

A grayscale photograph of a Passiflora ligularis plant, showing its large, heart-shaped leaves and a thick, woody stem with several tendrils. The plant is set against a light, textured background.

CAPÍTULO 1

CARACTERIZACIÓN ECOFISIOLÓGICA DE LA GRANADILLA (*Passiflora ligularis* Juss) BAJO DOS CONDICIONES AMBIENTALES EN EL DEPARTAMENTO DEL HUILA

*Natalia Alejandra Rodríguez-Castillo¹,
Luz Marina Melgarejo^{2*}*

¹ Natalia Alejandra Rodríguez Castillo, narodriguezc@unal.edu.co, Laboratorio de Fisiología y Bioquímica Vegetal, Departamento de Biología – Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. Bióloga. Estudiante de maestría en Ciencias Agrarias.

² Luz Marina Melgarejo, Immeltgarejom@unal.edu.co, Laboratorio de Fisiología y Bioquímica Vegetal, Departamento de Biología – Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. Bióloga. Ph.D.

* Autor para correspondencia.

INTRODUCCIÓN

La ecofisiología estudia y describe los mecanismos fisiológicos que se generan durante el desarrollo y crecimiento de las plantas, y que interactúan con el ambiente físico, químico y biótico (Lambers *et al.*, 2008). Además, permite explicar los mecanismos ecofisiológicos de la distribución, abundancia, supervivencia e interacción de las plantas con otros organismos (Lambers *et al.*, 2008). La ecofisiología determina las condiciones más adecuadas para poder establecer un cultivo, ya que las condiciones que ofrezcan un mínimo de estrés permiten lograr alto rendimiento y mejor calidad del producto (Fischer *et al.*, 2009).

Entre las variables ecofisiológicas más importantes a medir al momento de evaluar la respuesta fisiológica de las plantas a un ambiente, están la fluorescencia de la clorofila, la tasa fotosintética y tasa transpiratoria (variables de intercambio gaseoso), el potencial hídrico, el índice de área foliar, entre otros (Solarte *et al.*, 2010).

Parte de la energía absorbida por la hoja es transferida como energía de excitación y atrapada en los centros de reacción de los fotosistemas para seguir el proceso fotoquímico de la fotosíntesis, pero también puede tomar otras dos vías como disipación de la energía en forma de calor o puede ser reemitida en una longitud de onda mayor (y de baja energía) como fluorescencia de la clorofila (Maxwell y Johnson, 2000). La fluorescencia de la clorofila tiene una relación directa con la actividad de la clorofila en los centros de reacción fotosintéticos, y medirla permite determinar la eficiencia fotosintética y cuantificar los efectos de estrés sobre el funcionamiento del sistema fotosintético, siendo un indicador del nivel de estrés en la planta (Cavender-Bares y Bazzaz, 2004; Lambers *et al.*, 2008). El parámetro de máxima eficiencia cuántica fotoquímica del fotosistema II (PSII) también conocido como

Fv/Fm que se calcula por medio de un fluorómetro, es un indicador de fotoinhibición (inhibición de la fotosíntesis por exceso de radiación) o de otro tipo de daño en el complejo PSII; es una medida de la eficiencia máxima fotoquímica de los centros de reacción abiertos del PSII bajo condiciones de oscuridad (Brestic y Zivcak, 2013). En plantas con algún tipo de estrés o daño, la Fv/Fm se reduce; valores cercanos a 0,83 indican que la planta está en buen estado, valores por debajo de 0,70 indican que la planta presenta algún estrés por fotoinhibición o algún otro daño en el PSII (Brestic y Zivcak, 2013; Cavender-Bares y Bazzaz, 2004; Solarte *et al.*, 2010; Lee *et al.*, 1999).

Para que se lleve a cabo la fotosíntesis, la planta a través de los estomas en las hojas realiza un intercambio de gases con el ambiente fijando CO₂ y liberando O₂, pero este proceso directamente implica una pérdida de agua de la planta, pues la concentración de agua en la hoja es mayor a la concentración de vapor de agua de la atmósfera (Reigosa *et al.*, 2003). A partir de sistemas portables para medir el intercambio gaseoso se pueden estimar variables ecofisiológicas como tasa fotosintética (A), tasa de transpiración (E), conductancia estomática (gs), entre otras (Solarte *et al.*, 2010).

El potencial hídrico de la planta es otra variable fisiológica que se define como el trabajo necesario para llevar el agua ligada al nivel del potencial del agua pura (MPa = 0) a una misma temperatura y presión atmosférica (Slayter y Taylor, 1960; Solarte *et al.*, 2010). El potencial hídrico influye en el crecimiento celular, la fotosíntesis y en la productividad de los cultivos, ya que es un buen indicador del estado de salud de las plantas (Taiz y Zeiger, 2010).

De los estudios relacionados con la fisiología en especies del género *Passiflora*, se han desarrollado bajo condiciones controladas y se ha evaluado el efecto de las variables climáticas de interés en el crecimiento y desarrollo de la planta. Melo *et al.* (2014), evaluaron la influencia de diferentes niveles de irrigación a través de la evapotranspiración de referencia (ET_o) y su relación con el intercambio gaseoso y el rendimiento de los frutos de dos híbridos de maracuyá en estado reproductivo, encontrando que con buena irrigación de las plantas la producción de frutos es mayor. Abreu *et al.* (2014), evaluaron el efecto de tres

niveles de radiación sobre la eficiencia fotosintética de dos híbridos de *Passiflora* “Aninha” y *Passiflora* “Priscilla”, de interés ornamental, en estado vegetativo. Pires *et al.* (2011), también evaluaron el efecto de cuatro niveles de radiación en la respuesta fisiológica en tres especies ornamentales de *Passiflora* sp. en estado vegetativo. Novo-Gama *et al.* (2013), realizaron un análisis comparativo de la eficiencia fotosintética de variedades de maracuyá en estado reproductivo (*Passiflora edulis* Sims. f. *flavicarpa*) cultivadas para determinar qué variables fisiológicas están relacionadas con la producción de frutos de calidad. Por su parte, Cruz *et al.* (2012) estudiaron parámetros de intercambio de gases y fluorescencia de la clorofila en plántulas de gulupa (*Passiflora edulis* Sims) en vivero para evaluar el efecto de *Fusarium* sp. en la fisiología de la planta. Turner *et al.* (1996), evaluaron el efecto del déficit hídrico en el uso del agua, crecimiento, floración y fotosíntesis en híbridos de gulupa-maracuyá en estado de plántula en condiciones de vivero. Pérez-Martínez y Melgarejo (2015) caracterizaron el desempeño ecofisiológico de la gulupa, en tres condiciones ambientales a partir de la evaluación de parámetros fotosintéticos y el estado hídrico de las plantas en diferentes estados fenológicos. Staveley y Wolstenholme (1990) evaluaron el estrés hídrico en el crecimiento y floración de *Passiflora edulis* Sims injertado con *Passiflora caerulea*. Por otra parte, Menzel *et al.* (1986, 1994) evaluaron el efecto del estrés hídrico en el crecimiento de *Passiflora edulis* y el efecto de la temperatura en la conductancia estomática. Fernández *et al.* (2014) evaluaron la respuesta fisiológica de plantas de granadilla (*Passiflora ligularis* Juss) en estado reproductivo en dos condiciones ambientales contrastantes en el municipio de Santa María, Huila, encontrando condiciones favorables para el desarrollo de esta especie.

A continuación se presentan los resultados de investigación del estudio ecofisiológico de la granadilla (*Passiflora ligularis* Juss) en cultivos experimentales localizados en los municipios de Santa María y La Argentina, en el departamento del Huila. Se evaluaron parámetros de intercambio gaseoso, fluorescencia de la clorofila y el estatus hídrico de las plantas durante su crecimiento y desarrollo en cada una de las localidades: juvenil y adulto (estado vegetativo), botón floral, floración, fruto verde y fruto maduro (estado reproductivo).

ZONAS DE ESTUDIO Y CARACTERIZACIÓN DE LAS CONDICIONES AMBIENTALES

Los cultivos se localizaron en los municipios de Santa María - finca La Ceiba y La Argentina - finca La Merced (Tabla 1) donde se sembraron plantas de granadilla en sistema en emparrado (semitecho) con el fin de impedir la radiación directa para los frutos durante su ciclo de vida; así como el exceso de viento que pueda golpear las frutas entre sí. En cada una de las localidades (fincas), se instaló una estación meteorológica (Coltein, Colombia) para monitorear las variables ambientales de radiación fotosintéticamente activa PAR ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$), temperatura atmosférica ($^{\circ}\text{C}$), humedad relativa atmosférica (%) y precipitación (mm).

Tabla 1. Información general de la ubicación de los cultivos de granadilla (*Passiflora ligularis* Juss) evaluados en el Departamento del Huila.

MUNICIPIO	VEREDA	NOMBRE FINCA	COORDENADAS		ALTITUD (msnm)
			N	O	
Santa María	Mirador	La Ceiba	02° 57' 48,7''	075° 37'13,2''	2.060
La Argentina	Alto Carmen	La Merced	02°11'58,6''	075°55'36,3''	2.232

Se realizó un promedio general por horas en cada una de las localidades para hallar una tendencia diaria de cada una de las variables ambientales. Con los máximos y mínimos de humedad relativa y temperatura se calculó el Déficit de Presión de Vapor atmosférico (DPV) (Allen *et al.*, 2006). El DPV es una variable ambiental que afecta el intercambio gaseoso de la hoja teniendo efecto en la reducción de la conductancia estomática (gs), y por tanto en la transpiración (Solarte *et al.*, 2010; Pérez-Martín *et al.*, 2009).

La precipitación media anual para La Ceiba fue de 1.200 mm y para La Merced fue de 1.380 mm. La radiación fotosintéticamente activa o PAR promedio en el día para las dos localidades se registró en 470 μmol fotones/ m^2s , y las radiaciones más altas se registraron entre las 10:00 a 14:00 horas (Figura 1a), con un promedio de 1.200 μmol fotones/ m^2s para La Ceiba y 1.400 μmol fotones/ m^2s para La Merced. En La Ceiba

se registró un descenso en la PAR a partir de las 13:00 h, mientras en La Merced se observó un ascenso (Figura 1a). En las horas de mayor radiación (7:00-17:00h), la PAR promedio fue de 1.017 $\mu\text{mol fotones}/\text{m}^2\text{s}$ para La Ceiba y 1.038 $\mu\text{mol fotones}/\text{m}^2\text{s}$ para La Merced. En general, las dos localidades presentan condiciones de PAR muy similares a lo largo del día, a pesar de encontrarse en diferentes rangos altitudinales (Tabla 1).

La temperatura diaria fue similar entre las localidades de estudio, la temperatura promedio fue de 16°C. La temperatura promedio nocturna (18:00-6:00 h) fue de 14°C, mientras la temperatura durante el día fue entre 13 a 20°C para ambas localidades (Figura 1b). En cuanto a la humedad relativa atmosférica se observó que La Ceiba presenta valores promedios de 90% respecto a La Merced con 80%. Esta diferencia es visible entre las 7:00 a 17:00 horas donde la humedad relativa en La Ceiba está por encima del 85%, y los valores más bajos coinciden con los valores más altos de PAR. La Merced también registra los valores más bajos en las horas de mayor PAR, pero la humedad relativa desciende hasta 65%, con el menor valor a las 14:00 h (Figura 1c).

El déficit de presión de vapor (DPV) es mayor en La Merced (0,40 kPa) seguido de La Ceiba (0,23 kPa). El promedio en horas de mayor radiación (7:00-17:00h) es mayor el DVP en La Merced (0,60 kPa) seguido de La Ceiba (0,35 kPa) (Figura 1d).

