_III	-0,29±0.08	-0,78±0.28	-0,002±0.001	-0,011±0.001	0,00	-0,07
	FLOR	-0,30±0.08	-0,73±0.07	-0,013±0.002	-0,016±0.002	-7,51	-0,20
	FRUTO_I	-0,32±0.07	-0,51±0.10	-0,028±0.0003	-0,046±0.002	-13,70	-10,14
	FRUTO_II	-0,24±0.01	-1,10±0.05	-0,010±0.001	-0,019±0.005	-10,55	-6,42
	FRUTO_III	-0,62±0.03	-1,52±0.07	-0,009±0.001	-0,013±0.001	-21,68	-21,00
Baja	VEG_I	-0,70±0.11	-1,34±0.15	-0,057±0.002	-0,047±0.002	-12,98	-13,17
	VEG_II	-0,53±0.05	-1,41±0.13	-0,057±0.002	-0,047±0.002	-12,98	-13,17
	VEG_III	-0,46±0.08	-1,20±0.14	-0,058±0.003	-0,050±0.003	-26,28	-47,85
	FLOR	-0,25±0.04	-1,27±0.12	-0,006±0.0002	-0,007±0.0003	-17,61	-43,38
	FRUTO_I	-0,36±0.04	-1,32±0.12	-0,004±0.001	0,003±0.001	-14,33	-47,84
	FRUTO_II	-0,43±0.03	-1,04±0.08	-0,006±0.002	-0,010±0.002	-8,45	-31,10
	FRUTO_III	-0,41±0.04	-1,07±0.05	-0,006±0.002	-0,010±0.002	-11,38	-24,68

1.3.6 Efecto de las condiciones climáticas sobre los aspectos fisiológicos

El análisis de componentes principales realizado con las variables A_N, E, g_s, C_i/C_a, WUE_e, WUE_i y Φ_{PSII} indicó que hay cuatro componentes principales que explican el 97,6% de la varianza, el primer componente presenta alta correlación con la variable g_s (0,87) y explica el 47,8% de la varianza, el segundo componente presenta alta correlación con la variable A_N (0,98) y explica el 21,4% de la varianza, el tercer componente presenta la mayor correlación con la variable E (0,55) y explica el 17,8% de la varianza, mientras que el cuarto componente presenta la mayor correlación con la variable Φ_{PSII} (0,61) y explica el 10,6% de la varianza (Anexo E). Se seleccionaron las variables A_N, E y g_s para realizar modelos longitudinales que explicaran su comportamiento en función de las variables climáticas, por presentar altos coeficientes de correlación con las variables derivadas (C_i/C_a, WUE_e y WUE_i) y con los componentes principales que explicaban la mayor parte de la varianza, además de las variables de fluorescencia de la clorofila y Ψ_{foliar}. Sobre las variables de intercambio gaseoso fue necesario aplicar la transformación raíz cuadrada para que los datos se ajustaran a los criterios de normalidad, homocedasticidad e independencia.

Para la variable A_N se ajustó un modelo longitudinal con una estructura autorregresiva de orden 1, lo cual indica que la respuesta cambia a medida que avanza el desarrollo fenológico de la planta. Las variables independientes etapa, hora, temperatura, DPV y zona son significativas sobre la A_N ($P \leq 0,05$), la humedad relativa es significativa al 10%, mientras que la PAR no tiene efecto significativo sobre la A_N ($P > 0,1$). Por cada unidad que se aumente en la temperatura, la raíz cuadrada de A_N aumenta 0,08; por cada unidad que se aumente en la humedad relativa, la raíz cuadrada de A_N disminuye 0,02 y por cada unidad que se aumente en el DPV, la raíz cuadrada de A_N disminuye 1,37; para cada caso si las demás variables permanecen constantes (Tabla 1-5).

De otra parte, por cada etapa de desarrollo de la planta, la raíz cuadrada de A_N disminuye 0,32 unidades y por cada hora que pase la raíz cuadrada de A_N aumenta 0,16 unidades, si las demás variables permanecen constantes en cada caso. Existen diferencias significativas entre las dos zonas con respecto a esta variable ($P \leq 0,05$), así una planta que crece en la zona alta gana 0,2 unidades más en la raíz cuadrada de A_N con respecto a las plantas que crecen en la zona baja (Tabla 1-5).

Tabla 1-5. Estimación y significancia de parámetros del modelo para la variable A_N

Variable	Value	Std error	t-value	p-value
Intercepto	4,896002	1,0153923	4,821784	0,0000
Etapa	-0,316805	0,0753191	-4,206173	0,0000
Hora	0,163692	0,0547650	2,988980	0,0030
Temperatura	0,079886	0,0221301	3,609842	0,0003
Humedad relativa	-0,022290	0,0116150	-1,919039	0,0557
DPV	-1,368035	0,4864628	-2,812208	0,0052
Zona	0,200699	0,0648189	3,096312	0,0021

Para la variable *E* también se ajustó un modelo longitudinal con una estructura autorregresiva de orden 1, en el cual las variables independientes etapa, hora, temperatura, humedad relativa y DPV son significativas sobre la *E* ($P \leq 0,05$), mientras que la PAR no tiene efecto significativo sobre esta variable ($P > 0,1$). Por cada unidad que se aumente en la temperatura, la raíz cuadrada de *E* aumenta 0,05; por cada unidad que se aumente en la humedad relativa, la raíz cuadrada de *E* disminuye 0,05 y por cada unidad que se aumente en el DPV, la raíz cuadrada de *E* disminuye 1,9; esto si las demás variables permanecen constantes en cada caso (Tabla 1-6).

Adicionalmente, por cada etapa de fenológica que avanza la planta, la raíz cuadrada de *E* disminuye 0,34 unidades y por cada hora que transcurra la raíz cuadrada de *E* aumenta 0,16 unidades, si las demás variables permanecen constantes en cada caso. Existen diferencias significativas entre las dos zonas con respecto a la *E* con un nivel de significancia del 10%, así una planta que crece en la zona alta pierde 0,09 unidades en la raíz cuadrada de *E* con respecto a las plantas que crecen en la zona baja (Tabla 1-6).

Tabla 1-6. Estimación y significancia de parámetros del modelo para la variable *E*

Variable	Value	Std error	t-value	p-value
Intercepto	6,213212	0,7733260	8,034403	0,0000
Etapa	-0,343633	0,0645895	-5,320259	0,0000
Hora	0,158304	0,0387443	4,085858	0,0001
Temperatura	0,049663	0,0165630	2,998413	0,0029
Humedad relativa	-0,051069	0,0088040	-5,800687	0,0000
DPV	-1,897312	0,3656269	-5,189202	0,0000
Zona	-0,087478	0,0519034	-1,685393	0,0927

Para la variable g_s, al igual que las anteriores, también se ajustó un modelo longitudinal con una estructura autorregresiva de orden 1, en el cual las variables independientes etapa, hora, temperatura, humedad relativa y DPV son significativas sobre la g_s ($P \leq 0{,}05$), mientras que la PAR no tiene efecto significativo sobre la variable respuesta ($P > 0{,}1$). En este caso, por cada unidad que se aumente en la temperatura, la raíz cuadrada de g_s disminuye 0,02; por cada unidad que se aumente en la humedad relativa, la raíz cuadrada de g_s aumenta 0,02 y por cada unidad que se aumente en el DPV, la raíz cuadrada de g_s aumenta 0,54; para cada caso si las demás variables permanecen constantes (Tabla 1-7).

De otra parte, por cada etapa de desarrollo de la planta, la raíz cuadrada de g_s aumenta 0,12 unidades y por cada hora que pase esta disminuye 0,02 unidades, si las demás variables permanecen constantes en cada caso. No hay diferencias significativas ($P > 0{,}1$) entre las dos zonas con respecto a esta variable (Tabla 1-7).

Tabla 1-7. Estimación y significancia de parámetros del modelo para la variable g_s

Variable	Value	Std error	t-value	p-value
Intercepto	-0,8980576	0,4400591	-2,040766	0,0419
Etapa	0,1213399	0,0356840	3,400401	0,0007
Hora	-0,0228134	0,0040108	-5,687997	0,0000
Temperatura	-0,0211614	0,0091745	-2,306537	0,0216
Humedad relativa	0,0177496	0,0050508	3,514242	0,0005
DPV	0,5409678	0,2116814	2,555576	0,0110
Zona	-0,0162526	0,0281411	-0,577539	0,5639

Para la variable Φ_{PSII} también se ajustó un modelo longitudinal con una estructura autorregresiva de orden 1. Las variables independientes etapa, humedad relativa, PAR y zona son significativas sobre la Φ_{PSII} ($P \leq 0{,}05$), la hora es significativa al 10% y la temperatura y DPV no tienen efecto significativo ($P > 0{,}1$) sobre esta variable. Por cada unidad que se aumente en la humedad relativa, la Φ_{PSII} aumenta 0,003 y por cada unidad que se aumente en la PAR esta disminuye 0,000055; para cada caso si las demás variables permanecen constantes (Tabla 1-8).

El modelo también indica que por cada etapa fenológica la Φ_{PSII} disminuye 0,03 unidades y por cada hora que pase disminuye 0,006 unidades, si las demás variables permanecen constantes. Existen diferencias significativas entre las dos zonas con respecto a esta

variable ($P \leq 0,05$), así que una planta que crece en la zona alta pierde 0,07 unidades en la Φ_{PSII} con respecto a las plantas que crecen en la zona baja (Tabla 1-8).

Tabla 1-8. Estimación y significancia de parámetros del modelo para la variable Φ_{PSII}

Variable	Value	Std error	t-value	p-value
Intercepto	0,4563215	0,05587143	8,167350	0,0000
Etapa	-0,0289053	0,01281095	-2,256299	0,0246
Hora	-0,0059025	0,00317029	-1,861811	0,0634
PAR	-0,0000549	0,00001417	-3,874115	0,0001
Humedad relativa	0,0028292	0,00058814	4,810475	0,0000
Zona	-0,0691390	0,00985144	-7,018165	0,0000

Para la variable F_v/F_m se ajustó un modelo longitudinal con una estructura autorregresiva compuesta simétrica, lo cual indica que la respuesta de la variable se mantiene constante durante el ciclo de cultivo. En el modelo se puede observar que las variables climáticas temperatura, humedad relativa, PAR y DPV son significativas sobre la F_v/F_m ($P \leq 0,05$). Por cada unidad que se aumente en la temperatura, la F_v/F_m disminuye 0,006; por cada unidad que se aumente en la humedad relativa, la F_v/F_m aumenta 0,007; por cada unidad que se aumente en la PAR, el valor de F_v/F_m disminuye 0,00003 y por cada unidad que se aumente en el DPV, la F_v/F_m aumenta 0,47; para cada caso si las demás variables permanecen constantes (Tabla 1-9).

El modelo también indica que por cada etapa de desarrollo de la planta, la F_v/F_m aumenta 0,003 unidades si las demás variables permanecen constantes y no se presentan diferencias significativas entre las dos zonas con respecto a esta variable ($P > 0,1$) (Tabla 1-9).

Tabla 1-9. Estimación y significancia de parámetros del modelo para la variable F_v/F_m

Variable	Value	Std error	t-value	p-value
Intercepto	0,3192590	0,20020581	1,594654	0,1138
Temperatura	-0,0059856	0,00278359	-2,150308	0,0338
Etapa	0,0030504	0,00059560	5,121572	0,0000
Humedad relativa	0,0067144	0,00232416	2,888960	0,0047
PAR	-0,0000283	0,00001117	-2,533588	0,0128
DPV	0,4743655	0,15301988	3,100025	0,0025
Zona	-0,0013600	0,00548047	-0,248151	0,8045

El análisis de la variable Ψ_{foliar} incluyó tanto el Ψ_{foliar} en prealba como a mediodía, tomando cada uno de estos como una "hora" diferente, para esta variable se ajustó un modelo longitudinal con una estructura autorregresiva de orden 1, en el cual la temperatura fue la única variable climática que resultó significativa ($P \leq 0,05$), teniendo que por cada unidad que se aumente en la temperatura, el Ψ_{foliar} disminuye 0,06 si las demás variables permanecen constantes (Tabla 1-10).

De otra parte, por cada etapa fenológica el Ψ_{foliar} aumenta 0,31 unidades; el Ψ_{foliar} a mediodía disminuye 0,5 unidades respecto al prealba, si las demás variables permanecen constantes en cada caso. No hay diferencias significativas ($P > 0,1$) entre las dos zonas con respecto a esta variable (Tabla 1-10).

Tabla 1-10. Estimación y significancia de parámetros del modelo para la variable Ψ_{foliar}

Variable	Value	Std error	t-value	p-value
Intercepto	0,4258957	0,24679125	1725732	0,0884
Etapa	0,3099876	0,07700779	4025406	0,0001
Hora	-0,4977462	0,11741109	-4239346	0,0001
Temperatura	-0,0586542	0,02191877	-2675978	0,0091
Zona	-0,1093524	0,10240467	-1067846	0,2889

1.4 Discusión

Se ha reportado que la curuba requiere una temperatura entre 12 y 16°C para su óptimo crecimiento, desarrollo y producción (Fischer *et al.* 2009; Bernal y Díaz, 2005). Temperaturas superiores a 20°C provocan esterilidad del polen, deshidratan el líquido estigmático e imposibilitan la fecundación de las flores; mientras que temperaturas inferiores a 8°C reducen la actividad de los insectos polinizadores; (Bernal y Díaz, 2005; Campos y Quintero, 2012). La humedad relativa entre 70 y 80% favorece la polinización y posterior fecundación porque los estigmas se encuentran viscosos y facilitan la adherencia del polen (Fischer *et al.,* 2009; Campos y Quintero, 2012). Con base en la información anterior se puede inferir que la zona de mayor altitud presenta temperaturas más óptimas (12-16°C) para el crecimiento y desarrollo de las plantas de curuba, siendo menos óptimas las temperaturas superiores a 20°C (zona baja entre las 10:00 y 17:00 h) ya que aumentan

el DPV induciendo así al cierre estomático que limita el intercambio gaseoso en la hoja; sin embargo, la humedad relativa en la zona de mayor altitud se encuentra en niveles muy altos, siendo este parámetro más favorable en la zona baja (Fig. 1-1 A y B). La PAR es similar en las dos zonas de cultivo; Menzel y Simpsom (1994) indican que es importante considerar el crecimiento de pasifloras en ambientes húmedos tropicales con amplia cobertura de nubes, debido a que la floración puede ser inhibida en condiciones de alta temperatura y baja radiación, similares a las de la zona baja; por otra parte, en las zonas de estudio las horas de radiación solar inician a las 6:00 h y terminan a las 18:00 h (Fig. 1-1 C), para un brillo solar de 12 horas que sería una condición favorable de acuerdo con Rodríguez-Amaya (2003), quien indica que las especies pasifloráceas requieren más de 10 - 12 horas de luz diarias para inducir la floración. El menor DPV registrado en la zona alta sugiere una mejor condición para mantener un óptimo estado hídrico del cultivo (Fig. 1-1 D), adicionalmente es menor al DPV presentado en zonas de óptimo crecimiento y desarrollo de gulupa (*Passiflora edulis* Sims) en Cundinamarca (0,6-0,9 kPa) (Pérez-Martínez y Melgarejo, 2015) y cercano al presentado en zonas de crecimiento de granadilla (*Passiflora ligularis* Juss.) (0,23 - 0,40 kPa) (Rodríguez-Castillo y Melgarejo, 2015).

La $A_{Nmáx}$ y PSL presentados en plantas de curuba en etapa reproductiva son menores a los reportados por Fernández *et al*. (2014) para granadilla y mayores a los reportados por Pérez-Martínez y Melgarejo (2015) para gulupa, mientras que la R_D y PCL para plantas de curuba son menores a los presentados por estas dos pasifloras de interés frutícola, infiriendo que la curuba es más eficiente en el uso del carbono ya que presenta menores pérdidas de CO_2 mediante bajas tasas de respiración; sin embargo, la φ es similar para las tres especies (Tabla 1-2), estas diferencias entre las especies pueden ser debidas a factores genéticos y a los diferentes sistemas de tutorado empleados que causarían un uso diferencial del recurso lumínico. Los parámetros derivados de la curva A_N/PPFD en plantas de curuba en estado vegetativo crecidas en la zona baja, son similares a los reportados para las especies ornamentales *P.* Priscilla crecida en condiciones de PAR entre 400 y 750 µmol fotones m^{-2} s^{-1} (Abreu *et al*., 2014) y *P. morifolia* crecida en condiciones de 600-900 µmol fotones m^{-2} s^{-1} (Pires *et al*., 2011); mientras que para plantas de curuba en estado vegetativo crecidas en la zona alta estos parámetros son similares a los reportados para *P. palmeri* var. *sublanceolata* crecida a 600-900 µmol fotones m^{-2} s^{-1} (Pires *et al*., 2011).

Mayor $A_{Nmáx}$ y φ presentadas en las plantas de la zona baja (Tabla 1-2), podrían deberse a la mayor temperatura o a la menor PAR características de la zona, sugiriendo que estas condiciones podrían estimular la fotosíntesis y la eficiencia con la cual las plantas utilizan la energía lumínica recibida para producir fotosintatos; al respecto Greer y Weedon (2012a) también encontraron en uva, otra especie frutal de hábito trepador, que la $A_{Nmáx}$ fue mayor en plantas crecidas en condiciones de alta temperatura (35°C) que en plantas crecidas a menor temperatura (22°C). Turnbull *et al*. (2002) indican que altas $A_{Nmáx}$ y φ están asociadas a altas temperaturas nocturnas (15-17°C para la zona baja), que aumentan la R_D y con esto disminuyen la concentración de carbohidratos en las hojas, aumentando de esta manera la fuerza de los vertederos. Por otra parte, una mayor eficiencia en la toma y uso de la luz refleja una estrategia de supervivencia de plantas adaptadas a ambientes con baja PAR (Zhang *et al*., 2003), tal como se observa en plantas de la zona baja; la curuba es clasificada como una planta de sol con base en sus PCL (Tabla 1-2) según Azcón-Bieto *et al*. (2004) quienes indican que las plantas de sol presentan un PCL de 20-40 µmol de fotones m^{-2} s^{-1}, explicando así su alto uso eficiente de la luz cuando el recurso es limitado. Greer y Weedon (2012b) también reportaron una mayor eficiencia fotosintética en hojas de uva crecidas en un ambiente con baja PAR.

Mayores valores de $A_{Nmáx}$ y PSL en plantas en estado vegetativo en comparación con el estado reproductivo es un resultado similar al encontrado por Bertamini y Nedunchezhian (2002) en uva, quienes reportan que hojas jóvenes de esta especie presentan mayores tasas de fotosíntesis que hojas maduras, debido a que tienen mayor contenido de clorofila; las hojas maduras por su parte tuvieron una marcada reducción en la actividad de la Rubisco debida a degradación de proteínas. Los mismos autores en 2003 encontraron que hojas jóvenes de uva presentaron mayor aclimatación a altos niveles de luz que hojas maduras, debido a mayores contenidos de carotenoides y pigmentos; un comportamiento similar fue encontrado en este estudio para plantas crecidas en la zona alta al ser expuestas a un nivel de PPFD superior a 348 µmol fotones m^{-2} s^{-1}.

Adicionalmente, plantas de curuba en estado reproductivo presentan menor R_D y PCL y mayor φ que plantas en estado vegetativo (Tabla 1-2), posiblemente como un mecanismo de adaptación en el cual las plantas minimizan las pérdidas de carbono a través de menores tasas de respiración y disminuyen el nivel de luz necesario para dar inicio al proceso de fotosíntesis (bajo PCL), debido a que las plantas requieren ser muy eficientes en el uso del carbono para satisfacer la alta demanda de flores y frutos, que son los

vertederos más importantes en esta fase del desarrollo. Abreu *et al*. (2014) indican que bajos valores de PCL permiten un balance positivo de carbono, lo cual está asociado con bajos niveles de R_D, siendo ambos parámetros indicadores de una aclimatación exitosa lo cual se evidencia en alta eficiencia de las hojas para capturar la luz disponible y convertirla en energía química (φ). Azcón-Bieto *et al*. (2004) señalan que la respiración foliar varía según la especie, edad de la hoja y condiciones ambientales, presentando las hojas de plantas de sol altas tasas de respiración durante las fases iniciales de su desarrollo, tal como se observó en las plantas de curuba en estado vegetativo en las dos condiciones evaluadas.

Las tasas de A_N presentadas por plantas de curuba en estado vegetativo, en las dos zonas, se encuentran en rangos reportados para otras pasifloras de interés frutícola como granadilla y gulupa (Rodríguez-Castillo y Melgarejo, 2015; Pérez-Martínez y Melgarejo, 2015) e incluso para pasifloras ornamentales como *P. suberosa litoralis* y el híbrido *P.* Aninha (Pires *et al*., 2011; Abreu *et al*., 2014).

Los análisis de las curvas de respuesta fotosintética a la luz (A_N /PPFD) indican que las plantas de la zona baja presentan mayor A_N y A_{Nmax} que las plantas de la zona alta, mientras que los análisis de esta variable por etapas fenológicas y durante el transcurso del día indican lo contrario, que es en la zona alta donde se presenta mayor A_N. Esta diferencia en los resultados puede deberse a que en el primer caso, en la curva A_N/PPFD se evalúa únicamente la respuesta de la A_N a la PAR, mientras que el segundo análisis permite evaluar la respuesta de la variable en función de la interacción de todos los factores ambientales en su conjunto; por otra parte, en la zona baja el recurso lumínico es más limitado, por tanto las plantas hacen un uso más eficiente de este cuando se presentan aumentos graduales en la PAR, a diferencia de las plantas de la zona alta. Adicionalmente, las mediciones de la curva A_N/PPFD se realizaron entre las 8:00 y 13:00 h y las mayores diferencias en la A_N entre las dos zonas se observan después de las 12:00 h, cuando la A_N en la zona alta es considerablemente mayor, mientras que en horas de la mañana las diferencias en las dos zonas son menores, siendo mayor la A_N en la zona baja entre las 8:00 y 10:00 h en la etapa vegetativa y entre las 8:00 y 12:00 h en la etapa reproductiva (Fig. 1-4 y Fig. 1-5).

La tendencia a disminuir la A_N a medida que avanza el desarrollo fenológico (Fig. 1-3 A), ha sido reportada en otras especies frutales de hábito trepador como la uva, y puede ser

debida a la mayor edad de las hojas, que está asociada a procesos de degradación de proteínas, principalmente la Rubisco (Lebon *et al*., 2008; Salazar-Parra *et al*., 2012; Bertamini y Nedunchezhian, 2002). El leve aumento en la A_N observado en la zona baja en la etapa de fruto I y en la zona alta en la etapa de fruto II (Fig. 1-3 A), coincide con las altas tasas de asimilación reportadas para plantas de uva en la etapa de cuajado de fruto (Lebon *et al*., 2005) y posterior al cuajado del fruto (Hunter y Visser, 1988), ya que la planta requiere optimizar su tasa fotosintética para satisfacer la alta demanda de fotoasimilados por parte de los vertederos, sugiriendo que la disminución de la fotosíntesis debida a la edad de la hoja, es interrumpida por la presencia del fruto (Poni *et al*., 1994).

Las tasas de *E* registradas en el presente estudio en los diferentes estados fenológicos de las plantas, son similares a las reportadas para granadilla, gulupa y el híbrido ornamental *P.* Aninha (Rodríguez-Castillo y Melgarejo, 2015; Fernández *et al*., 2014; Pérez-Martínez y Melgarejo, 2015; Abreu *et al*., 2014). El aumento gradual de la *E* de las plantas de curuba durante la fase reproductiva, con un aumento acentuado en la etapa inicial del desarrollo del fruto en la zona baja (Fig. 1-3 B), es un comportamiento similar a lo reportado por Romero *et al*. (2013) para plantas de maracuyá, a partir de simulaciones realizadas con base en observaciones de campo.

La g_s de plantas de curuba crecidas en las dos zonas, es superior a la presentada por plantas de granadilla y gulupa (Rodríguez-Castillo y Melgarejo, 2015; Pérez-Martínez y Melgarejo, 2015), sin embargo, en la zona baja se mantiene en rangos similares a los de *P.* Priscilla (Abreu *et al*., 2014). Altos valores de g_s en plantas de la zona alta son similares a los reportados para algunos cultivares de uva como ‘Bidane Sefid’ y ‘Koshnave’ (Tomás *et al*., 2014). La acentuada disminución de la g_s en la zona alta para la etapa de fruto II (Fig. 1-3 C), ocurre también en plantas de uva cv. Tempranillo durante la madurez del fruto, tratándose al parecer de una estrategia para disminuir la pérdida de vapor de agua en esta etapa del desarrollo (Leibar *et al*., 2015).

En general, menor g_s en plantas de la zona baja puede deberse a cierres estomáticos como mecanismo de adaptación para reducir la pérdida de agua ocasionada por los altos niveles de *E* inducidos por el alto DPV que allí se presenta (Cuevas *et al*., 2006), en contraste, en la zona alta el DPV es bajo a medio, lo que permitiría a las plantas mantener los estomas abiertos por tiempos más prolongados, sin grandes pérdidas de agua a través de la *E*. Greer y Weedon (2012a) indican que en plantas de uva crecidas en condiciones de campo,

la g_s disminuye con altas temperaturas, similar a lo ocurrido con plantas de curuba de la zona baja.

Las relaciones C_i/C_a registradas para las plantas de curuba se encuentran en un rango cercano al reportado para gulupa y para *P.* Priscilla (Pérez-Martínez y Melgarejo, 2015; Abreu *et al*., 2014); sin embargo, son superiores a las reportadas para plantas de granadilla (Fig. 1-3 D) (Rodríguez-Castillo y Melgarejo, 2015; Fernández *et al*., 2014), indicando una entrada de CO_2 más eficiente en curuba que en granadilla, ya que esta variable está inversamente relacionada con limitaciones de tipo estomático.

El WUE_e y el WUE_i no siempre presentan el mismo comportamiento (Schultz y Stoll, 2010), tal como se observa en el presente estudio (Fig. 1-3 E y F), ya que el WUE_i frecuentemente incrementa en condiciones de estrés hídrico o alto DPV, mientras que el WUE_e puede no incrementar bajo esta condición (Medrano *et al*., 2012). El WUE_e de las plantas de curuba en estado vegetativo es similar al de plantas de granadilla en el mismo estado fenológico y al de la *Passiflora* 'Aninha' (Rodríguez-Castillo y Melgarejo, 2015; Abreu *et al*., 2014), mientras que en la fase reproductiva, solamente el WUE_e de plantas de la zona alta es similar al de granadilla, pues en la zona baja esta variable es muy baja, debido a las altas tasas de *E*.

Tomás *et al*. (2014) indican que los principales factores ambientales que afectan el WUE son el déficit de agua en el suelo y el DPV; tal como se encontró en el presente estudio, en el cual el alto WUE_e de plantas de la zona alta coincide con menores niveles de ψ_{suelo} en comparación con la zona baja, a pesar de la textura areno-franca del suelo de esta zona que tendría menor capacidad de retención de humedad en comparación con el suelo de textura arcillosa de la zona baja, permitiendo inferir que el alto potencial hídrico de la zona alta puede deberse principalmente a su condición de bajo DPV.

El WUE_i registrado en plantas crecidas en las dos zonas, es inferior al reportado para otras pasifloras de interés frutícola y ornamental como granadilla, maracuyá, *P.* Priscilla y *P.* Aninha (Rodríguez-Castillo y Melgarejo, 2015; Gama *et al*., 2013; Abreu *et al*., 2014), debido a los altos niveles de g_s que presenta la curuba. El alto WUE_i que presentan las plantas crecidas en la zona baja, durante la mayor parte de su ciclo de vida (Fig. 1-3 E), es característico de algunos genotipos que a través de un moderado control estomático pueden mejorar el WUE_i, sin afectar la asimilación de CO_2 (Bota *et al*. 2016), ya que a

través de una disminución moderada en la g_s limitan de la salida de moléculas de H_2O de las hojas permitiendo la entrada parcial de CO_2, incluso cuando el ambiente tiene un alto DPV (Abreu *et al*. 2014).

sin embargo, otros factores como la radiación también pueden tener en menor medida un efecto sobre esta variable.

