

**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS**  
**ESCUELA DE PREGRADO**

**Memoria de título**

**EFICIENCIA FOTOQUÍMICA EN HOJAS DE DISTINTAS EDADES EN  
NARANJO (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) Y VID ( *Vitis vinifera* L.)**

**SEBASTIÁN JAVIER VEGA ROJAS**

**SANTIAGO-CHILE**

**2011**

**UNIVERSIDAD DE CHILE  
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS  
ESCUELA DE PREGRADO**

**Memoria de título**

**EFICIENCIA FOTOQUÍMICA EN HOJAS DE DISTINTAS EDADES EN  
NARANJO (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) Y VID (*Vitis vinifera* L.)**

**PHOTOCHEMICAL EFFICIENCY IN LEAVES OF DIFFERENT AGES, IN  
ORANGE (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) AND GRAPE (*Vitis vinifera* L.)**

**SEBASTIÁN JAVIER VEGA ROJAS**

**SANTIAGO-CHILE**

**2011**

UNIVERSIDAD DE CHILE  
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS  
ESCUELA DE PREGRADO

EFICIENCIA FOTOQUÍMICA EN HOJAS DE DISTINTAS EDADES EN  
NARANJO (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) Y VID (*Vitis vinifera* L.)

Memoria para optar al título profesional de: Ingeniero Agrónomo

Mención: Enología

SEBASTIÁN JAVIER VEGA ROJAS

	Calificaciones
Profesor Guía	
Nicolás Franck Berger Ingeniero Agrónomo, Dr.	6,0
Profesores Evaluadores	
Herman Silva Robledo Prof. Biología, Dr.	6,0
Fernando Santibáñez Quezada Ingeniero Agrónomo, Dr.	6,0

Santiago, Chile

2011

**ÍNDICE**

<b>RESUMEN</b>	5
<b>ABSTRACT</b>	6
<b>INTRODUCCIÓN</b>	7
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	10
<b>Materiales</b>	10
<b>Materiales de campo</b>	10
<b>Materiales de fluorimetría y temperatura foliar</b>	10
<b>Materiales de laboratorio</b>	10
<b>Metodología</b>	11
<b>Selección y medición del material vegetal</b>	13
<b>Mediciones de fluorescencia</b>	13
<b>Mediciones de P.E.H.</b>	14
<b>Estudio de microscopia en tejidos fotosintéticos</b>	14
<b>Análisis Estadístico</b>	15
<b>Mediciones de fluorescencia</b>	15
<b>Mediciones de P.E.H.</b>	15
<b>RESULTADOS</b>	16
<b>Temperatura y variables de fluorescencia en naranjo</b>	16
<b>Representación gráfica de las curvas en variables de fluorescencia que presentaron diferencia significativa en hojas de naranjo</b>	20

<b>Naranja P.E.H</b>	22
<b>Vid temperatura y variables de fluorescencia</b>	23
<b>Representación gráfica de las curvas en variables de fluorescencia que presentaron diferencia significativa en hojas de vid</b>	27
<b>Vid P.E.H</b>	28
<b>DISCUSIÓN</b>	29
<b>Naranja factor edad de hojas</b>	29
<b>Naranja factor exposición de hojas</b>	31
<b>Naranja P.E.H.</b>	32
<b>Vid factor edad de hojas</b>	33
<b>Vid factor exposición de hojas</b>	33
<b>Vid P.E.H</b>	34
<b>Fluorescencia y Estrés Hídrico</b>	35
<b>Comparación entre especies</b>	36
<b>CONCLUSIÓN</b>	37
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	38
<b>ANEXO</b>	41
<b>APÉNDICE I FIGURAS</b>	44
<b>APÉNDICE II ESTADÍSTICO</b>	46

## EFICIENCIA FOTOQUÍMICA EN HOJAS DE DISTINTAS EDADES DE NARANJO (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) Y VID (*Vitis vinifera* L.)

### RESUMEN

En el presente estudio, se determinó: la eficiencia energética de los fotosistemas II (PSII) en naranjo y vid, por medio del quenching fotoquímico (qP) quenching no-fotoquímico (qN), la proporción de energía absorbida por las antenas de clorofila y dirigida a los centros de reacción abierto del PSII ( $F_v'/F_m'$ ), y el rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), en una especie caducifolia: vid var Chardonnay otra perenne: naranjo var Navel. Las determinaciones se realizaron en diferentes condiciones microclimáticas en los doseles de ambas especies durante la temporada (2008-2009), ambos conducidos en orientación norte-sur, en la localidad de Cerrillos de Tamaya, Provincia del Limarí, Chile.

Escogiéndose cinco vides y cinco árboles de naranjo. Las determinaciones de transducción energética mediante fluorescencia de clorofilas consideraron el factor exposición de las hojas: este y oeste. Asimismo, el factor edad de la hoja, en el caso de la vid se logró seleccionando las hojas ubicadas en el nudo cuarto y décimo segundo hacia el extremo distal del brote, mientras que en el naranjo se seleccionaron hojas que se formaron en el verano (2007-2008) y formadas en la primavera (2008).

La intensidad luminosa incidente en cada hoja, se determinó respetando la posición natural de la hoja, por medio de un sensor de luz PAR. Con estos valores se realizaron las determinaciones de fluorescencia de clorofilas. Este experimento se realizó en la mañana, medio día y tarde, en tres fechas diferentes. Simultáneamente se realizaron muestreos del peso específico de hoja (P.E.H.) de las hojas en ambas especies para ambos factores, edad y exposición.

Este estudio denota que el naranjo tiene una capacidad para modificar sus respuestas de fluorescencia, de acuerdo al micro-ambiente del dosel donde se desarrollan sus hojas, situación no registrada en vid

Palabras claves: “*quenching*” Fotoquímico, “*quenching*” no fotoquímico, Fotosistema II, caducifolia y Perenne.

**PHOTOCHEMICAL EFFICIENCY IN LEAVES OF DIFFERENT AGES, IN  
ORANGE (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) AND GRAPE (*Vitis vinifera* L.)**

**ABSTRACT**

Having as a goal the characterization of the fluorometrics answers between leaves of different microclimates conditions at canopy of a deciduous species, the vineyard, versus an evergreen species, the orange tree.

The investigation was done under the 2008-2009 seasons, in five Navel oranges trees of an orange orchard and five vine of the Chardonnay vineyard. Both were conducted in a North/South orientation, located in Cerrillos de Tamaya, Province of Limari, Chile.

The investigation compared the fluorometrics answers: photochemical quenching (qP), non photochemical quenching (qN), the proportion of energy absorbed by the chlorophyll antennae, and then sent to the open centers reaction of the photosystem II ( $F_v'/F_m'$ ) and effective quantum yield of photosystem II ( $\Phi_{PSII}$ ). Considering the factor of the sunlight exposition of the leaves, East and West, within the canopy of the plants. Likewise, the age factor of the leaves; in the vineyard the age separation is among the leaves located in the 4th and 12th bunch toward the distal extreme of the bud. In the orange tree, the age separation is between the leaves formed during the summer 2007-2008 in relationship to the leaves formed in the springtime in 2008. In photosynthetic photons flux density (PPFD) incident in each leaf was measured with a PAR sensor. The aim was to generate the same PPFD and in so doing, it was possible to register the fluorometrical answers. This experiment was performed in the morning, noon and afternoon hours, in three different dates.

Simultaneously a sampling of the specific weight of leaves (PEH) was done in both species, for both factors, i.e., exposition and age.

This study demonstrates that the orange tree has an ability to modify its answers in fluorescence, according to the microclimate of the canopy, where its leaves are developed, which is not the situation observed in the grape plant.

Key words: photochemical quenching, non photochemical quenching, photosystem II, deciduous, evergreen.

## INTRODUCCIÓN

La hoja es un órgano especializado de las plantas superiores que presenta una gran diversidad morfológica, siendo el principal lugar de entrada de carbono a la planta y constituyendo la interfase principal entre la planta y la atmósfera. La fotosíntesis foliar permite la fijación del CO<sub>2</sub> atmosférico necesario para la síntesis de los glúcidos utilizando para ello la energía de los rayos solares (Piel, 2002). De acuerdo al hábito de foliación las especies vegetales se clasifican, incluyendo los frutales, en caducos y persistentes. Dicho hábito condiciona las estrategias para capturar energía solar y utilizarla en la asimilación de carbono. Un ejemplo de esta clasificación son las especies objeto de este estudio: el naranjo (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) frutal de hoja persistente, representante de los cítricos que son los frutales más cultivados en el mundo (Terencio, 2006) y la vid (*Vitis vinífera* L.) frutal más cultivado en Chile (ODEPA, 2011), de hoja caduca.

Al considerar la evolución de las plantas originarias de medioambientes de alta radiación solar, con niveles que llegan a ser dañinos para las hojas, como en el caso de zonas desérticas, estas han desarrollado características anatómicas foliares específicas, tales como tricomas, glándulas de sal, y cera epicuticulares, las que aumentan el reflejo de la luz de la superficie de la hoja, reduciendo la absorción de la luz. Estas adaptaciones morfológicas pueden reducir la absorbancia lumínica hasta en un 40%, minimizando con ello el calor y otros problemas asociados al exceso de luz (Taiz y Zeiger, 2007). Otro factor a tener en cuenta es lo expuesto por Terashima, (1992. Citado en Taiz y Zeiger, 2007), quien postula que, además de las modificaciones morfológicas y fisiológicas desarrolladas por las plantas para adaptarse al medioambiente donde se desarrollaron, es importante considerar la gran plasticidad intrínseca de estas para adaptarse a diversos regímenes lumínicos, motivo por el cual plantas de una misma especie se pueden desarrollar como plantas de sol en áreas soleadas y plantas de sombra en hábitat sombríos. Esta misma diferencia se produce al interior de la copa de los árboles, razón por la cual, desde hace un tiempo, se reconoce el hecho de separar los modelos biofísicos de ecosistemas terrestres, entre follajes de sol y de sombra (Mercado *et al.*, 2006).

Según Düring (1992), las hojas de la vid aclimatadas al sol tienen una mayor capacidad foto-protectora que las hojas de sombra, la que, más allá de su mayor eficiencia en el transporte de electrones, se debería a la presencia de una mayor cantidad de carotenoides del grupo de las xantofilas. Estos carotenoides Son relevantes en la capacidad de los

fotosistemas II (PSII), altamente sensibles a daño, de disipar la energía absorbida en exceso, en forma de calor. Esta conversión de energía de una forma a otra es un proceso complejo, que depende de la cooperación de muchos complejos moleculares. Otro factor que varía entre hoja adaptada al sol versus hoja adaptada a la sombra, es el peso específico de la hoja (P.E.H.), el cual disminuye con el sombreado (Barden, 1978, citado por Reyes *et al.* 2000). Por su parte, Horsley y Gottschalk (1993) aseveran que, para determinar algunos procesos morfológicos y fisiológicos en las plantas, es importante considerar factores tales como su estado de desarrollo y edad de la hoja, además Horsley y Gottschalk (1993) afirman que la fotosíntesis de las hojas se relaciona con la ontogenia de estas.

Según Powles (1984) la fotosíntesis puede verse afectada por el exceso de luz, puesto que existe un punto de saturación lumínica donde la actividad fotosintética deja de tener capacidad para usar toda la energía fotónica absorbida por las clorofilas, provocándose la inactivación del fotosistema II ( $\Phi$ PSII) lo que, finalmente, produce una depresión de la fotosíntesis. Debido a este fenómeno, los organismos fotosintéticos han desarrollado vías de escape para disipar la energía excedente proveniente de la luz.

La energía lumínica absorbida por las moléculas de clorofila en una hoja puede seguir tres vías: (i) fotosíntesis, en tanto que la energía excedente puede disiparse como (ii) calor o (iii) ser reemitida como luz en forma de fluorescencia. Estas tres vías están constantemente en competencia, por lo que cualquier incremento en una de ellas resulta en detrimento de las otras dos. Es por esto que, mediante la medición de la fluorescencia de la clorofila, se obtiene información acerca los cambios de la eficiencia fotoquímica (Maxwell y Johnson, 2000). Esta relación puede ser expresada en la siguiente ecuación:

$$F+H+P=1$$

Ecuación 1

Donde F es la fluorescencia, H es el calor y P es la fotoquímica, se asumen como una fracción del total de la energía absorbida, la cual se asume con un valor unitario (LI-COR, 2002).

En una hoja iluminada, los procesos de captación de luz, canalización de la energía de excitación hasta el dador primario de electrones del centro de reacción del  $\Phi$ PSII y la posterior separación de cargas que lleva el electrón hasta las quinonas, son mucho más rápidos que los siguientes pasos de la cadena de transporte de electrones, lo que produce una acumulación de quinonas reducidas a la espera de ser oxidadas por el siguiente aceptor de electrones. Como resultado de ello, aquellos centros de reacción del PSII cuyas quinonas están reducidas, temporalmente no podrán procesar más energía de excitación procedente de las antenas, por lo que la emisión de la fluorescencia aumenta. Estos centro de reacción

se denominan “cerrados” en contraposición de los “abiertos”, es decir, aquellos centros cuyas quinonas están total o parcialmente oxidadas y, por tanto, pueden seguir procesando energía, generando una menor emisión de fluorescencia (Azcón-Bieto *et al.*, 2008). Sin embargo, la reemisión como fluorescencia es una fracción limitada (0,5% a 3%) de la radiación fotónica absorbida, cuando todos los centros de reacción del PSII están “abiertos” o “cerrados”, respectivamente (Dreyer *et al.*, 1995 citado por Moutinho, 2000). La determinación de la emisión de fluorescencia puede servir para conocer la eficiencia en el uso de la energía radiante, ya que los cambios de energía utilizada por los otros procesos dan lugar a cambios en su emisión. (Azcon-Bieto *et al.*, 2008). Puesto que si se ilumina una hoja con un pulso de luz blanca suficientemente alto o saturante, se conseguirá cerrar, momentáneamente, todos los centros de reacción, lo cual, combinado con la relativa lentitud del transporte de electrones, dará lugar a un nivel de fluorescencia máximo. A partir de aquí, cuanta más energía es utilizada en las reacciones fotoquímicas o en disipación térmica, menos energía queda disponible para emitirse como fluorescencia. Distinguiéndose dos tipos de “*quenching*” o atenuaciones de la fluorescencia: el “*quenching fotoquímico*” (qP) que corresponde a la energía que se procesa en la fotoquímica y el “*quenching no fotoquímico*” (qN) que corresponde a la energía que se disipa como calor. Las mediciones de fluorescencia modulada permiten la distinción y la cuantificación del qP y del qN. (Azcon-Bieto *et al.*, 2008).

De acuerdo a los puntos expuestos anteriormente, se postula la siguiente hipótesis:

La eficiencia fotosintética de las hojas depende de su posición en el follaje, por la condición lumínica micro-ambiental particular que se encuentra la hoja y de su edad .Pudiendo ser distinta en especies frutales de hoja caduca (vid) y hoja persistente (naranja).

El objetivo del presente estudio fue determinar el efecto de la edad y posición de las hojas en la copa sobre la eficiencia fotoquímica a través de los parámetros de fluorescencia: qP, qN,  $\Phi_{PSII}$  y  $F_v'/F_m'$ , de *Citrus sinensis* y *Vitis vinifera*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Materiales

#### Materiales de campo

El proyecto se desarrolló en la localidad de Cerrillos de Tamaya, provincia del Limarí en la Región de Coquimbo, en un predio perteneciente a la Agrícola Tamaya localizada en 30° 34' 9,84" Sur; 71° 25' 19,78" Oeste. Durante la temporada (2008-2009) Se seleccionaron un cuartel de naranjos (*Citrus sinensis*) cv. Navelate injertado sobre Carrizo y un cuartel de vid (*Vitis vinifera*) de la cepa Chardonnay sobre pie franco. Ambos cuarteles fueron plantados el mismo año (1997) en un suelo con un alto componente arcilloso de la serie "San Julián" y se encuentran a un 1.000 m de distancia aproximadamente. Ambos cuarteles son regados por goteo. Se seleccionaron quince plantas al azar de vid y veinte árboles de naranjo.