Teniendo en cuenta lo anterior, la temperatura promedio de 16°C que se registra para las localidades de estudio se encuentra dentro del rango de 14 a 24°C reportado por Fischer *et al.* (2009), en donde se presenta un mejor rendimiento de los cultivos de granadilla. El promedio de horas luz en el día para las localidades en estudio es de 10 horas, coincidiendo con las horas luz promedio que requieren las plantas de granadilla para un mejor rendimiento del cultivo como lo ha reportado Didier (2001) y Castro (2001). El DPV registrado en las dos fincas, es menor comparado con lo registrado para *Passiflora edulis* Sims en Cundinamarca (Colombia) con valores de 0,5 y 0,6 kPa en el momento de mayor PAR, mayor temperatura y baja humedad relativa (Pérez-Martínez y Melgarejo, 2015).

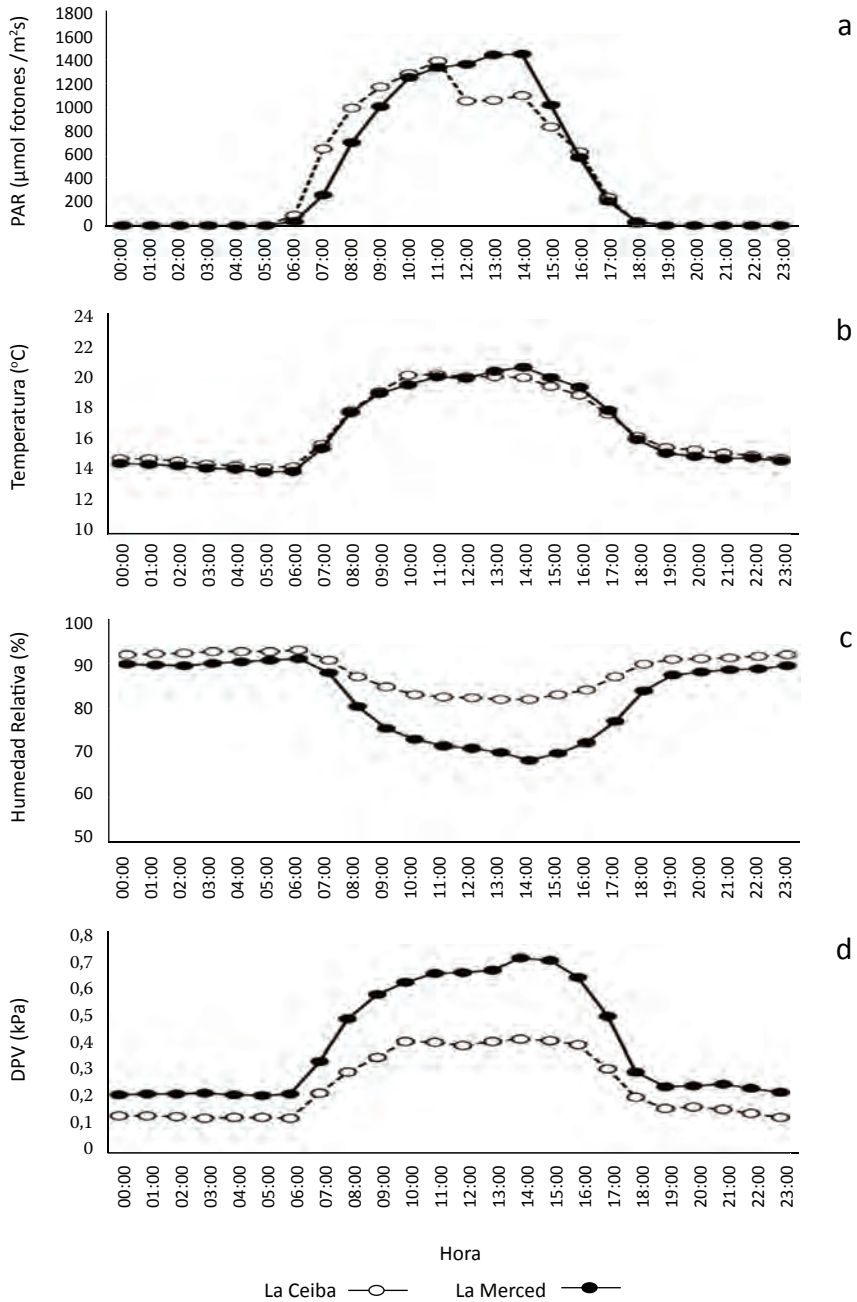


Figura 1. Promedio diario de variables climáticas en las localidades de estudio, La Ceiba (Santa María) y La Merced (La Argentina). a) Radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol fotones}/\text{m}^2\text{s}$), b) Temperatura atmosférica ($^{\circ}\text{C}$), c) Humedad Relativa atmosférica (%) y d) Déficit de presión de vapor (kPa).

ASPECTOS FISIOLÓGICOS DE LA GRANADILLA EN CONDICIONES DE CAMPO

Se realizó una curva de respuesta a la luz al comienzo del estado vegetativo y reproductivo a partir de varias repeticiones, ajustando al modelo Michaelis Menten (Solarte *et al.*, 2010), para determinar el punto de saturación lumínica de la fotosíntesis. Con este punto, para posteriores evaluaciones, se sometieron las plantas a condiciones de PAR saturante con el propósito de que las plantas estuvieran bajo condiciones para su máxima capacidad fotosintética. El punto de saturación lumínica para plantas de La Ceiba fue de 704 y 792 μmol fotones / m^2s , y para La Merced de 1408 y 968 μmol fotones / m^2s en estado vegetativo y reproductivo, respectivamente.

Curva de respuesta a la luz en estado vegetativo

Las curvas de respuesta de la fotosíntesis a la luz proporcionan información fotosintética de las plantas a diferentes niveles de intensidad de radiación. Dentro de los parámetros estimados se encuentra el punto de compensación por luz (PCL), donde la asimilación neta de CO_2 por fotosíntesis es igual a la pérdida de CO_2 por procesos respiratorios. Otro parámetro estimado a partir de la curva es la tasa fotosintética máxima a saturación por luz ($A_{\text{máx}}$) y el rendimiento cuántico (ϕ) que es la cantidad de moles de CO_2 fijadas por la cantidad de moles de fotones de luz absorbida (Solarte *et al.*, 2010). En la figura 2 y tabla 2 se resumen los parámetros obtenidos a partir de las curvas de luz. Las plantas en La Ceiba presentan una capacidad fotosintética alta y un mayor rendimiento cuántico respecto a La Merced. El punto de compensación por luz (PCL) es menor en plantas de La Merced respecto a La Ceiba; de acuerdo con esto las plantas de La Merced tienen mayor capacidad de realizar fotosíntesis a valores bajos de radiación, aun teniendo en cuenta el sistema de siembra en emparrado, como se ha reportado en algunas especies cultivadas y ornamentales de *Passiflora* (Abreu *et al.*, 2014; Pérez-Martínez y Melgarejo, 2012; Pires *et al.*, 2011) donde puede haber un incremento de ganancia de carbono con baja radiación, y por lo tanto mayor eficiencia invertida en la maquinaria fotosintética.

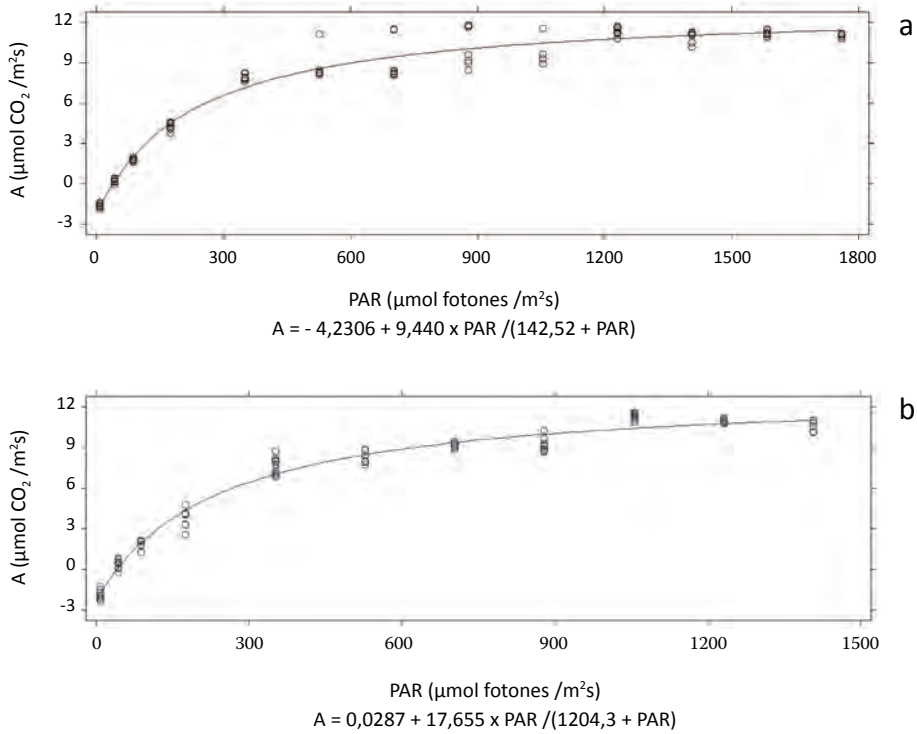


Figura 2. Curvas de saturación lumínica de la fotosíntesis en plantas de granadilla en estado vegetativo. a) La Ceiba - Santa María ($R^2 = 0,92$). b) La Merced - La Argentina ($R^2 = 0,96$).

Tabla 2. Parámetros estimados a partir del ajuste de las curvas de luz ($A/PPFD$) en plantas de granadilla en estado vegetativo. $A_{m\acute{a}x}$ = Tasa fotosintética máxima, PCL = Punto de compensación por luz, R_d = Respiración por oscuridad, $PPFD_{m\acute{a}x}$ = Punto de saturación por luz, Φ_{PPFD} = Rendimiento cuántico de PSII. $n = 4$.

LOCALIDAD	MODELO	$A_{m\acute{a}x}$ ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$)	PCL ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)	R_d ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$)	$PPFD_{m\acute{a}x}$ ($\mu\text{mol fotones}/\text{m}^2\text{s}$)	Φ_{PPFD} ($\mu\text{mol fotones}/\mu\text{mol CO}_2$)
La Ceiba	Michaelis Menten	19,44	39,63	4,23	285,04	0,036
La Merced	Michaelis Menten	17,82	7,15	0,10	2498,2	0,017

Estado vegetativo juvenil: 25 semanas después de siembra

El intercambio de gases implica el intercambio de CO_2 y H_2O entre el interior de la planta y el medio que la rodea. Dichos procesos están ligados a la fotosíntesis y a la transpiración en las plantas (Bernacchi *et al.*, 2012), ya que a partir de la fotosíntesis la planta acumula materia seca y produce asimilados como carbohidratos necesarios para el desarrollo de las plantas.

La figura 3 muestra parámetros de intercambio gaseoso y de fluorescencia de la clorofila de las plantas de granadilla para las localidades de estudio. En general, las plantas de La Ceiba presenta los valores más altos de tasa fotosintética (A) durante la mañana (Figura 3a), estos valores son similares a los reportados para *Passiflora* "Priscilla" bajo una intensidad de luz de $950 \mu\text{mol fotonos/m}^2\text{s}$ (Abreu *et al.*, 2014). Igualmente entre las 9:00 a 13:00 horas la tasa transpiratoria (E) y la conductancia estomática (gs) (Figura 3b y 3c) registran sus valores más altos, al igual que lo reportado por Abreu *et al.* (2014) para dos híbridos de *Passiflora*; sin embargo, la tendencia de la tasa fotosintética (A), la conductancia estomática (gs) y la tasa transpiratoria (E) es a disminuir a lo largo del día. Las plantas de la Ceiba y La Merced presentan un comportamiento característico de plantas que se adaptan a condiciones de alta intensidad de luz, disminuyendo parámetros fotosintéticos para evitar daño en la maquinaria fotosintética y evitar la pérdida de agua (Figura 3). A pesar de que la tasa fotosintética (A) disminuye en las plantas de las dos localidades cuando se registran valores altos de PAR, no indica una posible fotoinhibición del aparato fotosintético (Pérez-Martínez y Melgarejo, 2012). Sin embargo, la sensibilidad al exceso de luz depende de la especie y por esto la dinámica diaria en la cinética de la fluorescencia es especie específica (Pollet *et al.*, 2009).