El comportamiento del intercambio gaseoso observado durante la floración de plantas de curuba en las dos zonas, caracterizado por ser la etapa fenológica que presenta los menores niveles de *E* y WUE_i, y los mayores niveles de g_s, C_i/C_a y WUE_e (Fig. 1-3), puede ser debido a la alta demanda hídrica y de carbono que presentan estos vertederos para asegurar su óptimo desarrollo, ya que de este depende en gran medida el éxito reproductivo de la especie; adicionalmente, la continua disminución de la A_N para esta etapa junto con la alta C_i/C_a estarían indicando que este comportamiento está relacionado con limitaciones no estomáticas, posiblemente cambios bioquímicos (Moutinho-Pereira *et al*., 2007), como la disminución en la expresión de genes que codifican para la pequeña unidad de la Rubisco (Sawicki *et al*., 2015) o la degradación de la enzima. En especies leñosas, la etapa de desarrollo de flores tiene una alta demanda energética porque se consume más carbono del asimilado, siendo este órgano uno de los vertederos más fuerte durante la fase reproductiva (Lebon *et al*., 2005; Sawicki *et al*., 2015). Por otra parte, en el cultivo de maracuyá la demanda hídrica también es alta en floración; sin embargo, es aún mayor durante la formación y llenado del fruto (Romero *et al*., 2013).

Un comportamiento particular observado en la etapa de fruto II en plantas de la zona alta, que consiste en un aumento de la A_N, WUEi, F_v/F_m y disminución de la g_s y C_i/C_a, indicaría que a pesar de no presentar un alto intercambio gaseoso, posiblemente para minimizar las pérdidas de agua, hay una alta eficiencia en la carboxilación de la RuBP, favorecida por una alta F_v/F_m.

Fernández *et al*. (2014), al comparar el comportamiento fisiológico de plantas de granadilla en estado reproductivo, crecidas en dos zonas, reportaron que los parámetros de intercambio gaseoso *E*, g_s y WUE_e, presentaron diferencias significativas entre las dos zonas, a diferencia de la A_N y la relación C_i/C_a, resultados similares a los encontrados en el presente estudio (Tabla 1-3), lo cual sugiere que los cambios en la C_i/C_a durante el ciclo

de cultivo, podría estar más influenciada por características propias de la especie de pasiflora que por cambios físicos en el ambiente.

Las variaciones diurnas en la fotosíntesis generalmente reflejan la capacidad que tienen las plantas de mantener el funcionamiento del aparato fotosintético respondiendo a las variaciones de las condiciones ambientales (Ding *et al*., 2006). En este estudio la mayor A_N presentada en las plantas entre las 8:00 y 10:00 h en la zona baja y entre las 10:00 y 14:00 h en la zona alta (Fig. 1-4 A), parece ser una respuesta a los altos niveles de PAR que se registra en esos horarios para cada zona (Fig. 1-1 C), ya que la apertura estomática es una respuesta al incremento de la PAR (Zhang *et al*., 2003). Medrano *et al*. (2003) indican que en condiciones naturales la fotosíntesis es mayor durante las primeras horas del día; sin embargo, este comportamiento sólo fue observado en las plantas crecidas en la zona baja, posiblemente porque la disminución de la A_N a lo largo del día, coincide con el incremento en la temperatura y en el DPV (Cuevas *et al*., 2006), y en la zona alta este DPV no presenta mayores variaciones durante el día. Schultz (2003) indica que la fotosíntesis fluctúa dependiendo de las condiciones ambientales, principalmente de la temperatura que influye sobre la apertura estomática; sin embargo, la tendencia a disminuir la A_N durante el día en la zona baja, también puede ser debida a la mayor afinidad de la actividad oxigenasa de la Rubisco, sobre la actividad carboxilasa, cuando hay alta temperatura, explicando así las diferencias en el comportamiento diario entre la A_N y la g_s (Cuevas *et al*., 2006). Una leve inflexión de la A_N al mediodía en plantas en estado vegetativo de la zona baja, podría deberse a los efectos de la alta temperatura o a una inhibición de la A_N por acumulación de azúcares (Yu *et al*., 2009).

El comportamiento diario de la *E* al parecer tiene una relación directa con el DPV, ya que en la zona alta el mayor DPV se presenta a las 12:00 h, y en la zona baja, a pesar que en las horas de máxima *E* no se registra el mayor DPV, sí se observa un aumento considerable de esta variable ambiental, respecto a las horas anteriores (Fig. 1-1 D). En la zona alta, la baja *E* en las primeras horas del día indica que los estomas están iniciando su apertura y finalizando la tarde indica que los estomas se están cerrando; mientras que al mediodía la apertura estomática sería la máxima, al igual que la *E*, en contraste, es el momento en el que la planta presenta bajos niveles de potencial hídrico dada la alta pérdida de agua.

Variaciones en la *E* generalmente son causadas por cambios en la temperatura y en el ψ_{foliar} (Farquhar y Sharkey 1982; Zhang *et al*., 2013); sin embargo, varios autores indican que hay una alta dependencia de la *E* por el DPV, la repuesta inicial se caracteriza por un incremento de la *E* a medida que incrementa el DPV, luego si la condición de alto DPV persiste, la alta pérdida de agua lleva a un cierre estomático moderado y luego a un cierre estomático estricto (Monteith, 1995; Abreu *et al*., 2014), como sucede con las plantas de la zona baja en estado vegetativo entre las 12:00 y 14:00 h, en las cuales una inflexión de la *E* sin disminución de la g_s indicaría que el cierre estomático es moderado y podría estar acompañado de una menor conductividad hidráulica de la planta (Macfarlane *et al*., 2004), como resultado de la cavitación del xilema debida a la alta demanda evaporativa cuando el DPV es alto (Duursma *et al*., 2014).

Similar al comportamiento diario del intercambio gaseoso en plantas de curuba del presente estudio, se ha reportado para plantas de uva de dos años de edad, que la A_N, g_s y *E* son altas en horas de la mañana y disminuyen después de mediodía, debido principalmente al incremento del DPV (Yu *et al*. (2009) y esta variación se mantiene aun cuando las plantas son irrigadas en la tarde (Cuevas *et al*., 2006).

En la zona baja, tanto en la etapa vegetativa como reproductiva, los mayores valores de A_N, g_s y WUE_e entre las 8:00 y 10:00 h, indicarían una alta apertura estomática en esta franja del día, que permite alta entrada de CO_2 para realizar el proceso de fotosíntesis sin mayores pérdidas de H_2O mediante la *E*, por eso el alto WUE_e, luego entre las 10:00 y 12:00 h la apertura estomática facilitaría altas tasas de *E* influenciadas por el aumento en el DPV. Por otra parte, en la zona alta en la etapa reproductiva, la alta *E* entre las 12:00 y 14:00 h estaría limitando la g_s y por consiguiente disminuyen el WUE_e y la C_i/C_a; cambios en g_s están relacionados con el control de la pérdida de agua y con la asimilación de CO_2 para mantener la tasa fotosintética (Zhang *et al*. 2013), por tanto, la reducción de g_s puede restringir la tasa de fijación de CO_2, con lo cual disminuye su concentración en la cavidad subestomática y en los espacios intercelulares (Pires *et al*., 2011); en la etapa vegetativa, una alta apertura estomática se presentaría a mediodía, reflejada en altos valores de A_N y *E*, acompañados de un alto WUE_i. Al finalizar el día, entre las 16:00 y 18:00 h en las dos zonas, los bajos valores de A_N, *E*, y g_s reflejan el cierre estomático que se da con la disminución de la PAR.

Los niveles de ϕ_{PSII} registrados en curuba (Fig. 1-6 A), coinciden con los reportados para granadilla y *P.* ´Aninha´ (Rodríguez-Castillo y Melgarejo, 2015; Abreu *et al*., 2014) y son valores que indican buen funcionamiento de los fotosistemas, lo cual influye directamente en las tasas fotosintéticas de la planta, ya que la energía capturada y transportada en la ruta fotoquímica favorece la capacidad de fijación de CO_2 (Gama *et al*., 2013). Sin embargo, al igual que en el presente estudio, Fernández *et al*. (2011) y Abreu *et al*. (2014) también encontraron que plantas de granadilla y pasifloras ornamentales, respectivamente, presentaron más baja Φ_{PSII} en ambientes con más alta intensidad lumínica (zona alta), estos autores indican que dicho resultado sugiere una reducción en la eficiencia de captura de energía de excitación por el centro de reacción del PSII, que puede haber una fotoinactivación del PSII, una disminución en el contenido de pigmentos fotosintéticos, reducción de la relación PSII/PSI o degradación de componentes proteicos de los fotosistemas (Maxwell y Johnson, 2000).

Los valores de F_v/F_m registrados para plantas de curuba (Fig. 1-5 B), se encuentran en el rango encontrado para gulupa, *P*. Aninha y *P*. Priscilla (0,8 – 0,84), indicando una conversión eficiente de la energía lumínica del PSII para la producción de ATP y NADPH (Abreu *et al*., 2014); sin embargo, los valores en curuba son superiores a los reportados por Gomes *et al*. (2012) para los cultivares ‘Yellow Master’ y ‘Maguary’ de maracuyá, y por Pires *et al*. (2011) para pasifloras ornamentales crecidas en condiciones de luz de 200–400 µmol fotones m^{-2} s^{-1}, a la vez son inferiores a los registrados para plantas de granadilla (Fernández *et al*., 2014; Rodríguez-Castillo y Melgarejo, 2015). Estas diferencias en el F_v/F_m podrían deberse a las condiciones de crecimiento de las plantas o a características propias de cada especie.

La menor F_v/F_m presentada por las plantas de la zona alta durante la fase vegetativa (Fig. 1-6 B) posiblemente indica una susceptibilidad a la fotoinhibición de hojas jóvenes en condiciones de alta PAR, debido a que a diferencia de hojas maduras, estas presentan mayor excitación de la clorofila dado su más bajo contenido de clorofilas por unidad de área foliar (Bertamini y Nedunchezhian, 2003). Mientras que el leve aumento de la F_v/F_m en la etapa de fruto II para esta zona puede estar relacionado con la necesidad de la planta de optimizar el proceso fotosintético para satisfacer las altas demandas de carbono de esta etapa fenológica.

En general, al comparar las dos zonas, se observa que mayores niveles de F_v/F_m se presentan en la zona baja que es la zona de menor PAR, al respecto, Abreu *et al*. (2014) señalan que el incremento de la F_v/F_m es un indicador relacionado con la adaptación de las plantas a condiciones de baja luminosidad y Pires *et al*. (2011) reportaron que pasifloras ornamentales disminuyen la F_v/F_m cuando aumenta la PAR, posiblemente a causa de procesos de fotoinhibición.

Los valores de ψ_{foliar} encontrados en el presente estudio para plantas de curuba, son muy inferiores a los reportados para granadilla (Fernández *et al*., 2014; Rodríguez-Castillo y Melgarejo, 2015), posiblemente debido a que el sistema de tutorado en emparrado que tiene el cultivo de granadilla contribuye a minimizar las tasas de evaporación de agua en el suelo, manteniendo así altos niveles de ψ_{foliar}. Sin embargo, respecto a la gulupa también se presentan menores valores de ψ_{foliar} (Pérez- Martínez y Melgarejo, 2015), indicando que este bajo ψ_{foliar} de la curuba es característico de la especie; valores de ψ_{foliar} similares a los del presente estudio, hasta -1,5 MPa a mediodía y -0,7 MPa en prealba, son presentados por algunos cultivares de uva como ‘Callet’, ‘Callet Blanc’ (Bota *et al*. 2016), ‘Tempranillo’ y ‘Tinto Cão’ (Medrano *et al*., 2012; Moutinho-Pereira *et al*., 2007). Turner *et al*. (1996) indican que valores de ψ_{foliar} en el rango de -3,1 a -3,7 MPa indican estrés por déficit hídrico, es decir, que las plantas de curuba durante los momentos de evaluación no presentaron este tipo de estrés.

Altos potenciales hídricos en prealba y bajos potenciales hídricos a mediodía (Fig. 1-9), son una respuesta directa al DPV y temperatura que se presentan en esos dos momentos del día (Fig. 1-1 D), igualmente, altos potenciales hídricos en las plantas crecidas en la zona alta son una respuesta de las condiciones de alta humedad relativa, bajo DPV y baja temperatura presentadas en esta zona (Fig. 1-1).

Altos potenciales hídricos durante la floración en la zona baja y el desarrollo del fruto en la zona alta, pueden indicar la necesidad de las plantas de mantener un óptimo estado hídrico en estas etapas de alta movilización de fotoasimilados hacia estos órganos vertedero, sin embargo, difieren los mecanismos de las plantas en cada zona, ya que en la zona alta, al parecer se minimizan las pérdidas de agua mediante la disminución de las tasas de *E* y la g_s, manteniendo así altos niveles WUE_e y WUE_i; mientras que en la zona baja solamente se disminuyen las tasas de *E*, mejorando así el WUE_e.

Al igual que lo observado en el presente estudio para plantas de la zona baja, Medrano *et al*. (2012) encontraron en plantas de uva cv. Tempranillo que el ψ_{foliar} en prealba disminuye desde que el fruto se encuentra recién cuajado (fruto I) hasta la maduración temprana (fruto III) y a mediodía el ψ_{foliar} aumenta desde que el fruto está recién cuajado hasta el envero y luego se mantiene hasta la maduración temprana.

La disminución en el ψ_{foliar} durante la etapa de maduración del fruto (fruto III), principalmente en el prealba, es un comportamiento también observado por Leibar *et al*. (2015) en plantas de uva cv. Tempranillo, que junto con el aumento en la *E* y la disminución en la g_s, A_N y el WUE_e, indicarían un bajo control estomático en esta etapa fenológica. Martorell *et al*. (2015) reportan una reducción de la conductividad hidráulica a medida que avanza el desarrollo en plantas de uva, posiblemente debido a la formación de tílides o al decaimiento del sistema hidráulico durante procesos de senescencia que llevan a una disminución del agua disponible para las hojas.

1.5 Conclusiones

Las plantas de curuba mostraron estar adaptadas fisiológicamente a las condiciones agroecológicas diferenciales de las dos zonas donde se encontraban establecidas; lo cual se refleja en la $A_{Nmáx}$, PCL, R_D, PSL y φ, en niveles adecuados para pasifloras de interés frutícola y consistentes con la fenología de las plantas; en el buen funcionamiento de la ruta fotoquímica reflejado por valores óptimos de ϕ_{PSII} y F_v/F_m, en apropiados potenciales hídricos y en el comportamiento diario de parámetros de intercambio gaseoso en función de las condiciones climáticas de cada zona. Sin embargo, las condiciones de baja temperatura, alta humedad relativa y bajo déficit de presión de vapor que presenta la zona de mayor altitud, contribuyen a que las plantas allí mantengan un mejor estado hídrico y buen aprovechamiento de la apertura estomática dadas las menores tasas de *E*, mayores niveles de A_N, g_s, Ψ_{foliar} y mejor WUE_e. A medida que avanza el desarrollo fenológico de las plantas hay una disminución de la A_N debida al aumento en la edad de las hojas, a pesar de esto, en etapas iniciales de la fase reproductiva se presenta una optimización en la toma y asimilación del CO_2 y en el uso eficiente del agua, como respuesta a la alta demanda de fotoasimilados que presentan las flores y frutos. El comportamiento fisiológico de las plantas de curuba mostró ser una respuesta integrada de la interacción entre las condiciones climáticas de la zona de cultivo y la fenología de la planta.

2. Capítulo II: Desarrollo fenológico de plantas de curuba crecidas en dos condiciones ambientales

2.1 Introducción

La curuba (*Passiflora tripartita* var. *mollissima*) es un frutal semiperenne de habito trepador, pertenece a la familia Passifloraceae*,* al género *Passiflora* y subgénero *Tacsonia*, el cual cuenta con 21 especies en Colombia (Primot *et al*., 2005) y se caracteriza por tener flores con el hipantio largo y el perianto reducido (Esquerre-Ibañez, 2015; Yockteng *et al*. 2011; Campos y Quintero, 2012). La especie *Passiflora tripartita* var. *mollissima* es el taxón frutal más conocido de este subgénero y es cultivado comercialmente en Colombia desde la década de los 50, a lo largo de la cordillera de los Andes (Segura *et al*., 2005) entre los 2.000 y 3.200 msnm, es apetecido por sus propiedades organolépticas y se consume principalmente en jugos, sorbetes y postres (Yockteng *et al*. 2011).

La especie se caracteriza por tener raíz ramificada, tallo semileñoso y cilíndrico, ramas cilíndricas y pubescentes, fitómeros compuestos por un brote vegetativo, un brote reproductivo, una hoja y un zarcillo, las hojas son trilobuladas, aserradas y pubescentes, flores péndulas con cinco sépalos y cinco pétalos de color rosado, cinco estambres y tres estigmas, pecíolo e hipantio largos, brácteas unidas a la base del hipantio, los frutos son bayas oblongas con extremidades redondas y de color verde homogéneo antes de la madurez (Campos y Quintero, 2012; Coppens *et al*., 2001).

La fenología se describe como “el arte de observar las fases del ciclo de vida o actividades de plantas y animales en su ocurrencia temporal a través del año” (Lieth, 1974) y es una de las formas más sencillas para evaluar los cambios en el comportamiento de las especies (Menzel, 2002). Las observaciones fenológicas son importantes en la agricultura dada su utilidad en la toma de decisiones de manejo agronómico de los cultivos, principalmente relacionadas con la fecha de realización de labores de campo, también son usadas en

estudios agrometeorológicos para analizar las relaciones entre el desarrollo de los cultivos y el clima (Chmielewski, 2013).

El desarrollo fenológico de las plantas se puede describir a partir de modelos matemáticos que permiten predecir la ocurrencia de un evento determinado durante el ciclo de vida de la planta y facilitan la aproximación cuando hay anomalías en el registro de los datos (Pödör *et al*., 2014). Los análisis tradicionales del crecimiento vegetal se han realizado mediante regresiones lineales y exponenciales que limitan el rango de modelos que pueden ser ajustados (Paine *et al*., 2012), los modelos no lineales son apropiados para modelar el crecimiento vegetal y cada vez se usan con mayor frecuencia en estudios fenológicos. Entre los modelos no lineales más empleados en ciencias biológicas para describir el desarrollo en función del tiempo se encuentran el logístico, el monomolecular, el exponencial y el Gompertz (Rojas-Lara *et al*., 2008; Paine *et al*., 2012).

El modelo logístico se caracteriza porque tiene una forma sigmoidal y resulta de la combinación de los modelos exponencial y monomolecular, separados por un punto de inflexión (Franco *et al*., 2014). El modelo exponencial es útil para describir crecimientos o decrecimientos continuos cuando las condiciones de crecimiento se mantienen favorables (Rojas-Lara *et al*. 2008). El modelo monomolecular no tiene punto de inflexión y su forma es cóncava hacia abajo, el crecimiento con este modelo se caracteriza por ser rápido al inicio y lento posteriormente (Paine *et al*., 2012). En el modelo Gompertz el crecimiento declina exponencialmente con el transcurso del tiempo (Heinen, 1999) y difiere del modelo logístico en que el punto de inflexión se presenta primero (Paine *et al*., 2012).

La fenología de la curuba no está descrita a detalle, las mayores aproximaciones han sido realizadas por Campos (2001) quien describió 10 estados fenológicos de la fase reproductiva, que van desde la formación de la yema hasta la fructificación, y por Bernal y Díaz (2005) quienes reportan que en la fase vegetativa se pueden identificar cinco etapas principales, desde la germinación hasta la formación de ramificaciones (primarias y secundarias), y en la fase reproductiva tres etapas principales desde la formación de botones florales hasta la madurez fisiológica del fruto.

Los factores físicos (luz, fotoperiodo, temperatura, precipitación, humedad, viento), edáficos y bióticos, afectan continuamente la fisiología de la planta y por tanto son

esenciales en el crecimiento vegetal (Menzel, 2002; Gallé *et al*., 2015). Entender cómo la fenología de la planta responde a variaciones climáticas es importante para predecir los cambios adaptativos en respuesta al cambio climático (Miller-Rushing *et al*., 2007); sin embargo, las respuestas en la fenología frente a unas condiciones climáticas determinadas, difieren entre individuos y entre regiones (Doi *et al*., 2010), por tanto, es importante la realización de estudios comparativos entre zonas para una misma especie.

Entre los factores que hacen parte del ambiente físico en el que crecen las plantas, la temperatura tiene una influencia moderada sobre la fotosíntesis y otros procesos fisiológicos, pero un efecto principal sobre el crecimiento y el desarrollo fenológico (Greer y Weedon, 2012), a través de la acumulación de unidades de calor o grados día de desarrollo y también como un agente de estrés abiótico que limita los procesos fisiológicos cuando supera los umbrales óptimos para una determinada especie (Zaka *et al*., 2017). Estudiar el nivel de cambio en la fenología de una especie en función de la temperatura es importante para entender su adaptación al clima local y puede ser un indicador de la respuesta de los ecosistemas terrestres al cambio climático (Wang *et al*., 2015).

Los estudios más cercanos a curuba orientados a indagar la interacción entre el desarrollo fenológico y los factores climáticos se han realizado en otras pasifloras de interés frutícola como la granadilla, especie en la cual Rodríguez-León *et al*. (2015) describieron a detalle el desarrollo fenológico de las plantas en diferentes condiciones ambientales; especies de maracuyá, sobre las cuales Freitas *et al*. (2015) estudiaron el crecimiento vegetativo bajo diferentes niveles de incidencia lumínica, Santos *et al*. (2016) describieron el crecimiento vegetativo, Menzel *et al*. (1987) investigaron el efecto de diferentes temperaturas sobre el crecimiento vegetativo de la planta y Gómez *et al*. (1999) describieron el crecimiento del fruto; y la gulupa, sobre la cual se han realizado varios estudios acerca del crecimiento del fruto (Carvajal *et al*., 2012; Franco *et al*., 2014; Flórez *et al*., 2012; Lederman y Gazit, 1993).

Teniendo como base la importancia que tienen los estudios fenológicos en el entendimiento de la adaptación de las plantas a una ambiente determinado y en el desarrollo de la producción de cultivos sumado al hecho que existe poca información acerca de la descripción del desarrollo fenológico de plantas de curuba y aún más acerca de la interacción entre este y el ambiente físico en el cual que crecen y se desarrollan, se planteó esta fase de la investigación con el objetivo de evaluar el desarrollo fenológico de

plantas de curuba crecidas en dos condiciones ambientales y su relación con factores climáticos.

2.2 Materiales y métodos

2.2.1 Material vegetal y condiciones de crecimiento

En dos zonas del municipio de Pasca (Cundinamarca), una zona alta y una zona baja, se sembraron plántulas de curuba de castilla (*Passiflora tripartita* var. *mollissima*) de aproximadamente 20 cm de altura, obtenidas en un vivero comercial de la región. En la zona alta, el cultivo se estableció en la vereda Santa Teresita en la finca El Refugio, ubicada a 4°16'20.9'' N - 74°19'21.7'' W a una altitud de 2.498 msnm, con temperatura media de 14,9/12,9°C (día/noche), humedad relativa de 90% y radiación fotosintéticamente activa de 405,8 µmol de fotones m^{-2} s^{-1}. En la zona baja, el cultivo se estableció en la vereda San Pablo en la finca Bellavista, ubicada a 4°18'95'' N - 74°20'31.9'' W a una altitud de 2.006 msnm, con temperatura media de 19,4/16,1°C (día/noche), humedad relativa de 80,5/87 % (día/noche) y radiación fotosintéticamente activa de 352,4 µmol de fotones m^{-2} s^{-1}.

Las plantas se sembraron a una distancia de 3 m entre surcos y 4 m entre plantas, en un área de 600 m^2 para un total de 50 plantas con densidad de siembra de 834 plantas/ha. Se empleó un sistema de tutorado de espaldera sencilla, que consistió en la instalación de dos alambres para la conducción de las ramas primarias, uno ubicado a 1,5 m y el otro a 2 m del nivel del suelo. Durante el crecimiento del tallo principal se retiraron los brotes laterales que fueron emergiendo y cuando las plantas alcanzaron el segundo alambre (2 m) se realizó un despunte con el fin de romper la dominancia apical y promover el crecimiento de las ramas laterales primarias, a través de manejo de podas se dejaron en cada planta cuatro de estas ramas, dos a nivel de cada alambre orientadas hacia lados opuestos, el criterio de selección de ramas fue la vigorosidad y estado fitosanitario. Una vez las ramas primarias alcanzaron la longitud de 1,8 m fueron podadas para promover el crecimiento de las ramas secundarias y para evitar cruzamientos entre ramas de plantas continuas; las ramas secundarias fueron podadas cuando alcanzaron una longitud de 0,75 m para evitar el contacto entre las ramas del primer nivel con el suelo y entre las ramas del segundo nivel con las del primer nivel. Las demás prácticas del manejo agronómico de los cultivos

fueron orientadas por ingenieros agrónomos vinculados al macroproyecto en el cual se enmarca este trabajo de investigación, con base en buenas prácticas agrícolas.

En cada una de las dos zonas de estudio se instalaron estaciones climáticas (Coltein Ltda, Bogotá, Colombia) con dataloggers (Coltein Ltda., Bogotá y Hobo U12-006, Onset Computer Corporation, Bourne, Massachusetts, USA) para el registro de temperatura (sensores THR-102, USA), humedad relativa y radiación fotosintéticamente activa (PAR); sensores LI 190 B, LI-COR Inc. Lincoln, Nebraska, USA). Las estaciones se configuraron para el registro de datos cada 15 minutos.

El seguimiento al desarrollo fenológico de las plantas de realizó semanalmente durante todo el primer ciclo productivo.

2.2.2 Desarrollo del tallo principal

Para evaluar el desarrollo de las plantas durante la elongación del tallo principal, correspondiente al estadio de crecimiento 3 de la escala BBCH, en cada zona de cultivo se seleccionaron al azar 30 plantas desde el momento de trasplante, a las cuales se les realizo seguimiento fenológico con una frecuencia semanal, para lo cual se registró la longitud del tallo principal y el número de nudos de este. Dado que no todas las plantas se establecieron exitosamente después del trasplante, luego de las cuatro primeras semanas de muestreo se seleccionaron las 15 plantas más homogéneas para continuar con el seguimiento, el cual se realizó hasta que más de la mitad de las plantas muestreadas alcanzaron la longitud final del tallo (2 m).

2.2.3 Desarrollo de ramas

En la evaluación del desarrollo de ramas, correspondiente al estadio 2 de la escala BBCH, se marcaron 15 ramas primarias de 3 cm de longitud en cada uno de los dos cultivos, se registró con una frecuencia semanal la longitud y el número de nudos de cada rama marcada hasta que alcanzaron la longitud final de 1,8 m. Posteriormente, cuando emergieron las ramas secundarias, se marcaron 15 ramas de 2 cm de longitud y se evaluaron semanalmente las mismas variables que en las ramas primarias hasta que completaron la longitud final de 0,75 m.

2.2.4 Desarrollo del botón floral

Durante el desarrollo del botón floral, correspondiente al estadio 5 de la escala BBCH, se marcaron por planta 10 botones de aproximadamente 1 cm de longitud, en ocho plantas de cada cultivo para un total de 80 botones por zona; en cada botón marcado se registró semanalmente la longitud y el diámetro hasta la apertura de la flor. Los botones se marcaron en ramas secundarias dado que son las ramas productivas, en el tercio apical por ser la zona de la rama en donde se encontraban botones florales con el tamaño requerido para hacer el seguimiento fenológico.