#### Materiales de fluorescencia y temperatura foliar

La fluorescencia se determinó por medio de un fluorómetro portátil incorporado en el IRGA (LI-COR 6400 XTR).

La temperatura foliar se determinó por medio de las termocuplas que posee el IRGA (LI-COR 6400 XTR).

Previo a cada medición de fluorescencia se registró la temperatura foliar y la densidad del flujo de fotones fotosintéticamente activos (PPFD) incidente en cada hoja, medido con el sensor de PAR del IRGA, respetando la posición natural de la hoja, Posteriormente se aplicó la misma intensidad lumínica a las hojas, con la lámpara del equipo, para realizar la determinaciones de fluorescencia con el mismo régimen luminoso al que estaba sometida la hoja previo a la medición.

**Materiales de laboratorio:** El peso seco de las hojas se obtuvo utilizando un sacabocados de diámetro conocido para calcular el peso específico de la hoja (P.E.H). Dicha sección fue de 0,92 cm<sup>2</sup> en cítricos y de 2,14 cm<sup>2</sup> en vid, diámetros que permitió utilizar sectores libre de nervaduras centrales de las hojas en ambas especies. Luego se procedió a secar las muestras vegetales, en el horno de secado de la Facultad de Ciencias Agronómicas. Posteriormente las secciones de hojas secas se pesaron en una balanza analítica Precisa 125 A Swiss Quality.

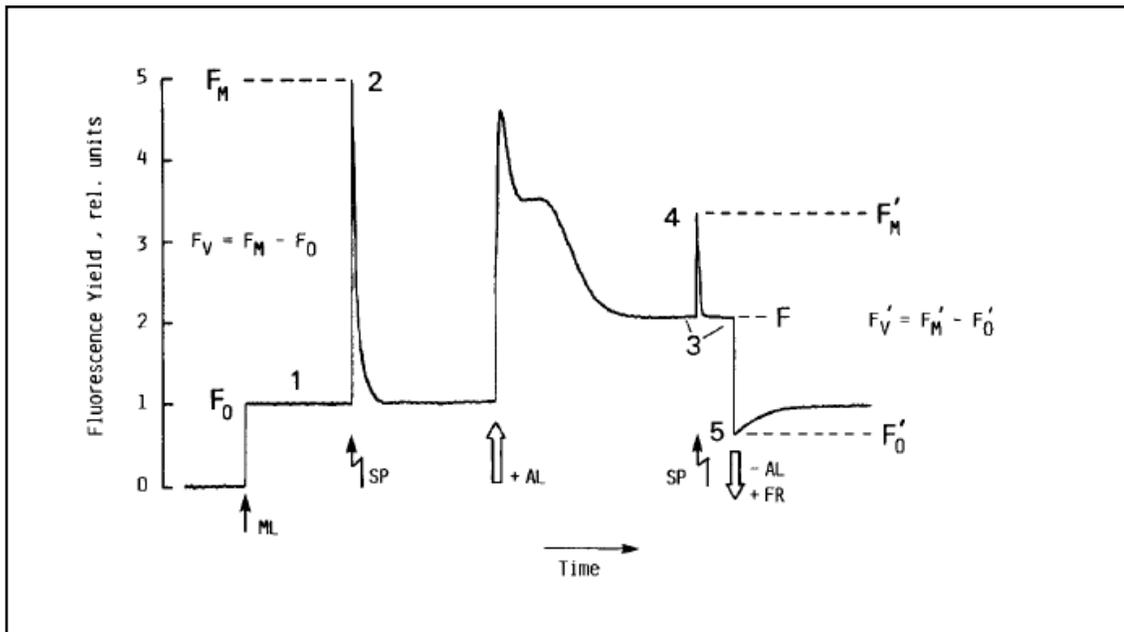
## Metodología

La determinación de los quenching fotoquímico (qP) y no-fotoquímico (qN) se realizó mediante la aplicación de un pulso saturante de luz a la hoja previamente adaptada a la oscuridad por 30 minutos. Previo al pulso la hoja se iluminó con luz de baja intensidad capaz de mantener los centros de reacción de los PSII en estado abierto y sin inducir quenching no-fotoquímico. Dicha luz induce la emisión de fluorescencia mínima ( $F_0$ ). Al aplicar un pulso saturante de luz ( $> 4000 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), la fluorescencia aumenta hasta un valor máximo ( $F_m$ ), dado que todos los centros de reacción se hallan cerrados y, por tanto, en estas condiciones el qP queda completamente suprimido quedando sólo qN. Como se aprecia en la Figura 1.

### Material Vegetal

Adaptado a la oscuridad

Iluminado



**Figura (1)** Principio del “quenching” fluorométrico mediante la saturación lumínica (Van Kooten *et al.*, 1990). Donde  $F_0$  es la Fluorescencia mínima de una hoja adaptada a la oscuridad;  $F_m$  es la Fluorescencia máxima de una hoja adaptada a la luz;  $F_0'$  es la Fluorescencia mínima de una hoja adaptada a la luz;  $F_m'$  es la Fluorescencia máxima de una hoja adaptada a la luz; y,  $F$  es la Fluorescencia en estado de equilibrio de una hoja adaptada a la luz.

Con las mediciones de los valores de fluorescencia descritos en la figura 1 se pueden estimar varios parámetros indicadores de la eficiencia fotoquímica de las hojas aplicando las siguientes ecuaciones (Van Kooten *et al.*, 1990)

$$qP = \frac{Fm' - F}{Fm' - Fo}$$

$$qN = \frac{Fm - Fm'}{Fm - Fo'}$$

$$\Phi_{PSII} = \frac{Fm' - F}{Fm'}$$

$$\frac{Fv'}{Fm'} = \frac{Fm' - Fo'}{Fm}$$

Donde: **qP** corresponde a la energía que se procesa en la fotoquímica.

**qN** corresponde a la energía que se disipa como calor.

**Φ<sub>PSII</sub>** es el rendimiento cuántico efectivo, lo que informa de la probabilidad de que un fotón de luz absorbido sea utilizado en el Fotosistema II, liberando un electrón a la cadena de transporte electrónico (Azcon-Bieto *et al.*, 2008).

**Fv'/Fm'** indica la proporción de energía absorbida por las antenas, que es enviada a los centros de reacción abierta del PSII. (LI-COR, 2002).

## Selección y medición del material vegetal

En primavera (2008) se procedió a seleccionar las plantas, que fueron ejemplares representativos del promedio encontrado en los cuarteles donde se llevó a cabo el presente estudio. Las plantas se ubicaban posteriores a la quinta posición desde el inicio de cada hilera con la finalidad de no seleccionar una planta con efecto borde. Paralelamente, se tuvo la precaución de que las plantas seleccionadas presentaran vecinas típicas y sanas, tanto en la sobre-hilera como en la entre-hilera, con el propósito de que la incidencia de luz fuera lo más homogénea posible entre las plantas seleccionadas. Se seleccionaron así:

- Quince plantas de vid, de las cuales se destinaron cinco para realizar las mediciones de fluorescencia y diez para mediciones de Peso específico de hoja (P.E.H.)
- Veinte árboles de naranjo, de los cuales se destinaron cinco para realizar las mediciones de fluorescencia y quince para las mediciones de Peso específico de hoja (P.E.H.)

**Medición de fluorescencia y temperatura foliar:** Los parámetros de fluorescencia a medir fueron  $qP$ ,  $qN$ ,  $\Phi PSII$  y  $Fv'/Fm'$ , para ello se seleccionaron cinco plantas de cada especie, marcándose dos brotes orientados hacia la entre hilera por planta: uno orientado al este y el otro al oeste y en cada brote se marcaron las siguientes hojas:

- Vid: las hojas ubicadas en los nudos cuatro ("Hoja Madura") y doce ("Hoja Nueva") desde la base del brote.
- Naranjo: hojas del verano anterior ("Hoja Madura") y de la primavera actual ("Hoja Nueva").

La fluorescencia se midió en todos los tratamientos (2 exposiciones x 2 edades = 4 tratamientos) con un el fluorómetro portátil (LI-COR 6400 XTR) en tres periodos del día: mañana (AM: 8:30-10:00), medio día (MD: 12:30 -14:00) y tarde (PM 16:30-18:00) con la finalidad de registrar la mayor variabilidad de la intensidad del PFD en la condición natural e intrínseca de las hojas. Además se realizó una medición de pre alba con el fin de poder obtener el  $F_0$ .

De manera paralela a la medición de fluorescencia el IRGA registra la temperatura foliar.

Se realizaron tres campañas de medición relacionadas con el estado de desarrollo del fruto; en vid se realizó desde diciembre hasta febrero, haciéndose la primera medición en baya en tamaño de arveja, la segunda medición en enero y la tercera en fecha de vendimia. En tanto en naranjo las mediciones se realizaron desde enero hasta agosto en tres diferentes etapas del crecimiento del fruto

correspondiente a la curva de crecimiento de los cítricos expuesta por Agustí (2000), las cuales son periodo de crecimiento exponencial o fase I, periodo de crecimiento lineal o fase II y periodo de maduración o fase III. En ambas especies las fechas coincidieron con las de mediciones de Biometría.

El LI-COR 6400 XTR registra de forma automática los  $qP$ ,  $qN$ ,  $\Phi_{PSII}$  y  $F_v'/F_m'$  a partir de los valores de  $F_o$ ,  $F_m$ ,  $F_m'$  y  $F_o'$ . Siendo necesario cambiar el  $F_o$  de las mediciones, por las tomadas en la medición de pre alba, para hacer la corrección de los datos, puesto que al utilizar el  $F_o$  de pre alba se cerciora que efectivamente todos los sistemas del  $\Phi_{PSII}$  se encuentran abiertos.

**Mediciones P.E.H:** Como se mencionó anteriormente, para las mediciones de biometría, también se realizaron tres mediciones conforme con la fenología del fruto, en las mismas fechas indicadas para las mediciones de fluorescencia.

Para:

- Vid:

Se recolectaron diez hojas por tratamiento provenientes de las diez plantas no incluidas en el ensayo de fluorescencia, midiéndose en la hoja el peso específico de la hoja P.E.H.

- Naranja:

Se recolectaron quince hojas por tratamiento provenientes de los quince árboles no incluidos en el ensayo de fluorescencia, midiéndose en la hoja el peso específico de la hoja P.E.H.

Para determinar el P.E.H. se utilizó un sacabocado de diámetro conocido y se determinó el peso seco de los discos foliares con una balanza de precisión previo secado en horno a una temperatura de 65 °C hasta alcanzar un peso constante. El PEH correspondió al peso seco del disco foliar dividido por su área.

### **Estudio de Microscopia en tejido fotosintético:**

En forma paralela a este estudio se realizó un estudio de microscopía de los tejidos fotosintéticos de hojas de diferentes exposiciones (Este y Oeste) de naranja y vid, de los mismos cuarteles donde se llevó a cabo la presente experiencia. Resultados que se encuentran en el anexo y se utilizaron para complementar la conclusión de este estudio.

## Análisis Estadístico

No se detectó efecto de la época de medición sobre las variables analizadas por lo tanto se agruparon los datos de todas las épocas de medición para su análisis estadístico.

**Mediciones de fluorescencia:** En ambas especies se realizaron regresiones para las respuestas de  $qP$ ,  $qN$ ,  $Fv'/Fm'$  y  $\Phi PSII$  a diferentes intensidades de PPFD y se utilizaron variables auxiliares para analizar los efectos exposición y edad de la hoja sobre el intercepto y la pendiente de dichas regresiones. En el caso de no ser lineales las respuestas, estas se aplicó una linearización logarítmica para determinar si existían diferencias en el intercepto y/o la pendiente de las regresiones.

La unidad experimental para todas las mediciones de fluorescencia fue la hoja y la unidad muestral el área circular de  $2,0 \text{ cm}^2$ .

Se utilizó como discriminador el estadístico F de Fisher-Snedecor con un nivel de significancia del 5%.

Para el análisis de los resultados de las mediciones se empleó el Programa estadístico InfoStat. (nov 2009; FCA UNC).

**Mediciones de P.E.H.:** En ambas especies las mediciones del P.E.H. se realizaron mediante un diseño completamente aleatorizado (DCA) con estructura factorial  $2 \times 2$  siendo el primer factor la exposición (este y oeste) y el segundo factor la edad de la hoja (hoja madura y hoja nueva). La unidad experimental fue la hoja, y los datos fueron analizados mediante un análisis de varianza (ANDEVA) con 5% de significancia. Cuando se encontraron diferencias significativas se aplicó la prueba de comparaciones múltiples de Tukey para separar las medias de los tratamientos.

## RESULTADOS

### Temperatura y variables de fluorescencia en naranjo

Se observó que el promedio del PPFD interceptado por las hojas nuevas es mayor que en las hojas maduras. Así mismo se corroboró que las temperaturas más altas se presentan en las hojas de exposición oeste pero también las temperaturas más bajas se presentan también en las hojas de exposición oeste.

Cuadro 1. Temperatura foliar promedio, mínima y máxima; PPFD incidente promedio, mínimo y máximo, en hojas de naranjo de diferentes edad y exposición.

Hoja	Promedio Temp. °C	Min Temp. °C	Max. Temp. °C	Promedio PPFD $\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-2}$	Min PPFD $\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-2}$	Max PPFD $\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-2}$
NE am	19,432	15,407	28,779	813,343	39,658	1799,351
NE md	31,292	30,190	32,349	202,222	35,590	649,695
NE pm	24,477	15,394	30,701	56,462	24,867	103,663
NW am	17,517	11,785	23,143	50,765	17,790	147,019
NW md	30,117	30,490	30,742	64,472	39,126	148,911
NW pm	24,136	14,361	35,764	661,300	11,742	1815,827
ME am	27,862	26,381	28,734	27,862	200,252	1810,985
ME md	31,387	30,770	31,964	68,419	27,036	122,320
ME pm	23,722	15,233	29,953	44,107	10,654	115,103
MW am	17,602	12,295	24,133	38,317	8,610	107,672
MW md	30,542	28,954	33,115	63,972	30,308	109,787
MW pm	22,737	14,522	32,926	259,229	14,927	1399,502

(NE: Hoja nueva exposición este; NW hoja nueva con exposición oeste; ME hoja madura de exposición este; MW hoja madura de exposición oeste) en diferentes horas del día (**am** : medida de 8:30-10:00; **md**: medida de 12:30-14:00; **pm** medida de 16:30-18:00).

En las figuras 2 y 3 se observa que las hojas expuesta al oeste en naranjo aumentan su temperatura foliar a medida que aumenta la radiación solar, en comparación con las de la exposición este.