El uso eficiente del agua WUEe (A/E) está definido como una medida instantánea de la eficiencia en relación al CO_2 asimilado, usado en la bioquímica de la fotosíntesis y el agua perdida por transpiración a través de los estomas (Bacon, 2004). La relación de las concentraciones de CO_2 intercelular a ambiente (C_i/C_a) es usada como una medida del punto de control del metabolismo de intercambio de gases para entender

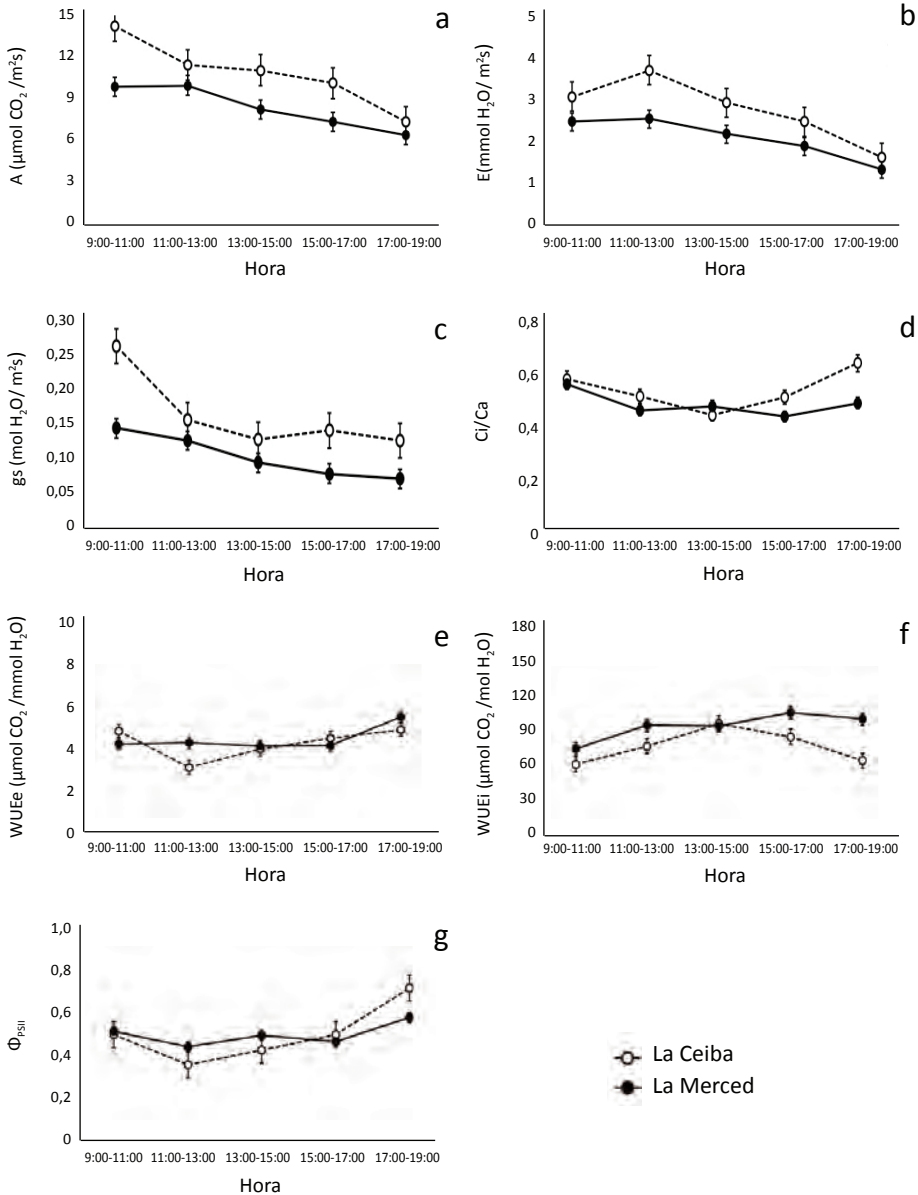


Figura 3. Parámetros de intercambio gaseoso y fluorescencia en plantas de granadilla en estado vegetativo juvenil. a) Tasa fotosintética (A), b) Tasa transpiratoria (E), c) Conductancia estomática (g_s), d) Carbono interno/Carbono atmosférico (Ci/Ca), e) Uso eficiente del agua extrínseco (WUE_e), y f) Uso eficiente del agua intrínseca (WUE_i), g) rendimiento cuántico del fotosistema II (PSII). Las barras representan el error estándar (n = 10).

cómo las plantas responden a cambios en el ambiente; representa un balance entre la tasa de difusión de CO₂ interno (controlado por la conductancia estomática g_s) y el CO₂ asimilado (controlado por las reacciones de la fotosíntesis) (Ehleringer y Cerling, 1995).

El uso eficiente WUEi (A/ g_s) aumenta y la relación C_i/C_a disminuye hacia el mediodía cuando la radiación, la temperatura y el déficit de presión (DPV) son altas (Figuras 3d y 3f). La respuesta de la planta bajo estas condiciones es cerrar estomas (Yamori *et al.*, 2006), esto se ve reflejado en la disminución de la conductancia estomática (g_s) y la tasa transpiratoria (E) (Figuras 3b y 3c), por lo tanto disminuye la tasa fotosintética al reducir la asimilación de CO₂.

Los valores de Φ_{PSII} son bajos al comienzo del día cuando la PAR es mayor (Figura 3g), esto indicaría que hay menor cantidad de energía que llega a los centros de reacción y que pueden ser utilizados en la fotosíntesis (Chaumont *et al.*, 1994). Es decir, a mayor radiación hay un exceso de fotones (luz) y por tanto todo el aparato fotosintético no puede responder rápidamente a esta cantidad de energía; es posible la planta presente fotoinhibición dinámica (inhibición de la fotosíntesis que no genera daño prolongado) que disminuye a medida que disminuye la radiación en las horas de la tarde, con aumento de Φ_{PSII} (Figuras 1a y 3g) (Pérez-Martínez y Melgarejo, 2012).

El potencial hídrico del suelo al mediodía y en prealba fue más negativo en La Ceiba respecto a La Merced (Figura 4a). Sin embargo, el potencial hídrico del suelo evidencia que éstas plantas en ambas localidades no se encuentran sometidas a déficit hídrico. Montenegro y Malagón (1990) han reportado para suelos donde se cultivan especies de *Passiflora* con valores de potencial hídrico entre -0,06 a -0,08 MPa es donde el rendimiento del cultivo puede verse afectado; sin embargo, el potencial hídrico del suelo para los cultivos de estudio están cerca de -0,03 MPa, lo cual no genera daño para la planta. Respecto al potencial hídrico foliar de la granadilla para las dos localidades (Figura 4a), los valores observados no indican algún tipo de estrés hídrico ya que los valores (-0,15 a -0,2 MPa) están por debajo de lo registrado para otras especies de *Passiflora* sometidas a estrés por déficit hídrico (-3.1 a

-3.7 MPa) (Turner *et al.*, 1996). El potencial hídrico foliar en prealba es menos negativo, ya que las plantas pierden poca cantidad de agua por transpiración, y la toma de agua por las raíces en este momento ha compensado lo perdido en transpiración durante el día; por lo tanto, en ninguna de las localidades las plantas presentan algún grado de deficiencia hídrica en los tejidos foliares, como se ha reportado en Gulupa (*Passiflora edulis* Sims) en el departamento de Cundinamarca, Colombia (Pérez-Martínez y Melgarejo, 2012). Los valores de Fv/Fm registrados para las dos localidades fueron de 0,84, indicando que no hay daño del fotosistema ni síntomas de estrés en las plantas (Maxwell y Johnson, 2000), por el contrario, evidencian una conversión eficiente de la energía a nivel del PSII (Baker, 2008).

Teniendo en cuenta lo anterior, en este primer estado vegetativo se dio un mejor desempeño fotosintético en las plantas de La Ceiba, dada por una alta tasa fotosintética. Sin embargo, en general las plantas de ambas localidades presentan un buen estado hídrico y estado del fotosistema II (PSII), indicando que no se está generando algún estrés que afecte el desempeño del cultivo. Además, se evidencia un buen

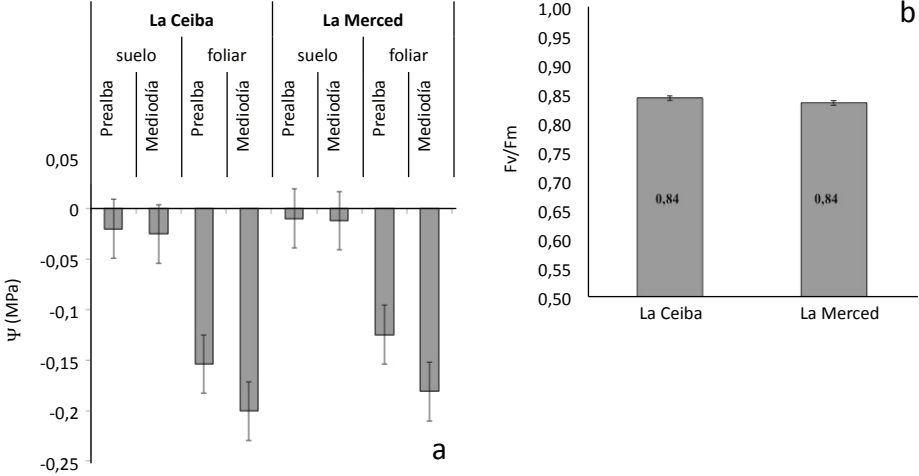


Figura 4. a) Potencial hídrico foliar y del suelo (MPa) y b) Máxima eficiencia cuántica del PSII (Fv/Fm) en plantas de granadilla en estado vegetativo juvenil. Las barras representan el error estándar (n = 15).

desempeño ecofisiológico ya que estas plantas pueden registrar altas tasas fotosintéticas a una menor intensidad de luz y tener un mejor estado hídrico como se ha registrado en otras especies de *Passiflora* (Pérez-Martínez y Melgarejo, 2015; Abreu *et al.*, 2014; Fernández *et al.*, 2014; Pires *et al.*, 2011).

Estado vegetativo adulto: 40 semanas después de siembra

En estado vegetativo adulto no se observan diferencias en la tasa fotosintética (A) de las plantas de las localidades de estudio (Figura 5a). Sin embargo, la tasa fotosintética (A) en vegetativo adulto es menor para las plantas de La Ceiba (Figura 5a), en comparación al estado juvenil donde pasa de aproximadamente 14 a 12 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$ en las horas de mayor radiación (Figura 3a). Este comportamiento sucede también en la tasa transpiratoria (E) y la conductancia estomática (gs) (Figura 5b, c). Esta disminución puede estar relacionada con el desarrollo o edad de las hojas y la planta, ya que la fotosíntesis disminuye después de la madurez de las hojas o a medida aumenta la edad de la planta, o por una acumulación de carbohidratos o por limitación de la capacidad fotosintética (Campostrini *et al.*, 2001; Rojas *et al.*, 2012). Durante el desarrollo de la hoja ocurren procesos simultáneos como síntesis de clorofilas, multiplicación de cloroplastos, expansión del área foliar y otros, que varían en el tiempo y alteran procesos del aparato fotosintético (Niinemets *et al.*, 2012).