2.2.5 Desarrollo del fruto

Para evaluar el desarrollo de fruto, correspondiente al estadio 7 de la escala BBCH, se marcaron por planta cinco frutos recién cuajados, de aproximadamente 2 cm de longitud, en ocho plantas de cada cultivo para un total de 40 frutos por zona; en cada fruto marcado se registró la longitud y el diámetro con una frecuencia semanal hasta que los frutos llegaron a la madurez de cosecha, caracterizada porque el crecimiento se detiene y por una leve pérdida de la firmeza del fruto. Al igual que los botones florales, los frutos fueron marcados en ramas secundarias.

2.2.6 Análisis estadístico

Para cada estadio fenológico principal evaluado, el crecimiento de la correspondiente estructura vegetal se ajustó a siete diferentes modelos matemáticos (lineal, polinomial de segundo grado, exponencial de dos parámetros, exponencial de tres parámetros, Gompertz, logístico de tres parámetros y monomolecular) (Paine *et al*., 2012), seleccionando en cada caso aquel modelo que presentará el mayor coeficiente de determinación. (R^2), esto empleando el software estadístico statistix 9.0® (Anexos K y L). La parametrización del modelo Gompertz se realizó según lo indicado por Winsor (1932), del modelo polinomial por Rodríguez y Leihner (2006) y del modelo monomolecular por Seber y Wild (1989).Se estimaron los coeficientes de correlación de Spearman entre las tasas de crecimiento diarias de cada una de las estructuras evaluadas y las variables climáticas para cada zona, se empleó este coeficiente ya que los datos no presentaron una distribución normal, este análisis se hizo con el uso del software SAS® versión 9.0 (SAS Institute, 2002).

2.3 Resultados

2.3.1 Condiciones climáticas de las zonas de estudio

La temperatura de la zona alta es más baja y estable que la temperatura de la zona baja durante el transcurso del año, manteniéndose alrededor de 14°C entre septiembre y mayo, en junio se presenta la temperatura más baja (13°C) y luego de este mes asciende gradualmente hasta estabilizarse en septiembre; en la zona baja la temperatura se mantiene alrededor de 19°C entre enero y marzo, luego desciende hasta presentarse la temperatura más baja de 16,4°C en junio, en los meses siguientes la temperatura aumenta paulatinamente hasta alcanzar de nuevo 19°C en el mes de septiembre y luego es variable hasta enero (Fig. 2-1 A).

La humedad relativa es mayor en la zona alta; sin embargo, presenta el mismo comportamiento en las dos zonas, el cual se caracteriza por ascender gradualmente desde diciembre hasta mayo, mes en que se registra la mayor humedad, 96 y 91% para la zona alta y baja respectivamente; en los meses siguientes la humedad disminuye hasta alcanzar el nivel más bajo en septiembre, 83% para la zona alta y 72,5% para la baja, en el mes de noviembre se presenta un segundo pico de alta humedad relativa (Fig. 2-1 B).
En la zona alta la mayor PAR se registra en los meses de enero y septiembre, 520 y 501 μmol fotones m^{-1} s^{-1} respectivamente; mientras que en los meses de marzo a junio se presentan las menores radiaciones que son inferiores a 400 μmol fotones m^{-1} s^{-1}, siendo abril el mes de menor PAR (299 μmol fotones m^{-1} s^{-1}). En la zona baja la mayor PAR se presenta en septiembre (448 μmol fotones m^{-1} s^{-1}) y la menor PAR en los meses de abril y noviembre (308 μmol fotones m^{-1} s^{-1}) (Fig. 2-1 C).

En la zona alta el mayor DPV se presenta en los meses de septiembre y diciembre (0,6 kPa) y bajos niveles se registran en los meses de abril, junio, noviembre (0,28 kPa) y mayo (0,16 kPa); en la zona baja los niveles de DPV son mayores alcanzando hasta 0,9 kPa en el mes de septiembre, mientras que en el mes de mayo el menor DPV (0,4 kPa) indica que la atmósfera está más saturada de vapor de agua siendo una condición más favorable para evitar altas tasas de transpiración (Fig. 2-1 D). En general, en la zona alta se presentaron menores fluctuaciones de temperatura, humedad relativa y DPV que en la zona baja durante el transcurso del año.

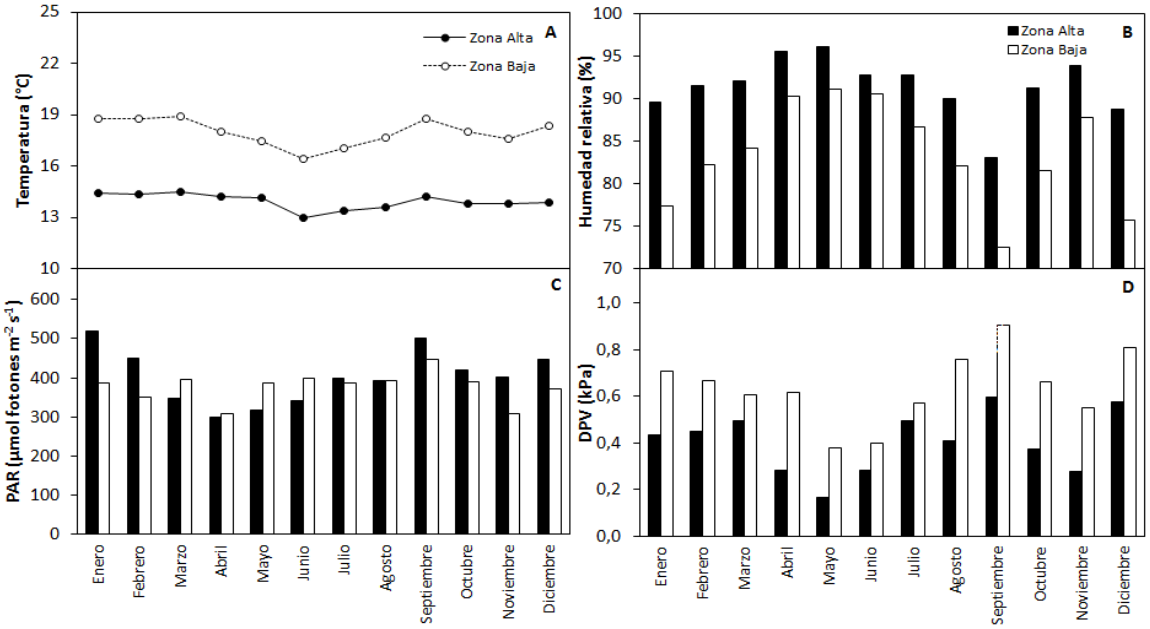


Figura 2-1. Comportamiento mensual de las variables climáticas en las dos zonas de cultivo en el municipio de Pasca: zona alta (2.498 msnm) de noviembre de 2014 a marzo de 2016 y zona baja (2.006 msnm) de abril de 2015 a agosto de 2016. Temperatura (**A**), humedad relativa (**B**), radiación fotosintéticamente activa (**C**) y déficit de presión de vapor (**D).**

2.3.2 Desarrollo del tallo principal

El aumento en longitud del tallo principal fue similar en las dos zonas hasta los primeros 76 DDS (días después de siembra) cuando las plantas presentaban una altura aproximada de 75 cm, a partir de ese momento se observó un crecimiento diferencial entre las plantas de las dos zonas, ya que en la zona baja las plantas presentaron una elongación del tallo más acelerada alcanzando la longitud final aproximadamente a los 126 DDS, mientras que las plantas de la zona alta llegaron a este punto del desarrollo aproximadamente a los 143 DDS, para una diferencia de 17 días (Fig. 2-2 A).

El desarrollo de nudos fue similar en las dos zonas hasta los 28 DDS, cuando las plantas presentaban 19 nudos y momento a partir del cual las plantas de la zona baja tuvieron una mayor tasa de desarrollo de nudos; sin embargo, a pesar de estas diferencias en el tiempo de desarrollo, al finalizar la etapa de elongación del tallo principal, las plantas de las dos zonas presentaron el mismo número de nudos (47) (Fig. 2-2 B). Con estas observaciones se puede inferir que entre los 28 y 76 DDS los entrenudos de las plantas de la zona alta presentaban mayor longitud que los de las plantas de la zona baja, dado que a pesar que

la longitud del tallo fue similar en las dos zonas, fue menor el número de nudos en esta zona para este período, sin embargo, después de los 76 DDS la elongación del tallo más acelerada en plantas de la zona baja, cambia esta relación en la longitud de los entrenudos.

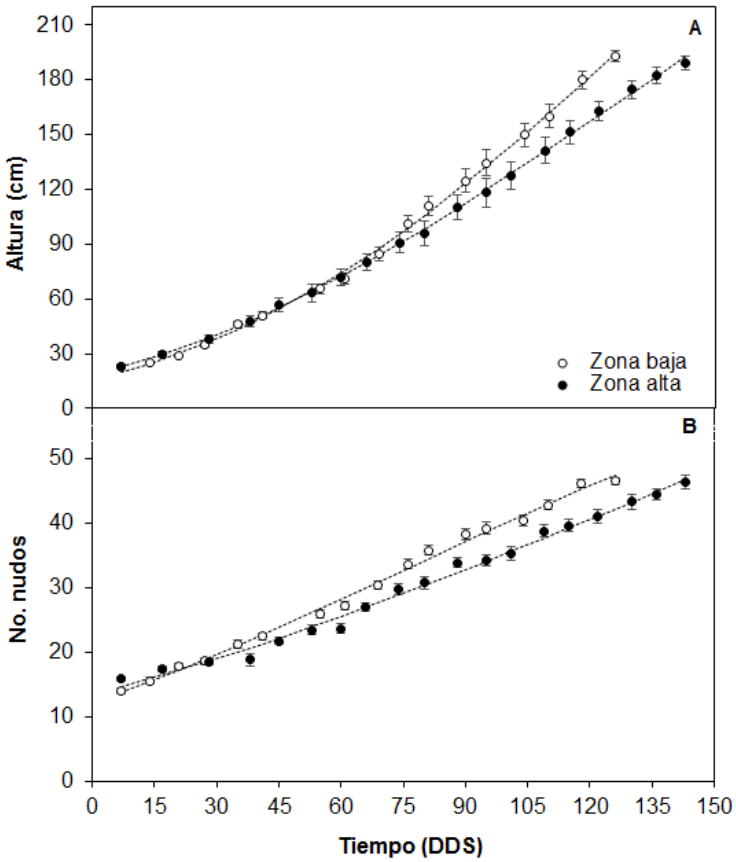


Figura 2-2. Desarrollo del tallo de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca; longitud (**A**) y número de nudos (**B)** por planta**.** DDS: Días después de siembra. Las barras verticales indican el error estándar (n=15).

El aumento en la longitud del tallo y el desarrollo de nudos presentaron un buen ajuste al modelo Gompertz. El modelo indica que las plantas de la zona alta alcanzan la longitud final en 148 días (200 cm determinada por el sistema de tutorado), su máxima tasa de crecimiento es de 1,5 cm/día, la cual se alcanza a los 125 días cuando la altura promedio es de 164,7 cm. Mientras que en la zona baja, las plantas alcanzan la longitud final en 129 días, la máxima tasa de crecimiento es de 2,1 cm/día, sin embargo esta se alcanzaría a los 147 días con una altura promedio de 239,9 cm, es decir que durante el seguimiento fenológico a plantas de esta zona no se alcanzó a presentar esta máxima tasa de crecimiento, ya que se realizó una poda de formación a los 2 m de altura del tallo, punto anterior al punto de inflexión en la curva de crecimiento. En caso de no hacer realizado la

labor de poda, las plantas de la zona alta hubieran alcanzado una longitud máxima de 447,8 cm y las de la zona baja de 652,2 cm, si su crecimiento natural hubiera continuado (Tabla 2-1).

Tabla 2-1. Parametrización del modelo de Gompertz para la longitud del tallo principal de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. DDS: Días después de siembra. R^2: Coeficiente de determinación.

Parámetro	Zona alta	Zona baja
R^2	0,8843	0,9015
a = asíntota	447,79±95,94	652,16±177,27
b	1,1581±0,04	1,3090±0,05
c	0,00929±0,001	0,00888±0,001
Ecuación	$Longitud\ (cm) = 447{,}79 * Exp(-Exp(1{,}1581 - 0{,}00929 * DDS))$	$Longitud\ (cm) = 652{,}16 * Exp(-Exp(1{,}3090 - 0{,}00888 * DDS))$
Días en alcanzar la longitud máxima	147,9	128,6
Punto de inflexión (DDS)	124,66	147,41
Longitud en punto de inflexión (cm)	164,73	239,92
Tasa máxima de crecimiento (cm/día)	1,54	2,14

Los modelos para el desarrollo de nudos indican que en plantas crecidas en la zona alta la máxima tasa de desarrollo de nudos es de 0,27 nudos/día, sin embargo, se presenta a los 153 días, es decir, que durante el crecimiento del tallo principal hasta que las plantas alcanzan los 2 m no se presenta esta máxima tasa de crecimiento en la cual un nudo tarda en desarrollarse 3,7 días. En plantas de la zona baja, la máxima tasa de desarrollo de nudos es de 0,28 nudos días, es decir que un nudo tarda 3,6 días en desarrollarse, esto ocurre a los 73 días cuando las plantas tienen 30 nudos. En las dos zonas, las plantas completarían 48 nudos cuando alcanzan los 2 m de longitud de tallo; en la zona alta las plantas desarrollarían un máximo de 135 nudos en el tallo principal y en la zona baja un máximo de 82 nudos si hubieran continuado con su crecimiento natural (Tabla 2-2).

Tabla 2-2. Parametrización del modelo de Gompertz para el desarrollo de nudos del tallo principal de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. DDS: Días después de siembra. R^2: Coeficiente de determinación.

Parámetro	Zona alta	Zona baja
R^2	0,8990	0,9267
a = asíntota	134,65±41,48	82,17±9,68
b	0,8345±0,12	0,6789±0,05
c	0,00545±0,001	0,0093±0,001
Ecuación	$N° \, Nudos = 134{,}65 * Exp(-Exp(0{,}8345 - 0{,}00545 * DDS))$	$N° \, Nudos = 82{,}217 * Exp(-Exp(0{,}6789 - 0{,}00933 * DDS))$
Punto de inflexión (DDS)	153,12	73,00
Nudos en punto de inflexión	49,53	30,23
Tasa máxima de crecimiento (nudos/día)	0,27	0,28

2.3.3 Desarrollo de ramas

La elongación de ramas primarias tiene el mismo comportamiento en las dos zonas hasta cuando estas alcanzan 22 cm de longitud a los 20 días, luego este crecimiento en la zona baja aumenta aceleradamente hasta alcanzar la longitud final a los 80 días, mientras que en la zona alta aumenta de una manera más lenta hasta que las ramas alcanzan la longitud final a los 117 días (Fig. 2-3 A), presentándose una diferencia considerable de 37 días en el tiempo de desarrollo de estas estructuras entre las dos zonas de estudio. Durante la elongación de ramas secundarias se observa un comportamiento diferencial entre plantas de las dos zonas en los primeros 40 días de crecimiento, periodo en el cual es más rápida la elongación en la zona baja, luego de este punto el crecimiento se acelera en la zona alta hasta que aproximadamente a los 95 días se alcanza la longitud final de estas ramas en las dos zonas (Fig. 2-3 B).

A pesar que la longitud inicial de marcación de ramas primarias fue la misma en las dos zonas (3 cm), para este punto del desarrollo las ramas de la zona alta presentaban en promedio dos nudos, mientras que en la zona baja presentaban tres nudos, sin embargo, el desarrollo de nudos fue paralelo en ambos sitios hasta los primeros 20 días, luego fue más rápido en plantas de la zona baja, completando 30 nudos en el momento en que se

alcanzó la longitud final; a pesar del mayor tiempo de desarrollo, las plantas de la zona alta presentaron un nudo adicional para la misma etapa fenológica (Fig. 2-3 C). En las ramas secundarias también se observa que inicialmente con 2 cm de longitud, las plantas de la zona baja presentan dos nudos adicionales que las de la zona baja, el desarrollo de nudos se mantuvo paralelo en ambos sitios así que al finalizar esta etapa permanecían los dos nudos de diferencia, en la zona baja las ramas secundarias desarrollaron 22 nudos y en la zona alta 20 nudos (Fig. 2-3 D).

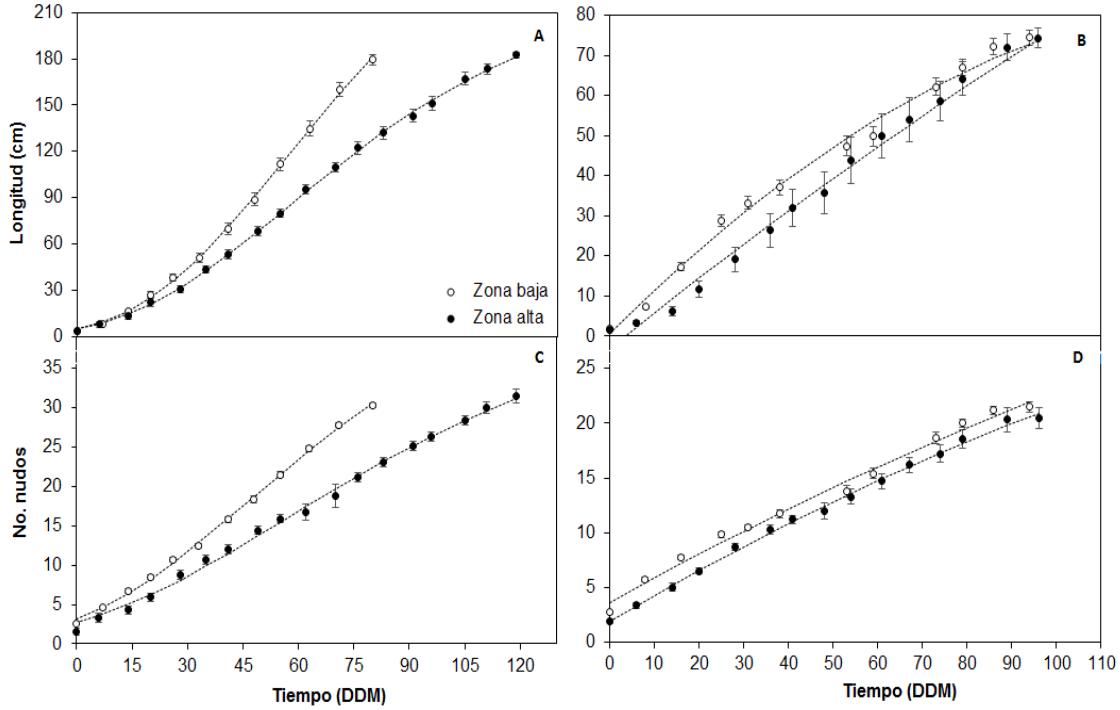


Figura 2-3. Desarrollo de ramas de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca; longitud de ramas primarias (**A**) y secundarias (**B**), número de nudos de ramas primarias (**C**) y secundarias (**D**) por planta**.** DDM: Días después de marcación en ramas primarias de 3 cm de longitud y en ramas secundarias de 2 cm de longitud. Las barras verticales indican el error estándar (n=15).

El aumento de longitud y desarrollo de nudos en ramas primarias presentaron un buen ajuste al modelo Gompertz. El modelo para la longitud indica que en plantas de la zona alta, estas ramas alcanzan la longitud final de 180 cm en 118 días, longitud determinada por la poda realizada en función de la distancia de siembra entre plantas; la máxima tasa de crecimiento es de 1,99 cm/día y se presenta a los 58 días cuando las ramas tienen una

longitud de 84,4 cm. Las plantas de la zona baja alcanzan los 180 cm de longitud al cabo de 80 días; la máxima tasa de crecimiento es de 2,96 cm/día y se presenta a los 57 días cuando las plantas tienen una longitud de 115,7 cm. Si el crecimiento natural de las ramas primarias no hubiese sido interrumpido por la labor de poda, estas alcanzarían una longitud máxima de 229,5 cm en la zona alta y de 314,5 cm en la zona baja (Tabla 2-3).

Tabla 2-3. Parametrización del modelo de Gompertz para la longitud de ramas primarias de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. DDM: Días después de marcación en ramas de 3 cm de longitud. R^2: Coeficiente de determinación.

Parámetro	Zona alta	Zona baja
R^2	0,9712	0,9317
a	229,5±8,6	314,51±30,43
b	1,3409±0,04	1,4342±0,03
c	0,0234±0,001	0,0254±0,002
Ecuación	$Longitud\ (cm) = 229{,}5 * Exp(-Exp(1{,}3409 - 0{,}0234 * DDM))$	$Longitud\ (cm) = 314{,}51 * Exp(-Exp(1{,}4342 - 0{,}0254 * DDM))$
Días en alcanzar la máxima longitud	117,77	79,43
Punto de inflexión (DDM)	57,30	56,46
Longitud en punto de inflexión (cm)	84,43	115,7
Tasa máxima de crecimiento (cm/día)	1,99	2,96

El modelo para el desarrollo de nudos en ramas primarias de plantas de la zona alta indica que la máxima tasa de desarrollo de nudos es de 0,29 nudos/día, es decir que un nudo nuevo tarda 3,5 días en desarrollarse y esto ocurre al cabo de 57 días cuando las plantas tienen 16 nudos. Mientras que en la zona baja, la máxima tasa de desarrollo de nudos es de 0,4 nudos/día, ocurre a los 47 días cuando las plantas tienen 18 nudos, es decir, que se produce un nudo cada 2,5 días en este momento del desarrollo de la rama. El máximo número de nudos que desarrollarían estas ramas en la zona alta es de 43 y en la zona baja de 50 (Tabla 2-4).

Tabla 2-4. Parametrización del modelo de Gompertz para desarrollo de nudos de ramas primarias de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. DDM: Días después de marcación en ramas de 3 cm de longitud. R^2: Coeficiente de determinación.

Parámetro	Zona alta	Zona baja
R^2	0,9391	0,9715
a	42,993±2,87	49,625±2,55
b	1,0185±0,003	1,0201±0,01
c	0,0181±0,002	0,0218±0,001
Ecuación	$N° \, Nudos = 42{,}993 * Exp(-Exp(1{,}0185 - 0{,}0181 * DDM))$	$N° \, Nudos = 49{,}625 * Exp(-Exp(1{,}0201 - 0{,}0218 * DDM))$
Punto de inflexión (DDM)	56,27	46,79
Nudos en punto de inflexión	15,82	18,26
Tasa máxima de crecimiento (nudos/día)	0,29	0,40

El aumento de longitud y desarrollo de nudos de ramas secundarias presentó buen ajuste al modelo polinomial de segundo grado. Los modelos para la elongación de estas ramas indican que las tasas de crecimiento inicial son de 0,9 y 1,1 cm/día para la zona alta y baja, respectivamente; en plantas de la zona alta las ramas secundarias alcanzan la longitud final de 75 cm en 97 días, momento en el cual la tasa de crecimiento es de 0,7 cm/día. En ramas secundarias de la zona baja, la longitud final se alcanza en 99 días, cuando la tasa de crecimiento es de 0,4 cm/día (Tabla 2-5).

Los modelos que describen el desarrollo de nudos en ramas secundarias indican que la tasa inicial de desarrollo de nudos es de 0,24 y 0,23 nudos/día para la zona alta y baja, respectivamente, mientras que al finalizar el crecimiento de estas ramas, las tasas de desarrollo son de 0,15 nudos/día para la zona alta y 0,16 nudos/día para la zona baja, a pesar de presentar similares tasas de desarrollo, en la zona alta estas ramas tendrían un total de 21 nudos cuando alcanzan la longitud final y en la zona baja un total de 23 nudos, debido principalmente a las diferencias iniciales en el número de nudos cuando se inició el seguimiento fenológico de estas ramas (parámetro "*a*"), 2 nudos en la zona alta y 4 nudos en la zona baja (Tabla 2-6).

Tabla 2-5. Parametrización del modelo polinomial de segundo grado para la longitud de ramas secundarias de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. DDM: Días después de marcación en ramas de 3 cm de longitud. R^2: Coeficiente de determinación.

Parámetro	Zona alta	Zona baja
R^2	0,8175	0,9389
a	-3,0768±2,48	0,7569±1,05
b= Tasa de crecimiento inicial (cm/día)	0,8963±0,11	1,1140±0,05
c	0,000965±0,001	0,00369±0,001
Ecuación	$Longitud\ (cm) = -3{,}0768 + 0{,}8963 * DDM - 0{,}000965 * DDM^2$	$Longitud\ (cm) = 0{,}7569 + 1{,}1140 * DDM - 0{,}00369 * DDM^2$
Días en alcanzar la longitud final	97,3	99,3
Tasa de crecimiento final (cm/día)	0,71	0,39

Tabla 2-6. Parametrización del modelo polinomial de segundo grado para el desarrollo de nudos de ramas secundarias de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. DDM: Días después de marcación en ramas de 3 cm de longitud. R^2: Coeficiente de determinación.

Parámetro	Zona alta	Zona baja
R^2	0,9059	0,9373
a	1,9255±0,42	3,6139±0,28
b= Tasa de crecimiento inicial (nudos/día)	0,2406±0,02	0,2283±0,01
c	0,000444±0,0002	0,000358±0,001
Ecuación	$N°\ Nudos = 1{,}9255 + 0{,}2406 * DDM - 0{,}000444 * DDM^2$	$N°\ Nudos = 3{,}6139 + 0{,}2283 * DDM - 0{,}000358 * DDM^2$
Tasa de crecimiento final (nudos/día)	0,15	0,16

2.3.4 Desarrollo de botones florales

Al comparar el desarrollo de botones florales en las dos zonas y al igual que ocurrió con el desarrollo de tallo y ramas, se observa un crecimiento en longitud del botón similar para

las dos zonas durante los primeros días de crecimiento, sin embargo, luego de una semana de iniciado el seguimiento cuando los botones tienen una longitud cercana a 1,5 cm, en la zona baja el desarrollo es más acelerado y en 34 días los botones alcanzan la longitud final de 11 cm, mientras que en la zona alta este periodo de desarrollo tarda 10 días adicionales, siendo de 44 días en total (Fig. 2-4 A).

El registro del diámetro del botón floral se realizó desde el momento en el cual emerge el perianto del interior de las brácteas que lo encapsulan durante los primeros días del crecimiento y desarrollo del botón, esto ocurre en la zona baja a los 13 días y en la zona alta a los 19 días (Fig. 2-4 B), en ambos casos esta apertura de las brácteas se da cuando el botón tiene una longitud cercana a 2,5 cm (Fig. 2-4 A).

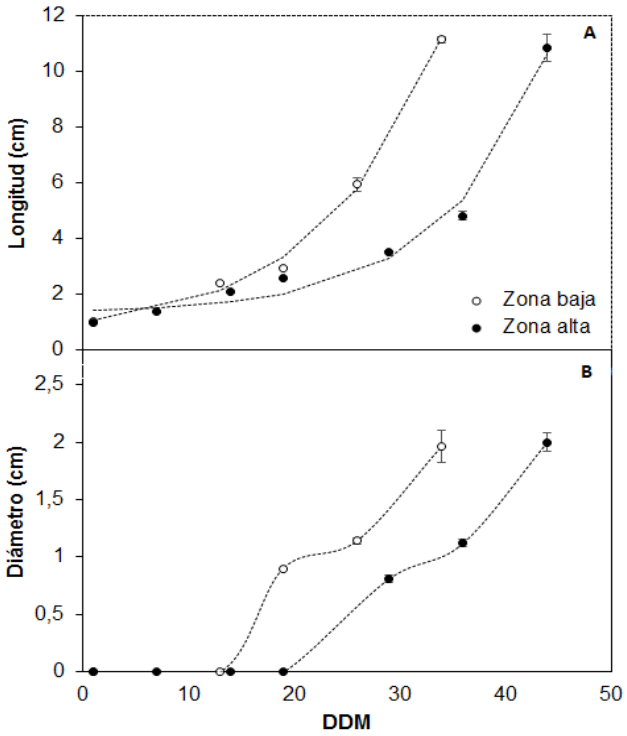


Figura 2-4. Desarrollo de botones florales de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca; longitud del botón (**A**) y diámetro del botón (**B**)**.** DDM: Días después de marcación en botones de 1 cm de longitud. Las barras verticales indican el error estándar (n=80).