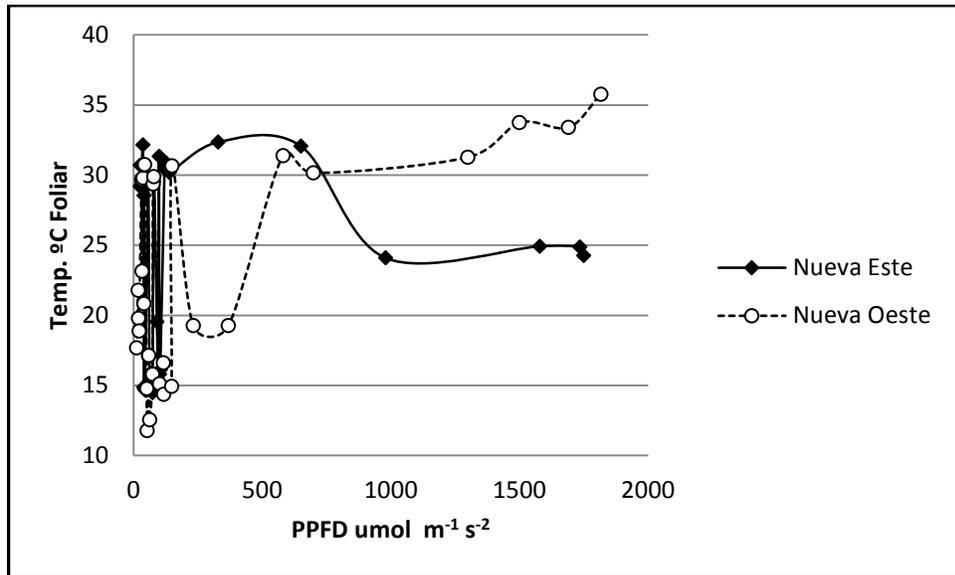


Figura 2. Representación gráfica de la temperatura foliar versus PPFD incidente en hojas nuevas de diferente exposición en naranjo.

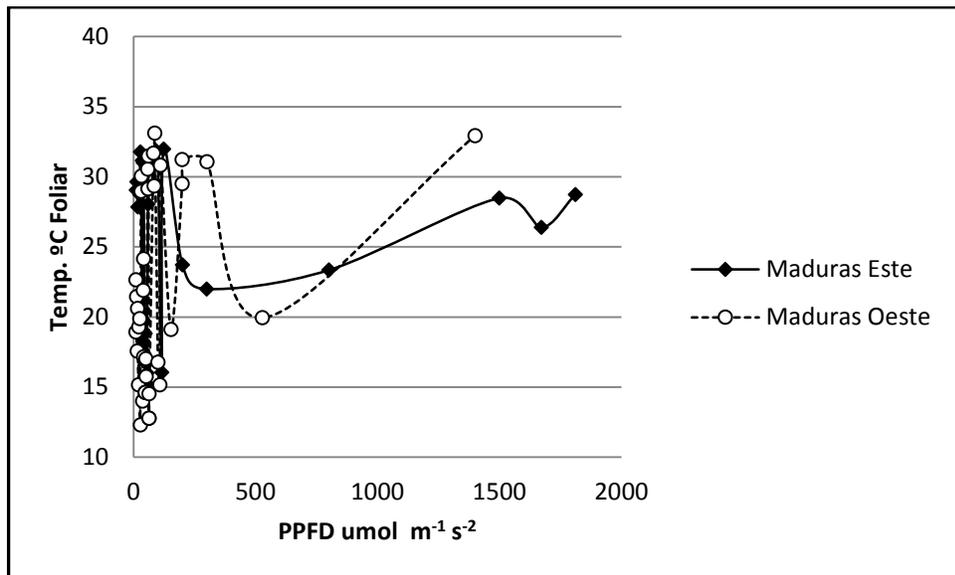


Figura 3. Representación gráfica de la temperatura foliar versus PPFD incidente en hojas maduras de diferente exposición en naranjo

En el Cuadro 2 se puede apreciar la caracterización de las curvas y ecuaciones generadas de las variables fluorométricas, obtenidas a partir de diferentes intensidades de PPF, en hojas de diferente edad y exposición en naranjo. Para la variable  $qP$  se obtuvo una curva recta de pendiente negativa, observándose una diferencia significativa sólo en la pendiente del  $qP$  entre hojas de diferentes edades, la cual se expresa en las ecuaciones a) y b) y fue mayor en las hojas maduras (Figura 4).

No se observó una diferencia significativa entre hojas de diferentes exposiciones, en la pendiente ni en el intercepto, ajustándose la curva generada entre ambas exposiciones en la ecuación c). Para la variable  $qN$  la respuesta al PPF fue logarítmica con pendiente positiva, observándose un efecto significativo de la edad de la hoja sobre el intercepto, mayor en hojas nuevas, y la pendiente, mayor en hojas maduras (Cuadro 2; Figura 5). Contrariamente, estas diferencias no se apreciaron entre hojas de diferentes exposiciones, de las cuales se obtuvo la curva ajustada en la ecuación f). La variable  $F_v/F_m$  genera una curva logarítmica de pendiente negativa, existiendo una diferencia significativa sólo entre las pendientes de hojas de diferente edad, siendo esta mayor para las hojas nuevas (Figura 6), como se puede apreciar en las ecuaciones g) para las hojas nuevas y h) para las hojas maduras. Mientras que no existen estas diferencias significativas entre las hojas de diferente exposición las cuales se ajustan en su conjunto en la ecuación i). La variable  $\Phi_{PSII}$  para el factor edad, no presenta diferencia significativa en el intercepto ni en la pendiente de la curva, ajustándose ambos tipos de hojas a la ecuación j), sin embargo existe una diferencia significativa entre el intercepto entre hojas de diferentes exposiciones, siendo este mayor en las hojas expuestas al este (Figura 7; Cuadro 1; ecuaciones k) e i)).

Cuadro 2. Descripción y curva de respuesta de las variables de fluorescencia en hojas de naranjo de diferente edad y exposición, generadas mediante diferentes intensidades de PPFD.

<b>Fluorometría <i>Citrus sinensis</i></b>				
<b>Variable</b>	<b>Tipo de respuesta</b>	<b>Diferencia intercepto</b>	<b>Diferencia pendiente</b>	<b>Ecuación Ajustada.</b>
qP edad	Recta de Pendiente Negativa	No Existe	Existe*	a) (qP N)= $0,83 - 4,0 \times 10^{-4}(\text{PPFD})$ b) (qP M)= $0,829 - 2,7 \times 10^{-4}(\text{PPFD})$
qP expo.	Recta de Pendiente Negativa	No Existe	No Existe	c) $qP = 0,82 - 4,05 \times 10^{-4}(\text{PPFD})$
qN edad	Logarítmica de Pendiente Positiva	Existe*	Existe **	d) (qP N)= $-0,46 + 0,18 (\text{Ln}(\text{PPFD}))$ e) (qN M)= $-0,67 + 0,20 (\text{Ln}(\text{PPFD}))$
qN expo.	Logarítmica de Pendiente Positiva	No Existe	No Existe	f) $qN = - 0,557 + 0,182 \times \text{Ln}(\text{PPFD})$
Fv'/Fm' edad	Logarítmica de Pendiente Negativa	No Existe	Existe*	g) (Fv'/Fm' N)= $1,10 - 0,1(\text{Ln}(\text{PPFD}))$ h) (Fv'/Fm' M)= $0,99 - 0,77(\text{Ln}(\text{PPFD}))$
Fv'/Fm' expo.	Logarítmica de Pendiente Negativa	No Existe	No Existe	i) $Fv'/Fm' = 1,04 - 0,0857 \text{Ln}(\text{PPFD})$
ΦPSII edad	Logarítmica de Pendiente Negativa	No Existe	No Existe	j) $\Phi\text{PSII} = 1,05 - 0,127 \text{Ln}(\text{PPFD})$
ΦPSII expo.	Logarítmica de Pendiente Negativa	Existe*	No Existe	k) $\Phi\text{PsII E} = 1,14 - 0,14 (\text{Ln}(\text{PPFD}))$ l) $\Phi\text{PsII O} = 1,0 - 0,12 (\text{Ln}(\text{PPFD}))$

Donde **N**: Hojas nuevas; **M**: Hojas maduras; **E**: Hojas expuestas al Este; **O**: Hojas expuestas al Oeste. Ecuación que no está acompañada por las letras (N,M,E y O) implica que dicha ecuación se ajusta para ambos tipo de hojas que se están comparando. \* Diferencia estadística significativa para un intervalo de confianza de 95% y \*\* para un intervalo de confianza de 90% (evaluadas con el estadístico F).

**Representación gráfica de las curvas en variables de fluorescencia que presentaron diferencia significativa en hojas en naranjo**

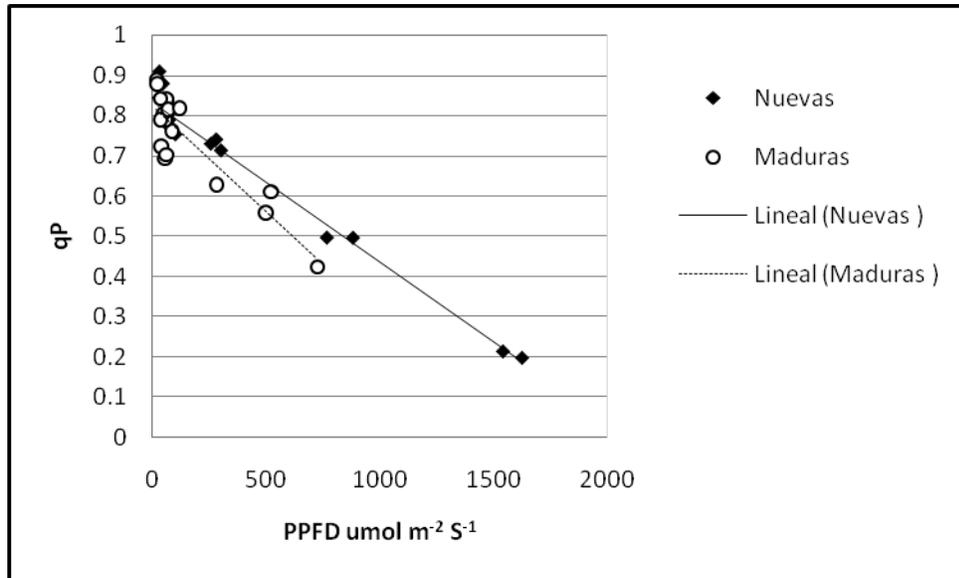


Figura 4. Representación gráfica de las rectas de regresión obtenidas a partir de un modelo con dos variables auxiliares, entre qP versus PPFD incidente en la hojas de diferente edad en naranjo. ( $R^2$  del Modelo = 0,91)

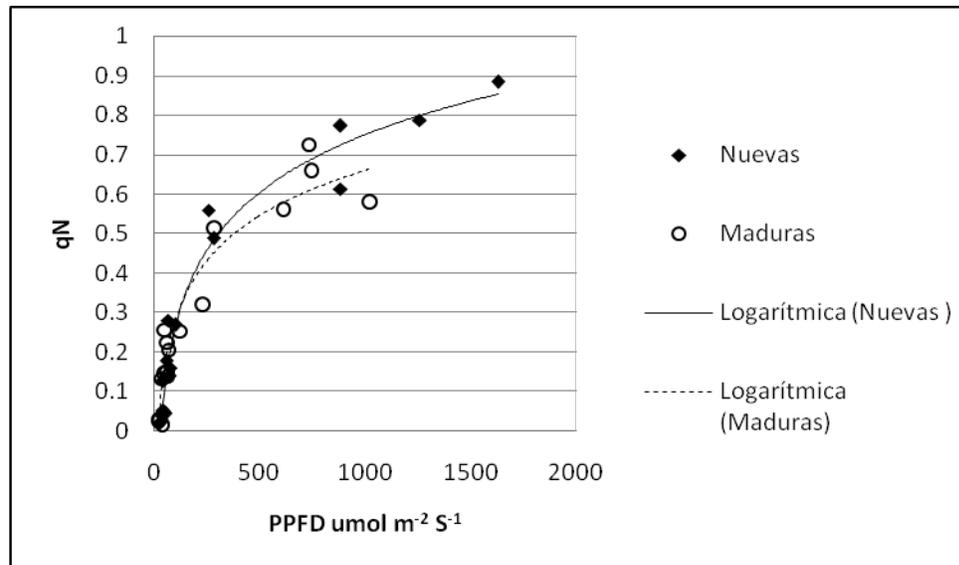


Figura 5. Representación gráfica de las curvas de tendencia logarítmicas entre qN versus PPFD incidente en la hojas de diferente edades en naranjo. ( $R^2$  Nuevas= 0,9344) y ( $R^2$  Maduras = 0,9155).

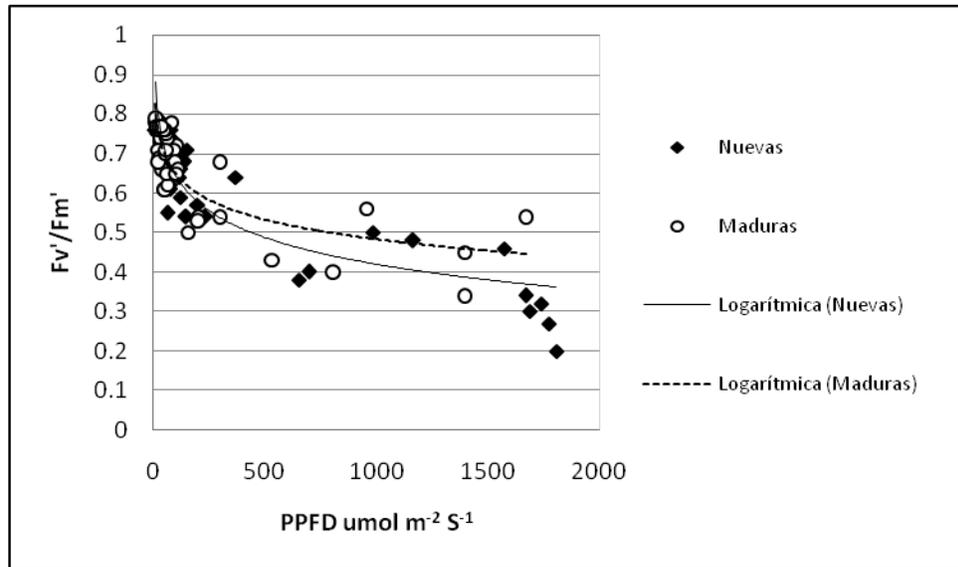


Figura 6. Representación gráfica de las curvas de tendencia logarítmicas entre  $F_v'/F_m'$  versus PPFD incidente en la hojas de diferente edades en naranjo. ( $R^2$  Nuevas= 0,8192) y ( $R^2$  Maduras = 0,6944)

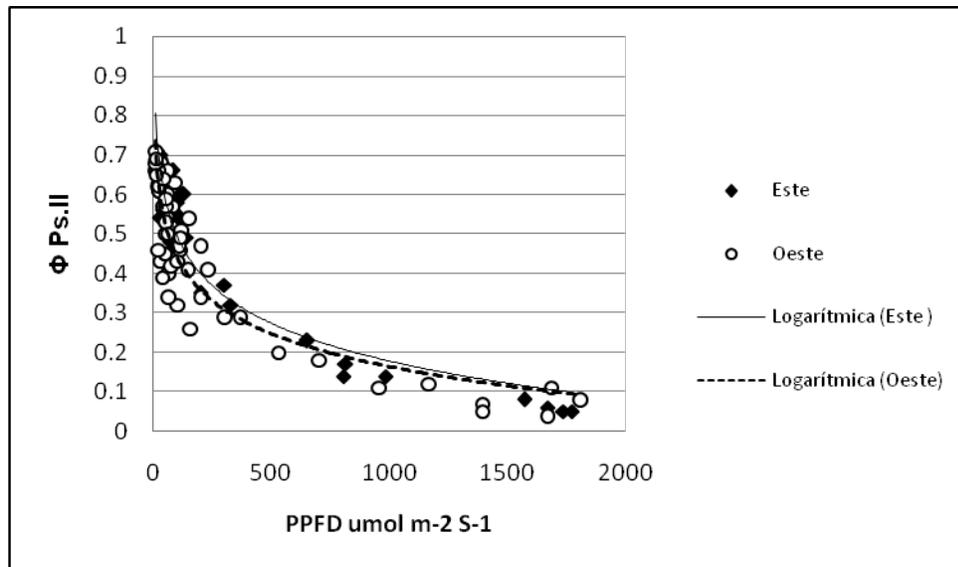


Figura 7. Representación gráfica de las curvas de tendencia logarítmicas entre  $\Phi_{PSII}$  versus PPFD incidente en la hojas de diferente exposiciones en naranjo. ( $R^2$  Este =0,9086) y ( $R^2$  Oeste=0,8107)

### Naranja P.H.E.

En el cuadro 4 se puede apreciar la variabilidad del peso específico de la hoja (PEH) de naranja, el cual presenta una interacción entre los factores edad de la hoja y exposición de la hoja. En donde las hojas nuevas de exposición Este presentan un P.E.H. menor a las demás.