En general, se observa un descenso de la conductancia estomática (gs) y de la tasa transpiratoria (E) (Figura 5) en comparación al estado juvenil (Figura 3). Este descenso es ligeramente menor hacia el mediodía (mayor radiación) asociado a un aumento en el uso eficiente del agua intrínscico (WUEi). Este aumento en el WUEi puede ser un mecanismo de las plantas al estrés generado por altas radiaciones hacia el mediodía para evitar perder agua, que se refleja en una disminución de la tasa fotosintética (A) y la conductancia estomática (gs) (Niglas *et al.*, 2014). Los valores de Φ_{PSII} son similares a los reportados en el estado juvenil (Figura 3g y Figura 5g).

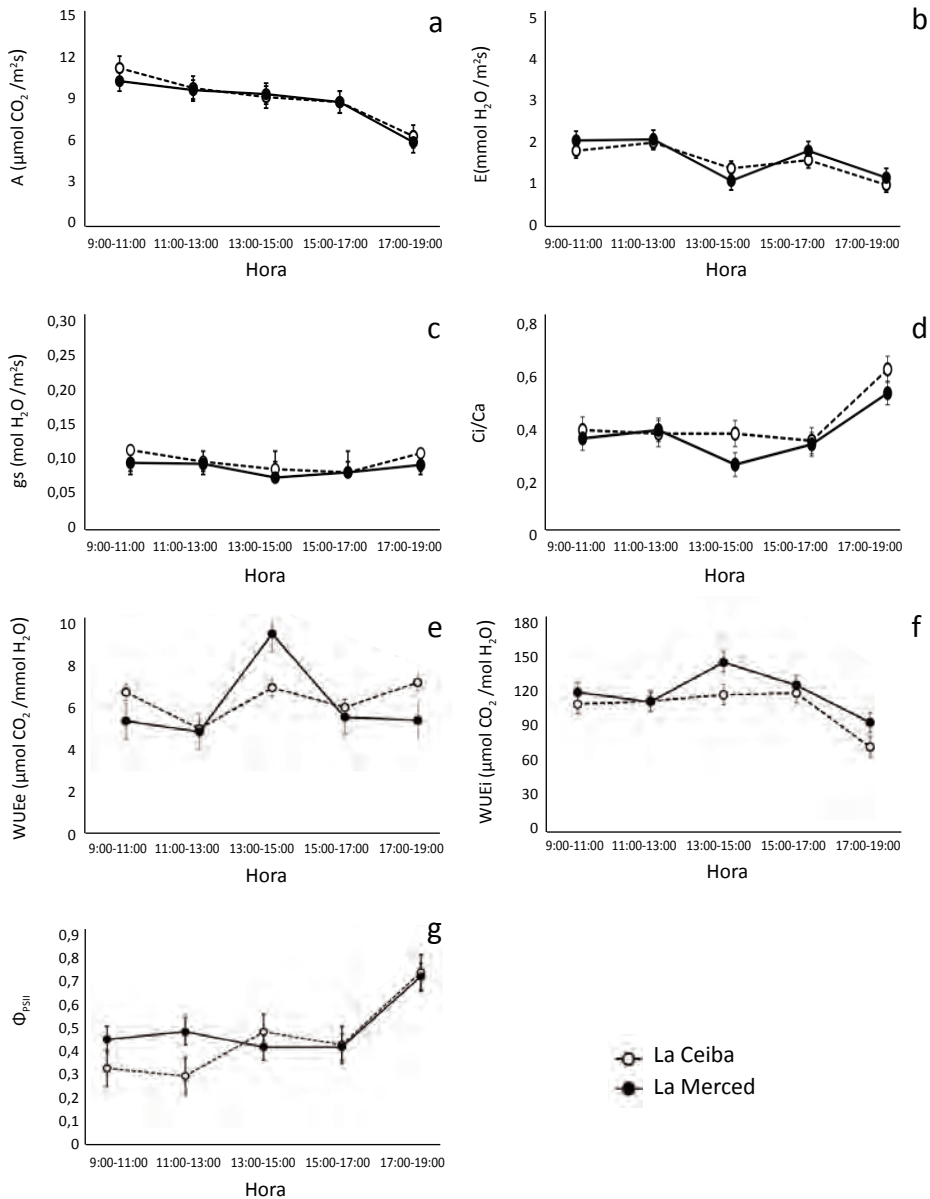


Figura 5. Parámetros de intercambio gaseoso y fluorescencia en plantas de granadilla en estado vegetativo adulto. a) Tasa fotosintética (A), b) Tasa transpiratoria (E), c) Conductancia estomática (g_s), d) Carbono interno/Carbono atmosférico (Ci/Ca), e) Uso eficiente del agua extrínseco (WUE_e), f) Uso eficiente del agua intrínseca (WUE_i) y g) rendimiento cuántico del fotosistema II (PSII). Las barras representan el error estándar (n = 10).

El potencial hídrico del suelo fue similar en las dos fincas, aunque ligeramente menos negativo en La Merced. En prealba los potenciales hídricos foliares fueron similares aunque ligeramente menos negativos en las plantas de La Ceiba; en tanto que el potencial hídrico foliar a mediodía fue más negativo para plantas de La Ceiba (Figura 6a). Adicionalmente se encontraron potenciales hídricos menos negativos respecto al estado juvenil.

La disponibilidad de agua en el suelo es una variable que afecta los parámetros de intercambio gaseoso; se ha reportado que valores altos de WUE bajo alta radiación están relacionados con respuestas de las plantas al estrés por agua como estrategia para evitar pérdida de agua (Abreu *et al.*, 2014). El aumento del potencial hídrico hacia el mediodía afecta la tasa de transpiración (E) y la conductancia estomática (gs) que disminuyen, y aumenta el uso eficiente del agua intrínseco (WUEi). Los valores de Fv/Fm registrados para las dos localidades fueron de 0,87 (Figura 6b), indicando que no hay daño del fotosistema ni síntomas de estrés en las plantas (Maxwell y Johnson, 2000), similar a lo que sucede en el estado juvenil (Figura 4b).

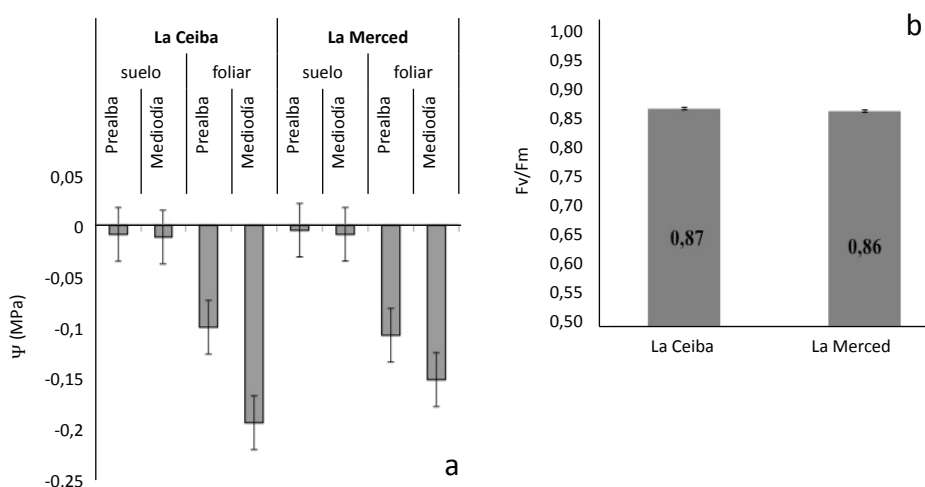


Figura 6. a) Potencial hídrico foliar y del suelo (MPa) y b) Máxima eficiencia cuántica del PSII (Fv/Fm) en plantas de granadilla en estado vegetativo adulto. Las barras representan el error estándar (n=15).

Curva de respuesta a la luz en estado reproductivo

Las curvas de respuesta a la luz para las plantas de estas dos localidades no muestran diferencias (Figura 7 y Tabla 3). El punto de compensación por luz (PCL) y la tasa fotosintética máxima a saturación por luz ($A_{m\acute{a}x}$) es similar entre las plantas de estas localidades. La PAR saturante y la tasa fotosintética máxima a saturación por luz ($A_{m\acute{a}x}$) es menor respecto al estado vegetativo (Tabla 2), esto puede ser porque en el estado vegetativo las hojas de las plantas tienen como principal función ser los \u00f3rganos fuente asimilando el CO_2 para producir mayor contenido de fotoasimilados para el crecimiento y desarrollo de los frutos (Niinemets *et al.*, 2012; Marchi *et al.*, 2005; Campostrini *et al.*, 2001). Los valores

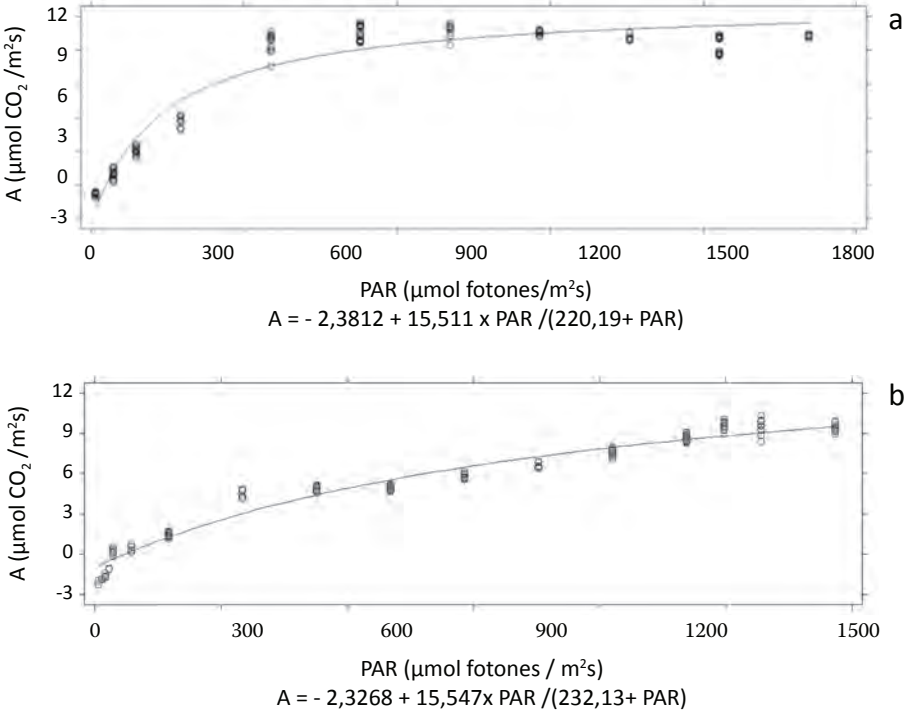


Figura 7. Curvas de saturaci\u00f3n lum\u00ednica de la fotos\u00edntesis en plantas de granadilla en estado reproductivo. a) La Ceiba - Santa Mar\u00eda ($R^2 = 0,92$) y b) La Merced - La Argentina ($R^2 = 0,96$). ($n = 4$).

Tabla 3. Parámetros estimados a partir del ajuste de las curvas de luz (A /PPFD) en plantas de granadilla en estado reproductivo. $A_{m\acute{a}x}$ = Tasa fotosintética máxima, PCL = Punto de compensación por luz, R_d = Respiración por oscuridad, $PPFD_{m\acute{a}x}$ = Punto de saturación por luz, Φ PPFD = Rendimiento cuántico de PSII.