El crecimiento en longitud de botones florales en las dos zonas de estudio se ajustó a un modelo exponencial, el cual indica que los botones alcanzan el tamaño final de 11,46±0,1 cm de longitud y 1,9±0,03 cm de diámetro (datos propios) en un tiempo de 45 y 34 días en

la zona alta y baja, respectivamente; la tasa promedio de crecimiento en longitud del botón para el periodo de evaluación fue de 0,1 cm/día en la zona alta y 0,09 cm/día en la zona baja (Tabla 2-7). No se realizaron ajustes con el diámetro del botón debido a los pocos registros para esta variable; sin embargo, se observa un crecimiento de tipo doble sigmoidal desde la apertura de las brácteas, donde el bajo crecimiento en diámetro del botón durante la fase intermedia del desarrollo podría estar asociada a la forma oblonga del ovario (fruto), que crece más en longitud que en diámetro.

Tabla 2-7. Parametrización del modelo exponencial para la longitud de botones florales de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. DDM: Días después de marcación en botones de 1 cm de longitud. R^2: Coeficiente de determinación.

Parámetro	Zona alta	Zona baja
R^2	0,8486	0,9343
a = longitud en tiempo 0	1,3142±0,09	0,4383±0,16
b	0,0945±0,02	0,5376±0,07
c = tasa de crecimiento instantánea	0,1043±0,005	0,0881±0,004
Ecuación	$Longitud = 1{,}3142 + 0{,}0945 * Exp(0{,}1043 * DDM)$	$Longitud = 0{,}4383 + 0{,}5376 * Exp(0{,}0881 * DDM)$
Días en alcanzar la longitud final	44,83	34,28

2.3.5 Desarrollo de frutos

Durante todo el periodo de desarrollo del fruto, en la zona alta este presentó mayor longitud que en la zona baja, siendo la longitud final de 10,8 cm y la de los frutos de la zona baja de 8,4 cm; sin embargo, en esta última zona los frutos alcanzaron el punto de madurez de cosecha en 67 días, mientras que en la zona alta esta etapa comprendió 72 días (Fig. 2-5 A).

Aunque el diámetro del fruto en las dos zonas fue similar durante la primera semana del desarrollo, durante el tiempo restante el diámetro fue mayor en la zona alta, alcanzando 4,2 cm para el punto de cosecha, mientras que en la zona baja el diámetro final del fruto fue de 3,8 cm (Fig. 2-5 B).

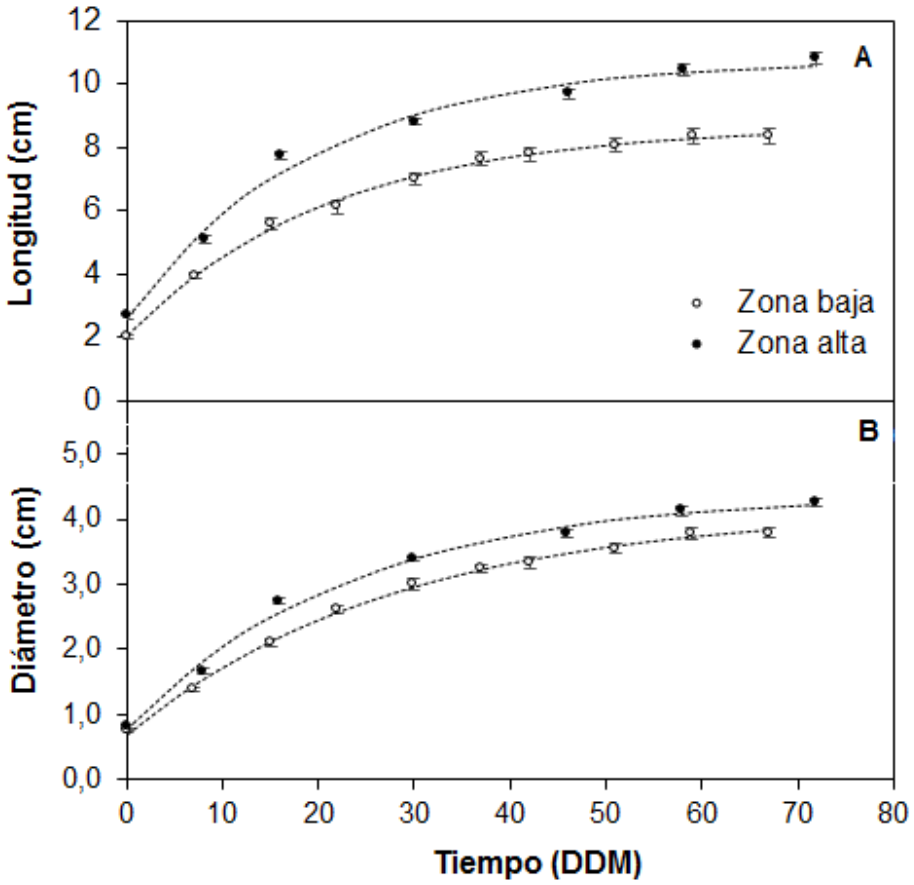


Figura 2-5. Desarrollo del fruto de plantas de curuba crecidas en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca; longitud del fruto (**A**) y diámetro del fruto (**B**)**.** DDM: Días después de marcación en frutos de 2 cm de longitud. Las barras verticales indican el error estándar (n=40).

El aumento en longitud y diámetro del fruto se ajustó al modelo monomolecular, ya que la tasa de crecimiento disminuye gradualmente durante los últimos días del desarrollo del fruto hasta llegar a cero cuando la longitud y el diámetro son constantes. La parametrización del modelo para la longitud de fruto en la zona alta indica que la máxima longitud del fruto es de 10,8 cm y la máxima tasa de crecimiento es de 0,42 cm/día, la cual se presenta en el momento inicial del desarrollo de este órgano. Mientras que en la zona baja, la máxima longitud del fruto es de 8,7 cm y la máxima tasa de crecimiento es de 0,31 cm/día (Tabla 2-8).

Tabla 2-8. Parametrización del modelo monomolecular para la longitud de frutos de curuba desarrollados en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. DDM: Días después de marcación en ramas de 3 cm de longitud. R^2: Coeficiente de determinación.

Parámetro	Zona alta	Zona baja
R^2	0,9425	0,8444
a = longitud máxima	10,776±0,15	8,6761±0,20
b	0,0514±0,003	0,0473±0,004
c	5,4622±0,56	5,6809±0,88
Ecuación	$Longitud\ (cm) = 10{,}776 * (1 - Exp(-0{,}0514 * (DDM + 5{,}4622)))$	$Longitud\ (cm) = 8{,}6761 * (1 - Exp(-0{,}0473 * (DDM + 5{,}6809)))$
Tasa máxima de crecimiento (cm/día)	0,4183	0,3137

La parametrización del modelo para el diámetro de fruto en la zona alta indica que el máximo diámetro del fruto es de 4,4 cm y la máxima tasa de crecimiento es de 0,15 cm/día. Mientras que en la zona baja, el diámetro máximo del fruto es de 4,1 cm y la máxima tasa de crecimiento es de 0,12 cm/día (Tabla 2-9).

Tabla 2-9. Parametrización del modelo monomolecular para el diámetro de frutos de curuba desarrollados en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. DDM: Días después de marcación en ramas de 3 cm de longitud. R^2: Coeficiente de determinación.

Parámetro	Zona alta	Zona baja
R^2	0,9413	0,9199
a = diámetro máximo	4,3889±0,07	4,1436±0,1
b	0,0428±0,002	0,0355±0,003
c	4,6118±0,48	5,225±0,69
Ecuación	$Diámetro\ (cm) = 4{,}3889 * (1 - Exp(-0{,}0428 * (DDM + 4{,}6118)))$	$Diámetro\ (cm) = 4{,}1436 * (1 - Exp(-0{,}0355 * (DDM + 5{,}225)))$
Tasa máxima de crecimiento (cm/día)	0,1542	0,1222

2.3.6 Efecto de las condiciones climáticas sobre la fenología del cultivo

En plantas crecidas en la zona alta, la tasa de desarrollo de nudos en ramas secundarias presentó una correlación significativa con la temperatura y la PAR; sin embargo, esta correlación fue de tipo inverso, indicando que aumentos en la temperatura y en la PAR

podrían estar generando una condición de estrés y como consecuencia disminuye la tasa de emisión de nudos. La longitud del botón floral por el contrario estuvo influenciada positivamente por la temperatura. El crecimiento del fruto tanto en longitud como en diámetro presentó una alta y significativa correlación con la PAR, lo que sugiere que aumentos en la radiación estimulan el crecimiento de este órgano. Los factores climáticos en esta zona no presentaron influencia significativa sobre la tasa de crecimiento diaria de las demás estructuras evaluadas (Tabla 2-6).

Tabla 2-10. Matriz de correlaciones entre indicadores de desarrollo fenológico y variables climáticas, evaluados en plantas de curuba crecidas a 2.498 msnm (zona alta) en el municipio de Pasca. El número en cada casilla indica el coeficiente de correlación de Spearman y el * indica el nivel de significancia (*p<0,05).

Indicador desarrollo	Temperatura	Humedad relativa	PAR	DPV
Longitud tallo	-0,22	0,22	-0,11	-0,24
Nudos tallo	0,17	-0,40	-0,01	-0,38
Longitud ramas 1°	0,20	-0,37	0,09	0,37
Nudos ramas 1°	0,25	-0,09	0,33	0,07
Longitud ramas 2°	-0,53*	0,28	-0,52*	-0,29
Nudos ramas 2°	-0,48	0,13	-0,38	-0,15
Longitud botón floral	0,78*	-0,03	0,71	0,09
Longitud fruto	-0,49	-0,59	0,60*	0,58
Diámetro fruto	-0,49	-0,59	0,60*	0,58

En plantas de la zona baja, la tasa de crecimiento en longitud de ramas primarias presentó una correlación alta y significativa con la temperatura; dado que la relación fue de tipo directo se podría sugerir que aumentos en la temperatura (entre 18 y 19°C) ejercen un efecto positivo sobre el crecimiento de las ramas. La tasa de crecimiento del diámetro y longitud del fruto presentó una correlación inversa, alta y significativa con la PAR, lo que puede indicar que niveles de PAR de 386-399 μmol fotones m^{-1} s^{-1}, presentados en los meses de evaluación de crecimiento de los frutos (mayo y junio) y que son superiores al

promedio de la zona, tienen un efecto negativo sobre la tasa de crecimiento del fruto, mientras que con la temperatura se presentó una correlación directa, indicando que aumentos en esta variable (entre 16,3 y 18,5°C) favorecen la tasa de crecimiento longitudinal y ecuatorial del fruto. Las tasas de crecimiento diarias de las demás estructuras evaluadas en plantas de esta zona, no presentaron un efecto significativo de las variables climáticas (Tabla 2-7).

Tabla 2-11. Matriz de correlaciones entre indicadores de desarrollo fenológico y variables climáticas, evaluados en plantas de curuba crecidas a 2.006 msnm (zona baja) en el municipio de Pasca. El número en cada casilla indica el coeficiente de correlación de Spearman y el * el nivel de significancia: *P≤0,05, **P<0,01.

Indicador desarrollo	Temperatura	Humedad relativa	PAR	DPV
Longitud tallo	-0,11	0,01	-0,09	-0,02
Nudos tallo	0,14	-0,14	0,25	0,16
Longitud ramas 1°	0,58*	-0,30	0,45	0,30
Nudos ramas 1°	0,23	-0,27	0,28	0,27
Longitud ramas 2°	0,10	-0,43	0,34	0,43
Nudos ramas 2°	0,38	-0,50	0,24	0,50
Longitud botón floral	-0,13	0,17	-0,28	-0,15
Longitud fruto	0,66*	0,22	-0,77*	-0,05
Diámetro fruto	0,77*	0,28	-0,82**	-0,14

2.4 Discusión

Uno de los resultados principales del presente estudio consistió en que las plantas de la zona baja presentaron un desarrollo fenológico más acelerado que las plantas de la zona alta en la mayoría de etapas evaluadas, lo cual se vio reflejado en el menor tiempo requerido para completar cada estadio fenológico y en la mayor tasa de desarrollo de nudos, esto debido posiblemente a la mayor temperatura media que presenta la zona baja, ya que la aceleración en la fenología es una respuesta al aumento de temperatura (Miller-Rushing *et al*., 2007). La temperatura es la principal fuerza conductora y modulador

interanual de los cambios fenológicos, los demás factores climáticos solo tienen un papel secundario como factores limitantes (Wang *et al*., 2015), esta induce el avance en el ciclo de las plantas y controla la expansión de órganos directa o indirectamente a través de la fotosíntesis y la translocación del carbono (Parent y Tardieu, 2014), varios eventos del desarrollo vegetal como la maduración de frutos, la floración, la expansión de hojas y la emisión de brotes ocurren más temprano en el ciclo de vida de las plantas cuanto más alta es la temperatura (Menzel *et al*., 2006).

Las plantas requieren la acumulación de unidades de calor para completar cada una de sus etapas fenológicas, estas unidades de calor o grados día de desarrollo dependen directamente de la temperatura; al igual que en el presente estudio, en plantas de uva cv. 'Tempranillo' también se reportó un desarrollo fenológico y maduración de frutos más acelerado en condiciones de crecimiento de alta temperatura, debido a la dependencia de la fenología por la temperatura a través de la acumulación de estos grados día efectivos biológicamente (Martínez *et al*., 2015). Estas diferencias en los tiempos fenológicos de plantas crecidas en diferentes condiciones ambientales son indicadores de su plasticidad fenotípica (Doi *et al*., 2010) para adaptarse al clima local.

El programa de desarrollo básico de especies de pasifloras puede presentar cambios en respuesta a señales ambientales tales como el fotoperiodo y la temperatura (Cutri *et al*., 2013), sin embargo, este nivel de cambio puede ser variable según la zona geográfica (Wang *et al*., 2015). Menzel *et al*. (2006) señalan que la respuesta de las fenofases a la temperatura es mayor en regiones más cálidas que en regiones más frías, tal como se evidenció en este estudio, en el cual los coeficientes de correlación entre la temperatura y la tasa de crecimiento diario en las diferentes etapas fenológicas fueron en la mayoría de los casos positivos y mayores en la zona baja (más cálida) que en la zona alta (más fría); esto debido posiblemente a que en la zona baja hay más fluctuaciones en las condiciones climáticas en el transcurso del año (Fig. 2-1), por tanto las plantas allí han desarrollado diferentes estrategias de adaptación a estas variables condiciones climáticas (Doi *et al*., 2010).

Algunos autores afirman que las primeras etapas fenológicas en el ciclo de vida de una planta presentan mayor sensibilidad a la temperatura, es decir, que para plantas de una misma región en condiciones de alta temperatura, hay una tasa de desarrollo más rápida

en etapas fenológicas iniciales que en otras etapas posteriores del desarrollo (Wang *et al*., 2015; Miller-Rushing *et al*., 2007), sin embargo, en este estudio se encontró que fueron las etapas de crecimiento de ramas primarias y de frutos las que presentaron en la zona baja la mayor correlación positiva con la temperatura, adicionalmente, el crecimiento de ramas primarias es la etapa con mayor diferencia porcentual en tiempo de desarrollo entre las dos zonas (46,3%) como respuesta al clima diferencial, principalmente a la temperatura. Estas diferencias en la respuesta entre etapas fenológicas pueden ser atribuidas a las diferentes estrategias de supervivencia de las plantas en un momento determinado de su desarrollo (Wang *et al*., 2015; Craine *et al*., 2012).

En cada zona de estudio, sólo algunas de las etapas fenológicas evaluadas presentaron una correlación significativa con los factores climáticos, de los cuales sólo la temperatura y la PAR mostraron tener efecto sobre las tasas de crecimiento; sin embargo, la respuesta fue diferente según la etapa y la zona, ya que en algunos casos el efecto fue positivo mientras que en otros se observa cómo el aumento en el nivel del factor climático tiene un efecto negativo sobre el crecimiento de determinado órgano vegetal (Tablas 2-6 y 2-7). Bahuguna *et al*. (2015) indican que las plantas pueden alterar su respuesta a cambios de temperatura a corto y largo plazo según la etapa fenológica, el tipo de tejido y la composición metabólica.

En las etapas de desarrollo del tallo principal y de ramas primarias, el crecimiento de estas estructuras fue más lento en plantas de la zona alta que adicionalmente es la zona con mayor PAR promedio, López-Juez y Devlin (2008) indican que durante las primeras etapas de desarrollo posteriores a la germinación, la luz promueve la expansión foliar y a la vez inhibe la elongación de los entrenudos; esta corta longitud de entrenudos y del tallo en general en condiciones de alta radiación solar puede deberse a un efecto inhibitorio de la luz UV sobre la síntesis de auxinas (Fischer, 2000). Esta respuesta se pudo evidenciar más en el crecimiento de ramas secundarias de plantas de la zona alta, el cual presentó una correlación negativa con la PAR indicando que un aumento en la PAR disminuye la tasa de elongación de estas ramas (Tabla 2-6). Resultados similares fueron encontrados por Freitas *et al*. (2015) quienes reportan que el crecimiento vegetativo en plantas de *Passiflora alata* Curtis fue estimulado con el uso de polisombras que disminuían la incidencia lumínica. Respecto al crecimiento del tallo principal en plantas de la zona alta se puede inferir que una mayor longitud de entrenudos durante algún periodo del

crecimiento, respecto a la zona baja, se debe principalmente a una baja tasa de desarrollo de nudos y no a una alta tasa de elongación.

En plantas de la zona baja hay una elongación del tallo y de ramas primarias más acelerada respecto a la zona alta, también una mayor producción de nudos en ramas secundarias. Al respecto, Menzel *et al*. (1987) también reportaron que plantas de *Passiflora* sp. crecidas en condiciones de alta temperatura presentaron un incremento tanto en la producción de nudos como en la elongación de los entrenudos en comparación con la condición de baja temperatura. Por otra parte, en plantas de arabidopsis se ha reportado que en etapas iniciales del desarrollo la temperatura ejerce una regulación mediada por hormonas como auxinas y giberelinas, bajo condiciones de temperatura media o alta un rápido incremento de auxinas lleva a la elongación del hipocótilo (Bahuguna *et al*., 2015).

Un buen modelo de crecimiento se caracteriza por su simplicidad y confiablidad, esta última lograda cuando el coeficiente de correlación es mayor a 0,8 (Carvajal *et al*., 2012), lo cual se obtuvo en todos los modelos de crecimiento ajustados en la presente investigación para las diferentes estructuras de plantas de curuba.

Santos *et al*. (2016) reportan que el crecimiento en altura de plantas de *Passiflora alata* se ajusta a un modelo lineal, mientras que en *P. cincinnata* y en *P. setacea* se ajusta a un modelo polinomial de segundo orden; por otra parte, la emergencia de hojas también se ajusta a un modelo polinomial de segundo orden en las tres especies. En todos los casos se trata de modelos lineales y difieren de los modelos sigmoidales (no lineales) reportados en el presente estudio para el crecimiento en longitud y desarrollo de nudos del tallo de curuba. El desarrollo de hojas es comparable con el desarrollo de nudos teniendo en cuenta que el tallo y ramas de pasifloras están formados por fitómeros, donde cada fitómero está compuesto por un nudo, una hoja, un zarcillo y un brote vegetativo o reproductivo.

Los modelos de crecimiento del tallo de curuba son similares a los reportados por Rodríguez-León *et al*. (2015) para plantas de granadilla, quienes encontraron un buen ajuste del crecimiento en longitud y nudos del tallo principal y de ramas primarias y secundarias a modelos logísticos de tres parámetros. Sin embargo, el crecimiento de ramas sí difiere entre las dos especies, ya que en curuba el crecimiento de ramas primarias se ajusta más al modelo de Gompertz mientras que en ramas secundarias, a pesar que la

longitud se ajusta a modelos sigmoidales, el desarrollo de nudos se ajusta a modelos lineales (polinomial de segundo grado).

El desarrollo del botón floral y apertura de la flor también fue más rápido en plantas de la zona baja, Craine *et al*. (2012) indican que una floración más temprana o más tardía puede deberse a una directa respuesta fisiológica al ambiente, como se observó en la zona alta donde la longitud del botón floral se ve estimulada por aumentos en la temperatura; sin embargo, este estímulo no es suficiente para igualar el tiempo de desarrollo de los botones de plantas de la zona de mayor temperatura media. Por otra parte, López-Juez y Devlin (2008) afirman que según la especie, la luz puede actuar como promotor o inhibidor de la floración, que comprende la producción y expansión de órganos florales, sin embargo, para las plantas de curuba del presente estudio no se encontró relación significativa entre la floración y la PAR en ninguna de las dos zonas de cultivo. Nave *et al*., 2010 también reporta para especies de pasifloras como *P. edulis* que la floración es independiente de señales ambientales como el fotoperíodo.

El crecimiento en longitud del botón floral de curuba en este estudio se ajustó a un modelo exponencial, el cual presenta una marcada diferencia al modelo de tres parámetros reportado para el crecimiento de botones florales en plantas de granadilla (Rodríguez-León *et al*., 2015), a pesar de las similitudes entre las dos especies, esta diferencia pudo deberse a la morfología del botón floral, en donde la curuba presenta un botón con hipantio alargado y la granadilla un botón de forma más redondeada.

Schotsmans y Fischer (2011) reportan que frutos de *P. edulis* presentan una curva de crecimiento sigmoidal con un acelerado crecimiento durante los primeros 20-21 días después de antesis, en el caso de los frutos de curuba del presente estudio el crecimiento de frutos se ajustó a un modelo monomolecular donde igualmente se observa un rápido crecimiento del fruto durante los primeros 15 días después del cuajado del fruto; debido principalmente a la continua división celular, después de este periodo el aumento de tamaño del fruto se debe a la expansión celular en la cual hay acumulación de fotoasimilados, agua y minerales y ocurre principalmente en el mesocarpo (González *et al*., 2001). Para gulupa se ha reportado que la madurez de cosecha ocurre aproximadamente 70 días después de la floración (Shiomi *et al*., 1996), en este caso los frutos de curuba presentaron tiempos de desarrollo similares ya que a partir del cuajado

de fruto tardaron 67 días en alcanzar la madurez de cosecha en la zona de mayor temperatura y 72 días en la zona de menor temperatura.

A pesar que el crecimiento y desarrollo de frutos y el ciclo del cultivo en general es más rápido en plantas de la zona baja, los frutos producidos allí son de menor longitud y diámetro, efecto que puede deberse a que en condiciones de alta temperatura hay una reducción en la acumulación de carbono durante el ciclo de cultivo debido a que la duración del ciclo es más corta y las tasas de fotosíntesis no compensan los reducidos tiempos de desarrollo (Parent y Tardieu, 2014). Adicionalmente, altas temperaturas reducen la acumulación de almidón durante el llenado del fruto y desarrollo de semillas debido a un limitado transporte de sacarosa y metabolismo del almidón, mediante la supresión de genes involucrados en estos procesos (Bahuguna *et al*., 2015). Por otra parte, el mayor tamaño de los frutos producidos en la zona alta puede también deberse a la mayor PAR de esta zona, lo cual se refleja en la alta y significativa correlación positiva entre la PAR y la longitud y el diámetro del fruto (Tabla 2-6), consistente con Martínez-Vega *et al*. (2008), quienes indican que la luminosidad es el factor fundamental para la fotosíntesis y producción de fotoasimilados que soportan el desarrollo del fruto.

El crecimiento de frutos de curuba del presente estudio se ajustó a los modelos monomolecular y Gompertz, mientras que en frutos de granadilla y maracuyá se ajustó a modelos logísticos (Rodríguez-León *et al*., 2015; Gómez *et al*., 1999), en frutos de gulupa a los modelos logístico y monomolecular (Carvajal *et al*., 2012; Franco *et al*., 2014; Flórez *et al*., 2012; Lederman y Gazit, 1993), en todos los casos se trata de modelos sigmoidales en donde las tasas de crecimiento iniciales son rápidas y luego disminuyen gradualmente a medida que el fruto alcanza su tamaño final.

2.5 Conclusiones

Las plantas de curuba mostraron tener respuesta fenotípica al ajustar su crecimiento y desarrollo a las condiciones climáticas propias de cada zona, esta plasticidad se caracteriza porque las plantas crecidas en la zona de mayor temperatura presentaron un desarrollo fenológico más acelerado, a pesar de esto, los frutos producidos en la zona de menor temperatura registraron un mayor tamaño debido posiblemente al mayor tiempo de acumulación de fotoasimilados. La temperatura y la PAR fueron los dos factores climáticos

que ejercieron mayor efecto sobre la fenología de las plantas; sin embargo, dicho efecto varía en función de la etapa fenológica y de la zona. El desarrollo del tallo, ramas primarias, ramas secundarias, botón floral y frutos en plantas crecidas en las dos zonas, se ajustó en la mayoría de los casos a diferentes modelos de crecimiento sigmoidal comunes en otras pasifloras de interés frutícola.

3. Capítulo III: Características fisicoquímicas de frutos de curuba crecidos bajo dos condiciones ambientales

3.1 Introducción

La curuba (*Passiflora tripartita* var *mollissima*) es un frutal semiperenne de hábito trepador, nativo de la zona Andina, pertenece a la familia Passifloraceae, género *Passiflora*, subgénero *Tacsonia* (Campos y Quintero, 2012). Los frutos son bayas de forma ovalada, con una longitud entre 7 y 10 cm; exocarpo delgado, consistente, pubescente, de color verde durante el desarrollo y amarillo pálido en la madurez; la pulpa es gelatinosa y contiene numerosas semillas pequeñas de color negro, su sabor es suave, agradable, aromático, un poco ácido y astringente; el fruto se consume fresco o en preparaciones como jugos y sorbetes (Conde Martínez *et al*., 2014; Rojano *et al*., 2012).

Los frutos de pasifloras contienen un aroma particular, compuesto de ésteres, terpenos y algunos compuestos sulfurados (Conde Martínez *et al*., 2014). El fruto de curuba es fuente de vitaminas A, B, C y niacina; minerales como calcio, hierro, fósforo, potasio y zinc, y fibra (Leterme *et al*., 2006; Chaparro-Rojas *et al*., 2014; Conde Martínez *et al*., 2014). El fruto de curuba se caracteriza por su alta actividad antioxidante y alto contenido de compuestos fenólicos (Simirgiotis *et al*., 2013; Vasco *et al*., 2008), especialmente taninos, flavonoides y ácidos fenólicos (Rojano *et al*., 2012; Chaparro-Rojas *et al*., 2014), los cuales se encuentran principalmente en el exocarpo (Contreras-Calderón *et al*., 2011).

La calidad de los frutos depende de las condiciones precosecha en que las plantas crecen y se desarrollan, tales condiciones involucran factores ambientales como la precipitación, la temperatura, la luminosidad, la humedad relativa, la velocidad del viento, entre otros (Kullaj, 2016), los cuales no sólo afectan la calidad del fruto sino también su vida poscosecha, ya que modifican su fisiología, composición química y morfología (Ahmad y Siddiqui, 2015).