Cuadro 4. Variabilidad de P.H.E en naranja.

Factores		R2	Promedio (mg/cm <sup>2</sup> )
Exposición		0,0522	
	Oeste		13,04
	Este		13,96
Edad		0,04972	
	Nuevas		13,05
	Maduras		13,95
<b>Interacción Expo.*Edad</b>		0,02699	
<b>Expo.</b>	<b>Edad</b>		
W (Oeste)	N (Nueva)		13,85 <b>a A</b>
W (Oeste)	M (Madura)		14,08 <b>a A</b>
E (Este)	N (Nueva)		12,26 <b>b B</b>
E (Este)	M (Madura)		13,82 <b>a A</b>

Analizado mediante Diseño Completamente Aleatorizado con estructura Factorial, analizado mediante el estadístico Tukey.

Letras minúsculas diferentes en sentido vertical indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) para el Factor Edad de Hoja dentro de cada Factor Exposición.

Letras mayúsculas diferentes en sentido vertical indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) para el Factor Exposición dentro de cada Factor Edad de Hoja.

### Temperatura y variables de fluorescencia en vid

El promedio del PPFD es mayor en las hojas de exposición este en la mañana (AM) y es mayor en las hojas oeste en las mediciones de la tarde (PM), a la vez se puede constatar que las temperaturas más bajas se presentan en las hojas oeste en la medición AM. (Cuadro 5)

Cuadro 5. Temperatura foliar promedio, mínima y máxima; PPFD incidente promedio, mínimo y máximo, en hojas de vid de diferente edad y exposición

Hoja	Promedio Temp. °C	Min Temp.°C	Max. Temp.°C	Promedio PPFD $\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-2}$	Min PPFD $\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-2}$	Max PPFD $\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-2}$
<b>12 E am</b>	24,786	18,777	31,476	1104,947	76,794	2045,426
<b>12 E md</b>	31,925	30,391	34,208	619,404	76,794	1201,217
<b>12 E pm</b>	27,331	25,268	29,835	126,808	100,048	156,063
<b>12 W am</b>	24,701	15,945	31,386	113,060	68,790	191,575
<b>12 W md</b>	30,048	28,658	31,292	90,216	74,131	130,523
<b>12 W pm</b>	31,208	27,052	35,881	1259,831	108,357	1987,090
<b>4 E am</b>	29,059	20,908	34,232	860,671	73,592	2067,427
<b>4 E md</b>	31,782	30,444	34,332	478,770	40,183	2060,650
<b>4 E pm</b>	28,310	25,411	31,536	70,554	33,620	130,884
<b>4 W am</b>	21,746	15,748	28,778	83,668	48,833	101,682
<b>4 w md</b>	30,063	28,773	32,638	428,876	48,833	1169,749
<b>4 W pm</b>	30,876	26,858	34,258	1059,264	89,929	1699,256

**12E:** Hoja nueva exposición este; **12W** hoja nueva con exposición oeste; **4E** hoja madura de exposición este; **4W** hoja madura de exposición oeste. En diferentes horas del día **am** : medida de 8:30-10:00; **md**: medida de 12:30-14:00; **pm** medida de 16:30-18:00.

En las figuras 8 y 9 se puede apreciar como las hojas expuestas al oeste en vid se encuentran en un ambiente de mayor temperatura a medida que aumenta la radiación solar, respecto a las expuestas al este.

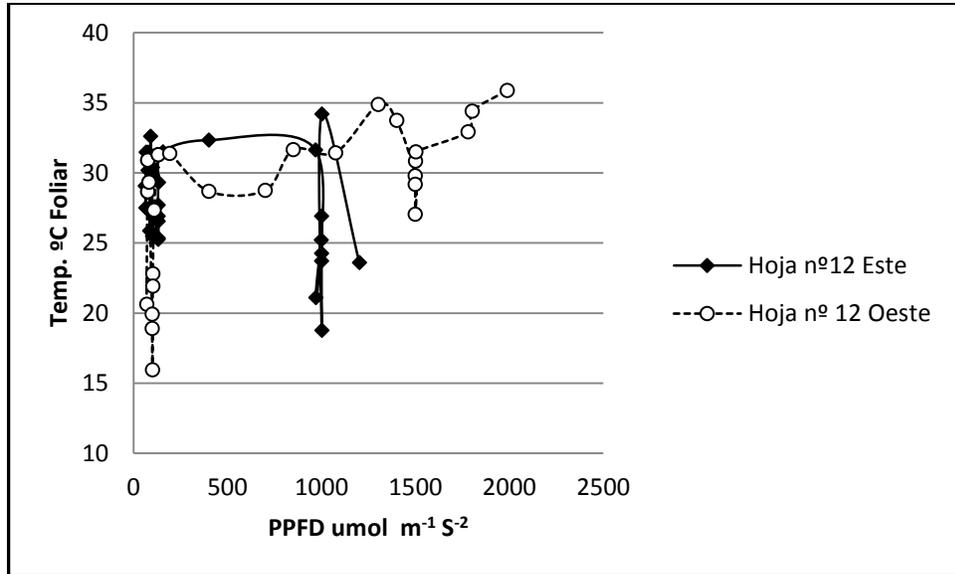


Figura 8. Representación gráfica de la temperatura foliar versus PPFD incidente en hojas nuevas (nº12 en el brote) de diferente exposición en vid.

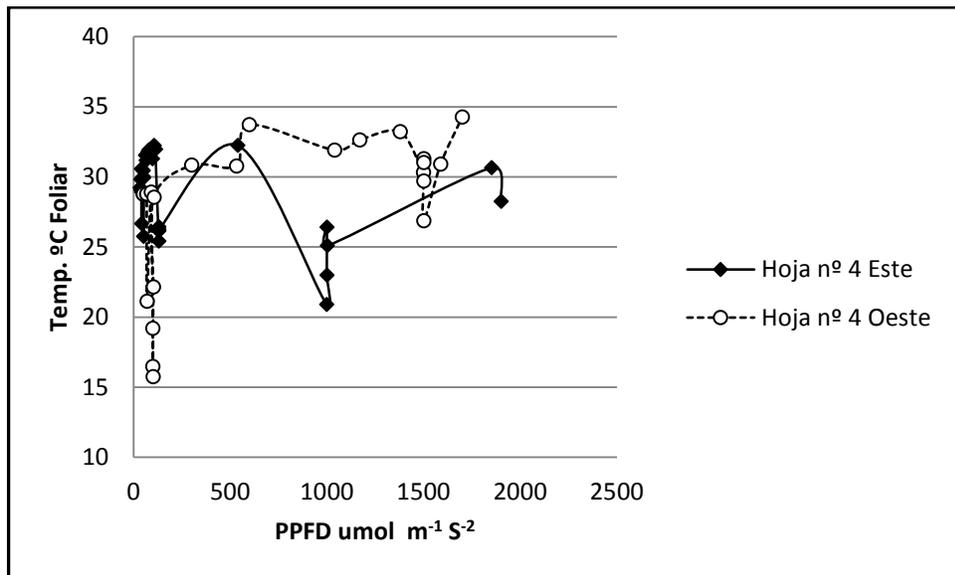


Figura 9. Representación gráfica de la temperatura foliar versus PPFD incidente en hojas maduras (nº4 en el brote) de diferente exposición en vid.

En el cuadro (6) se puede apreciar la caracterización de las curvas y ecuaciones generadas de las variables fluorométricas, obtenidas a partir de diferentes intensidades de PPF, en hojas de diferentes edad y exposición en vid. La variable qP genera una recta de pendiente negativa. No existiendo una diferencia significativa entre los interceptos y las pendientes de qP entre hojas de diferentes edades, las cuales en su conjunto se ajustan a la ecuación m). De igual forma, no se observa diferencia, entre hojas de diferentes exposiciones, en la pendiente ni en el intercepto, ajustándose ambos tipo de hojas a la ecuación n). Para la variable qN, entre hojas diferente edad se genera una curva logarítmica de pendiente positiva, no presentando diferencia significativa en el intercepto ni la pendiente, ajustándose la respuesta qN de estas hojas a la ecuación o). La respuesta de la variable qN entre hojas de diferente exposición no presentaron diferencia significativa en el intercepto ni la pendiente de las curvas, donde la respuesta del qN para ambas exposiciones de hojas se ajustan a la ecuación p). Sin embargo, la respuesta de la variable  $F_v/F_m$  en hojas de diferente edades presentan diferencia significativa en el intercepto y la pendiente (Figura10;Cuadro 6) ajustándose las hojas nuevas a la ecuación q) y las hojas maduras a la ecuación l). No obstante, estas diferencias no se apreciaron entre hojas de diferentes exposiciones, de las cuales se obtuvo la curva ajustada en la ecuación s). La variable  $\Phi_{PSII}$  para el factor edad, no presentó diferencia significativa en el intercepto ni en la pendiente de la curva, ajustándose ambos tipos de hojas a la ecuación t). Al igual la variable  $\Phi_{PSII}$  para el factor exposición, no presentó diferencias significativas en el intercepto ni en la pendiente de la curva, ajustándose ambos tipos de hojas a la ecuación u).

Cuadro 6. Curva de respuesta de las variables de fluorescencia en hojas de vid de diferente edad y exposición, generadas mediante diferentes intensidades de PPFD.

<b>Fluorometría <i>Vitis vinífera</i></b>				
<b>Variable</b>	<b>Tipo de curva</b>	<b>Diferencia en Intercepto.</b>	<b>Diferencia en Pendiente</b>	<b>Ecuación Ajustada.</b>
qP edad	Recta de Pendiente Negativa	No Existe	No Existe	m) $qP = 0.824 - 3,14 \times 10^{-4} \text{ PPFD}$
qP expo.	Recta de Pendiente Negativa	No Existe	No Existe	n) $qP = 0,824 - 3,14 \times 10^{-4} \text{ PPFD}$
qN edad	Logarítmica de Pendiente Positiva	No Existe	No Existe	o) $qN = - 0.869 + 0.235 \text{ Ln(PPFD)}$
qN expo.	Logarítmica de Pendiente Positiva	No Existe	No Existe	p) $qN = - 0.869 + 0.235 \text{ Ln(PPFD)}$
Fv'/Fm' edad	Logarítmica de Pendiente Negativa	Existe*	Existe*	q) (Fv'/Fm' <b>4</b> )= 1,19 - 0,11 (Ln(PPFD)) l) (Fv'/Fm' <b>12</b> )=1,29 -0,13(Ln(PPFD))
Fv'/Fm' expo.	Logarítmica de Pendiente Negativa	No Existe	No Existe	s) $Fv'/Fm' = 1.23 - 0.119 \text{ Ln(PPFD)}$
ΦPSII edad	Logarítmica de Pendiente Negativa	No Existe	No Existe	t) $\Phi\text{PSII} = 1.26 - 0.155 \text{ Ln(PPFD)}$
ΦPSII expo.	Logarítmica de Pendiente Negativa	No Existe	No Existe	u) $\Phi\text{PSII} = 1.26 - 0.155 \text{ Ln(PPFD)}$

Donde: **4:** Hoja Nueva; **12:** Hoja Madura; **E:** Hoja expuesta al Este; **O:** Hoja expuesta al Oeste. Ecuación que no está acompañada por (12, 4, E y O) implica que dicha ecuación se ajusta para ambos tipo de hojas que se están comparando. \* Diferencia estadística significativa para un intervalo de confianza de 95% y \*\* para un intervalo de confianza de 90% (evaluadas con el estadístico F).

**Representación gráfica de las curvas en variables de fluorescencia que presentaron diferencia significativa en hojas en vid**

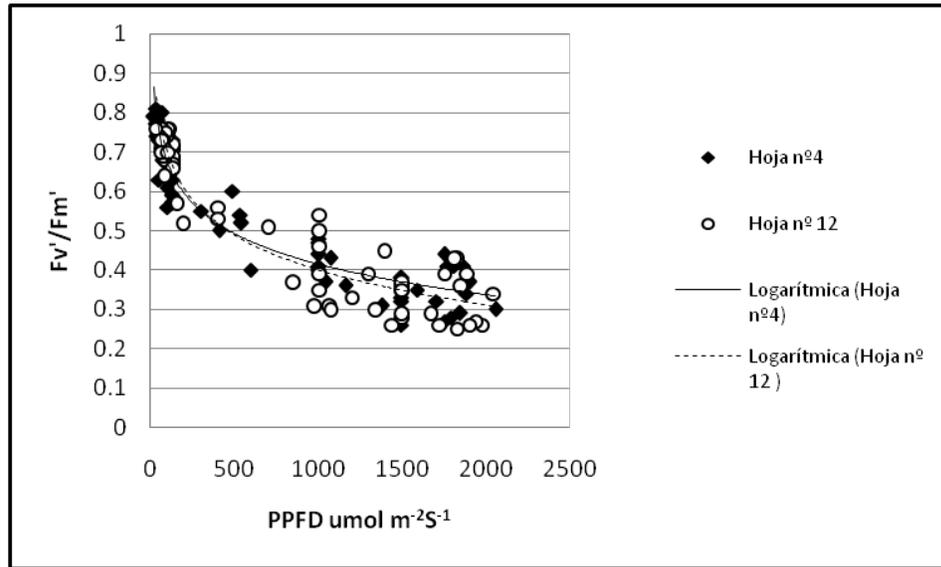


Figura 10. Representación gráfica de las rectas de tendencia logarítmicas entre  $F_v'/F_m'$  versus PPFD incidente en la hojas de diferente edades en vid. ( $R^2_{n^4}=0,9167$ ) y ( $R^2_{n^12}=0,9039$ )

## Vid P.H.E.

En el P.H.E: de la vid la no se detectó una interacción entre los factores exposición y edad de la hoja, por lo que se procedió a realizar un DCA (Diseño Completamente Aleatorizado) para cada factor por separado. Donde el cuadro (7) muestra que no existe diferencia significativa del P.H.E. entre hojas de diferentes exposiciones, sin embargo el cuadro (8) denota que existe diferencia significativa entre hojas de diferentes edades.

Cuadro 7. Variabilidad de P.H.E en vid para el factor exposición.

<b>Factor Exposición</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>Promedio (mgr/cm<sup>2</sup>)</b>
W (Oeste)	13,811	10,197 <b>A</b>
E (Este)	13,811	9,609 <b>A</b>

Letras distintas en sentido vertical, señalan diferencias significativas entre los tratamientos (p-value < 0,05) (Prueba Tukey)

Cuadro 8. Variabilidad de P.H.E en vid para el factor edad de la hoja.