LOCALIDAD	MODELO	$A_{m\acute{a}x}$ ($\mu\text{mol CO}_2$ / m^2s)	PCL (μmol / m^2s)	R_d ($\mu\text{mol CO}_2$ / m^2s)	$PPFD_{m\acute{a}x}$ (μmol fotones/ m^2s)	Φ PPFD (μmol fotones/ $\mu\text{mol CO}_2$)
La Ceiba	Michaelis Menten	15,51	39,93	2,38	440,38	0,034
La Merced	Michaelis Menten	15,55	40,85	2,32	232,13	0,034

de la tasa fotosintética máxima a saturación por luz ($A_{m\acute{a}x}$) y del punto de compensación por luz (PCL) son característicos de plantas adaptadas a condiciones de sombra (Taiz y Zeiger 2010; Aleric y Kirkman, 2005), así como para otras especies de *Passiflora* (Abreu *et al.*, 2014; Pires *et al.*, 2011). Las plantas adaptadas a estas condiciones deben maximizar la absorción de luz. Por otra parte, y teniendo en cuenta el sistema de siembra en emparrado en el que se realizó el estudio, la disminución de la $A_{m\acute{a}x}$ en estado reproductivo respecto al estado vegetativo, es un indicio de que esta especie presenta una alta plasticidad que les permite adaptarse a las condiciones de radiación (Abreu *et al.*, 2014; Pires *et al.*, 2011).

Estado de botón floral: 46 semanas después de siembra

En el primer estado reproductivo correspondiente a la formación botón floral, la tasa fotosintética (A) fue similar para las plantas de las dos localidades durante el día, excepto al final de la tarde donde la tasa disminuyó en plantas de La Ceiba respecto a plantas de La Merced (Figura 8a). Además, se encontró aumento de la tasa de transpiración (E) en plantas de La Merced que no se observó en los estados vegetativos, relacionado con una disminución considerable en el uso eficiente del agua extrínseco (WUE_e) (Figura 8e). En general, la tendencia de

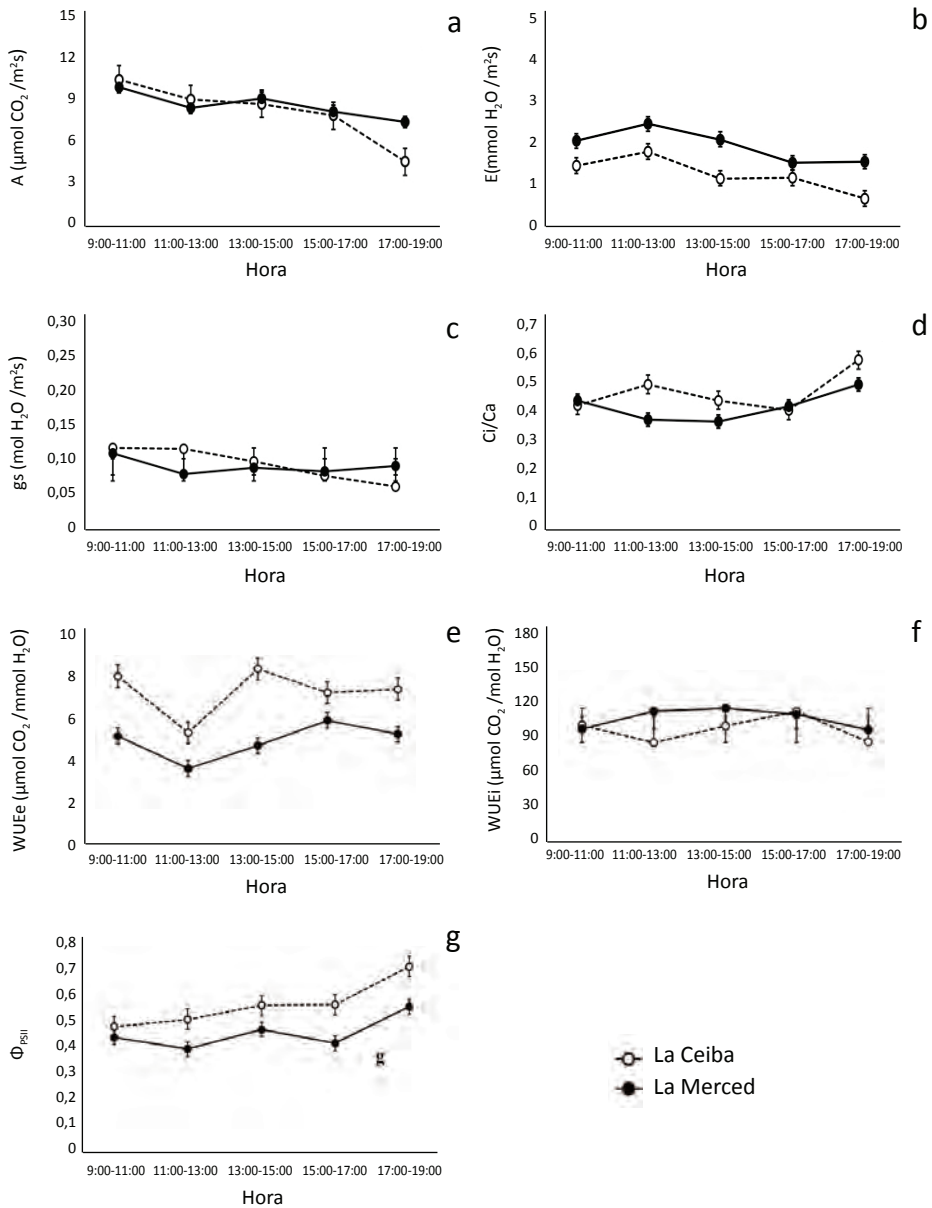


Figura 8. Parámetros de intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila en plantas de granadilla en estado reproductivo botón floral. a) Tasa fotosintética (A), b) Tasa transpiratoria (E), c) Conductancia estomática (g_s), d) Carbono interno/Carbono atmosférico (Ci/Ca), e) Uso eficiente del agua extrínseco (WUE_e), f) Uso eficiente del agua intrínseco (WUE_i) y g) rendimiento cuántico del fotosistema II (PSII). Las barras representan el error estándar (n = 10).

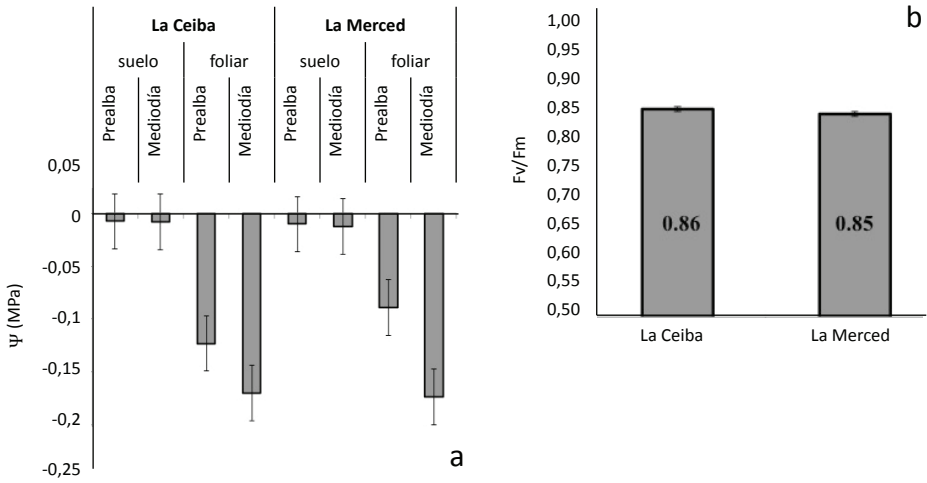


Figura 9. a) Potencial hídrico foliar y del suelo (MPa) y b) Máxima eficiencia cuántica del PSII (Fv/Fm) en plantas de granadilla en estado reproductivo botón floral. Las barras representan el error estándar (n=15).

disminución de la conductancia estomática (gs) y la tasa transpiratoria (E) cuando se presenta alta radiación al comienzo del día está sujeto a un aumento en la temperatura acompañado de una disminución de la humedad relativa, por lo tanto la planta usa como mecanismo minimizar pérdida de agua por transpiración, por lo que aumenta los valores del uso eficiente del agua o WUEe (Ocheltree *et al.*, 2014). Este comportamiento se presenta en gulupa (*Passiflora edulis* Sims) y otras especies bajo condiciones ambientales similares (Pérez-Martínez y Melgarejo, 2015; Buckley *et al.*, 2003). El menor rendimiento cuántico fotoquímico del fotosistema II (Φ_{PSII}) coincide con una mayor radiación durante el día, plantas de La Ceiba registra valores más altos respecto a La Merced (Figura 8g).

El potencial hídrico del suelo en prealba y al mediodía fue similar para ambas localidades (Figura 9a) indicando que no hay problema de déficit de agua. En cuanto al potencial hídrico foliar tanto en prealba como al medio día no se observan diferencias significativas, aunque el del pre alba fue menos negativo en plantas de La Merced. Sin embargo, teniendo en cuenta lo reportado para otras especies de *Passiflora* (Pérez-Martínez y Melgarejo, 2015; Turner *et al.*, 1996) las plantas de

granadilla utilizadas en el presente estudio no presentaron algún tipo de estrés hídrico. Los valores de Fv/Fm registrados para las dos localidades estuvieron cerca de 0,86, indicando que no hay daño del fotosistema ni síntomas de estrés en las plantas (Figura 9b) (Maxwell y Johnson, 2000). Adicionalmente, estos valores de Fv/Fm al igual que en otras especies de *Passiflora* (Abreu *et al.*, 2014).

Estado reproductivo de floración: 55 semanas después de siembra

En el estado de floración, se observa que la tasa de fotosíntesis (A) para las plantas de las dos localidades es mayor en las horas de la mañana (Figura 10a), donde la radiación aun no es máxima. La tasa transpiratoria (E) y la conductancia estomática (gs) son bajas en comparación a los valores registrados en etapas tempranas de desarrollo de las plantas. En el momento de mayor radiación en el día (13:00 a 15:00 h) para La Merced, la conductancia estomática (gs), la relación Ci/Ca y rendimiento cuántico fotoquímico del fotosistema II (Φ_{PSII}) son menores, mientras que el uso eficiente del agua intrínseca (WUEi) presenta mayor valor comparado con La Ceiba (Figura 10).

Este comportamiento de disminuir la fotosíntesis en etapas del desarrollo de estructuras reproductivas ha sido reportado para otras especies (Antlfinger y Wendel, 1997); sin embargo, también ha sido reportado que esta variación en la tasa fotosintética depende de la época del año y cambios diarios en las condiciones ambientales (Zhang *et al.*, 2005).

El potencial hídrico foliar fue más negativo en las plantas de La Ceiba en comparación a La Merced, principalmente en los valores registrados hacia el mediodía que coincide con los valores más altos de radiación (Figura 11a). Por otro lado, el potencial hídrico del suelo fue más negativo en La Merced que en La Ceiba tanto en prealba como al mediodía. Sin embargo, las plantas presentan un buen estado hídrico bajo cualquiera de las dos condiciones.