La temperatura determina la acumulación de unidades de calor necesarias para completar cada etapa fenológica; altas temperaturas reducen el tiempo de formación de los frutos lo que puede llevar a la disminución en el tamaño de estos (Stockle *et al*., 2011), especialmente cuando la condición se presenta en fases iniciales del desarrollo de frutos, en las cuales hay altas tasas de división celular (Westwood, 1993), adicionalmente las altas temperaturas aceleran la maduración de los frutos, lo que lleva a aumentos en las tasas de respiración que involucran la degradación de ácidos orgánicos afectando así el sabor de los frutos (Fischer y Orduz-Rodriguez, 2012). En contraste, bajas temperaturas nocturnas mejoran la coloración de los frutos a través de un incremento en la síntesis de antocianinas (Sherman y Beckman, 2003).

La radiación solar tiene un rol fundamental como fuente de energía para la producción de biomasa y el llenado de frutos, adicionalmente, en frutos carnosos, una óptima radiación solar favorece la coloración, la síntesis de antocianinas, el contenido de sólidos solubles totales y de ácido ascórbico (Fischer *et al*., 2016). Altas humedades relativas pueden causar el rajado de frutos, principalmente en bayas, debido a que llevan a la disminución del déficit de presión de vapor y por tanto de las tasas de transpiración, el fruto no puede eliminar excesos de agua que terminan por romper la cutícula generando grietas en la superficie del fruto (Peet, 1992).

Estudios que evalúen características de frutos producidos en diferentes condiciones ambientales se han realizado en frutales como gulupa (Flórez *et al*. 2012), granadilla (Espinosa *et al*., 2015), uchuva (Fischer *et al*. 2012), uva (Martínez *et al*., 2015; Greer y Weedon; 2012), feijoa (Parra-Coronado *et al*., 2015) y fresa (Wang y Camp, 2000). Sin embargo, son escasas las investigaciones sobre la caracterización fisicoquímica de frutos de curuba y los pocos estudios al respecto se han enfocado en evaluar el efecto de diferentes tratamientos poscosecha sobre estos indicadores de calidad de frutos (Boita *et al*., 2008; Téllez *et al*., 2007), lo cual es de gran importancia para mejorar la comercialización de la fruta, sin embargo, también es importante el conocimiento acerca de cómo las condiciones ambientales precosecha afectan la calidad de los frutos, con el fin de generar prácticas de manejo del cultivo orientadas hacia la mejora de este aspecto de la producción. Por tal razón, se planteó esta fase de la investigación que tuvo el objetivo

de determinar las propiedades fisicoquímicas de frutos de curuba producidos en dos condiciones ambientales contrastantes.

3.2 Materiales y métodos

3.2.1 Recolección del material y sitios de la investigación

En dos cultivos de curuba de castilla (*Passiflora tripartita* var. *mollissima*) ubicados en diferentes zonas del municipio de Pasca (Cundinamarca), se colectaron 40 frutos en estado de madurez de cosecha, caracterizado porque el fruto ya ha alcanzado su tamaño final y presenta una leve pérdida de la firmeza, estos frutos crecieron y se desarrollaron durante el primer ciclo productivo del cultivo. Uno de los cultivos se encontraba ubicado en la finca El Refugio de la vereda Santa Teresita a 4°16'20.9''N - 74°19'21.7''W y una altitud de 2.498 msnm; mientras que el otro cultivo se ubicaba en la finca Bellavista de la vereda San Pablo, a 4°18'95''N - 74°20'31.9''W y una altitud de 2.006 msnm. En cada una de las fincas en donde se encontraban establecidos los cultivos se contaba con estaciones climáticas (Coltein Ltda., Bogotá, Colombia) con dataloggers (Coltein Ltda, Bogota y Hobo U12-006, Onset Computer Corporation, Bourne, Massachusetts, USA). Una vez colectados los frutos, se dispusieron en una nevera de icopor para mantenerlos a una temperatura ambiente y fueron transportados inmediatamente al Laboratorio de Fisiología y Bioquímica Vegetal del Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá, para realizar las diferentes mediciones físicas y químicas. La recolección de los frutos en la zona alta se realizó en el mes de abril y en la zona baja en el mes de junio, ambos meses caracterizados por presentar alta humedad relativa y bajo DVP en la respectiva zona.

3.2.2 Características físicas

Se midió la longitud y el diámetro de los frutos empleando un calibrador digital (Fischer *Scientific* 0-150mm), se registró el peso fresco medido en balanza analítica (Mettler AB204) y la firmeza fue medida con un penetrómetro de reloj de 0-13 kg empleando un puntal de 2 mm, con el cual se aplicó la fuerza en tres puntos de la parte central de cada fruto.

Se evaluaron las coordenadas colorimétricas L*a*b* en tres puntos de la zona ecuatorial del exocarpo de cada fruto, empleando un colorímetro triestímulo (Hunter Associates

Laboratory, Mini Scan XE Plus, Inc., USA). Dada la difícil interpretación del color empleando las coordenadas CIE L*a*b*, se empleó el sistema L*C*H°, recomendado por la Comisión Internacional de Iluminación (CIE), en el cual las coordenadas L*C*H° se pueden estimar a partir de los valores de L*, a*y b* empleando las siguientes ecuaciones (Sui *et al*., 2016):

$$C^* = \sqrt{a^{*2} + b^{*2}} \qquad \text{(Ecuación 3-1)}$$

$$H° = Arctan\ \frac{b^*}{a^*} \qquad \text{(Ecuación 3-2)}$$

Donde, L* hace referencia a la luminosidad, C* al croma o saturación del color y H° al tono correspondiente a un circulo de color donde los ángulos 0, 90, 180 y 270° indican los colores rojo, amarillo, verde y azul, respectivamente.

3.2.3 Características químicas

Con el zumo extraído de los frutos se efectuaron mediciones de sólidos solubles totales (SST) mediante el uso de un refractómetro digital (Hanna Instruments, Woonsocket, USA). La acidez total titulable (ATT) expresada como % de ácido oxálico en 100 g de pulpa, fue determinada por titulación con NaOH 0,1 N como lo indican Hernández *et al*. (2010), empleando la siguiente ecuación:

$$ATT\ (\%\ de\ ácido\ oxálico) = \left(\frac{A*B*C}{D}\right) * 100 \qquad \text{(Ecuación 3-3)}$$

Donde, *A*: Volumen (ml) de NaOH utilizado en la titulación; *B*: Normalidad del NaOH (0,1 N); *C*: Peso equivalente de ácido oxálico (0,045 g meq^{-1}) y *D*: Peso (g) de la muestra titulada.

El contenido de ácidos orgánicos (málico, cítrico, oxálico y ascórbico) en el zumo de la fruta se estimó según lo indicado por Barrera *et al*. (2008), para lo cual 2 g de zumo se colocaron en un tubo falcon de 15 ml cubierto con papel aluminio y se adicionaron 12 ml de ácido fosfórico 5 mM, la mezcla se homogenizó por agitación mecánica en vórtex y luego se centrifugó a 6000 rpm a 12°C durante 30 minutos, periodo luego del cual se tomó una muestra de 2 ml del sobrenadante, se filtró a través de filtros de tambor de 0,2 µm, y

se dispuso en un vial. Las muestras fueron analizadas en el equipo HPLC (Waters, Milford, Massachusetts, USA) con una columna HPLC ROA *acid organic* H+ de 30 cm x 7,8 mm.

3.2.4 Análisis estadístico

Para cada variable respuesta se comprobaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad y posteriormente se realizaron las pruebas T-Student ($P \leq 0,05$); empleando el software SAS® versión 9.0 (SAS Institute, 2002).

3.3 Resultados

3.3.1 Condiciones climáticas de las zonas de estudio

Durante el tiempo de desarrollo del cultivo, la zona alta presentó una temperatura media de 14,9°C en el día y 12,9°C en la noche, con una diferencia de 2°C entre el día y la noche; la humedad relativa se mantuvo en 90%; la PAR promedio fue 405,8 µmol de fotones m^{-2} s^{-1} y en el punto de máxima radiación en el día (10:00 h) esta fue de 680,1 µmol fotones m^{-1} s^{-1}, el DPV promedio fue de 0,4 kPa. La zona baja presentó una temperatura media de 19,4°C en el día y 16,1°C en la noche, con una diferencia de temperatura a de 3,3°C entre el día y la noche; la humedad relativa fue en promedio de 80,5% durante el día y 87% en la noche; la PAR fue de 352,4 µmol de fotones m^{-2} s^{-1} en promedio y de 619,9 µmol de fotones m^{-2} s^{-1} para el punto diario de máxima radiación; el DPV de la zona fue de 0,6 kPa (Tabla 3-1).

Tabla 3-1. Promedio de las variables climáticas en las zonas de cultivo del municipio de Pasca: zona alta (2.498 msnm) de noviembre de 2014 a marzo de 2016 y zona baja (2.006 msnm) de abril de 2015 a agosto de 2016.

Variable climática		Zona Baja	Zona Alta
PAR en horas de máxima radiación (µmoles de fotones m^{-2} s^{-1}) (10:00)		619,9	680,07
PAR promedio (µmoles de fotones m^{-2} s^{-1})		352,37	405,75
Temperatura promedio (°C)	Diurna (6:00-18:00 h)	19,43	14,89
	Nocturna (18:01-5:59 h)	16,07	12,86
Humedad relativa (%)	Diurna (6:00-18:00 h)	80,54	90,24
	Nocturna (18:01-5:59 h)	87,34	90,29
Déficit de presión de vapor (kPa)		0,6	0,39

3.3.2 Longitud, diámetro y peso

Los frutos producidos en la zona alta presentaron un peso fresco de 109,4 g, longitud de 11,1 cm y diámetro de 4,4 cm, siendo de mayor tamaño que los frutos de la zona baja los cuales presentaron un peso seco de 94,9 g, longitud de 9,5 cm y diámetro de 4,1 cm (Fig. 3-1), sugiriendo que las condiciones climáticas diferenciales durante el crecimiento y desarrollo de los dos cultivos pudieron influir sobre el tamaño final del fruto.

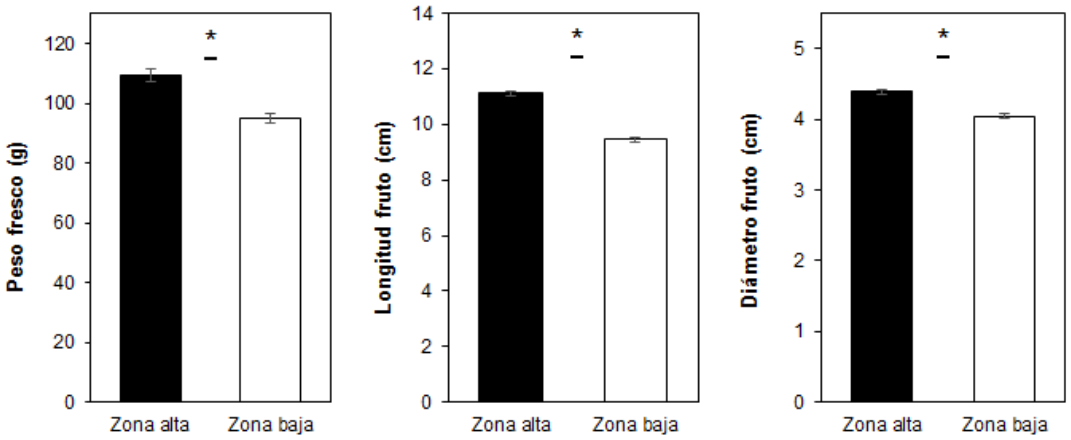


Figura 3-1. Peso fresco (**A**), longitud (**B**) y diámetro (**C**) de frutos de curuba producidos en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. Las barras verticales indican el error estándar (n=40). El * indica diferencias significativas según la prueba t-student ($P \leq 0,05$).

3.3.3 Color

Los frutos producidos en la zona de menor altitud presentan atributos del color con características más acentuadas que los frutos de la zona alta. Un fruto estándar de la zona alta tiene un tono de 116° y uno de la zona baja de 112°, correspondiente en ambos casos a un matiz intermedio entre el verde y el amarillo, en este caso cuanto mayor es el valor más se aproxima a un tono verde (Fig. 3-2 A). La luminosidad en frutos de la zona baja es de 44,8 y en la zona alta de 36,4; lo que permite deducir que es más oscuro el color de estos últimos (Fig. 3-2 B). La saturación en los frutos de la zona baja es de 21 mientras que en la zona alta es de 15, indicando que estos últimos presentan un color más opaco u apagado que los de la zona baja (Fig. 3-2 A).

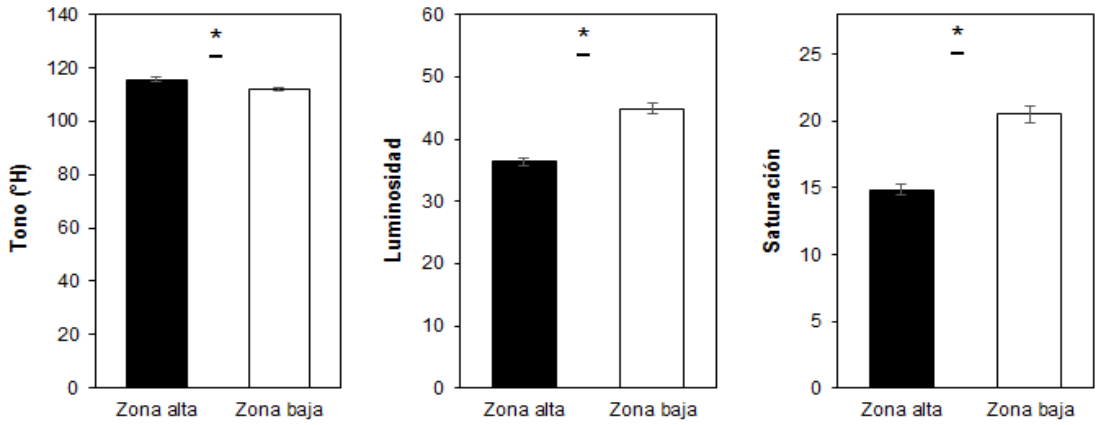


Figura 3-2. Atributos del color de frutos de curuba producidos en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca; tono (**A**), luminosidad (**B**) y saturación (**C**). Las barras verticales indican el error estándar (n=40). El * indica diferencias significativas según la prueba t-student ($P \leq 0,05$).

3.3.4 Firmeza, sólidos solubles totales y acidez total titulable

La firmeza de los frutos en el punto de madurez de cosecha no presenta diferencias significativas entre las dos zonas, siendo en promedio de 61-63 N que equivalen a 6,2-6,4 kg/f, respectivamente (Fig.3-3 A); mientras que en relación a los sólidos solubles se encontró que los frutos de la zona baja presentan en promedio 9,7°Brix y los de la zona alta 8,3°Brix (Fig. 3-3 B), estos últimos frutos también se caracterizaron por ser más ácidos al tener una ATT de 1,7% mientras que los frutos de la zona baja presentaron una ATT de 0,9% (Fig. -3- C).

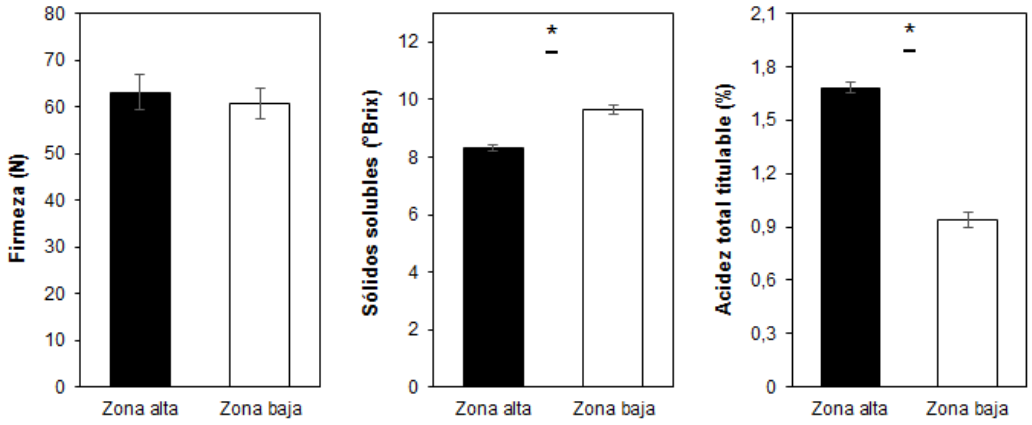


Figura 3-3. Firmeza (**A**), sólidos solubles totales (**B**) y acidez total titulable (**C**) de frutos de curuba producidos en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca. Las barras verticales indican el error estándar (n=40). El * indica diferencias significativas según la prueba t-student ($P \leq 0,05$).

3.3.5 Contenido de ácidos orgánicos

El ácido predominante en los frutos de curuba fue el ácido oxálico con niveles superiores a 8.000 mg/100 g, seguido de los ácidos cítrico, ascórbico y málico que resultó ser el de menor contenido en la pulpa. Los frutos de la zona alta presentaron mayor contenido de los ácidos ascórbico y cítrico (188,9 y 444,6 mg/100 g, respectivamente) que los frutos de la zona baja (37 y 119,7 mg/100 g, respectivamente) (Fig. 3-4 B y C); mientras que estos últimos presentaron mayor contenido de los ácidos málico y oxálico (37 y 17,365 mg/100 g, respectivamente), los contenidos de estos dos ácidos de la zona alta fueron 20 y 8,525 mg/100 g respectivamente (Fig. 3-3 A y D).

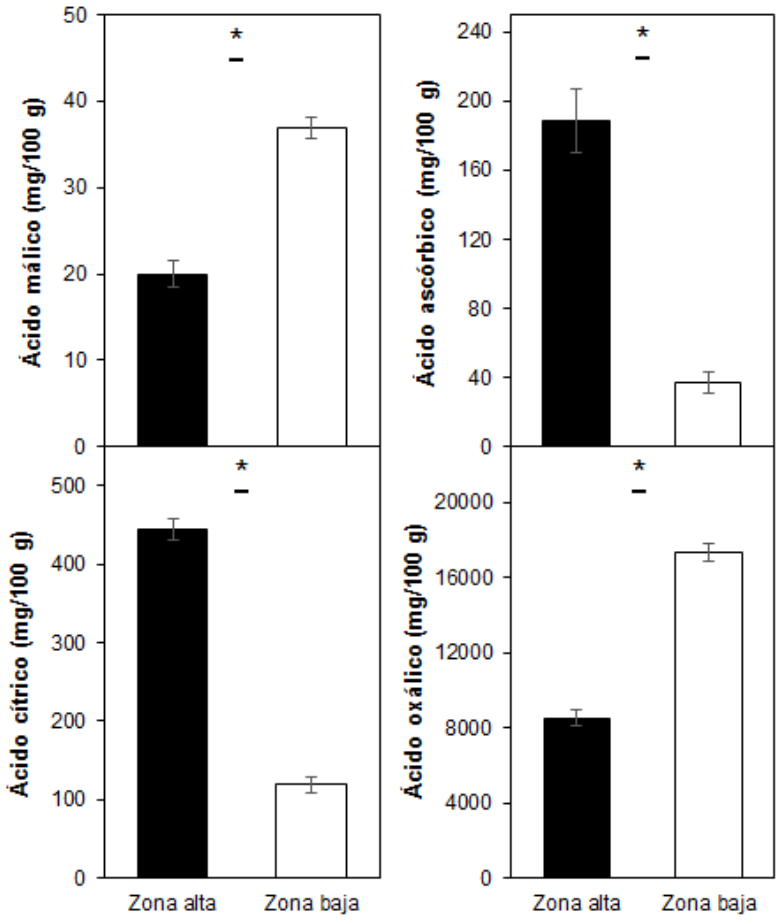


Figura 3-4. Contenido de ácidos orgánicos en frutos de curuba producidos en una zona alta (2.498 msnm) y una zona baja (2.006 msnm) del municipio de Pasca; A. málico (**A**), A. ascórbico (**B**) A. cítrico (**C**) y A. oxálico (**D**). Las barras verticales indican el error estándar (n=40). El * indica diferencias significativas según la prueba t-student ($P \leq 0,05$).

3.4 Discusión

La longitud, el diámetro y el peso de los frutos de curuba de las dos zonas se encuentran en el rango reportado por Vasco *et al*. (2008) y son superiores a lo reportado por Cañar y Caetano (2012) y por Aular *et al*. (2004), lo cual indica que las dos zonas agroecológicas donde se encontraban establecidos los cultivos permitieron un óptimo desarrollo de los frutos. Sin embargo, entre las dos zonas se observa una clara diferencia, los frutos producidos en la zona baja (mayor temperatura) son de menor tamaño y peso; en frutos de uva cv 'Tempranillo' también se ha encontrado que estos presentan un menor peso cuando los cultivos son sometidos a condiciones de alta temperatura (Martínez *et al*., 2015), lo cual puede deberse a que altas temperaturas nocturnas reducen la biomasa, el contenido de nitrógeno y el particionamiento de fotoasimilados, ocasionando a la vez un bajo rendimiento y calidad del producto (Bahuguna *et al*., 2015).

El mayor peso y tamaño de frutos de la zona alta, es un indicador de mejor calidad de estos, ya que en la norma técnica colombiana para curuba (NTC 1262) se establece como frutos de calidad primera aquellos que superen 11 cm de longitud, 4,5 cm de diámetro y 100 g de peso, características de los frutos de la zona alta; los frutos de calidad segunda se clasifican como aquellos con longitud entre 8 y 11 cm, diámetro entre 3,8 y 4,5 cm y peso entre 70 y 100 g, características que coinciden con un fruto promedio producido en la zona baja.

Mayor peso fresco y tamaño del fruto en la zona alta, son resultados similares a los reportados por Parra-Coronado *et al*. (2015), quienes indican que frutos de feijoa producidos en una zona de mayor altitud (2.580 msnm) y de mayor radiación en los andes colombianos, presentaron mayor peso fresco, longitud y diámetro que frutos producidos en una zona de menor altitud (1.800 msnm). Estos resultados posiblemente se deben a que la luminosidad es fundamental para la fotosíntesis y producción de fotoasimilados que soportan el desarrollo del fruto (Martínez-Vega *et al*., 2008), siendo la alta radiación un factor que, al fomentar la formación de carbohidratos, mejora la calidad cosechable y nutricional de estos frutos (Parra-Coronado y Miranda, 2016).

El tono de los frutos presentó diferencias significativas entre las dos zonas, sin embargo, esta diferencia no fue muy perceptible visualmente en el momento de cosecha. En la zona baja los frutos presentan un tono con menor ángulo (°hue), indicando que se acercan más al amarillo a diferencia de los frutos de la zona alta, los cuales tienen un tono verde más

acentuado; el color verde está asociado con el contenido de clorofilas, un menor contenido de clorofilas en frutos producidos en zonas de baja luminosidad, como lo es la zona baja en este estudio, puede presentarse debido a una menor síntesis de clorofilas, ya que esta es inducida por la luz (Kullaj, 2016), adicionalmente, la condición de alta temperatura de esta zona puede acelerar los procesos de maduración del fruto en los cuales hay degradación de clorofilas por acción de las clorofilasas.

La luminosidad (L*) se mide en un rango de 0 a 100, donde 100 equivale al blanco absoluto y 0 equivale al negro absoluto (Sui *et al*., 2016); el croma (C*) también se mide en un rango de 0 a 100, donde 0 indica un color apagado y 100 un color vivo o intenso. Esto indica que los frutos de curuba de la zona baja presentan un color más claro y más intenso al presentar mayores valores de L* y C*. En frutos de fresa se ha encontrado que el color del exocarpo aumenta su intensidad (mayor valor de croma) en condiciones de alta temperatura diurna y nocturna (Wang y Camp, 2000), resultado similar al de presente estudio, lo cual sugeriría que la condición de alta temperatura mejora la intensidad del color de estos frutales, aunque no es claro el mecanismo.

La firmeza de los frutos no presentó diferencias significativas entre las dos zonas, sin embargo, esta es inferior a la reportada por Boita *et al*. (2008) y superior a la reportada por Téllez *et al*. (2007) para frutos en punto de madurez de cosecha; estas diferencias pueden deberse a la falta de un criterio estándar sobre el punto de madurez de cosecha para frutos de curuba o a la diferente procedencia y manejo de los frutos en cada estudio.

El contenido de SST de los frutos de curuba en las dos zonas se encuentran en rangos cercanos a lo reportado por Botia *et al*. (2008), son mayores a lo reportado por Téllez *et al*. (2007), pero son inferiores a lo indicado en otros estudios (Cañar y Caetano, 2012; Vasco *et al*., 2008; Aular *et al*., 2004). Al comparar el contenido de SST de la curuba con otros frutos de pasifloras, se encuentra que los frutos de curuba presentan menor contenido de SST que frutos de granadilla (Espinosa *et al*., 2015; Aular *et al*., 2004), maracuyá (Gama *et al*., 2013) y gulupa (Flórez *et al*. 2012; Pinzón *et al*., 2007; Jiménez *et al*., 2011; Devi-Ramaiya *et al*., 2013).

Los frutos de curuba de la zona de mayor temperatura tuvieron mayor contenido de SST, un resultado similar se ha encontrado en frutos de uva var. ‘Semillon’, los cuales

presentaron altas tasas de maduración y acumulación de SST relacionadas con altas temperaturas durante etapas tardías de desarrollo del fruto (Greer y Weedon, 2012). Con aumentos de la temperatura los °Brix incrementan mientras que la ATT disminuye (Kullaj, 2016), debido posiblemente a una mayor hidrolisis del almidón en azucares, mejorando el sabor del fruto (Téllez *et al*., 2007).

Los de niveles de ATT registrados en los frutos del presente estudio son similares a los indicados por Botia *et al*. (2008) y Aular *et al*. (2004); sin embargo, son menores a los registrados para frutos de gulupa y maracuyá (Flórez *et al*. 2012; Pinzón *et al*., 2007; Jiménez *et al*., 2011; Devi-Ramaiya *et al*., 2013; Gama *et al*., 2013) y mayores a los registrados para frutos de granadilla (Espinosa *et al*., 2015; Aular *et al*., 2004), siendo esta última la pasiflora de importancia comercial con sabor más dulce.

Los frutos de la zona alta presentaron mayor ATT que los de la zona baja. Los ácidos orgánicos son sustratos de la respiración (Botia-Niño *et al*., 2008), la cual es menor en frutos de curuba en condiciones de baja temperatura (Téllez *et al*., 2007), una menor respiración e condiciones de baja temperatura podría ser la razón por la cual la ATT es mayor en los frutos de la zona alta, lo cual coincide con lo reportado para frutos de fresa que producidos en condiciones de baja temperatura presentaron mayor ATT en comparación con frutos producidos a una temperatura más alta (Wang y Camp, 2000). Adicionalmente, las condiciones de alta temperatura (zona baja) aceleran la maduración del fruto, en la cual hay conversión de ácidos orgánicos en azúcares mediante el proceso de gluconeogénesis, por tanto disminuye ATT aumentando el contenido de SST.

Los ácidos orgánicos son el segundo depósito energético más importante del fruto después de los carbohidratos (Osterloh *et al*., 1996). El contenido de ácidos orgánicos de frutos de curuba encontrado en esta investigación, presenta una gran diferencia con otros frutos de pasiflora de interés comercial, dado que en la curuba los ácidos predominantes son el oxálico y el cítrico, mientras que en granadilla y en gulupa el ácido de mayor contenido es el cítrico seguido del ácido málico. La escasez de estudios sobre la caracterización bioquímica de frutos de curuba ha llevado a pensar que al igual que en las demás pasifloras, en este fruto también predomina el ácido cítrico, por tal razón es posible que muchos estudios presenten estimaciones erróneas de la ATT. En concordancia con este resultado, N. Rodríguez (comunicación personal, 2016) también encontró la predominancia del ácido oxálico en frutos de curuba.