<b>Factor Edad de Hoja</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>Promedio (mgr/cm<sup>2</sup>)</b>
Hoja n°4	48,623	9,352 <b>B</b>
Hoja n°12	48,623	10,454 <b>A</b>

Letras distintas en sentido vertical, señalan diferencias significativas entre los tratamientos (p-value < 0,05) (Prueba Tukey)

## DISCUSIÓN

### Naranja factor edad de hojas

La respuesta de  $qP$  en naranja para diferentes intensidades del PPF, indica que las hojas maduras presentan un comportamiento de hojas de sombra con respecto a las hojas nuevas, esto se comprueba al observar que existe una diferencia significativa entre las pendientes de las curvas de  $qP$  en estos dos grupos de hojas, siendo significativamente mayor la pendiente, en las hojas maduras (Fig. 2). Así, a una misma intensidad de luz, las hojas maduras presentan un menor  $qP$  respecto a las nuevas. Por lo que se puede inferir que las hojas maduras son menos sensibles al aumento del PPF incidente, con respecto a las hojas nuevas. A su vez se puede observar que el  $qN$  presenta una curva logarítmica con pendiente positiva al aumento de la intensidad lumínica (Fig. 3), resultado que es acorde a las curvas expuestas por Azcón *et al.* (2008) para  $qN$ . Al observar la Fig. 11 (Apéndice I) que corresponde a la linearización de los datos de  $qN$  hechos para realizar el análisis estadístico, se percibe una mayor pendiente en la respuesta de  $qN$  al PPF hasta los 300  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Situación que se revierte sobre este rango, comenzando las hojas nuevas a disipar más energía vía calor a la misma intensidad lumínica respecto las hojas maduras. Cabe señalar que el nivel de significancia que diferencia las curvas de  $qN$  para ambas edades de hoja es leve ( $P \leq 0,1$ ), pero es coherente con su respuesta de  $qP$ , debido a que la energía luminosa radiante excesiva es disipada como  $qN$ , lo que implica una disminución de la atenuación fotoquímica  $qP$  (Groom y Baker, 1992). A su vez, la respuesta de  $qP$  y  $qN$  observada en esta experiencia, para hojas nuevas y maduras, que presentan comportamientos de hojas de sol y sombra respectivamente, al aumento del PPF, es acorde a lo expuesto por Vogel (1968 en McCain *et al.*, 1987) quienes postulan que las hojas de sol disipan el calor de una forma más eficiente que las hojas de sombra.

Respecto de  $F_v'/F_m'$ , se observó que las hojas nuevas tienden a disminuir más rápido el  $F_v'/F_m'$  que las hojas maduras, a la misma intensidad luminosa. Congruentemente, se observó una diferencia significativa entre sus pendientes (Fig. 4). Esto implica, según Genty *et al.*, 1989 (en Ishida *et al.*, 2006) que la proporción de energía absorbida por las antenas y que es enviada a los centros de reacción abiertos disminuye de manera más rápida en las hojas nuevas que en las hojas maduras, a medida que aumenta la intensidad de la luz en condiciones de alta luminosidad. Esta plasticidad fisiológica en cítricos concuerda con lo expuesto por Jifon *et al.*, (2001) quien asevera que las hojas de los cítricos, como en la mayoría de las plantas, se adaptan al continuo sombreado. Según esta respuesta entre las dos edades de hojas, más el promedio del PPF reportado para los diferentes tipos de hoja de naranja (Cuadro 1) se puede inferir que las hojas maduras al estar en un ambiente más sombrío, tienden a enviar una mayor proporción de energía, respecto de la absorbida por las antenas a los centros abiertos de las hojas nuevas, las cuales se encuentran en un ambiente de mayor intensidad lumínica, y por ende, tienen un mayor riesgo de

generar deterioro fotooxidativo por exceso de luz, especialmente en el PSII. (Azcón-Bieto, 2008).

El  $\Phi$ PSII presenta una curva logarítmica negativa al aumento del PPF (Cuadro 2; ecuación j)) respuesta acorde con los resultados de Azcón-Bieto (2008) y Ribeiro (2006), a su vez Cheng *et al.* (2001) afirma que el  $\Phi$ PSII es alto para valores inferior a los 200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , situación que se observa en la Fig. 12 (Apéndice I); no se detectaron diferencias significativas entre los dos tipos de hojas. Sin embargo cabe considerar el estudio realizado por Rivas *et al.* (2007), donde se valida que las hojas jóvenes en cítricos de ramas con presencia de estructuras florales, aumentan el  $\Phi$ PSII 30 días después de anillados, situación no registrada en hojas maduras, indicando que existe una interacción entre el  $\Phi$ PSII con la variación de asimilados disponibles en las hojas jóvenes para mantener directamente el desarrollo de flor y fruto. Analogía consistente a lo expuesto por Ribeiro *et al.* (2005), quienes señalan que esta especie tiene la capacidad de cambiar la eficiencia cuántica en las hojas expuestas a altos niveles de radiación lumínica. Esto, con el fin de mantener altos valores de la tasa de transporte de electrones y mantener un adecuado nivel de disipación del calor por las vías no fotoquímicas.

Las respuesta que presenta *Citrus sinensis*, donde las hojas maduras tienden a comportarse como hojas adaptadas a la sombra y las hojas nuevas como hojas adaptadas a luz, se pueden explicar desde la arquitectura de estos árboles, puesto que las ramas de los cítricos constituyen una copa que adquiere un aspecto más o menos esférico (Agustí, 2000), desarrollo acorde a los árboles utilizados en esta experiencia. Cabe considerar que las hojas maduras se encuentran en un microambiente más sombrío con respecto a la las hojas nuevas (Cuadro 1), debido a que la brotación de esta especie se origina en ramas desarrolladas en el año anterior, especialmente en la madera generada en el otoño anterior. Ramas que mantienen sus hojas por tratarse de una especie perenne, que a medida que origina nuevos brotes van sombreando las hojas ya desarrolladas en la temporada anterior (Agustí, 2000).

### Naranja factor exposición de hojas

Con respecto a las respuestas obtenidas de las variables de fluorescencia a diferentes intensidades de luz, para las condiciones exposición este versus oeste, no se observaron grandes diferencias, como puede apreciarse en (Cuadro 2) para las diversas variables de fluorescencia  $qP$ ,  $qN$  y  $Fv'/Fm'$ . Esta ausencia de diferencias significativas, para estas variables de fluorescencia en hojas de diferentes exposiciones en naranja, son comparables al estudio realizado por Ribeira *et al.* (2005) quién sólo reportó una pequeña diferencia en los factores ambientales presión de vapor y temperatura del aire, entre las posiciones este y oeste, en el dosel de naranjos de variedad Valencia en el estado de San Pablo al sureste de Brasil, entre las 11:00 y 15:00 hrs. Lo que es congruente con los resultados reportados por esta experiencia (Cuadro 1), ya que no se observa una gran diferencia entre la temperatura foliar de las diferentes hojas en las mediciones de medio día, que es donde se registran las temperaturas promedios más altas.

La respuesta del  $\Phi_{PSII}$  al PPFD (Fig. 7) la que se expresa en la ecuaciones k) y l) en el cuadro (2), presentó una diferencia entre las dos exposiciones, siendo menor el intercepto del  $\Phi_{PSII}$  en las hojas Oeste respecto a las Este a una misma intensidad lumínica, no obstante, no existe una diferencia significativa entre las pendientes de estas curvas, lo que implica que la tasa con que disminuye el  $\Phi_{PSII}$  al aumentar la intensidad de luz es similar en ambos casos. Esto indica que la exposición Oeste presenta un menor  $\Phi_{PSII}$  en relación al Este, lo que se puede relacionar con la experiencia realizada en naranjos de variedad Valencia en Brasil, por Ribeiro (2005) el cual concluye que las hojas de exposición este se encuentran en la posición este poseen una mayor capacidad de disipar el calor mediante transpiración que las que se encuentran al oeste del dosel de los árboles, en las horas más calurosas del día (11:00 a 15:00). Durante estas horas los valores de la radiación global, déficit de saturación de presión de vapor en el aire y temperatura ambiental son más elevados. Presumiendo que esta disipación de temperatura está relacionada con la noción de que la exposición este posee una mayor transpiración que la oeste, debido que esta última exposición es más proclive al cierre estomático (Ribeiro,2005) esta situación se puede extrapolar al observar en este estudio en las figuras (2 y 3) en las cuales se aprecia que efectivamente las hojas expuestas al Oeste registran temperaturas más elevadas a medida que aumenta el PPFD, además hay que considerar que las hojas oeste en las mediciones de la mañana registraron temperaturas más bajas que las hojas este (Cuadro 1). Deduciendo de esta forma que las hojas de exposición Oeste están en un ambiente más estresante que las Este. Además, esta respuesta se puede relacionar con el estudio de morfología fotosintética (Cuadros; 9; 10; y 11. en Anexo). Donde es importante recalcar que el naranja sólo presentó diferencia entre el ancho de los estomas, siendo mayores en las hojas de exposición este respecto a los estomas de las hojas oeste (Cuadro 9 Anexo), a su vez el

estudio no reportó diferencia entre la densidad de estomas y distancia de estomas en hojas de naranjos en diferentes exposiciones.

### **Naranja P.E.H.**

El P.E.H en naranja reportó que existe interacción entre los factores edad de la hoja y exposición de las hojas, donde las hojas nuevas de exposición este presentan menor P.E.H respecto a los otros tipos de hojas. (Cuadro 2), a su vez, las hojas nuevas del Este se desarrollan en un ambiente que es más sombrío respecto de las hojas nuevas del Oeste (Cuadro1). El hecho de reportar una menor P.E.H en las hojas nuevas este es acorde a lo postulado por Givinish (1988), quien postula que las hojas desarrolladas en la sombra tienden a tener un P.E.H. menor que las hojas desarrolladas al sol. Ahora bien, en el caso de las hojas maduras de ambas exposiciones mantienen un P.E.H. similar. Esta respuesta puede deberse a un efecto de aclimatación de las hojas, pues estas tienen entre trece a catorce meses en el árbol, en el verano posterior a su brotación, además las hojas maduras de ambas exposiciones fueron la fuente de abastecimiento para el desarrollo del fruto, que en el otoño, al disminuir la temperaturas nocturnas acumularon carbohidratos que estarán disponibles para sostener la siguiente brotación (Reyes *et al.* 2000). Al de reservorio estas hojas modifican su P.E.H.

### **Vid factor edad de las hojas**

Las respuestas de los parámetros de fluorescencia de clorofilas:  $qP$ ;  $qN$ ; y  $\Phi_{PSII}$  en vid, no presentaron diferencias significativas frente al aumento de la intensidad lumínica, entre las hojas del nudo 4 versus las del nudo 12. Relacionando ésta respuesta con los estudios en vid realizados en Chile por Kush (2005) y Calderón (2004) los cuales concluyen que existe una diferencia fotosintética de las hojas del tercio inferior con respecto a las del tercio superior del brote, donde al comienzo de la temporada es mayor la fotosíntesis del tercio inferior con respecto al superior, puesto que este último se encuentra en desarrollo foliar, situación que se va invirtiendo a medida que avanza la temporada. El no reportar diferencia en las respuestas de fluorescencia en ésta experiencia, podría deberse a que el presente estudio sólo se realizó el análisis por la posición de la hoja en el brote, sin considerar la fecha de medición.

Para el caso de  $F_v'/F_m'$  Fig. (10), se percibió una diferencia significativa entre la hoja del nudo n°4 respecto a la del nudo n° 12 sólo en el intercepto lo que indica que las hojas n° 4 habrían destinado menos energía a los centros abiertos del  $\Phi_{PSII}$  respecto a las hojas 12. Sin embargo, al comparar la diferencia de la magnitud de esta constante entre las ecuaciones (q) y (l) se constata que la variación es mínima, lo que es una respuesta dentro de lo esperado al comparar con los otros resultados de la fluorescencia que se discutieron anteriormente entre hojas de diferentes edades en vid.

### **Vid factor exposición de las hojas**

Las respuestas obtenidas para los parámetros de fluorescencia a diferentes intensidades de luz, para las condiciones exposición, entre hojas del este versus oeste, no se observaron diferencias significativas. Respuesta congruente con el estudio realizado en Portugal por Moutinho (2000) quien no encontró diferencias de la eficiencia fotoquímica entre las exposiciones noreste respecto a sureste en la mañana, pero sí las encontró en la tarde (la exposición sur en el hemisferio norte es la que presenta mayor radiación). Esto se debió a que las hojas del suroeste del estudio portugués se encuentran en un ambiente más estresante respecto a las hojas de la exposición Este, lo que implica que son hojas que tienden a cerrar más los estomas, donde la hoja de la vid tiene la peculiar capacidad de que la respuesta de los estomas al aumento de ABA no es uniforme (Moutinho, 2000),

comportamiento que según Düring (1992) estaría relacionado con la anatomía heterobárica característica del género *Vitis*. Así, la hoja de la vid posee la capacidad tanto estructural como de reacción para protegerse contra el exceso de luz radiante y deshidratación, capacidades que reaccionan diferente en cada exposición, de acuerdo al estrés intrínseco que presenta cada hoja al interior de la planta (Düring, 1992). El presente estudio denota que no existió una diferencia significativa en los parámetros de fluorescencia entre ambas exposiciones es coherente con la experiencia de tejido fotosintético a través de microscopía, realizada en forma paralela a este estudio, el cual reporta que, aparentemente, las hojas de vid son sensibles al efecto de la exposición, debido a que la densidad, distancia, longitud y ancho de estomas fue mayor en hojas de exposición Oeste respecto a la exposición Este (Cuadro 9 Anexo), el grosor del mesófilo fue mayor en hojas de exposición Oeste versus Este (Cuadro 10 Anexo) y la longitud de células fotosintéticas también fue mayor en las hojas de exposición Oeste respecto las Este (Cuadro 11 Anexo). Además en las figuras 8) y 9) se puede apreciar que las hojas Oeste en esta experiencia registraron temperaturas foliares más alta que las expuestas al este. Asimismo los estudios realizado en vid en Chile por Calderón (2004) y Kush (2005), comprobaron que las hojas que estaban expuesta al este presentaban una mayor tasa fotosintética respecto a las hojas del oeste. Esto es debido a que la exposición oeste presenta un ambiente más estresante para las hojas respecto a la exposición este, puesto que las hojas de la exposición oeste se encuentran bajo una mayor radiación solar cuando existe una mayor temperatura y menor humedad ambiental.

### **Vid P.E.H.**

En vid no se detectó una interacción entre los factores por lo que se realizó un D.C.A (Diseño Completamente Aleatorizado) para cada factor por separado (Cuadro 7 y 8). Donde se encontró diferencia significativa entre la hojas proveniente del nudo nº4 respecto a las del nº 12 siendo menor el P.E:H. en las primeras, lo que se puede deber a que la hoja del nudo nº 12 estarían más expuesta a la luz (Cuadro 5). Según Givinish (1988) un P.E.H.es una adaptación de la hojas a altas condiciones de sol mientras que las hoja proveniente del nudo nº4 al estar en una zona más sombría tiene un P.E.H. menor respecto a las hojas nº12.