La Fv/Fm (Figura 11b) registró valores óptimos en las dos localidades, indicando que a pesar de la alta radiación no genera algún tipo de estrés

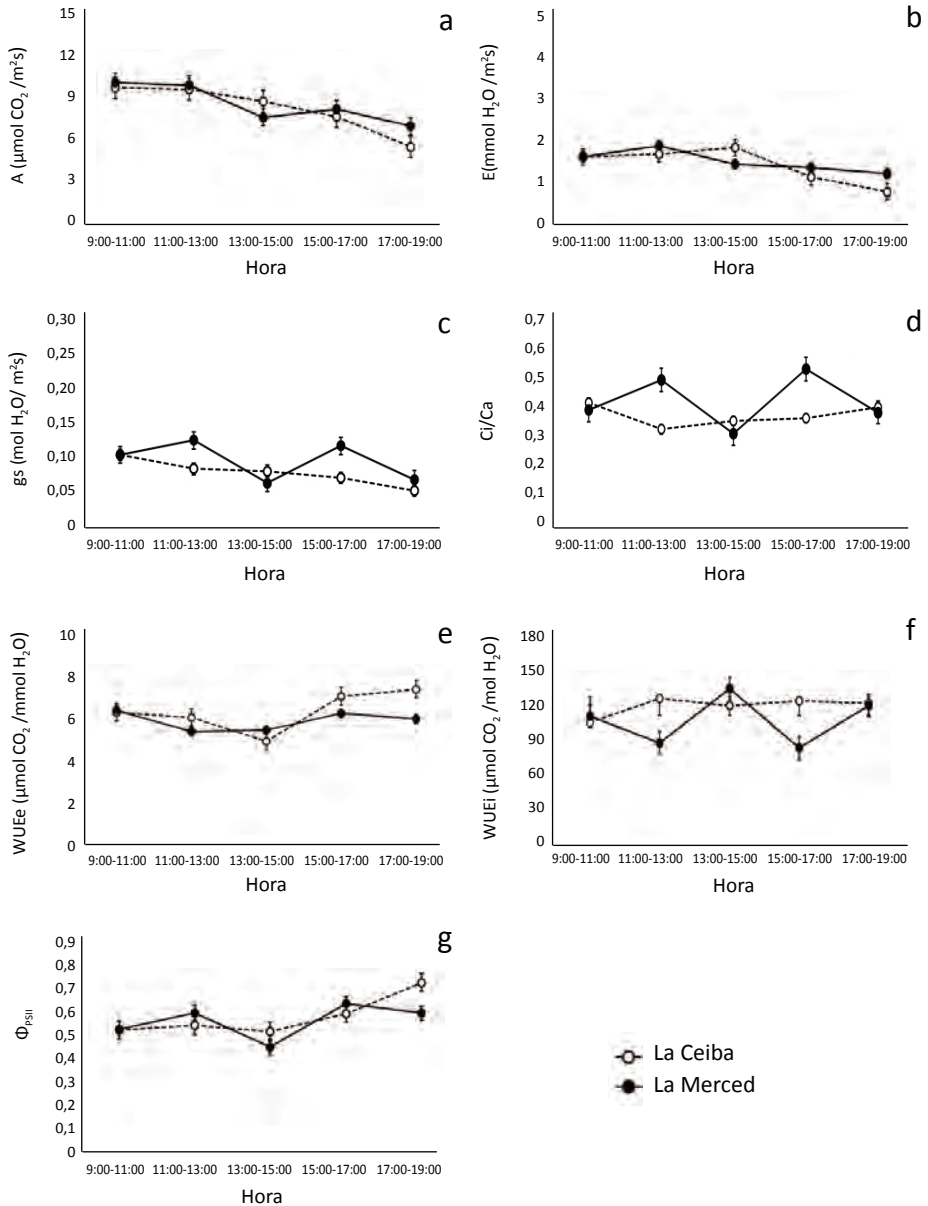


Figura 10. Parámetros de intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila en plantas de granadilla en estado reproductivo floración. a) Tasa fotosintética (A), b) Tasa transpiratoria (E), c) Conductancia estomática (g_s), d) Carbono interno/Carbono atmosférico (C_i/C_a), e) Uso eficiente del agua extrínseco (WUE_e), f) Uso eficiente del agua intrínseca (WUE_i) y g) rendimiento cuántico del fotosistema II (Φ_{PSII}). Las barras representan el error estándar ($n = 10$).

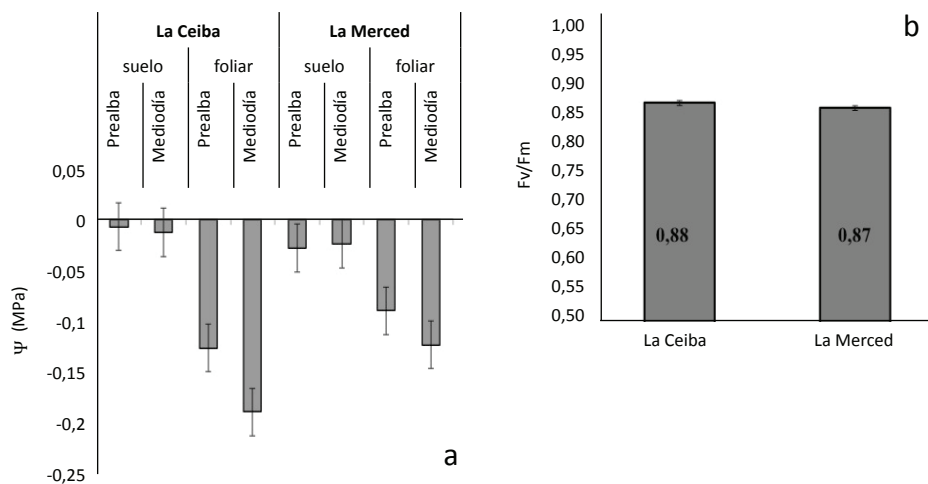


Figura 11. a) Potencial hídrico foliar y del suelo (MPa) y b) Máxima eficiencia cuántica del PSII (Fv/Fm) en plantas de granadilla en estado reproductivo floración. Las barras representan el error estándar (n=15).

o daño en el fotosistema II. Este valor de Fv/Fm indican una conversión eficiente de la energía lumínica (Abreu *et al.*, 2014).

Estado reproductivo de fruto verde: 56 semanas después de siembra

En este estado se encontraron diferencias en los parámetros ecofisiológicos. La tasa fotosintética (A), la conductancia estomática (gs), la relación Ci/Ca y el uso eficiente del agua extrínseco (WUEe) es mayor en plantas de La Ceiba en comparación a plantas de La Merced (Figura 12). El menor rendimiento cuántico fotoquímico del fotosistema II (Φ_{PSII}) coincide con una mayor radiación durante el día, donde las plantas de La Ceiba registra los valores más altos respecto a las plantas de La Merced (Figura 12g) como se observa también en el estado vegetativo. A pesar de que las plantas de La Merced registra valores más bajos en la mayoría de los parámetros ecofisiológicos, las plantas en esta localidad presentan un mayor uso eficiente del agua intrínseco (WUEi) como un posible mecanismo para reducir la pérdida de agua durante las horas de mayor radiación.

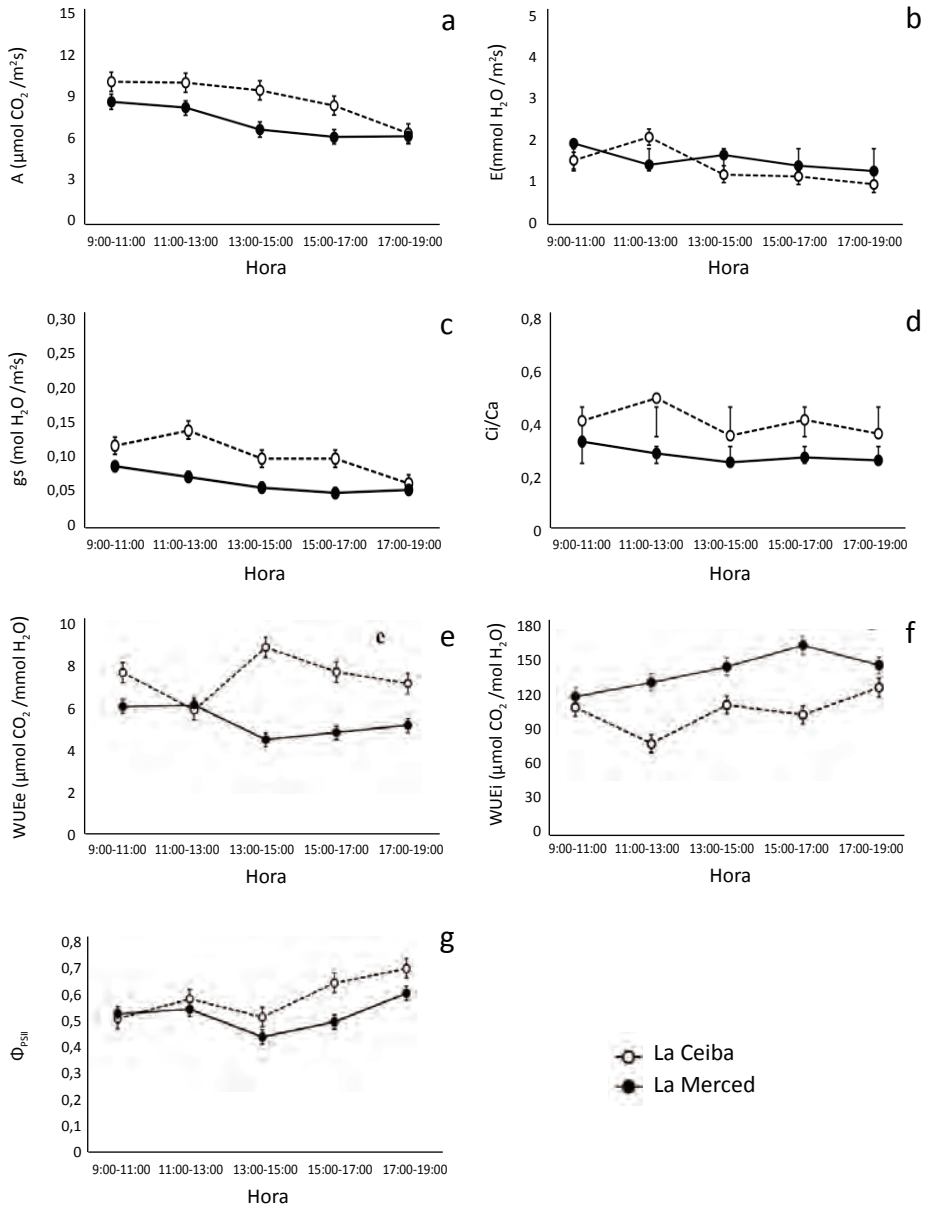


Figura 12. Parámetros de intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila en plantas de granadilla en estado reproductivo fruto verde. a) Tasa fotosintética (A), b) Tasa transpiratoria (E), c) Conductancia estomática (g_s), d) Carbono interno/Carbono atmosférico (Ci/Ca), e) Uso eficiente del agua extrínseco (WUE_e), f) Uso eficiente del agua intrínseca (WUE_i) y g) rendimiento cuántico del fotosistema II (PSII). Las barras representan el error estándar (n = 10).

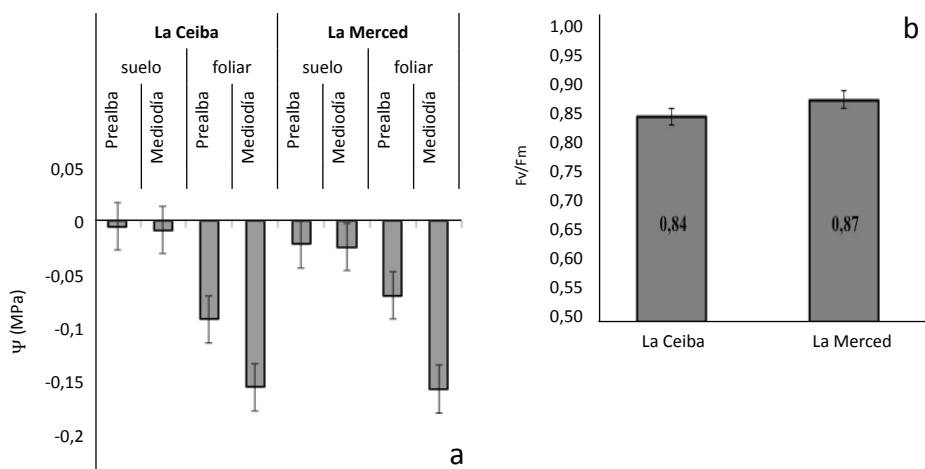


Figura 13. a) Potencial hídrico foliar y del suelo (MPa) y b) Máxima eficiencia cuántica del PSII (Fv/Fm) en plantas de granadilla en estado reproductivo fruto verde. Las barras representan el error estándar (n=15).