Kullaj (2015) indica que altas temperaturas inducen un incremento en la actividad de la enzima málica citoplasmática, responsable de la descarboxilación del ácido málico y el piruvato, por tanto, el contenido de ácido málico suele presentar bajos niveles bajo esta condición, sin embargo, esto no coincide que lo encontrado es este estudio, en el cual el mayor contenido de ácido málico justamente lo presentan los frutos de la zona baja.

El contenido de ácido ascórbico en frutos de la zona alta fue muy superior al reportado por Téllez *et al*. (2007) y por Vasco *et al*. (2008), mientras que los frutos de la zona baja presentaron un contenido de ácido ascórbico inferior al reportado por estos autores, tales diferencias pueden deberse a las condiciones de crecimiento y desarrollo propias de cada uno de los cultivos. El mayor contenido de ácido ascórbico que tienen los frutos de la zona alta es una característica más favorable para la comercialización del producto, dada la importancia nutricional de este compuesto (vitamina C) y también su actividad antioxidante. En las dos zonas, la curuba presentó mayor contenido de ácido ascórbico que frutos de maracuyá (Devi-Ramaiya *et al*., 2013), granadilla (Espinosa *et al*., 2015) y gulupa (Flórez *et al*. 2012).

En frutos de fresa producidos en condiciones de baja temperatura se encontró un mayor contenido de ácido cítrico y ácido ascórbico y menor contenido de ácido málico que frutos producidos en condiciones de mayor temperatura (Wang y Camp, 2000), lo cual coincide con los resultados de la presente investigación.

3.5 Conclusiones

Los frutos de curuba producidos en las dos zonas presentaron marcadas diferencias en sus propiedades fisicoquímicas, sugiriendo que las condiciones climáticas contrastantes tuvieron un efecto importante sobre la calidad de los frutos, siendo la temperatura el factor más influyente. Los frutos de la zona alta presentan mayor peso y contenido de ácido ascórbico, condiciones que le confieren una mejor calidad de producto según la NTC 1262 y mejor calidad nutricional.

4. Conclusiones y recomendaciones generales

4.1 Conclusiones

Las plantas de curuba mostraron respuesta fisiológica y fenotípica a las condiciones agroecológicas diferenciales de las dos zonas donde se encontraban establecidas. Tanto en la fase vegetativa como en la fase reproductiva las plantas mostraron parámetros derivados de la curva de respuesta fotosintética a la luz ($A_{Nmáx}$, PCL, R_D, PSL y φ), intercambio gaseoso, fluorescencia de la clorofila, potenciales hídricos y modelos de desarrollo que concuerdan con otras pasifloras de interés frutícola y consistentes con la fenología de las plantas. La mayoría de las variables fisiológicas evaluadas y el desarrollo fenológico presentaron diferencias significativas entre las dos zonas, indicando que las condiciones climáticas contrastantes efectivamente ejercen un efecto sobre la fisiología y la fenología de la planta, siendo el DPV el factor más determinante sobre la fisiología y la temperatura sobre la fenología. El comportamiento diario de los parámetros fisiológicos también responde a las fluctuaciones diarias de los factores climáticos.

En relación al comportamiento fisiológico a lo largo del ciclo de cultivo, es de resaltar la disminución de la A_N debida a la mayor edad de las hojas, interrumpida durante fases iniciales o intermedias del desarrollo del fruto dada la alta demanda de fotoasimilados y los bajos niveles de E y WUE_i. Altos niveles de g_s, C_i/C_a y WUE_e durante la floración estarían sugiriendo una alta demanda hídrica y de carbono de esta etapa. Como consecuencia del acelerado desarrollo fenológico presentado por las plantas en la zona de mayor temperatura media y menor PAR, los frutos producidos allí tuvieron un menor tamaño debido posiblemente a las menores tasas de fotosíntesis, el menor uso eficiente del agua y el menor tiempo de acumulación de fotoasimilados. Adicionalmente y en contraste, los

frutos de la zona alta presentan un mejor balance entre el contenido de sólidos solubles y acidez, también un mayor contenido de ácido ascórbico (vitamina C).

Las condiciones de baja temperatura, alta humedad relativa, mayor PAR y bajo déficit de presión de vapor que presenta la zona de mayor altitud, contribuyen a que las plantas allí presenten un mejor desempeño fisiológico que compensan los mayores tiempos de desarrollo para obtener frutos de mayor peso, tamaño y contenido de ácido ascórbico.

Posterior a esta investigación, es importante la continuación de estudios experimentales en diferentes materiales genéticos de curuba que profundicen en el efecto de altas temperaturas, diferentes niveles de radiación y suministro hídrico sobre la fisiología, el crecimiento y el desarrollo vegetal con el objetivo de generar estrategias puntuales de manejo agronómico que faciliten la adaptación de las plantas a las condiciones climáticas cambiantes y así aprovechar su potencial agrícola.

4.2 Recomendaciones

En futuras investigaciones de ecofisiología vegetal en el cultivo de curuba se recomienda evaluar el contenido de pigmentos (clorofilas y carotenoides) con el objetivo de tener un mejor entendimiento acerca de cómo se da la respuesta de las plantas a las condiciones ambientales. A la vez se sugiere tener tres o más zonas de evaluación y comparación, en la medida que sea posible, con el fin de poder establecer umbrales climáticos en relación a los principales procesos fisiológicos. También se recomienda realizar estudios de ecofisiología bajo condiciones controladas para comprender mejor el efecto individual de los factores climáticos sobre la fisiología de la planta y se considera indispensable la continuación de estudios que evalúen características físico-químicas del fruto durante su crecimiento y desarrollo con el fin de generar tablas de maduración del fruto y establecer un punto de madurez de cosecha estándar.

5. Bibliografía

Abreu, P. P., Souza, M. M., de Almeida, A. A. F., Santos, E. A., de Oliveira Freitas, J. C., & Figueiredo, A. L. (2014). Photosynthetic responses of ornamental passion flower hybrids to varying light intensities. *Acta Physiologiae Plantarum*, *36*(8), 1993-2004.

Agronet; (2016). Sistema de estadísticas agropecuarias – SEA. Obtenido de: http://www.agronet.gov.co/agronetweb1/estad%C3%ADsticas.aspx.

Ahmad, M. S., & Siddiqui, M. W. (2015). Factors Affecting Postharvest Quality of Fresh Fruits. In *Postharvest Quality Assurance of Fruits* (pp. 7-32). Springer International Publishing.

Allen, R. G., Pereira, L. S., Raes, D., & Smith, M. (1998). Crop evapotranspiration-Guidelines for computing crop water requirements-FAO Irrigation and drainage paper 56. *FAO, Rome*, *300*(9), D05109.

Angulo, R., & Fischer, G. (1999). Los frutales de clima frío en Colombia. *La curuba. Ventana al Campo Andino*, *2*(2), 24-28.

Aular, J., Antolínez, M., Roa, S., Rodríguez, Y., & Iade, P. (2004). Características del fruto de cuatro pasifloras de la zona andina venezolana. *Bioagro*, *16*(2), 137-142.

Azcón-Bieto, J., Pardo, A., Gómez-Casanovas, N., Irigoyen, J. J., & Sánchez-Díaz, M. (2004). Respuestas de la fotosíntesis y la respiración en un medio ambiente variable. *La ecofisiología vegetal: una ciencia de síntesis. Thomson Editores Spain*, 873-900.

Bahuguna, R. N., & Jagadish, K. S. (2015). Temperature regulation of plant phenological development. *Environmental and Experimental Botany*, *111*, 83-90.

Baker, N. R. (2008). Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, *59*, 89-113.

Berghuijs, H. N., Yin, X., Ho, Q. T., Driever, S. M., Retta, M. A., Nicolaï, B. M., & Struik, P. C. (2016). Mesophyll conductance and reaction-diffusion models for CO 2 transport in C 3 leaves; needs, opportunities and challenges. *Plant Science*, *252*, 62-75.

Bernal, J., & Díaz, C. A. (2005). *Tecnología para el cultivo de la Curuba*. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Antioquía (Colombia).

Bertamini, M., & Nedunchezhian, N. (2002). Leaf age effects on chlorophyll, Rubisco, photosynthetic electron transport activities and thylakoid membrane protein in field grown grapevine leaves. *Journal of Plant Physiology*, *159*(7), 799-803.

Bertamini, M., & Nedunchezhian, N. (2003). Photoinhibition of photosynthesis in mature and young leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Plant Science*, *164*(4), 635-644.

Bota, J., Tomás, M., Flexas, J., Medrano, H., & Escalona, J. M. (2016). Differences among grapevine cultivars in their stomatal behavior and water use efficiency under progressive water stress. *Agricultural Water Management*, *164*, 91-99.

Botía-Niño, Y. C., Almanza-Merchán, P., & Balaguera-López, H. E. (2008). Efecto de la temperatura sobre la maduración complementaria en curuba (*Passiflora mollissima* Bailey). *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica*, *11*(2), 187-196.

Cabezas, M., & Sánchez, C. (2008). Efecto de las deficiencias nutricionales en la distribución de la materia seca en plantas de vivero de curuba (*Passiflora mollissima* Bailey). *Agronomía Colombiana*, *26*(2), 197-204.

Campos, T. D. J., Dubón, A., Sánchez, J., Paulo Chaimsohn, F., Moreno Mena, J. M., Candanoza Córdoba, J. C., & Lutaladio, N. (2001). *La curuba: su cultivo* (No. IICA C186c). IICA, Bogotá (Colombia).

Campos, T., & Quintero, O. C. (2012). Curuba (*Passiflora tripartita* var. *mollisima*). *Manual para el cultivo de frutales en el trópico*. *Bogotá, Colombia*, 421-442.

Cañar, D. Y., & Caetano, C. M. (2012). Caracterización fisicoquímica preliminar como estrategia para promoción y conservación de tres frutales neotropicales. *Acta Agronómica*, *61*(5), 83.

Carvajal, V., Aristizábal, M., & Vallejo, A. (2012). Caracterización del crecimiento del fruto de la gulupa (*Passiflora edulis* f. edulis Sims). *Acta Agronómica*, *20*(1), 77-88.

Casierra-Posada, F., Peña-Olmos, J. E., & Tejedor, E. (2011). Growth of banana passionfruit seedlings (*Passiflora tripartita* var. *mollissima* (Kunth) LH Bailey) under saline stress. *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica*, *14*(1), 31-38.

Casierra-Posada, F., Peña-Olmos, J. E., & Vaughan, G. (2013). Photochemical efficiency of photosystem II and growth in banana passionfruit plants (*Passiflora tripartita* (Juss.) var. *mollissima* (Kunt) LH Bailey under salt stress. *Acta Agronómica*, *62*(1), 21-26.

Castro, H., & Gómez, M. (2010). Fertilidad de suelos y Fertilizantes. *Ciencia del Suelo. Principios básicos. Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo. Bogotá, Colombia*, 213-303.

Chaparro-Rojas, D. C., Maldonado, M. E., Franco-Londoño, M. C., & Urango-Marchena, L. A. (2014). Características nutricionales y antioxidantes de la fruta curuba larga (*Passiflora mollissima* Bailey). *Perspectivas en Nutrición Humana*, *16*(2), 203-212.

Chaves, M. M., Costa, J. M., Zarrouk, O., Pinheiro, C., Lopes, C. M., & Pereira, J. S. (2016). Controlling stomatal aperture in semi-arid regions—The dilemma of saving water or being cool?. *Plant Science*, *251*, 54-64.

Chmielewski, F. M. (2013). Phenology in agriculture and horticulture. In *Phenology: An Integrative Environmental Science* (pp. 539-561). Springer Netherlands.

Choné, X., Van Leeuwen, C., Dubourdieu, D., & Gaudillère, J. P. (2001). Stem water potential is a sensitive indicator of grapevine water status. *Annals of Botany*, *87*(4), 477-483.

Cleland, E. E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H. A., & Schwartz, M. D. (2007). Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution*, *22*(7), 357-365.

Cocozza, C., de Miguel, M., Pšidová, E., Ditmarová, L. U., Marino, S., Maiuro, L., ... & Tognetti, R. (2016). Variation in Ecophysiological Traits and Drought Tolerance of Beech (*Fagus sylvatica* L.) Seedlings from Different Populations. *Frontiers in Plant Science*, *7*.

Conde, N., Sinuco, D. C., & Osorio, C. (2014). Chemical studies on curuba (Passiflora mollissima (Kunth) LH Bailey) fruit flavor. *Food Chemistry*, *15*, 356-6.

Contreras-Calderón, J., Calderón-Jaimes, L., Guerra-Hernández, E., & García-Villanova, B. (2011). Antioxidant capacity, phenolic content and vitamin C in pulp, peel and seed from 24 exotic fruits from Colombia. *Food Research International*, *44*(7), 2047-2053.

Coppens, G., Barney, V., Jorgensen, P. M., & MacDougal, J. M. (2001). *Passiflora tarminiana*, a new cultivated species of Passiflora subgenus Tacsonia (Passifloraceae). *Novon*, *11*, 8-15.

Cordell, S., Goldstein, G., Meinzer, F. C., & Handley, L. L. (1999). Allocation of nitrogen and carbon in leaves of Metrosideros polymorpha regulates carboxylation capacity and δ13C along an altitudinal gradient. *Functional Ecology*, *13*(6), 811-818.

Costa, G. M., Gazola, A. C., Zucolotto, S. M., Castellanos, L., Ramos, F. A., Reginatto, F. H., & Schenkel, E. P. (2016). Chemical profiles of traditional preparations of four South American Passiflora species by chromatographic and capillary electrophoretic techniques. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 26(4), 451-458.

Craine, J. M., Wolkovich, E. M., & Towne, E. (2012). The roles of shifting and filtering in generating community-level flowering phenology. *Ecography*, *35*(11), 1033-1038.

Crous, C. J., Malan, F. S., & Wingfield, M. J. (2016). Securing African forests for future drier climates: applying ecophysiology in tree improvement. *Southern Forests: a Journal of Forest Science*, 1-14.

Cuevas, E., Baeza, P., & Lissarrague, J. R. (2006). Variation in stomatal behaviour and gas exchange between mid-morning and mid-afternoon of north–south oriented grapevines (*Vitis vinifera* L. cv. Tempranillo) at different levels of soil water availability. *Scientia Horticulturae*, *108*(2), 173-180.

Cutri, L., Nave, N., Ami, M. B., Chayut, N., Samach, A., & Dornelas, M. C. (2013). Evolutionary, genetic, environmental and hormonal-induced plasticity in the fate of organs arising from axillary meristems in Passiflora spp. *Mechanisms of Development*, *130*(1), 61-69.

Devi-Ramaiya, S., Bujang, J. S., Zakaria, M. H., King, W. S., Sahrir, S., & Arif, M. (2013). Sugars, ascorbic acid, total phenolic content and total antioxidant activity in passion fruit (*Passiflora*) cultivars. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, *93*(5), 1198-1205.

Dhawan, K., Dhawan, S., & Sharma, A. (2004). Passiflora: a review update. *Journal of Ethnopharmacology*, *94*(1), 1-23.

Ding, L., Wang, K. J., Jiang, G. M., Li, Y. G., Jiang, C. D., Liu, M. Z., ... & Peng, Y. (2006). Diurnal variation of gas exchange, chlorophyll fluorescence, and xanthophyll cycle components of maize hybrids released in different years. *Photosynthetica*, *44*(1), 26-31.

Doi, H., Takahashi, M. & Katano, I. (2010). Genetic diversity increases regional variation in phenological dates in response to climate change. *Global Change Biology*, *16*(1), 373-379.

Duursma, R. A., Barton, C. V., Lin, Y. S., Medlyn, B. E., Eamus, D., Tissue, D. T., ... & Mc Murtrie, R. E. (2014). The peaked response of transpiration rate to vapour pressure deficit in field conditions can be explained by the temperature optimum of photosynthesis. *Agricultural and Forest Meteorology*,*189*, 2-10.

Espinosa, D., Pérez, W., Hernández, M. S., Melgarejo, L. M., Miranda, D., Fischer, G. & Fernández-Trujillo, J.P. (2015). Caracterización fisicoquímica, fisiológica y bioquímica del fruto de granadilla (*Passiflora ligularis* Juss). *Granadilla (Passiflora ligularis Juss): caracterización ecofisiológica del cultivo*. Universidad Nacional de Colombia, *Bogotá, Colombia,* 91-118.

Esquerre-Ibañez, B. (2015). A new species of Passiflora supersection Tacsonia (Passifloraceae) from Amazonas, Northern Peru. *Phytotaxa*, *202*(4), 266-272.

Farquhar, G. D., & Sharkey, T. D. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, *33*(1), 317-345.

Farquhar, G. V., von Caemmerer, S. V., & Berry, J. A. (1980). A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C3 species. *Planta*,*149*(1), 78-90.

Fernández, M., Esperanza, G., Melgarejo, L. M., Rodríguez, C., & Alejandra, N. (2014). Algunos aspectos de la fotosíntesis y potenciales hídricos de la granadilla (*Passiflora*

ligularis Juss.) en estado reproductivo en el Huila, Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, *8*(2), 206-216.

Fischer, G. (2000). Efecto de las condiciones en precosecha sobre la calidad poscosecha de los frutos. *Revista Comalfi*, *27*(1-2), 39-50.

Fischer, G. (2005). Aspectos de la fisiología aplicada de los frutales promisorios en cultivo y poscosecha. *Revista Comalfi*, *32*(1), 22-34.

Fischer, G., & Orduz-Rodríguez, J. O. (2012). Ecofisiología en frutales. *Manual para el cultivo de frutales en el trópico*. *Bogotá, Colombia*, 54-72.

Fischer, G., Casierra-Posada, F., & Piedrahíta, W. (2009). Ecofisiología de las especies pasifloráceas cultivadas en Colombia. *Cultivo, poscosecha y comercialización de las pasifloráceas en Colombia: maracuyá, granadilla, gulupa y curuba. Sociedad Colombiana de Ciencias Hortícolas. Bogotá, Colombia*, 45-67.

Fischer, G., Ebert, G., & Lüdders, P. (2012). Production, seeds and carbohydrate contents of cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) fruits grown at two contrasting Colombian altitudes. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, *81*(1), 29-35.

Fischer, G., Ramírez, F., & Casierra-Posada, F. (2016). Ecophysiological aspects of fruit crops in the era of climate change. A review. *Agronomía Colombiana*, *34*(2), 190-199.

Fischer, R. A., & Turner, N. C. (1978). Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Annual Review of Plant Physiology*, *29*(1), 277-317.

Flexas, J., Galmés, J., Gallé, A., Gulías, J., Pou, A., Ribas-Carbo, M., & Medrano, H. (2010). Improving water use efficiency in grapevines: potential physiological targets for biotechnological improvement. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, *16*(s1), 106-121.

Flórez, L. M., & Melgarejo, L. M. (2012). Caracterización fisicoquímica, fisiológica y bioquímica del fruto de gulupa (P*assiflora edulis* sims) como indicadores para el punto

óptimo de cosecha. *Ecofisiología del cultivo de la gulupa (Passiflora edulis* Sims*). Bogotá, Colombia, 53-80.*

Flórez, L. M., Pérez-Martínez, L. V., & Melgarejo, L. M. (2012). Manual calendario fenológico y fisiología del crecimiento y desarrollo del fruto de gulupa (*Passiflora edulis* Sims) de tres localidades del departamento de Cundinamarca. *Ecofisiología del cultivo de la gulupa (Passiflora edulis Sims). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia, 33-52.*

Franco, G., Cartagena, J. R., & Correa, G. (2014). Analysis of purple passion fruit (*Passiflora edulis* Sims) growth under ecological conditions of the Colombian lower montane rain forest. *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica, 17(2),* 391-400.

Franks, P. J., & Britton-Harper, Z. J. (2016). No evidence of general CO_2 insensitivity in ferns: one stomatal control mechanism for all land plants?. *New Phytologist*, 211(3), 819-827.

Freitas de, A. R., Lopes, J. C., Alexandre, R. S., Venancio, L. P., & Zanotti, R. F. (2015). Emergência e crescimento de mudas de maracujá doce em função de lodo de esgoto e luz/Emergency and seedling growth of sweet passion fruit according to sewage sludge and light. *Comunicata Scientiae*, *6*(2), 234.

Gallé, A., Lautner, S., Flexas, J., & Fromm, J. (2015). Environmental stimuli and physiological responses: the current view on electrical signalling. *Environmental and Experimental Botany*, *114*, 15-21.

Gama, V. N., Cunha, J. T., de Melo Lima, I., Bacarin, M. A., & Silva, D. M. (2013). Photosynthetic characteristics and quality of five passion fruit varieties under field conditions. *Acta Physiologiae Plantarum*, *35*(3), 941-948.

Gomes, M. T. G., da Luz, A. C., dos Santos, M. R., Batitucci, M. D. C. P., Silva, D. M., & Falqueto, A. R. (2012). Drought tolerance of passion fruit plants assessed by the OJIP chlorophyll a fluorescence transient. *Scientia Horticulturae*, *142*, 49-56.

Gómez, K., Ávila, E., & Escalona, A. (1999). Curva de crecimiento, composición interna y efecto de dos temperaturas de almacenamiento sobre la pérdida de peso de frutos de

parchita 'Maracuya' (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa* Degener). *Revista de la Facultad de Agronomía. (Maracay)*, *25*, 125-137.

González, D. V., Hernández, M. S., Herrera, A., Barrera, J. A., Martínez, O., & Páez, D. (2001). Desarrollo del fruto e índices de cosecha de la carambola (*Averrhoa carambola* L.) producida en el piedemonte amazónico colombiano. *Agronomía Colombiana*, *18*(1-3), 53-62.

Greer, D. H., & Weedon, M. M. (2012a). Modelling photosynthetic responses to temperature of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Semillon) leaves on vines grown in a hot climate. *Plant, Cell & Environment*, *35*(6), 1050-1064.

Greer, D. H., & Weedon, M. M. (2012b). Interactions between light and growing season temperatures on, growth and development and gas exchange of Semillon (*Vitis vinifera* L.) vines grown in an irrigated vineyard. *Plant Physiology and Biochemistry*, *54*, 59-69.

Heinen, M. (1999). Analytical growth equations and their Genstat 5 equivalents. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, *47*, 67-89.

Hernández, M. S., & Fischer, G. (2009). Cosecha y poscosecha en las frutas pasifloráceas. *Cultivo, poscosecha y comercialización de las pasifloráceas en Colombia: maracuyá, granadilla, gulupa y curuba. Sociedad Colombiana de Ciencias Hortícolas, Bogota*, 267-281.

Hernández, M. S., Barrera, J., & Melgarejo, L. M. (2010). Fisiología poscosecha. *Experimentos en fisiología vegetal*. Universidad Nacional de Colombia, *Bogotá, Colombia, 167-187.*

Hernández, M. S., Martínez, O., & Fernández-Trujillo, J. P. (2007). Behavior of arazá (*Eugenia stipitata* Mc Vaugh) fruit quality traits during growth, development and ripening. *Scientia Horticulturae*, *111*(3), 220-227.

Hunter, J. J., & Visser, J. H. (1988). Distribution of 14C-photosynthetate in the shoot of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon. II. The effect of partial defoliation. *South African Journal of Enology and Viticulture*, *9*(1), 10-15.

IPCC (2014). *Climate change 2014: synthesis Report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. *Geneva, Switzerland, p. 151.*

Jiménez, A. M., Sierra, C. A., Rodríguez-Pulido, F. J., González-Miret, M. L., Heredia, F. J., & Osorio, C. (2011). Physicochemical characterisation of gulupa (*Passiflora edulis* Sims. fo edulis) fruit from Colombia during the ripening. *Food Research International*, *44*(7), 1912-1918.

Jones, H. G. (2013). *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge university press.

Kalaji, H. M., Jajoo, A., Oukarroum, A., Brestic, M., Zivcak, M., Samborska, I. A., ... & Ladle, R. J. (2016). Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. *Acta Physiologiae Plantarum*, *38*(4), 1-11.

Kullaj, E. (2016). New Insights on Postharvest Ecophysiology of Fresh Horticultural Crops. *Eco-Friendly Technology for Postharvest Produce Quality*, 1.

Lambers, H., Chapin III, F. S., & Pons, T. L. (2008). Photosynthesis. In *Plant physiological Ecology* (pp. 11-99). Springer New York.

Larcher, W. (2003). *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer Science & Business Media.

Lebon, G., Brun, O., Magné, C., & Clément, C. (2005). Photosynthesis of the grapevine (*Vitis vinifera*) inflorescence. *Tree Physiology*, *25*(5), 633-639.

Lebon, G., Wojnarowiez, G., Holzapfel, B., Fontaine, F., Vaillant-Gaveau, N., & Clément, C. (2008). Sugars and flowering in the grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Journal of Experimental Botany*, *59*(10), 2565-2578.

Lederman, I. E., & Gazit, S. (1993). Growth, development and maturation of the purple (*Passiflora edulis*, Sims.) the whole fruit. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, *28*, 1195-1195.

Leibar, U., Aizpurua, A., Unamunzaga, O., Pascual, I., & Morales, F. (2015). How will climate change influence grapevine cv. Tempranillo photosynthesis under different soil textures?. *Photosynthesis Research*, *124*(2), 199-215.

Leterme, P., Buldgen, A., Estrada, F., & Londoño, A. M. (2006). Mineral content of tropical fruits and unconventional foods of the Andes and the rain forest of Colombia. *Food Chemistry*, *95*(4), 644-652.

Li, T., Ding, Y., Hu, Y., Sun, L., Jiang, C., & Liu, Y. (2015). Diurnal changes in photosynthesis in *Sclerocarya birrea* from South Africa and Israel after introduction and acclimatization in Wenshan, Yunnan Province, China. *South African Journal of Botany*,*100*, 101-107.

Li, T., Liu, L. N., Jiang, C. D., Liu, Y. J., & Shi, L. (2014). Effects of mutual shading on the regulation of photosynthesis in field-grown sorghum. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, *137*, 31-38.

Lieth, H. (Ed.). (2013). *Phenology and seasonality modeling* (Vol. 8). Springer Science & Business Media.

Lizarazo, M. Á., Hernández, C. A., Fischer, G., & Gómez, M. I. (2013). Response of the banana passion fruit (*Passiflora tripartita* var. *mollissima*) to different levels of nitrogen, potassium and magnesium. *Agronomía Colombiana*, *31*(2), 184-194.

Lobo, M. (2006). Recursos genéticos y mejoramiento de frutales andinos: una visión conceptual. *Corpoica. Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, *7*(2), 40-54.

López-Juez, E. & Devlin, P. (2008). Light and the Control of Plant Growth. *Plant Growth Signaling*. *Volume 10: Plant Cell Monographs,* 223-242.

Mabundza, R. M., Wahome, P., & Masarirambi, M. (2010). Effects of different pre-germination treatment methods on the germination of passion (*Passiflora edulis*) seeds. *J. Agric. Soc. Sci*, *6*(*3)*, 57-60.

Macfarlane, C., White, D. A., & Adams, M. A. (2004). The apparent feed-forward response to vapour pressure deficit of stomata in droughted, field-grown *Eucalyptus globulus* Labill. *Plant, Cell & Environment*, *27*(10), 1268-1280.

Martínez-Lüscher, J., Morales, F., Sánchez-Díaz, M., Delrot, S., Aguirreolea, J., Gomès, E., & Pascual, I. (2015). Climate change conditions (elevated CO_2 and temperature) and UV-B radiation affect grapevine (*Vitis vinifera* cv. Tempranillo) leaf carbon assimilation, altering fruit ripening rates. *Plant Science*, *236*, 168-176.

Martínez-Vega, R. R., Fischer, G., Herrera, A., Chaves, B., & Quintero, O. C. (2008). Características físico-químicas de frutos de feijoa influenciadas por la posición en el canopi. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas,* 2(1), 21-32.