## Fluorescencia y estrés hídrico

Si bien el presente estudio no midió el estrés hídrico en las hojas, es importante comentar brevemente citas encontrada en la literatura, pues al medir diferentes exposiciones, se está midiendo hojas con diferentes estados hídricos y diferente nivel de radiación. Razón por la cual es importante considerar lo expuesto por Chaves (1991 en Moutinho 2000), quien asevera que las reacciones fotoquímicas y la cadena de transporte de electrones no parece ser afectadas en gran medida por el bajo potenciales hídricos, ni tampoco la integridad estructural de los cloroplastos. Apenas el espesor de las lamelas tilacoidales parece disminuir relativamente en hojas bien hidratadas. Lo que es acorde a lo expuesto por Havaux (1992) quien sometió a hojas de tomate a una gradual deshidratación por tres días donde el contenido relativo de agua resultó inferior al 40% y el  $\Psi_f$  bajo -4MPa, registró una ligera perturbación en el aparato fotosintético, especialmente en la  $\Phi_{PSII}$  en un 15%. Conclusiones similares reportó Basú *et al* (1998) el cual sometió a un estrés hídrico moderado ( $\Psi_f \leq -1$  MPa) a plantas de papas, verificándose que las plantas volvían a los valores normales de actividad fotosintética y eficiencia fotoquímica máxima ( $F_v/F_m$ ) después que el óptimo hídrico ha sido restablecido. En vid, Escalona *et al.* (1999 en Moutinho, 2000) constata que las vides desarrolladas en su ambientes natural con bajo estrés hídrico, sólo presentaba algunas señales de regulación negativa de la actividad fotoquímica conducentes a la corrección del flujo de electrones. Además, la depresión drástica de la fotosíntesis por fotohinibición del PSII, sólo parece observarse cuando el déficit hídrico es severo y coexisten con elevada irradiación (Osorio, 1994 en Moutinho 2000).

### Comparación entre especies

El naranjo mostró diferencias significativas en la respuesta de varios parámetros de fluorescencia de clorofilas a diferentes intensidades del PFD en función de los factores edad de la hoja y exposición de la hoja mientras que en vid, prácticamente, no se detectaron diferencias. Sin embargo, el estudio realizado en forma paralela de tejido fotosintético, presenta que el naranjo no presenta diferencias significativas entre estomas de diferentes exposiciones, diferencias morfológicas que si se manifiestan entre los estomas de hojas de diferentes exposiciones en hojas de vid. Este estudio presenta una analogía con el estudio realizado en los bosque tropicales de Tailandia por Ishida *et al.* (2006) quienes detectaron que los árboles caducifolio, que son sensibles a la sequia, mantuvieron el “*quenching*” no fotoquímico y eficiencia del  $\Phi_{PSII}$  sin cambios relativos comenzando la estación seca, en contraste de la disminución del  $\Phi_{PSII}$  y su lógico aumento del “*quenching*” no fotoquímico registrado en los arboles perennes, lo cual es un indicio que los árboles perennes de ese bosque hacían frente a la sequía bajando el  $\Phi_{PSII}$ . Si bien el estudio realizado en Tailandia se relaciona con el estrés hídrico, es rescatable la plasticidad del  $\Phi_{PSII}$  frente al estrés hídrico que presenta los árboles de hoja perenne, situación no reportada en las especies caducas, lo que es coherente a las respuestas evidenciadas en este estudio en naranjo y vid.

## CONCLUSIONES

Las condiciones experimentales en que se realizó este estudio, permiten concluir que:

El naranjo reporta diferencias en las respuesta de  $qP$ ,  $qN$  y  $Fv'/Fm'$  al PPFD para el factor edad de la hoja pero no así en  $\Phi_{PSII}$ . Sin embargo sólo presenta una diferencia significativa en  $\Phi_{PSII}$  para el factor exposición donde las hojas oeste presentan una menor  $\Phi_{PSII}$  respecto a las del Este, además el P.E.H. presenta una interacción entre los dos factores, existiendo indicios por este método que las hojas nuevas oeste presentan un P.E.H. de hojas más expuestas al sol respecto las este. A lo que hay que agregar que en el estudio de tejido fotosintético realizado de forma complementaria, las hojas de naranjo no presentaron diferencias morfológicas entre la densidad de estomas y distancia de estomas en hojas de en diferentes exposiciones.

La vid no reportó diferencias significativas para los factores edad y exposición de las hojas para los parámetros de fluorescencia de clorofilas evaluados a medida que aumento el PPFD, sólo se encontraron diferencias entre el P.E.H. de las hojas maduras n° 4 respecto a las nuevas n°12, lo que es acorde pues estas últimas se desarrollaron bajo condiciones de mayor radiación. Además las hojas de vid presentaron en el estudio de tejido fotosintético realizado de forma complementaria, diferencias morfológicas en el grosor del mesófilo, la longitud de células fotosintéticas y el número de estomas fue mayor en hojas de exposición oeste respecto a la exposición este.

Como conclusión general y final, este estudio denota que el naranjo tiene una capacidad de modificar su eficiencia fotoquímica de acuerdo al micro-ambiente del dosel donde se desarrollan sus hojas, situación no registrada en vid, pues está modifica su tejido fotosintético, situación no reportada en naranjo.

## BIBLIOGRAFÍA

- Agustí, M. 2000. Citricultura. Mundiprensa. Madrid. España. 416 pp.
- Azcón-Bieto. J., I. Fleck, X. Aranda, y N. Gómez-Casanovas. 2008. Capítulo 13, Fotosíntesis, Factores ambientales y Cambio Climático. Fundamentos de Fisiología Vegetal. 2ª Edición. McGraw-Hill & Interamericana. Madrid. España. 650 pp.
- Basu, P.S., Ashoo Sharma, N. and Sukuaran, P., 1998. Changes in net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in potato leaves induced by water stress. *Photosynthetica*, 35(1): 13-19.
- Calderón, A. 2004. Efecto del manejo del follaje y la temperatura en el desarrollo vegetativo, la actividad fotosintética y la calidad del mosto y vino en la variedad Cabernet Sauvignon. Memoria Ingeniero Agrónomo. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas. Santiago, Chile. 32p
- Cheng, L., L. Fuchigami and P. Breen. 2001. The relationship between photosystem II efficiency and quantum yield for CO<sub>2</sub> assimilation is not affected by nitrogen content in apple leaves. *Journal of Experimental Botany*. 52: 1865-1872.
- Düring, H. 1992. Low air humidity causes non-uniform stomatal closure in heterobaric leaves of *Vitis* species. *Vitis*, 31: 1-7.
- Givnish, T. 1988. Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective. *Plant Physiol.* 15:63-92.
- Groom, Q. and N. Baker. 1992. Analysis of light-induced depressions of photosynthesis in leaves of a wheat crop during the winter. *Plant Physiol.* 100: 1217-1223.
- Havaux, M., 1992. Stress tolerance of photosystem II in vivo: antagonistic effects of water, heat and photoinhibition stresses. *Plant Physiol.* 100: 424-432.
- Horsley, S. and K. Gottshalk. 1993. Leaf area and net photosynthesis during development of *Prunus serotina* seedling. *Tree Physiology*. 12: 55-69.
- Ishida, A. S. Diloksumpun, P. Ladpala, D. Staporn, S. Panuthai, M. Gamo, K. Yazaki, M. Ishizuka and L. Puangchit. 2006. Contrasting seasonal leaf habits of canopy trees between tropical dry-deciduous and evergreen forests in Thailand. *Tree Physiology*. 26: 643-656.
- Jifon, J. and J. Syvertsen. 2001. Effects of moderate shade on citrus leaf gas exchange, fruit yield, and quality. *Proc. Fla. State Hort. Soc.* 114:117-181.

Kush, C. 2005. Caracterización del crecimiento vegetativo y de la fotosíntesis en la vid cv. Cabernet Sauvignon, en el Valle del Maipo. Memoria Ingeniero Agrónomo. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas. Santiago, Chile. 41p

LI-COR Biosciences, Inc. 2002. Part I System Description. pp.1-12. in Using the LI-6400 Portable photosynthesis system. 5ª Edición. LI-COR, Inc. Lincoln. Nebraska EE.UU.847p

Machado, E., P. Schmidt, C. Medina e R. Ribeiro. 2005. Respostas da fotossíntese de três espécies de citros a fatores ambientais. *Pesq. Agropec. Bras.*40(12): 1161-1170

Maxwell, K. and G.N, Johnson. 2000. Chlorophyll Fluorescence a Practical Guide. *Journal of Experimental Botany*. Vol, 51. N° 345: 659-668.

McCain, D., J. Croxdale and J. Markley. 1998. Water is allocated differently to chloroplasts in sun and shade leaves. *Plant Physiol* . 86: 0016-0018

Mercado, L., J. Lloyd, F. Carswell, Y. Malhi, P. Meir and A., Nobre. 2006. Modelling Amazonian forest eddy covariance data: a comparison of big leaf versus sun/shade models for the C-14 tower at Manaus I. Canopy photosynthesis. *Acta Amazonica*. 36(1): 69-82.

Moutinho, P. J. M. 2000. Caracterização Fisiológica e Agronómica de Diferentes Estratégias Culturais Para Minimizar o Stress Estival em *Vitis Vinifera* L. na Região Demarcada do Douro. Doutor em Engenharia Agrícola. Universidade de Tras-os-Montes e Alto Douro. 255 pp.

Piel, C. 2002. Diffusion du CO<sub>2</sub> dans le mésophylle des plantes à métabolisme C<sub>3</sub>. Docteur en Sciences. L'Université Paris XI Orsay. 113 pp.

ODEPA, Chile. 2011. Superficie y producción de vides para vinificación, de mesa y pisqueras. Disponible en: <http://www.odepa.gob.cl/servlet/articulos.ServletMostrarDetalle;jsessionid=00A68EFC6795A6E4C688D32F9CDE584E?idcla=12&idn=1739>. Leído el 21 de enero del 2011.

Powles, S, 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Plant Physiol*. 35:15-44.

Reyes, Ma. I., Á. Villegas, Ma. T., Colinas, y G. Calderón. 2000. Peso Específico, Contenido de Proteína y de Clorofila en Hojas de Naranjos y Tangerino. *Agrociencias*. 34: 49-55.

Ribeiro, R., E. Machado and M. Santos. 2005. Leaf temperature in sweet orange plants under field condition: influence of meteorological elements. *Rev. Bras. Agrometeorologia*. 13(2): 353-368.

Ribeiro, R., E. Machado and R. Oliveira. 2006. Temperature response of photosynthesis and its interaction with light intensity in sweet orange leaf discs under non-photorespiratory condition. *Ciênc. Agrotec.* 30 (4): 670-678.

Ribeiro, R., E. Machado, M. Santos, R. Oliveira. 2009. Seasonal and diurnal changes in photosynthetic limitation of young sweet orange trees. *Environmental and Experimental Botany.* 66: 203–211.

Rivas, F., A. Gravina and M. Agustí. 2007. Girdling effects on fruit set and quantum yield efficiency of PSII in two citrus cultivars. *Tree Physiology.* 27: 527–535.

Taiz, L. and E. Zeiger. 2007. Photosynthesis-Physiological and Ecological Considerations. pp. 172-192. *In Plant Physiology.* 3<sup>a</sup> Edición. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts, Estados Unidos. 623 pp

Terencio, J. 2006. Detecção precoce da morte súbita dos citros usando fluorescência. Mestre em Ciência Química Analítica. Universidade de São Paulo, Instituto de Química de São Carlos. 106 pp.

Van Kooten, O. and J.F.H. Snel. 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research* 25: 147-150

## ANEXO

## Estudio complementario de tejido fotosintético

Aparentemente las hojas de vid son más sensibles al efecto de la exposición y por lo tanto al nivel de radiación en comparación a Citrus spp. El grosor del mesófilo, la longitud de células fotosintéticas y el número de estomas fue mayor en hojas de exposición Oeste. En tanto que las hojas de Citrus no experimentan cambios en estos parámetros (Cuadro 9).

Cuadro 9. Número de estomas por unidad de superficie y dimensiones de células oclusivas por exposición en Vid variedad Chardonnay y Naranja variedad Navel.

<b>Especie</b>	<b>Exposición</b>	<b>Densidad (N° mm<sup>-2</sup>)</b>	<b>Distancia estomas(μm)</b>	<b>Longitud (μm)</b>	<b>Ancho (μm)</b>
<b>Vid</b>	Este	186,6 c	58,1 a	24,2 c	16,8 b
	Oeste	271,2 b	35,2 b	27,3 bc	22,9 c
<b>Citrus</b>	Este	344,0 a	33,5 b	32,2 a	26,2 a
	Oeste	330,0 a	34,6 b	30,4 ab	23,5 b

a, b, c y d, Medias con letras diferentes en una misma columna son diferentes ( $P \leq 0,05$ )

A nivel de mesófilo y grosor foliar (Cuadro 10) se registraron diferencias significativas por efecto de exposición sólo en *Vitis vinifera*, siendo los valores más altos en exposición oeste en que se asume reciben mayor radiación fotosintéticamente activa, sin efecto en hojas de *Citrus* spp en el grosor de hoja ni en el grosor del mesófilo foliar ( $p \leq 0,05$ ). En relación al grosor de la epidermis en *Vid* las células epidérmicas fueron más gruesas en hojas expuestas al este que al oeste y con tendencia similar en *Citrus* pero sin diferencias significativas, respuesta muy similar se observó en el grosor cuticular con tendencia a mayor grosor en hojas expuestas al este.

Cuadro 10. Grosor promedio de hoja, mesófilo, cutícula y epidermis por exposición en *Vid* variedad Chardonnay y Naranja variedad Navel.

Especie	Exposición	Grosor hoja ( $\mu\text{m}$ )	Grosor mesófilo ( $\mu\text{m}$ )	Grosor Epidermis ( $\mu\text{m}$ )	Grosor cutícula ( $\mu\text{m}$ )
<b>Vid</b>	Este	227,9 c	179,6 c	-	-
	Abx	-	-	23,9 a	2,8 c
	Adx	-	-	24,4 a	3,1 b
	Oeste	248,9 b	206,0 b	-	-
	Abx	-	-	21,5 b	1,7 d
	Adx	-	-	21,3 b	2,1 c
<b>Citrus</b>	Este	404,8 a	368,6 a	-	-
	Abx	-	-	15,9 d	2,9 c
	Adx	-	-	20,3 b	4,2 a
	Oeste	403,1 a	365,4 a	-	-
	Abx	-	-	19,2 c	2,8 c
	Adx	-	-	18,4 c	2,2 d

Donde Abx: cara Abaxial y Adx: cara adaxial; a, b, c y d, Medias con letras diferentes en una misma columna son diferentes ( $P \leq 0,05$ )

De manera similar a lo observado en el grosor del mesófilo, las dimensiones de células fotosintéticamente activas en exposición oeste, en dimensión longitudinal, fueron significativamente más grandes en comparación a las células de la empalizada expuesta al este en *Vitis vinifera*. Sin embargo, los valores registrados en Naranja., mostraron una tendencia contraria con longitudes de células fotosintéticas del tejido en empalizada mayores en la cara de exposición este. En tanto que el ancho celular en ambas caras fue similar para vid como para citrus. (Cuadro 11).

Cuadro 11. Longitud y ancho células de la empalizada y diámetro células del tejido esponjoso por exposición en Vid variedad Chardonnay y Naranja variedad Navel.