En cuanto al potencial hídrico foliar no se observaron diferencias entre las dos localidades (Figura 13a). Aunque en prealba, en plantas de La Merced, este potencial es ligeramente menos negativo indicando un buen estado hídrico de las plantas para las dos localidades, ya que como se ha mencionado en los demás estados fenológicos los valores no indican algún grado de estrés por déficit hídrico. El potencial hídrico del suelo fue ligeramente más negativo en La Merced respecto a La Ceiba (Figura 13a).

Las plantas de La Ceiba registraron una eficiencia cuántica máxima del fotosistema II o Fv/Fm ligeramente menor respecto a las plantas de La Merced (Figura 13b); aunque los valores están por encima de los reportados en literatura (Maxwell y Johnson, 2000), indicando que no presentan algún grado de estrés.

Estado reproductivo de fruto maduro: 63 semanas después de siembra

En este estado de fruto maduro, es el estado fenológico donde el fruto en la planta ha adquirido las condiciones adecuadas y requeridas por el mercado (color, tamaño y forma).

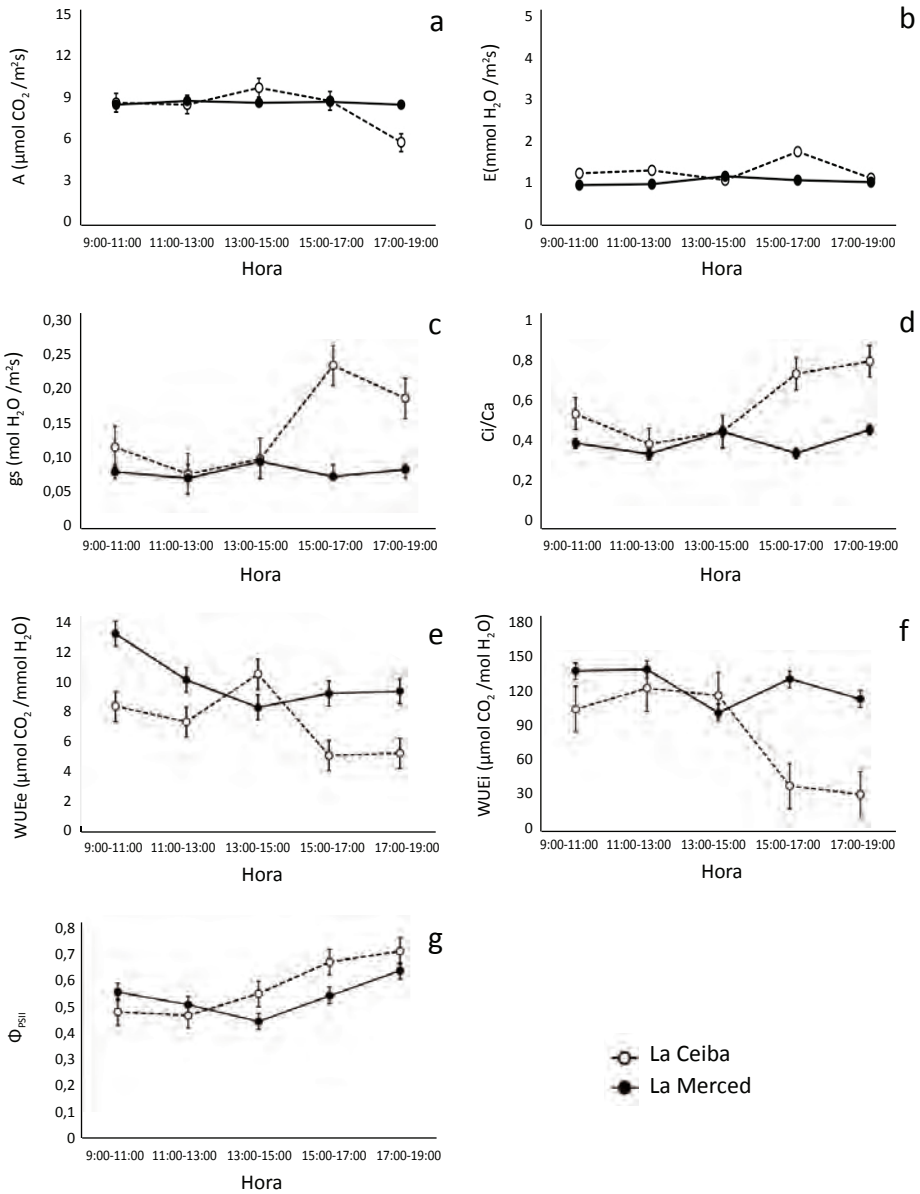


Figura 14. Parámetros de intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila en plantas de granadilla en estado reproductivo fruto maduro. a) Tasa fotosintética (A), b) Tasa transpiratoria (E), c) Conductancia estomática (g_s), d) Carbono interno/Carbono atmosférico (Ci/Ca), e) Uso eficiente del agua extrínseco (WUE_e), f) Uso eficiente del agua intrínseca (WUE_i) y g) rendimiento cuántico del fotosistema II (PSII). Las barras representan el error estándar ($n = 10$).

En la figura 14, se observa tendencia de la tasa fotosintética (A) a mantenerse en el tiempo; aunque para las plantas de La Ceiba, se observa aumento de la conductancia estomática (gs) y de la relación C_i/C_a , y disminución de la tasa fotosintética (A) en las horas de la tarde (13:00 a 17:00 h). Se ha reportado que en este estado es donde los frutos (vertedero) tienen mayor demanda de asimilados por parte de las hojas (fuente), lo que puede generar competencia de los asimilados entre los frutos y las hojas adyacentes a estos, resultando en una limitación del desarrollo y del suministro nutricional de las hojas fuente (Zhang *et al.*, 2005).

En plantas de La Ceiba en las horas de la tarde (13:00 a 17:00 h), se observa que el uso eficiente del agua intrínseco (WUEi) disminuye en tanto que la conductancia estomática aumenta (Figura 14), indicando menor uso eficiente del agua en horas de la tarde.

El potencial hídrico foliar no evidencia algún tipo de estrés hídrico en las plantas de las dos localidades, como ya se ha observado en los demás estados fenológicos. En plantas de La Merced el potencial hídrico foliar en prealba es más negativo respecto a La Ceiba (Figura

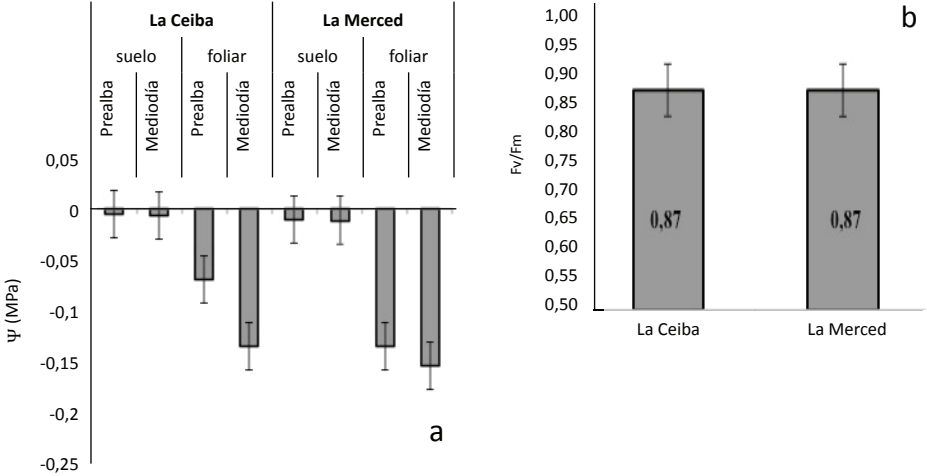


Figura 15. a) Potencial hídrico foliar y del suelo (MPa) y b) Máxima eficiencia cuántica del PSII (Fv/Fm) en plantas de granadilla en estado reproductivo fruto maduro. Las barras representan el error estándar (n = 15).

15a). El potencial hídrico del suelo referencia un buen estado hídrico del suelo ya que los valores son cercanos a 0 MPa (Figura 15b). Por otra parte, los valores de F_v/F_m se encuentran dentro del rango que indica no evidencia de algún tipo de daño del fotosistema II (Maxwell y Johnson, 2000).

A partir de los resultados obtenidos del análisis ecofisiológico de plantas de granadilla bajo dos condiciones en el departamento del Huila, se concluye que las plantas presentan un buen estado hídrico en cada una de las localidades de estudio, de acuerdo con los valores reportados por Turner *et al.* (1996) para hojas de *Passiflora* sp. con rangos de -0,9 MPa en plantas bien drenadas y -3,1 a -3,7 MPa en plantas sometidas a estrés por déficit hídrico. Las plantas de granadilla registraron valores de potencial hídrico en horas de mayor radiación por debajo de -0,25 MPa en los diferentes estados fenológicos, pero por encima de lo registrado en el estado de fructificación para plantas de *Passiflora edulis* donde se registraron valores entre -0,80 a -1,3 MPa (Pérez-Martínez y Melgarejo, 2015). Por lo tanto, no hay indicio de algún tipo de estrés hídrico porque para llegar a un estado de estrés leve se requiere que el potencial esté alrededor de -1,5 MPa en donde se presenta cierre estomático parcial y aumento en la fotorrespiración (Reigosa *et al.*, 2003).

En cuanto al potencial hídrico del suelo, los valores promedio registrados están por debajo de -15kPa (-0,015 MPa), esto evidencia que estas plantas no se encuentran sometidas a déficit hídrico. Montenegro y Malagón (1990) han reportado que valores entre -60 a -80kPa (-0,06 y -0,08 MPa, respectivamente) es donde el rendimiento del cultivo puede verse afectado.

Según Tardieu y Simmoneau (1998), de acuerdo al comportamiento del potencial hídrico a lo largo del día, las plantas de granadilla parece exhiben un comportamiento anisohídrico, donde el estado hídrico de la planta cambia de acuerdo a las condiciones cambiantes del día; es decir, el potencial hídrico no se mantiene cuando la demanda evaporativa o el potencial hídrico del suelo varían a medida que cambian las variables climáticas en el ambiente (Pérez, 2013). Como se evidencia,

los valores de tasa transpiratoria (E) son altos; según Comstock y Mencuccini (1998) este comportamiento está ligado a aumentos de DPV en plantas anisohídricas, como se observó en los estados fenológicos de la granadilla.

De acuerdo a los resultados obtenidos durante el crecimiento y desarrollo de la granadilla bajo los ambientes evaluados, se puede considerar que las mejores condiciones para un buen desempeño fisiológico de la planta es el que se reporta en la tabla 4.

Tabla 4. Promedio diario de las variables ambientales más importantes para el desarrollo de las plantas de granadilla en La Ceiba (Santa María) y La Merced (La Argentina).