Martorell, S., Diaz-Espejo, A., Tomas, M., Pou, A., El Aou-ouad, H., Escalona, J. M., ... & Medrano, H. (2015). Differences in water-use-efficiency between two *Vitis vinifera* cultivars (Grenache and Tempranillo) explained by the combined response of stomata to hydraulic and chemical signals during water stress. *Agricultural Water Management*, *156*, 1-9.

Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, *51*(345), 659-668.

Medrano, H., Escalona, J. M., Cifre, J., Bota, J., & Flexas, J. (2003). A ten-year study on the physiology of two Spanish grapevine cultivars under field conditions: effects of water availability from leaf photosynthesis to grape yield and quality. *Functional Plant Biology*, *30*(6), 607-619.

Medrano, H., Pou, A., Tomás, M., Martorell, S., Gulias, J., Flexas, J., & Escalona, J. M. (2012). Average daily light interception determines leaf water use efficiency among different canopy locations in grapevine. *Agricultural Water Management*, *114*, 4-10.

Melo, A. S., da Silva, J. M., Fernandes, P. D., Dutra, A. F., Brito, M. E. B., & da Silva, F. G. (2013). Gas exchange and fruit yield of yellow passionfruit genotypes irrigated with different rates of ETo replacement. *Bioscience Journal*, *30*(3). 293-302.

Menzel, A. (2002). Phenology: its importance to the global change community. *Climatic Change*, *54*(4), 379-385.

Menzel, A., Sparks, T. H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., ... & Chmielewski, F. M. (2006). European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, *12*(10), 1969-1976.

Menzel, C. M., & Simpson, D. R. (1994), Passion fruit. *Handbook of environmental physiology of fruit crops: sub-tropical and tropical crops. Boca Raton, USA.*

Menzel, C. M., Simpson, D. R., & Winks, C. W. (1987). Effect of temperature on growth, flowering and nutrient uptake of three passionfruit cultivars under low irradiance. *Scientia Horticulturae*, *31*(3), 259-268.

Miller-Rushing, A. J., Katsuki, T., Primack, R. B., Ishii, Y., Lee, S. D., & Higuchi, H. (2007). Impact of global warming on a group of related species and their hybrids: cherry tree (Rosaceae) flowering at Mt. Takao, Japan. *American Journal of Botany*, *94*(9), 1470-1478.

Monteith, J. L. (1995). A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant, Cell & Environment*,*18*(4), 357-364.

Moutinho-Pereira, J., Magalhães, N., Gonçalves, B., Bacelar, E., Brito, M., & Correia, C. (2007). Gas exchange and water relations of three *Vitis vinifera* L. cultivars growing under Mediterranean climate. *Photosynthetica*, *45*(2), 202-207.

Müller, C. (2014). Impacts of Climate Change on Food Availability: Agriculture. In *Global Environmental Change* (pp. 681-688). Springer Netherlands.

Murchie, E. H., & Lawson, T. (2013). Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany*, *64(13)*, 3983-3998.

National Research Council Staff. (1988). *Lost crops of the Incas: little-known plants of the Andes with promise for worldwide cultivation*. National Academies Press.

Nave, N., Katz, E., Chayut, N., Gazit, S., & Samach, A. (2010). Flower development in the passion fruit Passiflora edulis requires a photoperiod-induced systemic graft-transmissible signal. *Plant, Cell & Environment*, *33*(12), 2065-2083.

Osterloh, A., Ebert, G., Held, W. H., Schulz, H., & Urban, E. (1996). *Lagerung von Obst und Südfrüchten*. Ulmer Verlag, Stuttgart, Alemania.

Paine, C. E., Marthews, T. R., Vogt, D. R., Purves, D., Rees, M., Hector, A., & Turnbull, L. A. (2012). How to fit nonlinear plant growth models and calculate growth rates: an update for ecologists. *Methods in Ecology and Evolution*, *3*(2), 245-256.

Parent, B., & Tardieu, F. (2014). Can current crop models be used in the phenotyping era for predicting the genetic variability of yield of plants subjected to drought or high temperature?. *Journal of Experimental Botany*, *65*(21), 6179-6189.

Parra-Coronado, A., Fischer, G., & Camacho-Tamayo, J. H. (2015). Development and quality of pineapple guava fruit in two locations with different altitudes in Cundinamarca, Colombia. *Bragantia*, *74*(3), 359-366.

Parra-Coronado, & Miranda, D. (2016). La calidad poscosecha de los frutos en respuesta a los factores climáticos en el cultivo. Agronomía Colombiana, Suplemento 1, 1362-1365.

Peet, M. M. (1992). Fruit cracking in tomato. *HortTechnology*, *2*(2), 216-223.

Pérez-Martínez, L. V., & Melgarejo, L. M. (2012). Caracterización ecofisiológica de la gulupa (*Passiflora edulis* Sims) bajo tres condiciones ambientales en el departamento de Cundinamarca. *Ecofisiología del cultivo de la gulupa (Passiflora edulis* Sims*). Bogotá, Colombia, 11-32.*

Pérez-Martínez, L. V., & Melgarejo, L. M. (2015). Photosynthetic performance and leaf water potential of gulupa (*Passiflora edulis* Sims, Passifloraceae) in the reproductive phase in three locations in the Colombian Andes. *Acta Biológica Colombiana*, *20*(1), 183-194.

Pinzón, M., Fischer, G., & Corredor, G. (2007). Determinación de los estados de madurez del fruto de la gulupa (*Passiflora edulis* Sims.). *Agronomía Colombiana*, *25*(1), 83-95.

Pires, M. V., Almeida, A. A., Figueiredo, A. L., Gomes, F. P., & Souza, M. M. (2011). Photosynthetic characteristics of ornamental passion flowers grown under different light intensities. *Photosynthetica*, *49*(4), 593-602.

Pödör, Z., Manninger, M., & Jereb, L. (2014). Application of sigmoid models for growth investigations of forest trees. In *Advanced Computational Methods for Knowledge Engineering* (pp. 353-364). Springer International Publishing.

Poni, S., Intrieri, C., & Silvestroni, O. (1994). Interactions of leaf age, fruiting, and exogenous cytokinins in Sangiovese grapevines under non-irrigated conditions. I. Gas exchange. *American Journal of Enology and Viticulture*, *45*(1), 71-78.

Primot, S., Rioux, V., dEeckenbrugge, G. C., Garcin, F., & Ocampo, J. A. (2005). Variación morfológica de tres especies de curubas (*Passiflora tripartita* var. *mollissima*, *Passiflora tarminiana* y *Passiflora mixta*) y sus híbridos en el Valle del Cauca. *Revista Brasileira de Fruticultura, 27(3)*, 467-471.

Quintero, O. 2009. Manejo integrado del cultivo de curuba (*Passiflora tripartita* var. *mollissima*). Ecofisiología de las especies pasifloráceas cultivadas en Colombia. *Cultivo, poscosecha y comercialización de las pasifloráceas en Colombia: maracuyá, granadilla, gulupa y curuba. Sociedad Colombiana de Ciencias Hortícolas. Bogotá, Colombia*, 191-209.

Raquel, C. D. S. M., Montalto, F. A., & Palmer, M. I. (2016). Potential climate change impacts on green infrastructure vegetation. *Urban Forestry & Urban Greening*, *20*, 128-139.

Restrepo-Díaz, H., Melgar, J. C., & Lombardini, L. (2010). Ecophysiology of horticultural crops: an overview. *Agronomía Colombiana*, *28*(1), 71-79.

Reyer, C. P., Leuzinger, S., Rammig, A., Wolf, A., Bartholomeus, R. P., Bonfante, A., & Klein, T. (2013). A plant's perspective of extremes: terrestrial plant responses to changing climatic variability. *Global Change Biology*, *19*(1), 75-89.

Rodríguez, W., & Leihner, D. (2006). Análisis del crecimiento vegetal. *Fisiología de la producción de cultivos tropicales. San José, Editorial Universidad de Costa Rica*.

Rodríguez-Amaya, D. B. (2003). Passion fruits. *Encyclopedia of Food Sciences and Nutrition. Oxford, USA.*

Rodríguez-Castillo, N., & Melgarejo, L. M. (2015). Caracterización ecofisiológica de la granadilla (*Passiflora ligularis* Juss) bajo dos condiciones ambientales en el departamento del Huila. *Granadilla (Passiflora ligularis Juss.): caracterización ecofisiológica del cultivo*. *Bogotá, Colombia,* 17-52.

Rodríguez-León, K., Rodríguez, A., Melgarejo, L. M., Miranda, D., Fischer., G. & Martínez, O. (2015). Caracterización fenológica de granadilla (*Passiflora ligularis* Juss) crecida a tres altitudes en el departamento del Huila. *Granadilla (Passiflora ligularis Juss): caracterización ecofisiológica del cultivo*. *Bogotá, Colombia,* 53-90.

Rojano, B. A., Zapata Acosta, K., & Cortes Correa, F. B. (2012). Capacidad atrapadora de radicales libres de *Passiflora mollissima* (Kunth) LH Bailey (curuba). *Revista Cubana de Plantas Medicinales*, *17*(4), 408-419.

Rojas-Lara, P. C., Pérez-Grajales, M., Colinas-León, M. T. B., Sahagún-Castellanos, J., & Avitia-García, E. (2008). Modelos matemáticos para estimar el crecimiento del fruto de chile manzano (*Capsicum pubescens* R y P). *Revista Chapingo. Serie Horticultura*, *14*(3), 289-294.

Romero, J., Torrente, A., Obregón, N., & Torres, A. (2013). Acople de un modelo de conductancia estomática, fotosíntesis y transpiración para el cultivo de maracuyá (*Passiflora edulis* Sims). *Acta Agronómica*, *62*(1), 42-51.

Rudnicki, M., Silveira, M. M., Pereira, T. V., Oliveira, M. R., Reginatto, F. H., Dal-Pizzol, F., & Moreira, J. C. F. (2007). Protective effects of *Passiflora alata* extract pretreatment on carbon tetrachloride induced oxidative damage in rats. *Food and Chemical Toxicology*, *45*(4), 656-661.

Salazar-Parra, C., Aguirreolea, J., Sánchez-Díaz, M., Irigoyen, J. J., & Morales, F. (2012). Photosynthetic response of Tempranillo grapevine to climate change scenarios. *Annals of Applied Biology*, *161*(3), 277-292.

Sánchez, N. Y., Sepúlveda, J. U., & Rojano, B. A. (2013). Desarrollo de una bebida láctea con extractos de curuba (*Passiflora mollissima* Bailey) como antioxidante natural. *Biotecnología en el Sector Agropecuario y Agroindustrial*, *11*(1).

Santos, C. H., Neto, A. J. C., Junghans, T. G., de Jesus, O. N., & Girardi, E. A. (2016). Estádio de maturação de frutos e ácido giberélico na emergência e crescimento de *Passiflora* spp. *Revista Ciência Agronômica*, *47*(3), 481.

Sawicki, M., Jacquens, L., Baillieul, F., Clément, C., Vaillant-Gaveau, N., & Jacquard, C. (2015). Distinct regulation in inflorescence carbohydrate metabolism according to grapevine cultivars during floral development. *Physiologia Plantarum*, *154*(3), 447-467.

Schotsmans, W. C., & Fischer, G. (2011). Passion fruit (*Passiflora edulis* Sim.). *Postharvest biology and technology of tropical and subtropical fruits. Volume 4: mangosteen to white sapote*, 125-142.

Schultz, H. R. (2003). Extension of a Farquhar model for limitations of leaf photosynthesis induced by light environment, phenology and leaf age in grapevines (*Vitis vinifera* L. cvv. White Riesling and Zinfandel). *Functional Plant Biology*, *30*(6), 673-687.

Schultz, H. R., & Stoll, M. (2010). Some critical issues in environmental physiology of grapevines: future challenges and current limitations. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, *16*(s1), 4-24.

Seber, G.A.F. & Wild, C. J. (1989). Nonlinear regression. *Wiley, New York.*

Segura, S. D., Coppens, G., Ocampo, C. H., & Ollitrault, P. (2005). Isozyme variation in Passiflora subgenus Tacsonia: geographic and interspecific differentiation among the three most common species. *Genetic Resources and Crop Evolution*, *52*(4), 455-463.

Sherman, W.B. & Beckman, T.G. (2003). Climate adaptions in fruit crops. *Acta Horticulturae*, *622(43)*, 411-428.

Shiomi, S., Wamocho, L. S., & Agong, S. G. (1996). Ripening characteristics of purple passion fruit on and off the vine. *Postharvest Biology and Technology*, *7*(1), 161-170.

Simirgiotis, M. J., Schmeda-Hirschmann, G., Bórquez, J., & Kennelly, E. J. (2013). The *Passiflora tripartita* (Banana Passion) Fruit: A Source of bioactive flavonoid C-glycosides

isolated by HSCCC and characterized by HPLC–DAD–ESI/MS/MS. *Molecules*, *18*(2), 1672-1692.

Solarte, M., Pérez, L., & Melgarejo, L. M. (2010). Ecofisiología vegetal. *Experimentos en fisiología vegetal*. *Bogotá, Colombia, 137-166.*

Stöckle, C. O., Marsal, J., & Villar, J. M. (2009). Impact of climate change on irrigated tree fruit production. In *VI International Symposium on Irrigation of Horticultural Crops 889* (pp. 41-52).

Sui, X., Bary, S., & Zhou, W. (2016). Changes in the color, chemical stability and antioxidant capacity of thermally treated anthocyanin aqueous solution over storage. *Food Chemistry*, *192*, 516-524.

Taiz, L., & Zeiger, E. (2002). Plant Physiology. 3rd. *Ed. Pub. Sinauer*.

Téllez, C. P., Fischer, G., & Quintero, O. C. (2011). Comportamiento fisiológico y fisicoquímico de frutos de curuba (*Passiflora mollissima* Bailey) encerados y almacenados a dos temperaturas. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, *1*(1), 67-80.

Tomás, M., Medrano, H., Escalona, J. M., Martorell, S., Pou, A., Ribas-Carbó, M., & Flexas, J. (2014). Variability of water use efficiency in grapevines. *Environmental and Experimental Botany*, *103*, 148-157.

Turnbull, M. H., Murthy, R., & Griffin, K. L. (2002). The relative impacts of daytime and night-time warming on photosynthetic capacity in *Populus deltoides*. *Plant, Cell & Environment*, *25*(12), 1729-1737.

Turner, D. W., Menzel, C. M., & Simpson, D. R. (1996). Short term drying of half the root system reduces growth but not water status or photosynthesis in leaves of passionfruit (*Passiflora* sp.). *Scientia Horticulturae*, *65*(1), 25-36.

Vasco, C., Ruales, J., & Kamal-Eldin, A. (2008). Total phenolic compounds and antioxidant capacities of major fruits from Ecuador. *Food Chemistry*, *111*(4), 816-823.

Wang, C., Cao, R., Chen, J., Rao, Y., & Tang, Y. (2015). Temperature sensitivity of spring vegetation phenology correlates to within-spring warming speed over the Northern Hemisphere. *Ecological Indicators*, *50*, 62-68.

Wang, H., Ge, Q., Rutishauser, T., Dai, Y., & Dai, J. (2015). Parameterization of temperature sensitivity of spring phenology and its application in explaining diverse phenological responses to temperature change. *Scientific reports*, *5*.

Wang, S. Y., & Camp, M. J. (2000). Temperatures after bloom affect plant growth and fruit quality of strawberry. *Scientia Horticulturae*, *85*(3), 183-199.

Westwood, M.N. (1993). Temperate-zone pomology: physiology and culture. 3rd. *Ed. Timber Press*, Portland, OR.

Winsor, C. P. (1932). The Gompertz curve as a growth curve. *Proceedings of the national academy of sciences*, *18*(1), 1-8.

Yockteng, R., Coppens, G., & Souza-Chies, T. (2011). *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources: Tropical and Subtropical Fruits*. Springer Science & Business Media, 129-171.

Yu, D. J., Kim, S. J., & Lee, H. J. (2009). Stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis in field-grown grapevine cultivars. *Biologia Plantarum*, *53*(1), 133-137.

Zaka, S., Ahmed, L. Q., Escobar-Gutiérrez, A. J., Gastal, F., Julier, B., & Louarn, G. (2017). How variable are non-linear developmental responses to temperature in two perennial forage species?. *Agricultural and Forest Meteorology*, *232*, 433-442.

Zhang, S., Ma, K., & Chen, L. (2003). Response of photosynthetic plasticity of *Paeonia suffruticosa* to changed light environments. *Environmental and Experimental Botany*, *49*(2), 121-133.

Zhang, X. H., Lang, D. Y., Zhang, E. H., Bai, C. C., & Wang, H. Z. (2013). Diurnal changes in photosynthesis and antioxidants of *Angelica sinensis* as influenced by cropping systems. *Photosynthetica*, *51*(2), 252-258.

6. Anexos

Anexo A1. Análisis de suelo finca El refugio, vereda Santa Teresita, Pasca (zona alta)

REPORTE DE ANÁLISIS DE SUELO No. 1484-2014

Página 1 de 1

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
SEDE BOGOTÁ

LABORATORIO DE SUELOS FACULTAD DE AGRONOMÍA
B-FAGL002FT-10.002.007

Remitente:	Luz Marina Melgarejo	**Finca:**	Pasca	**Lote:**	*
E-mail:	lmmelagerjom@unal.edu.co	**Propietario:**		**Recibido:**	
Dirección:	UNAL	**Municipio:**		**Reportado:**	25.11.14
Teléfono:	11334	**Dpto:**		**Recibo No.:**	ATI No. 60
Ciudad:	Bogotá	**Cultivo:**	Frutales		

RESULTADOS

pH	CE	CO	N	Ca	K	Mg	Na	AI	CICE	CIC
	dS/m	%		meq / 100g						
4,7	ns	9,57	0,82	2,10	0,51	0,48	0,10	1,34	4,53	ns

ns: no solicitado

P	S	Cu	Fe	Mn	Zn	B	Ar	L	A	Textura
mg / kg							%			
33,9	11,0	1,19	103	1,53	2,05	<0,12	3	18	79	AF

Los resultados corresponden únicamente a las muestras suministradas por el usuario y analizadas en el laboratorio

PARÁMETRO	MÉTODOS DE ANÁLISIS	VALORACIÓN
pH	Suspensión suelo:agua (relación peso:volúmen 1:1)	Potenciométrica
CE: Conductividad eléctrica	Extracto de la pasta de saturación	Conductimétrica
CO: Carbono orgánico oxidable	Walkley-Black	Colorimétrica
N: Nitrógeno total	Estimado a partir del CO (factor empleado 0,0862)	
Ca, K, Mg, Na: Bases intercambiables	Extracción con NH_4 -Acetato 1M pH 7	Absorción Atómica
CIC: Capacidad de intercambio catiónico	Desplazamiento del NH_4 intercambiado con NaCl	Volumétrica
CICE: CIC Efectiva	Estimado por suma de bases y acidez intercambiables	
AI: Acidez intercambiable	Extracción con KCl 1M	Volumétrica
P: Fósforo disponible	Bray II	Colorimétrica
S: Azufre disponible	Extracción con fosfato monocálcico	Turbidimétrica
Cu, Fe, Mn, Zn: Microelementos	Extracción con DTPA	Absorción Atómica
B: Boro	Extracción con fosfato monocálcico	Colorimétrica
Arcilla (**Ar**), limo (**L**), arena (**A**)	Bouyoucos, dispersión con Na-Hexametafosfato	Densimétrica
Textura	Triángulo de clasificación textural USDA	

NIVELES GENERALES DE REFERENCIA

Elemento	Clima	Alto	Medio	Bajo
N	Frío	>0.50	0.25-0.50	<0.25
	Medio	>0.25	0.15-0.25	<0.15
	Cálido	>0.20	0.10-0.20	<0.10

Elemento	Alto	Medio	Bajo
P	>40	20-40	<20
K	>0.35	0.15-0.35	<0.15
Ca	>6	3,0-6,0	<3
Mg	>2.5	1.5-2.5	<1.5

Químico: Coordinadora:

RECUERDE: El plan de fertilización es más eficiente si Ud consulta con el profesional de Asistencia Técnica de su localidad

Laboratorio de Aguas y Suelos. Facultad de Agronomía. Edificio 500 Cuarto Piso
Conmutador 316 5000 Extensiones 19088 ó 19049; Telefax 316 5498
Correo electrónico: mchenaoto@unal.edu.co
Bogotá, Colombia

Anexo A2. Análisis de suelo finca Bellavista, vereda San Pablo, Pasca (zona baja)

UNIVERSIDAD ECCI

REPORTE DE RESULTADOS Nº. 12

Bogotá D.C., Julio 16 de 2015

Orden Nº 011
Datos del Cliente
Luz Marina Melgarejo
Universidad Nacional de Colombia
lmmelgarejom@unal.edu.co

Identificación de la Muestras

Matriz: Suelo
Lugar de Muestreo: Finca 4, Lote 2-horizonte A, Pasca, Cundinamarca
Cultivo: Aguacate
Fecha de Recepción de Muestra: 2015/07/03
Fecha de Análisis de Muestra: 2015/07/06 - 2015/07/16

Parámetro		Unidades	Resultado	Técnica analítica
pH		----	4.47	Potenciométrico NTC - 5264 Calidad del suelo. Determinación de pH
Carbono orgánico		%	2.78	Colorimétrica NTC - 5403 Calidad del suelo. Determinación de carbono orgánico total
Bases intercambiables	Ca	(meq/100g)	8.74	Absorción atómica. NTC - 5349 Calidad del suelo. Determinación de las bases intercambiables: los cationes calcio, magnesio, sodio y potasio. Método de extracción con acetato amonio 1 n y pH 7.
	K		0.31	
	Mg		2.02	
	Na		< 0,004	
CICE		(meq/100g)	10.96	Estimado por suma de bases y acidez intercambiables NTC 5268 Calidad de suelo. Determinación de la capacidad de intercambio catiónico
Acidez de intercambio		(meq/100g)	0.56	Volumétrico. NTC 5263 - Calidad del suelo. Determinación de la acidez intercambiable.
Fósforo disponible		(mg/kg)	0.34	Colorimétrico NTC 5330 - Calidad de suelo. Determinación de fósforo disponible – Método de Bray II - reducción con cloruro estañoso
Azufre disponible		(mg/kg)	24.56	Turbidimétrico NTC 5402 - Calidad del suelo. Determinación del azufre disponible.
Micronutrientes	Cu	(mg/kg)	0.033	Absorción atómica. NTC - 5526 Calidad de suelo. Determinación de micronutrientes disponibles: cobre, zinc, hierro y manganeso Para Boro extracción por el método de Berger y Troug y determinación por absorción atómica
	Fe		2.51	
	Mn		0.18	
	Zn		0.17	
	B		0.14	
Arcilla		%	46	Densimétrica.
Limo			28	
Arena			26	
textura		-----	Arcilla	Triángulo de clasificación textural USDA
Densidad aparente		g/cm³	0.93	Método del cilindro

PBX: (57 1) 3 53 71 71 info@ecci.edu.co Cra 19 No. 49 -20 Bogotá D.C. - Colombia
www.ecci.edu.co Universidad ECCI @UniversidadECCI Universidad ECCI
INSTITUCIÓN DE EDUCACIÓN SUPERIOR VIGILADA POR EL M.E.N. Resolución No. 13370 de 19 de Agosto de 2014 Otorgada por el M.E.N NIT. 860.401.496-0
MIEMBRO: UNAL CERTIFICADA POR: ISO 9001 IQNet

Anexo B1. Plan de fertilización finca El refugio, vereda Santa Teresita, Pasca (zona alta)

Productos, distribución y cantidades empleados en la fertilización edáfica

Fertili-zación	Producto	Cantidad (Kg/ha)	N	P_2O_5	K_2O	CaO	MgO	S	B	Zn	Cu	Fe	Mn
1°	KCl	70			42,0								
	Triple 15	40	6,0	6,0	6,0								
	Urea + S	60	27,6					3,60					
	Agrimins	150	12,0	7,5		27,0	9,00	2,40	1,5	3,75	1,13		
2°	Urea + S	60	27,6					3,60					
	Fertitodo	100				14,0							
	Triple 15	40	6,0	6,0	6,0								
3°	Urea + S	60	27,6					3,60					
	Triple 15	40	6,0	6,0	6,0								
4°	Urea + S	60	27,6					3,60					
	Triple 15	40	6,0	6,0	6,0								
5°	Fertitodo	100				14,0							
	Nutricomplet	50		1,5		2,5	0,75	2,50	0,5	1,0	0,1	0,5	1,25
	Agrimins	200	16,0	10,0		36,0	12,0	3,20	2,0	5,0	1,5		
6°	KCl	70			42,0								
	Nutricomplet	50		1,5		2,5	0,75	2,50	0,5	1,0	0,1	0,5	1,25
7°	KCl	70			42,0								
	Nutricomplet	50		1,5		2,5	0,75	2,50	0,5	1,0	0,1	0,5	1,25
TOTAL			162,4	46	150	98,5	23,25	27,5	5	11,75	2,93	1,5	3,75

Productos, distribución y dosis empleados en la fertilización foliar

Fertilización	Producto	Dosis (cc/l)
3°	Calbit C	3
	Globafol	3
4°	Calbit C	3
	Globafol	3
5°	Wuxal Ca	2,5
	Amino K	3
6°	Wuxal Ca	2,5
	Amino K	3
7°	Amino K	3

Anexo B2. Plan de fertilización finca Bellavista, vereda San Pablo, Pasca (zona baja)

Productos, distribución y cantidades empleados en la fertilización edáfica

Fertili-zación	Producto	Cantidad (Kg/ha)	N	P_2O_5	K_2O	CaO	MgO	S	B	Zn	Cu	Fe	Mn
1°	KCl	80			48,0								
	Triple 15	50	7,5	7,5	7,5								
	Urea + S	80	36,8										
	Agrimins	150	12,0	7,5		27,0	9,0	2,4	1,5	3,75	1,13		
2°	Urea + S	70	32,2										
	Fertitodo	50				7,0							
	Triple 15	50	7,5	7,5	7,5								
3°	Urea + S	60	27,6										
	Triple 15	50	7,5	7,5	7,5								
4°	Urea + S	60	27,6										
	Triple 15	50	7,5	7,5	7,5								
5°	Fertitodo	50				7,0							
	Nutricomplet	100		3,0		5,0	1,5	5,0	1,0	2,00	0,20	1,0	2,5
	Agrimins	150	12,0	7,5		27,0	9,0	2,4	1,5	3,75	1,13		
6°	KCl	70			42,0								
	Nutricomplet	100		3,0		5,0	1,5	5,0	1,0	2,00	0,20	1,0	2,5
7°	KCl	70			42,0								
	Nutricomplet	100		3,0		5,0	1,5	5,0	1,0	2,00	0,20	1,0	2,5
	TOTAL		162,4	46	150	98,5	23,25	27,5	5	11,75	2,93	1,5	3,75