<b>Especie</b>	<b>Exposición</b>	<b>Longitud (<math>\mu\text{m}</math>)</b>	<b>Ancho (<math>\mu\text{m}</math>)</b>	<b>Diámetro cél tejido esponjoso (<math>\mu\text{m}</math>)</b>
<b>Vid</b>	Este	68,7 <b>b</b>	13,9 <b>a</b>	18,9 <b>b</b>
	Oeste	76,4 <b>a</b>	14,9 <b>a</b>	22,7 <b>b</b>
<b>Citrus</b>	Este	56,3 <b>c</b>	12,1 <b>b</b>	29,4 <b>a</b>
	Oeste	44,4 <b>d</b>	12,8 <b>b</b>	30,4 <b>a</b>

a, b, c y d, Medias con letras diferentes en una misma columna son diferentes ( $P \leq 0,05$ )

## APENDICE I FIGURAS

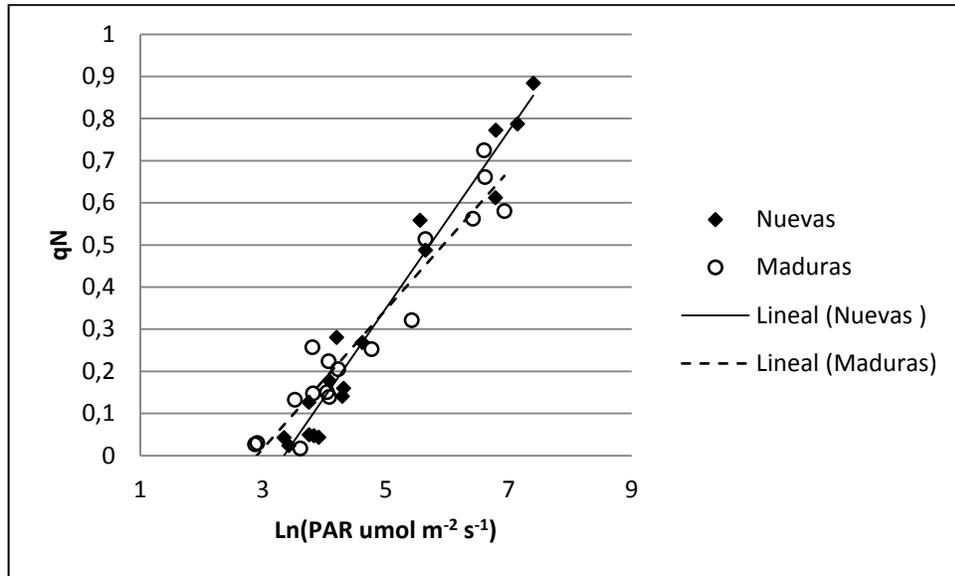


Figura11. Representación gráfica, post transformación logarítmica de PAR, mediante rectas de regresión obtenidas a partir de un modelo con dos variables auxiliares, entre  $qN$  versus PAR incidente en hojas de diferentes edades en naranjo. ( $R^2$  del Modelo =0,92).

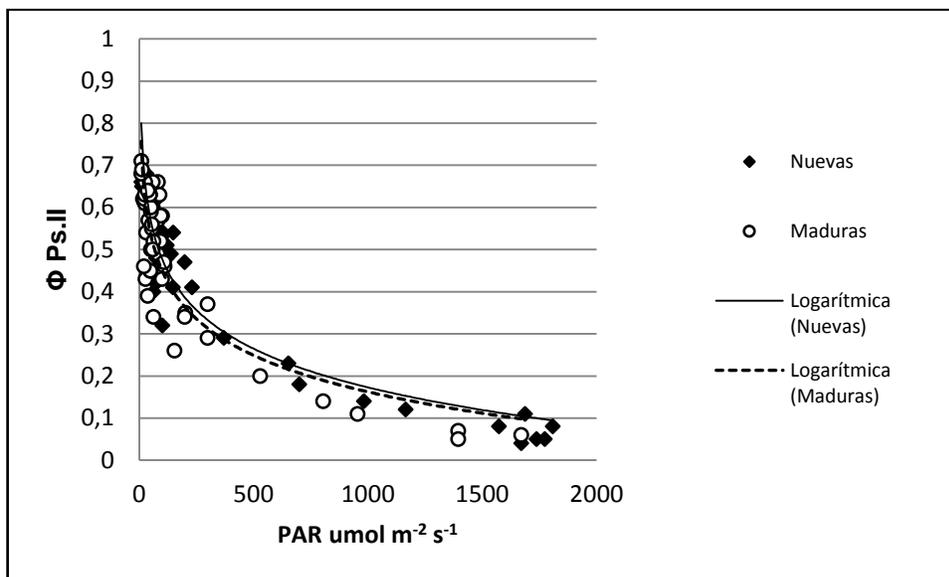
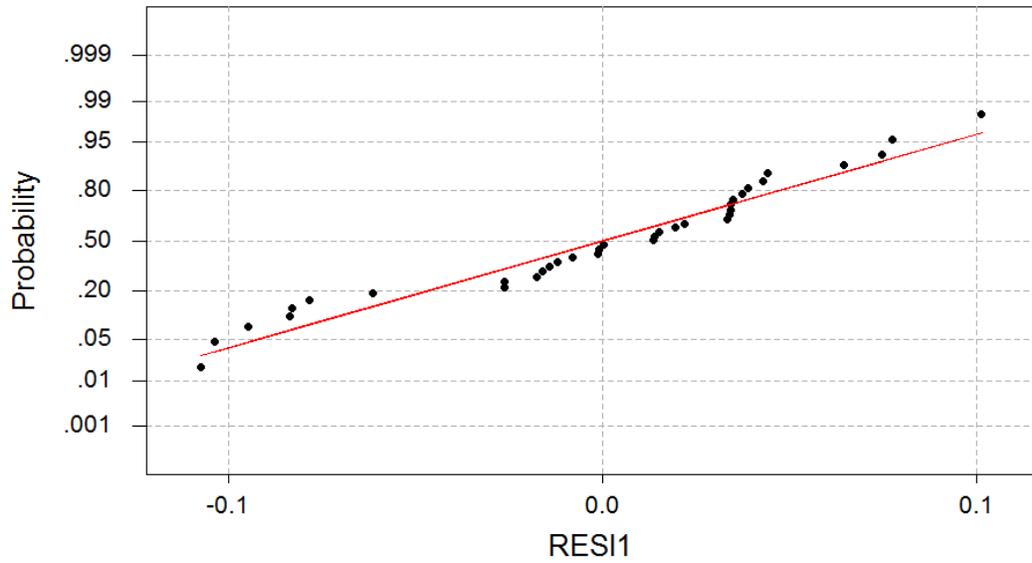


Figura 12. Representación gráfica de las rectas de tendencia logarítmicas entre  $\Phi_{Ps.II}$  versus PAR incidente en la hojas de diferente edades en naranjo. ( $R^2$  Nuevas= 0,8923) y ( $R^2$  Maduras= 0,7641).

## APENDICE II ESTADÍSTICO

### Naranja.

#### Test de normalidad para datos de qP

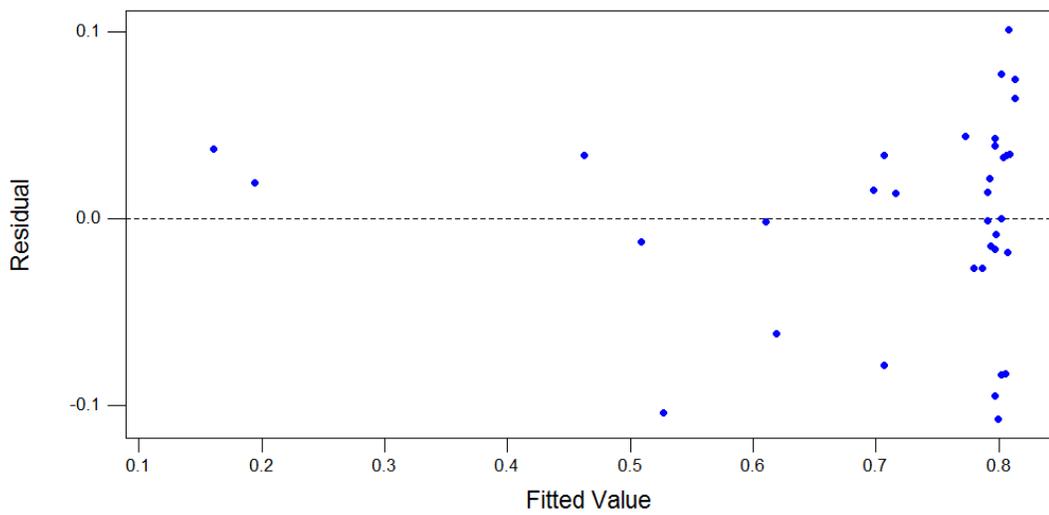


Average: -0.0000000  
StDev: 0.0535377  
N: 35

Anderson-Darling Normality Test  
A-Squared: 0.764  
P-Value: 0.042

#### Residuals Versus the Fitted Values

(response is qP)



**qP edad****Análisis de regresión lineal**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
qP	35	0.92	0.91	3.1E-03	-104.27	-96.50

**Coefficientes de regresión y estadísticos asociados**

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows
const	0.83	0.02	0.80	0.86	55.44	<0.0001	
PARi	-4.0E-04	2.4E-05	-4.5E-04	-3.5E-04	-16.57	<0.0001	269.13
Cond.V	-0.01	0.02	-0.05	0.03	-0.39	0.7026	3.18
Cond.V*PARi	-1.3E-04	6.3E-05	-2.6E-04	-1.8E-06	-2.07	0.0471	7.17

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	0.93	3	0.31	122.52	<0.0001
PARi	0.69	1	0.69	274.68	<0.0001
Cond.V	3.8E-04	1	3.8E-04	0.15	0.7026
Cond.V*PARi	0.01	1	0.01	4.27	0.0471
Error	0.08	31	2.5E-03		
Total	1.01	34			

**qP exposición****Análisis de regresión lineal**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
qP	35	0.91	0.90	3.6E-03	-99.25	-91.47

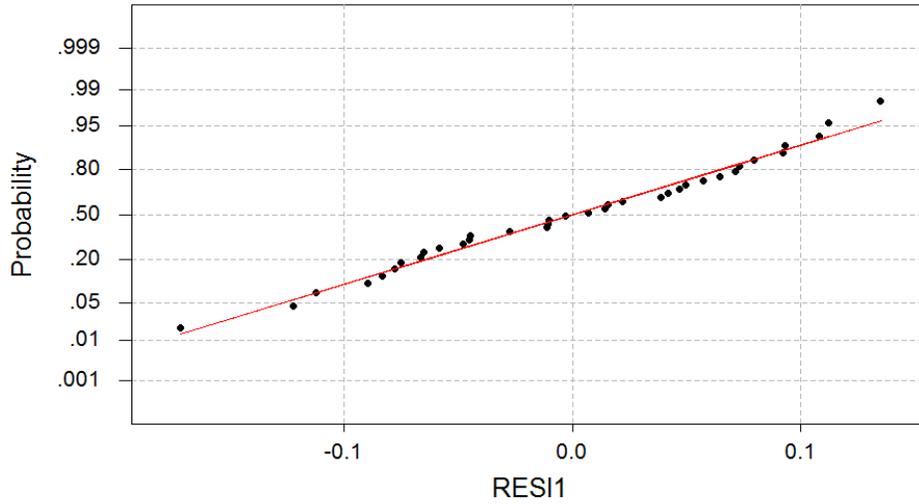
**Coefficientes de regresión y estadísticos asociados**

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows
const	0.83	0.01	0.80	0.86	55.59	<0.0001	
PARi	-4.0E-04	2.7E-05	-4.5E-04	-3.4E-04	-14.89	<0.0001	217.89
Cond.W	-0.02	0.02	-0.07	0.02	-0.94	0.3567	3.88
Cond.W*PARi	-2.5E-05	5.2E-05	-1.3E-04	8.1E-05	-0.48	0.6378	3.25

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	0.92	3	0.31	104.76	<0.0001
PARi	0.65	1	0.65	221.79	<0.0001
Cond.W	2.6E-03	1	2.6E-03	0.88	0.3567
Cond.W*PARi	6.6E-04	1	6.6E-04	0.23	0.6378
Error	0.09	31	2.9E-03		
Total	1.01	34			

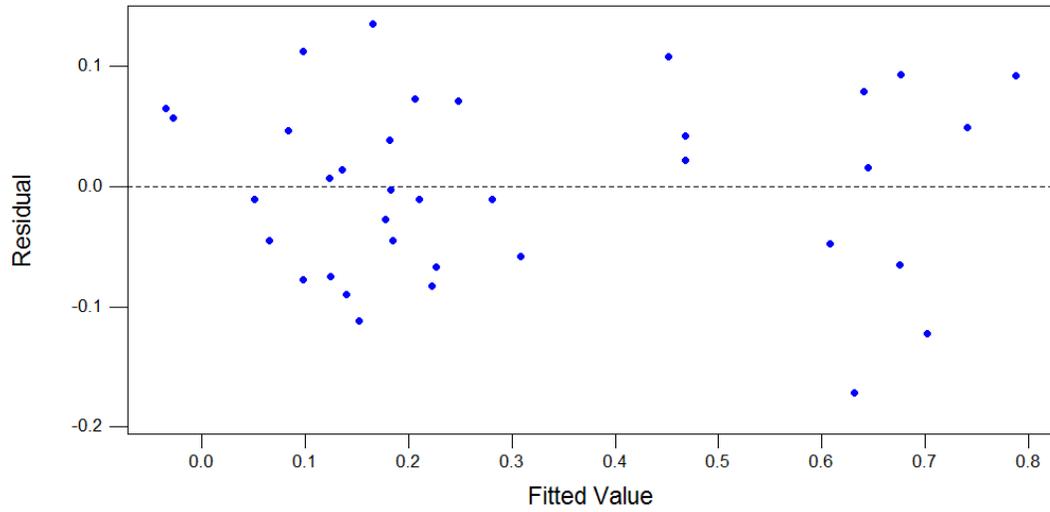
### Test de normalidad para datos de qN



Average: 0.0000000  
StDev: 0.0748364  
N: 36

Anderson-Darling Normality Test  
A-Squared: 0.252  
P-Value: 0.720

(response is qN)



qN edad.