VARIABLE AMBIENTAL		LOCALIDAD	
		LA CEIBA (SANTA MARÍA)	LA MERCED (LA ARGENTINA)
PAR (horas de máxima radiación μmol fotones/m ² s)		1.267	1.474
Temperatura atmosférica (°C) promedio diaria	Diurna (7:00-17:00 h)	19,2	19,3
	Nocturna (18:00-6:00h)	14,7	14,4
Humedad relativa (%)	Diurna (7:00-17:00 h)	84	73
	Nocturna (18:00-6:00h)	93	89
Déficit de presión de vapor (kPa)		0,23	0,40
Precipitación media anual (mm)		1.200	1.380

En la tabla 4 se muestran las condiciones ambientales diarias de cada una de las localidades de estudio. Se observa que las dos localidades presentan condiciones óptimas para la producción de granadilla. Además, las plantas de estas localidades presentan alta plasticidad fenotípica a los cambios en la intensidad de luz, que se refleja en mayor eficiencia fotosintética a baja intensidad de luz. Es importante resaltar que el aumento en el rendimiento de los cultivos debe ir acompañado

de un manejo adecuado y preventivo de otras prácticas culturales como planes de fertilización, manejo fitosanitario, entre otros.

REFERENCIAS

ABREU, P.; SOUZA, M.; ALMEIDA, A-AF.; SANTOS, E.; FREITAS, C.; FIGUEIREDO, A. (2014). Photosynthetic responses of ornamental passion flower hybrids to varying light intensities. *Acta Physiologiae Plantarum*. Publicado en línea: 25 de mayo de (2014).

ALERIC, K.M.; KIRKMAN, K. (2005). Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub, *Lindera melissifolia* (Lauraceae), to varied light environments. *American Journal of Botany*. 92: pp. 682-689.

ALLEN, R.G.; PEREIRA, L.S.; SMITH, M. (2006). *Evapotranspiración del cultivo. Guías para la determinación de los requerimientos de agua de los cultivos*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. p. 1-265.

ANTLINGER, A.E.; WENDEL, L.F. (1997). Reproductive effort and floral photosynthesis in *Spiranthes cernua* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*. 84: pp. 769-780.

BACON, M.A. (2004). Water use efficiency in plant biology. En: Bacon M.A. (Ed.), *Water use efficiency in plant biology*. Blackwell. pp. 1-26.

BAKER, N. (2008). *Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo*. *Annual Review of Plant Biology*. 59: pp. 89-113.

BERNACCHI, C.; DÍAZ-ESPEJO, A.; FLEXAS, J. (2012). Chap. 9. Gas-exchange analysis: basics and problems. En: *Terrestrial photosynthesis in a changing environment: a molecular, physiological, and ecological approach*. Jaime Flexas, Francesco Loreto y Hipólito Medrano (Eds). Cambridge University Press. pp. 115-130.

BRESTIC, M.; ZIVCAK, M. (2013). PSII fluorescence techniques for measurement of drought and high temperature stress signal in crop plants: protocols and applications. En: *Molecular stress physiology of plants*. Rout G.R. y Das A.B. (Eds) Springer. pp. 87-131.

BUCKLEY, T.N.; MOTT, K.A.; FARQUHAR, G.D. (2003). A hydromechanical and biochemical model of stomatal conductance. *Plant Cell Environment*. 26(10): pp. 1767-1785.

CAMPOSTRINI, E.; KIYOSHI, O.; MARTÍNEZ, C. (2001). Leaf gas exchange characteristics of four papaya genotypes during different stages of development. *Revista Brasileira de Fruticultura*. 23(3): pp. 522-525.

CASTRO, L. (2001). *Guía básica para el establecimiento y mantenimiento del cultivo de la granadilla*. Asociación Hortofrutícola de Colombia ASOHOFRUCOL. Bogotá, Colombia. p. 75.

CAVENDER-BARES, J.; BAZZAZ, F.A. (2004). Chapter 29. From leaves to ecosystems: using chlorophyll fluorescence to assess photosynthesis and plant function in ecological studies. En: *Advances in Photosynthesis and Respiration*. Volumen 19. Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis. George C. Papageorgiou y Govindjee editores. Springer, Dordrecht, Holanda. pp. 737-755.

CHAUMONT, M.; MOROT-GAUDRY, J.; FOYER, C.H. (1994). Seasonal and diurnal changes in photosynthesis and carbon partitioning in *Vitis vinifera* leaves in vines with and without fruit. *Journal of Experimental Botany*. 45: pp. 1235-1243.

COMSTOCK, J.; MENCUCCINI, M. (1998). Control of stomatal conductance by water potential in *Hymenoclea salsola* (T & G), a desert subshrub. *Plant, Cell and Environment*. 21: pp. 1029-1038.

CRUZ-AGUILAR, M.; HOYOS-CARVAJAL, L.; MELGAREJO, L.M. (2012). Respuesta fisiológica de la gulupa (*Passiflora edulis* Sims) frente al ataque por *Fusarium* spp. Melgarejo, L.M. (eds). *Ecofisiología del cultivo de la Gulupa (Passiflora edulis Sims)*. Universidad Nacional de Colombia. pp. 91-113.

DIDIER, C. (2001). Growing passion fruit. *Tropical Fruits Newsletter*. 38-39, pp. 24-27.

EHLERINGER, J.R.; CERLING, T.E. (1995). Atmospheric CO₂ and the ratio of intercellular to ambient CO₂ concentrations in plants. *Tree Physiology*. 15: pp. 105-111.

FERNÁNDEZ, G.E.; MELGAREJO, L.M.; RODRÍGUEZ, N.A. (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): pp. 206-216.

FISCHER, G.; CASIERRA-POSADA, F.; PIEDRAHÍTA, W. *et. al.* (2009). *Ecofisiología de las especies pasifloráceas cultivadas en Colombia*. Sociedad Colombiana de Ciencias Hortícolas, Bogotá, Colombia. pp. 45-67.

LAMBERS, H.; CHAPIN, F.; PONS, T. (2008). *Plant physiological ecology*. Segunda edición. Springer, New York, USA. p. 605.

LEE, H.; CHOW, W.; HONG, Y. (1999). Photoinactivation of photosystem II in leaves of *Capsicum annum*. *Physiologia Plantarum*. 105: pp. 377-384.

MARCHI S.; SEBASTIANI L. (2005). Sink-source Transition in Peach Leaves during Shoot Development. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 130(6): pp. 928-935.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G. (2000). Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of Experimental Botany*. 51(345): pp. 659-668.

MELO, A.; SILVA, J.; FERNANDES, P.; DUTRA A.; BRITO M.E.; SILVA F. (2014). Gas exchange and fruit yield of yellow passion fruit genotypes irrigated with different rates of ETo replacement. *Journal of Biosciences*, 30 (1): pp. 293-302.

MENZEL, C.M.; SIMPSON, D.R.; DOWLING, A.J. (1986). Water relations in passion fruit: effect of moisture stress on growth flowering and nutrient uptake. *Scientia Horticulturae*. 29: pp. 239-249.

MENZEL, C.M.; TURNER, D.W.; DOOGAN, V.J.; SIMPSON, D.R. (1994). Root-shoot interactions in passion fruit (*Passiflora* sp.) under the influence of changing root volumes and soil temperatures. *Journal of Horticultural Science*. 69: pp. 553-564.

MONTENEGRO, H.; MALAGÓN, D. (1990). *Propiedades físicas de los suelos*. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. p 342-353.

NIGLAS, A.; KUPPER, P.; TULLUS, A.; SELLIN, A. (2014). Responses of sap flow, leaf gas exchange and growth of hybrid aspen to elevated atmospheric humidity under field conditions. *AoB Plants*. 6: pp. 1-14.

NIINEMETS, Ü.; GARCÍA-PLAZAOLA, J.I.; TOSENS, T. (2012). *Photosynthesis during leaf development and ageing*. En: *Terrestrial Photosynthesis in a Changing Environment. The Molecular, Physiological and Ecological Bases of Photosynthesis Driving Its Response to the Environmental Changes* (eds J. Flexas, F. Loreto y H. Medrano). Cambridge University Press, Cambridge, UK.

NOVO-GAMA, V.; TAVARES-CUNHA, J.; MELO-LIMA, I.; BACARIN, M.A.; MAOURA-SILVA, D. (2013). Photosynthesis characteristics and quality of five passion fruit varieties under field conditions. *Acta Physiologiae Plantarum*. 35: pp. 941-948.

OCHELTREE, T.W.; NIPPERT, J.B.; PRASAND., V.V. (2014). Stomatal responses to changes in vapor pressure deficit reflect tissue-specific differences in hydraulic conductance. *Plant Cell Environment*. 37(1): pp. 132-139.

PÉREZ-MARTÍN, A.; FLEXAS, J.; RIBAS-CARBÓ, M.; BOTA, J.; TOMÁS, M.; INFANTE, J.M.; DÍAZ-ESPEJO, A. (2009). Interactive effects of soil water deficit and air vapour pressure deficit on mesophyll conductance to CO₂ in *Vitis vinifera* and *Olea europaea*. *Journal of Experimental Botany*. 60 (8): pp. 2391-2405.

PÉREZ-MARTÍNEZ, L.; MELGAREJO, LM. (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): pp. 83-194.

PÉREZ-MARTÍNEZ, L.; MELGAREJO, LM. (2012). Capítulo 1. Caracterización ecofisiológica de gulupa (*Passiflora edulis* Sims) bajo tres condiciones ambientales en el departamento de Cundinamarca. En: Melgarejo L.M., editora. *Ecofisiología del cultivo de gulupa (Passiflora*

edulis Sims). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. pp. 11-32.

PÉREZ, L. (2013). *Evaluación ecofisiológica de gulupa Passiflora edulis SIMS, bajo tres condiciones ambientales* (Tesis de maestría). Bogotá: Departamento de Agronomía, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia.

PIRES, M.V.; ALMEIDA, A-AF.; FIGUEIREDO, A.L.; GOMES, F.P.; SOUZA, M.M. (2011). Photosynthetic characteristics of ornamental passion flowers grown under different light intensities. *Photosynthetica*. 49: pp. 593-602.

POLLET, B.; STEPPE, K.; VAN LABEKE Y LEMEURE, R. (2009). Diurnal Cycle of chlorophyll fluorescence in Phalaenopsis. *Photosynthetica*. 47 (2): pp. 309-312.

REIGOSA, M.; PEDROL, N.; SÁNCHEZ, A. (2003). *La ecofisiología vegetal: una ciencia de síntesis*. Thomson. España. p. 1195.

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

SLAYTER, R.O.; TAYLOR, S.A. (1960). Terminology in plant and soil-water relations. *Nature*. 187: pp. 922-924.

SOLARTE, M.; PÉREZ-MARTÍNEZ, L.; MELGAREJO, L.M. (2010). Ecofisiología vegetal. En: Melgarejo L.M., editora. *Experimentos en fisiología vegetal*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. pp. 137-166.

STAVELEY, J.W.; WOLSTENHOLME, B.N. (1990). Effects of water stress on growth and flowering of *Passiflora edulis* (SIMS) grafted to *P. caerulea* L. *Acta Horticulturae*. 275: pp. 551-558.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. (2010). Capítulo 7. Photosynthesis, The light reactions. En: *Plant physiology*. Sinauer Associates Inc. Quinta Edición. USA. pp. 111-143.

TARDIEU, F.; SIMONNEAU, T. (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modeling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*. 49: pp. 419-432.

TURNER, D.W.; MENZEL, C.M.; SIMPSON, D.R. (1996). Short term of half the root systems reduces growth but not water status of photosynthesis in leaves of passion fruit (*Passiflora* sp.). *Scientia Horticulturae*. 65: 25-36.

YAMORI, W.; NOGUCHI, K.; HANBA, Y.T.; TERASHIMA, I. (2006). Effects of internal conductance on the temperature dependence of the photosynthetic rate in spinach leaves from contrasting growth temperatures. *Plant Cell Physiology*. 47: pp. 1069-1080.

ZHANG, S.; HU, H.; ZHOU, Z.; XU, K.; YAN, N.; LI, S. (2005). Photosynthesis in Relation to Reproductive Success of *Cypripedium flavum*. *Annals of Botany*. 96: pp. 43-49.