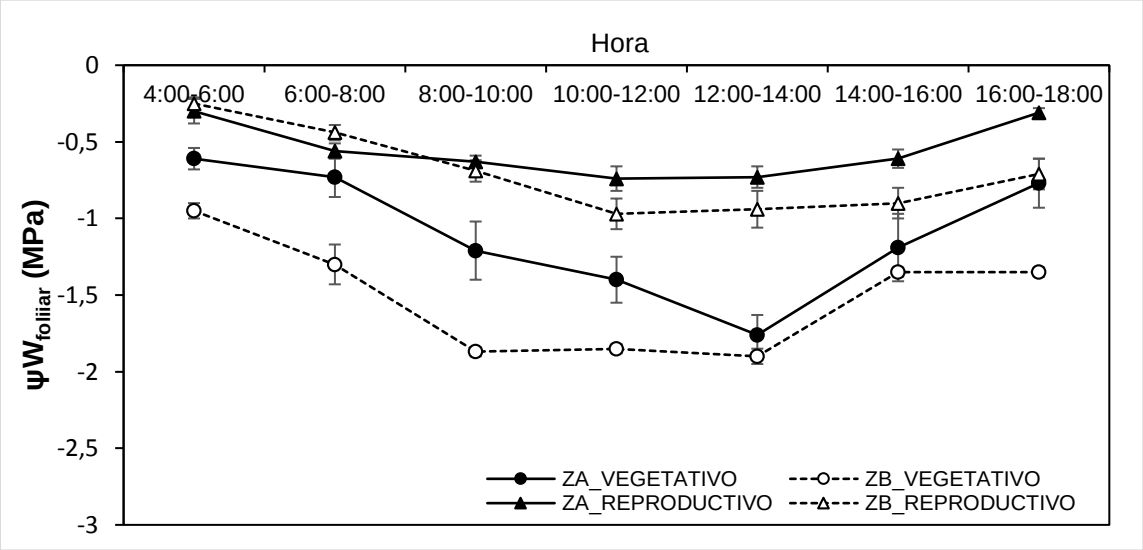
Productos, distribución y dosis empleados en la fertilización foliar

Fertilización	Producto	Dosis (cc/l)
3°	Calbit C	2,5
	Globafol	3
4°	Calbit C	2,5
	Globafol	3
5°	Wuxal Ca	2,5
	Amino K	3
6°	Wuxal Ca	2,5
	Amino K	3
7°	Amino K	3

Anexo C. Productos y dosis empleados en el manejo fitosanitario de los cultivos

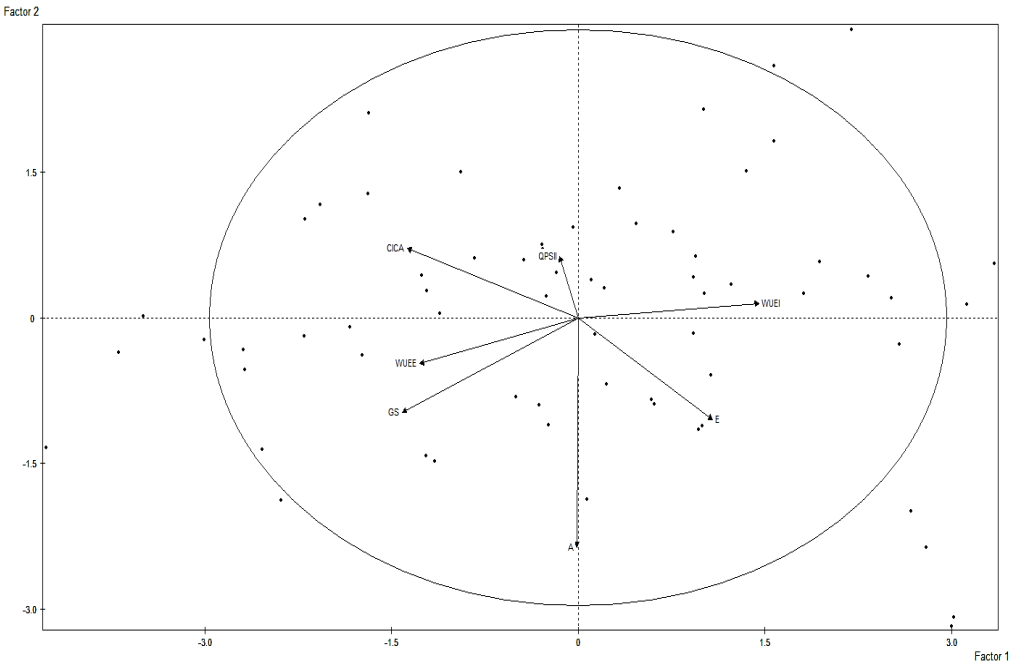
Producto comercial	Ingrediente activo	Función	Dosis (g-cc/l)
Azuco	Azufre	Fungicida	0,5
Trichodermus	*Trichoderma harzianum*	Fungicida	1,0
Agrodyne	Yodo	Fungicida/bactericida	1,5
Score	Difenoconazole	Fungicida	1,0
Derosal	Carbendazim	Fungicida	1,5
Oxicloruro de cobre	Oxicloruro de cobre	Fungicida	1,5
Dithane	Mancozeb	Fungicida	2,0
Amistar top	Azoxistrobina, difenoconazole	Fungicida	0,8
Validacin	Validamicina	Bactericida	1,5
Sincocin	Extractos de plantas (ácidos grasos, ácido salicílico, citoquininas y triacontanol)	Fungicida/nematicida	0,5
Karate	Lambdacihalotrina	Insecticida	0,7
Exalt	Spinetoram, Spinosyn	Insecticida	0,5
Tracer	Spinosad	Insecticida	0,6
Connect duo	Imidacloprid, betaciflutrin	Insecticida	1,0
Engeo	Tiametoxam, lambdacihalotrina	Insecticida	0,6
Roxion	Dimetoato	Insecticida	1,0
Regent	Fipronil	Insecticida	1,2
Confidor	Imidacloprid	Insecticida	0,8
Safermix	*Beauveria bassiana, Metarhizium anisopliae, Lecanicillium lecanii y Bacillus thuringiensis*	Insecticida	1,0
Carrier	ácidos carboxílicos insaturados y glicéridos saturados	Coadyuvante	1,5
Agrotin	Polisacáridos, alcoholes polivinílicos, siliconas, sustancias reguladoras del pH	Coadyuvante	5,0

Anexo D. Comportamiento diario del potencial hídrico foliar



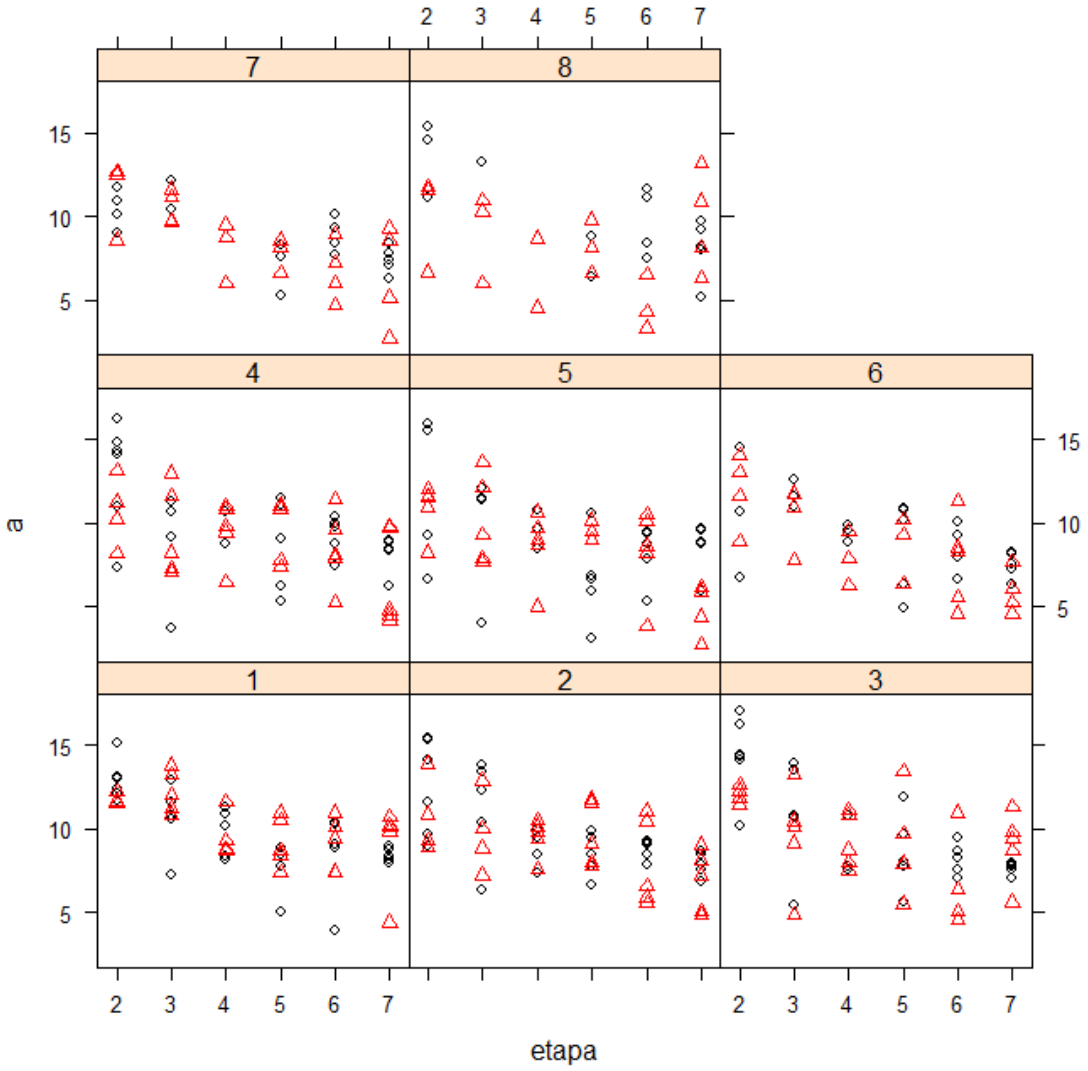
Curva diaria de potencial hídrico foliar de plantas de curuba en estado vegetativo y reproductivo, crecidas en una zona baja (ZB) y una zona alta (ZN) del municipio de Pasca. Las barras verticales indican el error estándar (n=5).

Anexo E. Análisis de componentes principales para las variables de intercambio gaseoso

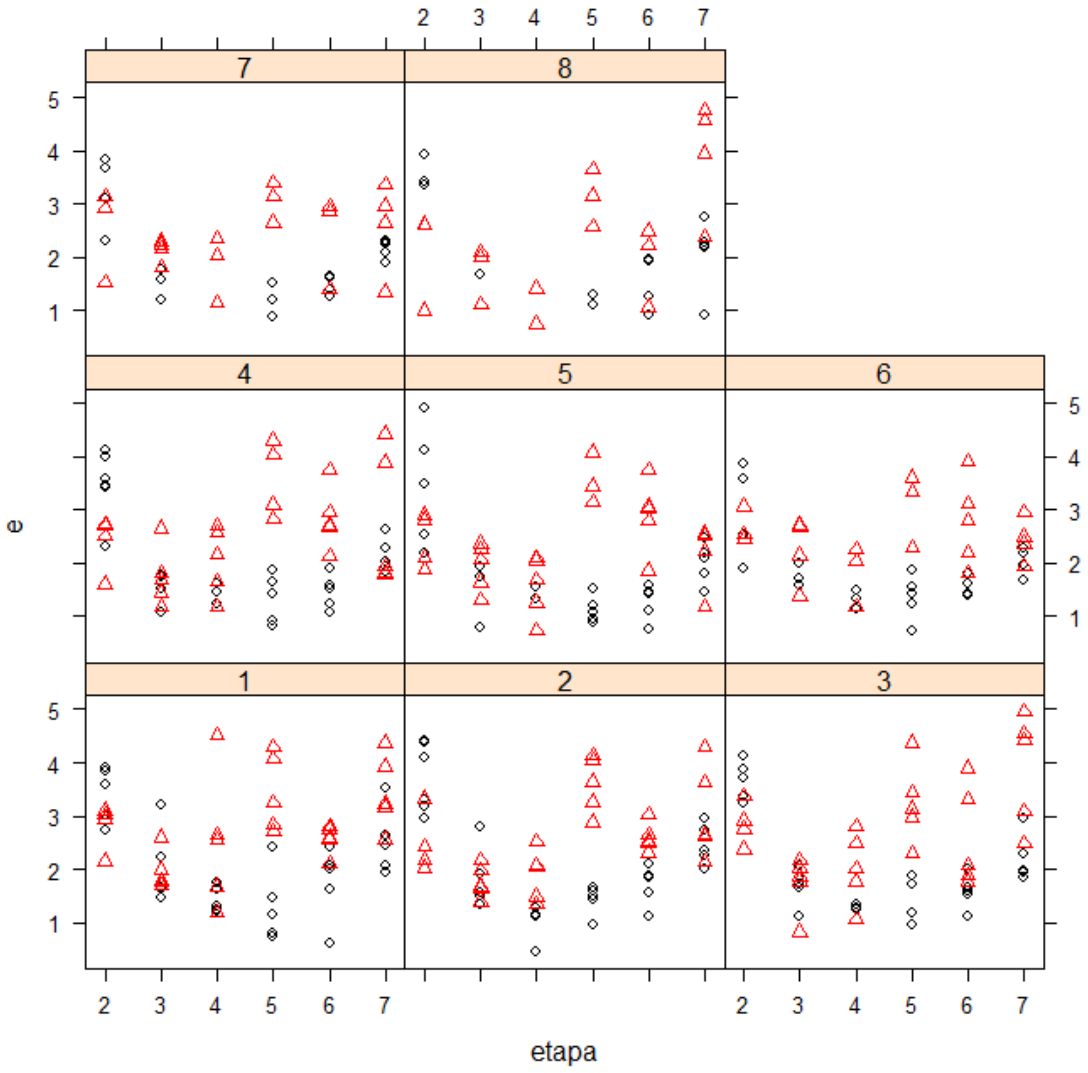


A: Fotosíntesis neta, GS: Conductancia estomática, WUEE: Uso eficiente del agua extrínseco, CICA: Relación carbono interno/carbono atmosférico, QPSII: Eficiencia real de operación del PSII, WUEI: Uso eficiente del agua intrínseco, E: transpiración.

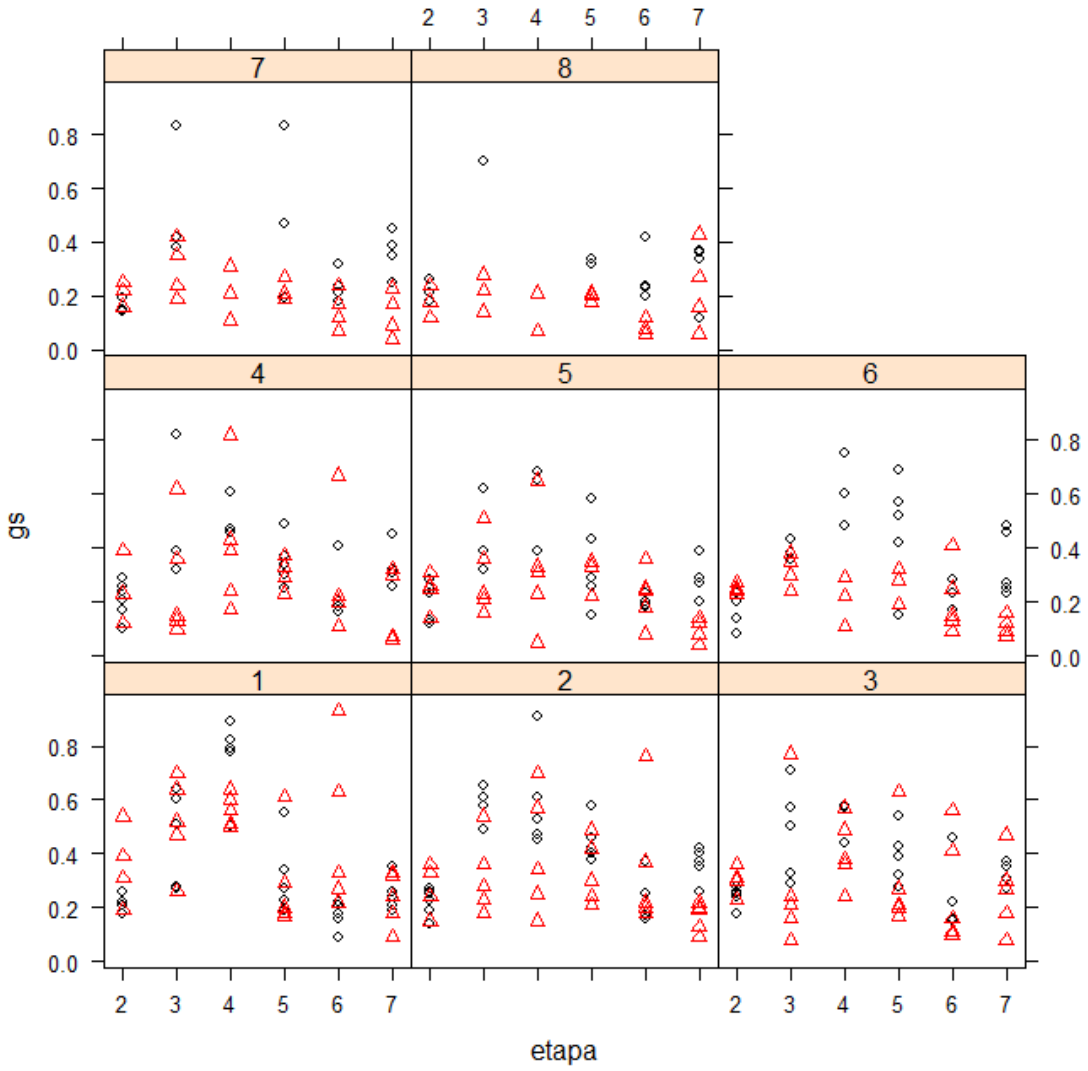
Anexo F. Gráfico de predicciones para la variable A_N. Los círculos representan los datos observados y los triángulos los datos predichos por el modelo ajustado.



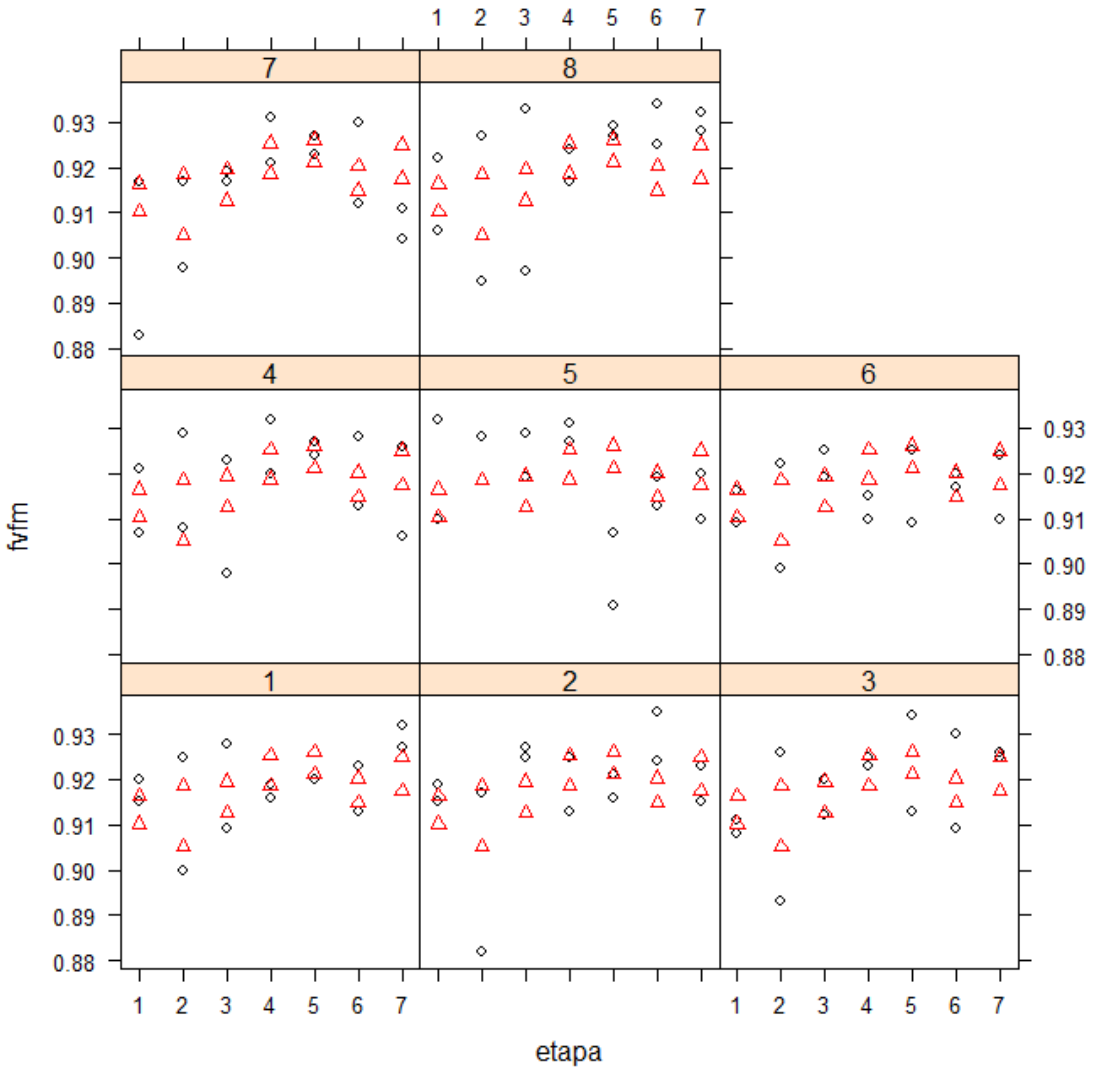
Anexo G. Gráfico de predicciones para la variable *E*. Los círculos representan los datos observados y los triángulos los datos predichos por el modelo ajustado.



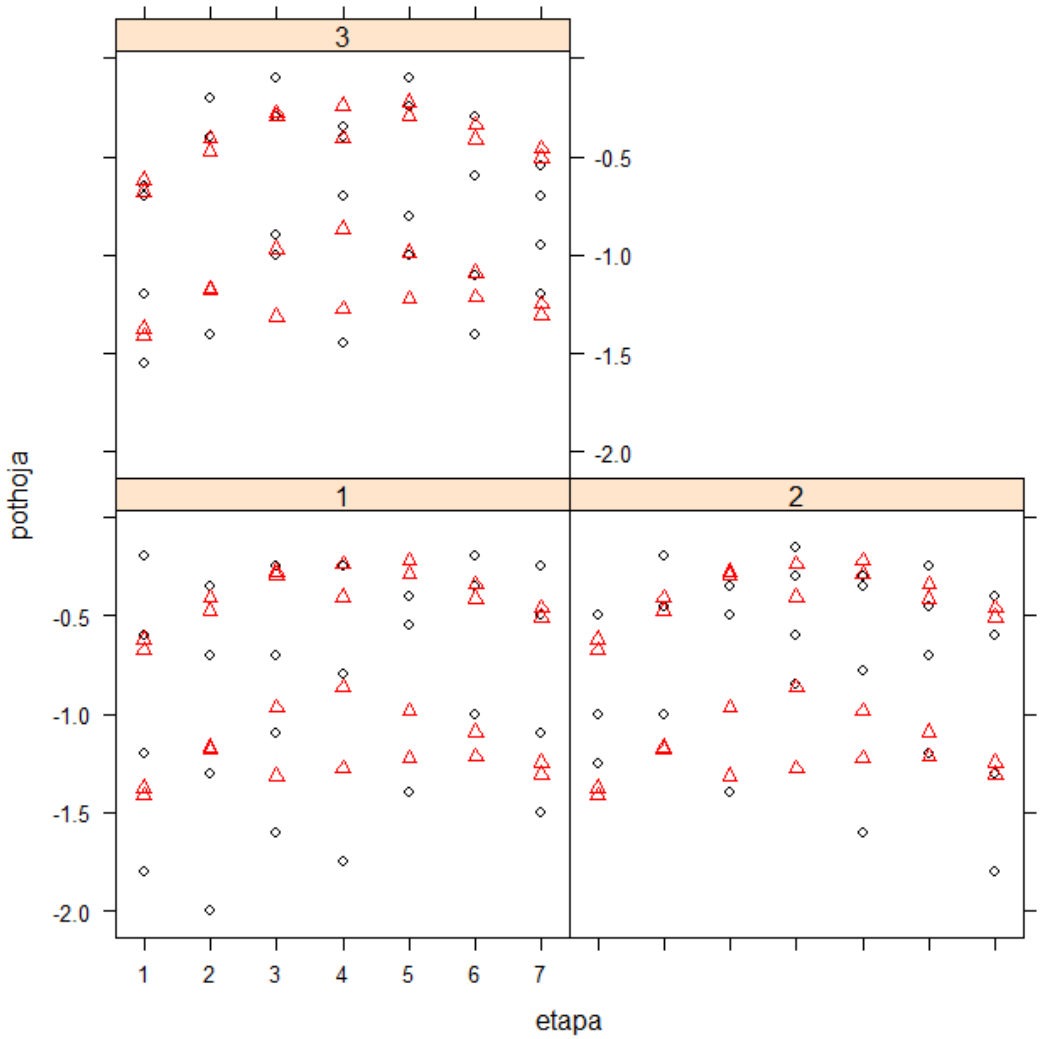
Anexo H. Gráfico de predicciones para la variable g_s. Los círculos representan los datos observados y los triángulos los datos predichos por el modelo ajustado.



Anexo I. Gráfico de predicciones para la variable F_v/F_m. Los círculos representan los datos observados y los triángulos los datos predichos por el modelo ajustado.



Anexo J. Gráfico de predicciones para la variable Ψ_{foliar}. Los círculos representan los datos observados y los triángulos los datos predichos por el modelo ajustado.



Anexo K. Coeficientes de determinación del ajuste a diferentes modelos de crecimiento para las principales etapas fenológicas en plantas de la zona alta.

Modelo	Longitud tallo	Nudos tallo	Longitud ramas 1°	Nudos ramas 1°	Longitud ramas 2°	Nudos ramas 2°	Longitud botón floral	Longitud fruto	Diámetro fruto
Lineal	0,8742	0,8943	0,9652	0,9406	0,8008	0,9026	0,6606	0,7953	0,8392
Polinomial grado 2	0,8836	0,8982	0,9656	0,9407	0,8009	0,9059	0,7889	0,9167	0,9499
Exponencial 2 parámetros	0,8663	0,8906	0,901	NA	0,7387	0,8406	0,8175	0,7192	0,7499
Exponencial 3 parámetros	0,8832	0,8979	0,9656	NA	0,8008	0,902	0,8486	0,7949	0,8388
Gompertz	0,8843	0,899	0,9712	0,9391	0,8043	0,9034	0,8042	0,9381	0,9593
Logístico 3 parámetros	0,8842	0,8999	0,9682	0,9351	0,8002	0,8991	0,8174	0,9309	0,9525
Monomolecular	0,8736	0,8936	0,965	0,9407	0,8012	0,9059	0,6602	0,9425	0,9413

Anexo L. Coeficientes de determinación. del ajuste a diferentes modelos de crecimiento para las principales etapas fenológicas en plantas de la zona baja.

Modelo	Longitud tallo	Nudos tallo	Longitud ramas 1°	Nudos ramas 1°	Longitud ramas 2°	Nudos ramas 2°	Longitud botón floral	Longitud fruto	Diámetro fruto
Lineal	0,8811	0,9256	0,9111	0,9688	0,931	0,9353	0,7782	0,7141	0,8285
Polinomial grado 2	0,9011	0,9258	0,9295	0,9707	0,9389	0,9373	0,9273	0,8357	0,9174
Exponencial 2 parámetros	0,8878	0,9072	0,8929	0,9317	0,8512	0,8919	0,9333	0,6385	0,74
Exponencial 3 parámetros	0,9003	0,9258	0,9282	0,9707	0,9305	0,9348	0,9343	0,7136	0,8281
Gompertz	0,9015	0,9267	0,9317	0,9715	0,9304	0,922	0,9297	0,8409	0,9193
Logístico 3 parámetros	0,9016	0,7969	0,9306	0,9704	0,9192	0,9272	0,933	0,835	0,9143
Monomolecular	0,8805	0,9253	0,9107	0,9684	0,9392	0,9374	0,7777	0,8444	0,9199