**Análisis de regresión lineal**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
qN	36	0.93	0.92	0.01	-81.52	-73.60

**Coefficientes de regresión y estadísticos asociados**

Coef	Est.	E.E.	LI (95%)	LS (95%)	T	p-valor	CpMallows
const	-0.67	0.06	-0.80	-0.54	-10.40	<0.0001	
ln(PARi)	0.20	0.01	0.18	0.23	16.12	<0.0001	254.88
Cond.V	0.21	0.09	0.02	0.39	2.30	0.0281	8.16
Cond.V*ln(PARi)	-0.04	0.02	-0.07	6.5E-04	-2.00	0.0539	6.91

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	2.14	3	0.71	137.72	<0.0001
ln(PARi)	1.35	1	1.35	259.72	<0.0001
Cond.V	0.03	1	0.03	5.29	0.0281
Cond.V*ln(PARi)	0.02	1	0.02	4.01	0.0539
Error	0.17	32	0.01		
Total	2.31	35			

**qN exposición****Análisis de regresión lineal**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
qN	36	0.92	0.91	0.01	-77.15	-69.24

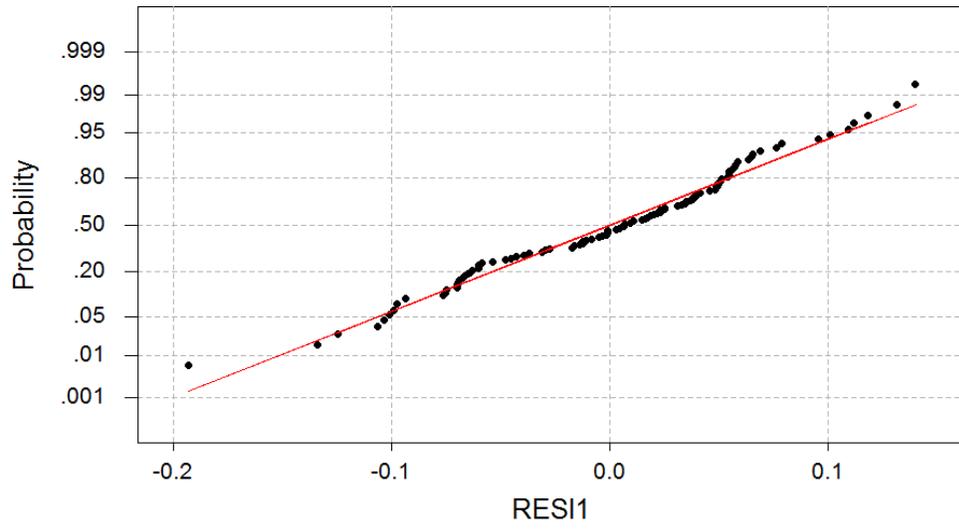
**Coefficientes de regresión y estadísticos asociados**

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows
const	-0.62	0.07	-0.75	-0.48	-9.18	<0.0001	
ln(PARi)	0.19	0.01	0.17	0.22	14.16	<0.0001	197.42
Cond.W	0.12	0.09	-0.08	0.31	1.22	0.2312	4.47
Cond.W*ln(PARi)	-0.02	0.02	-0.06	0.01	-1.26	0.2161	4.57

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	2.12	3	0.71	120.78	<0.0001
ln(PARi)	1.17	1	1.17	200.46	<0.0001
Cond.W	0.01	1	0.01	1.49	0.2312
Cond.W*ln(PARi)	0.01	1	0.01	1.59	0.2161
Error	0.19	32	0.01		
Total	2.31	35			

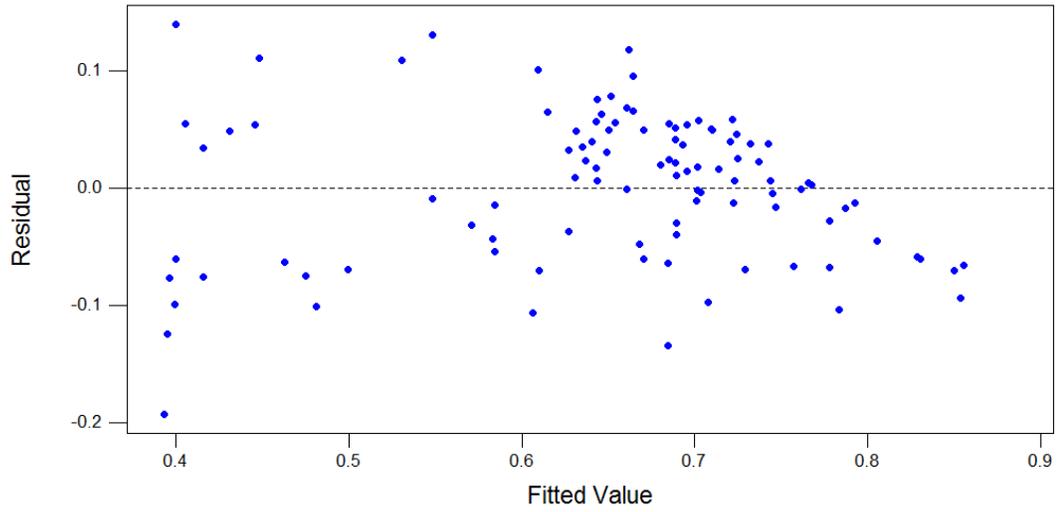
Test de normalidad para los datos de Fv'/Fm'



Average: -0.0000000  
StDev: 0.0635421  
N: 104

Anderson-Darling Normality Test  
A-Squared: 0.825  
P-Value: 0.032

(response is Fvp/Fmp)



## Fv'/Fm' edad

## Análisis de regresión lineal

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
Fv'/Fm'	104	0.79	0.78	4.3E-03	-277.27	-264.05

## Coeficientes de regresión y estadísticos asociados

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows
const	1.10	0.03	1.03	1.16	34.75	<0.0001	
Ln(Pari)	-0.10	0.01	-0.11	-0.09	-15.51	<0.0001	241.31
Cond.V	-0.11	0.04	-0.20	-0.03	-2.57	0.0117	9.54
Cond V* Ln(Pari)	0.03	0.01	0.01	0.04	2.73	0.0075	10.39

## Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	1.41	3	0.47	121.98	<0.0001
Ln(Pari)	0.93	1	0.93	240.68	<0.0001
Cond.V	0.03	1	0.03	6.59	0.0117
Cond V* Ln(Pari)	0.03	1	0.03	7.46	0.0075
Error	0.38	100	3.8E-03		
Total	1.79	103			

**Fv'/Fm' Exposición.****Análisis de regresión lineal**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
Fv'/Fm'	123	0.79	0.79	3.9E-03	-339.13	-325.07

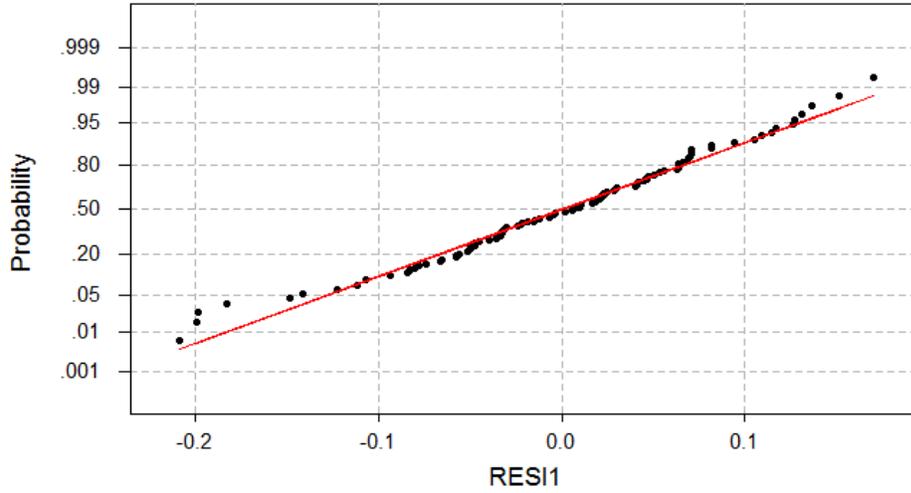
**Coefficientes de regresión y estadísticos asociados**

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows
const	1.07	0.03	1.01	1.13	37.88	<0.0001	
Ln(Pari)	-0.09	0.01	-0.10	-0.08	-14.37	<0.0001	207.73
Cond.W	-0.06	0.04	-0.13	0.02	-1.52	0.1322	5.29
Cond.W*Ln(Pari)	4.5E-03	0.01	-0.01	0.02	0.55	0.5855	3.30

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	1.61	3	0.54	151.91	<0.0001
Ln(Pari)	0.73	1	0.73	206.44	<0.0001
Cond.W	0.01	1	0.01	2.30	0.1322
Cond.W*Ln(Pari)	1.1E-03	1	1.1E-03	0.30	0.5855
Error	0.42	119	3.5E-03		
Total	2.04	122			

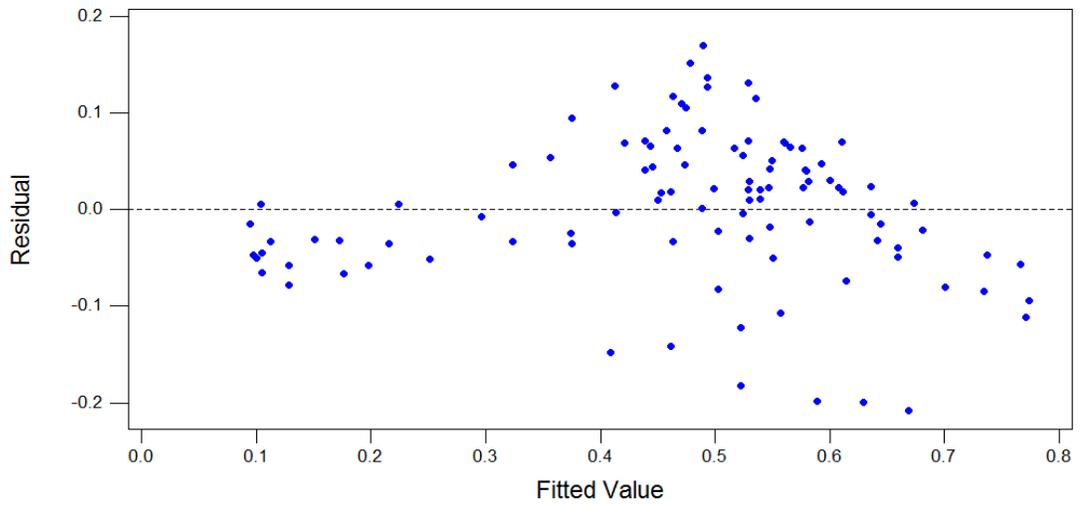
Test de normalidad para datos de  $\Phi$ PSII.



Average: -0.0000000  
StDev: 0.0771044  
N: 104

Anderson-Darling Normality Test  
A-Squared: 0.411  
P-Value: 0.336

(response is Phip2)



**ΦPSII edad.****Análisis de regresión lineal**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
Phips2	104	0.84	0.83	0.01	-234.57	-221.35

**Coefficientes de regresión y estadísticos asociados**

Coef	Est.	E.E.	LI (95%)	LS (95%)	T	p-valor	CpMallows
const	1.09	0.04	1.01	1.17	28.12	<0.0001	
Ln(Pari)	-0.13	0.01	-0.15	-0.12	-17.08	<0.0001	291.92
Cond. V	-0.06	0.05	-0.17	0.04	-1.17	0.2445	4.37
Cond V *Ln(Pari)	0.01	0.01	-0.02	0.03	0.67	0.5047	3.45

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	2.99	3	1.00	171.62	<0.0001
Ln(Pari)	1.69	1	1.69	291.80	<0.0001
Cond. V	0.01	1	0.01	1.37	0.2445
Cond V *Ln(Pari)	2.6E-03	1	2.6E-03	0.45	0.5047
Error	0.58	100	0.01		
Total	3.56	103			

**ΦPSII exposición****Análisis de regresión lineal**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
Phsp2	123	0.86	0.86	0.01	-301.27	-287.21

**Coefficientes de regresión y estadísticos asociados**

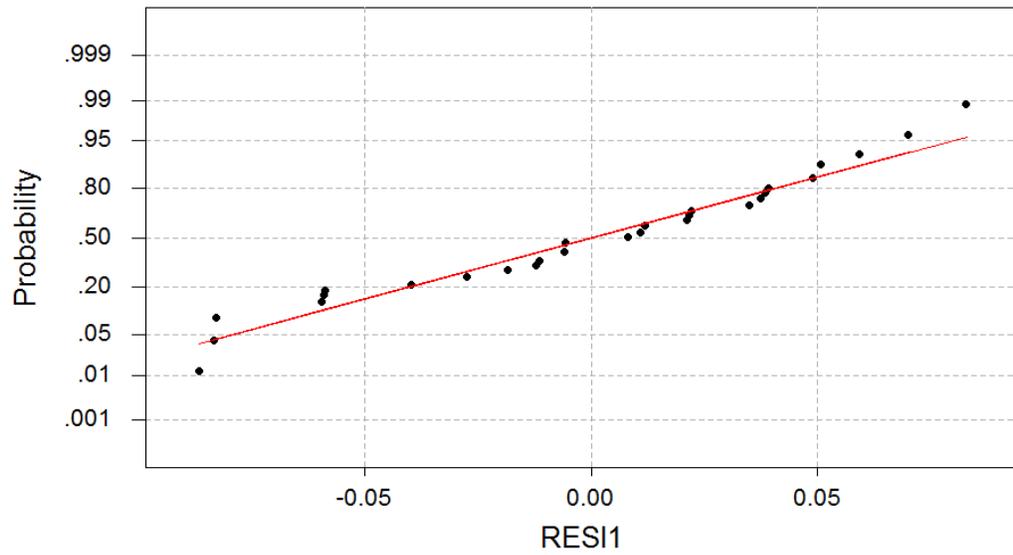
Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows
const	1.14	0.03	1.07	1.20	34.49	<0.0001	
Ln(Pari)	-0.14	0.01	-0.15	-0.12	-19.30	<0.0001	372.47
Cond.W	-0.14	0.04	-0.23	-0.05	-3.17	0.0019	13.00
Cond.W*Ln(Pari)	0.02	0.01	-5.3E-04	0.04	1.92	0.0566	6.68

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	3.62	3	1.21	250.37	<0.0001
Ln(Pari)	1.79	1	1.79	372.57	<0.0001
Cond.W	0.05	1	0.05	10.07	0.0019
Cond.W*Ln(Pari)	0.02	1	0.02	3.71	0.0566
Error	0.57	119	4.8E-03		
Total	4.19	122			

## Vid

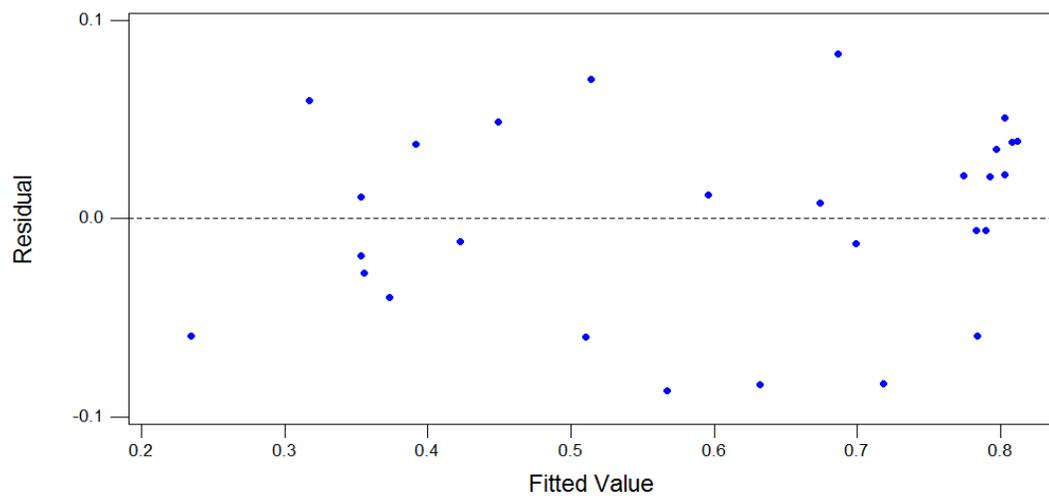
## Test de normalidad para datos de qP



Average: -0.0000000  
StDev: 0.0463496  
N: 52

Anderson-Darling Normality Test  
A-Squared: 0.753  
P-Value: 0.047

(response is qP)



## qP edad.

## Análisis de regresión lineal

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
qP	36	0.95	0.94	2.7E-03	-112.26	-104.34

## Coeficientes de regresión y estadísticos asociados

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows
const	0.82	0.02	0.79	0.86	49.87	<0.0001	
Pari	-3.3E-04	1.7E-05	-3.7E-04	-3.0E-04	-19.44	<0.0001	369.62
Cond.12	2.2E-03	0.03	-0.05	0.05	0.08	0.9334	3.04
Cond.12*Pari	3.3E-05	2.7E-05	-2.2E-05	8.8E-05	1.22	0.2313	4.47

## Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	1.29	3	0.43	195.38	<0.0001
Pari	0.83	1	0.83	378.05	<0.0001
Cond.12	1.6E-05	1	1.6E-05	0.01	0.9334
Cond.12*Pari	3.3E-03	1	3.3E-03	1.49	0.2313
Error	0.07	32	2.2E-03		
Total	1.36	35			

**qP exposición****Análisis de regresión lineal**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
qP	52	0.94	0.94	2.6E-03	-164.22	-154.47

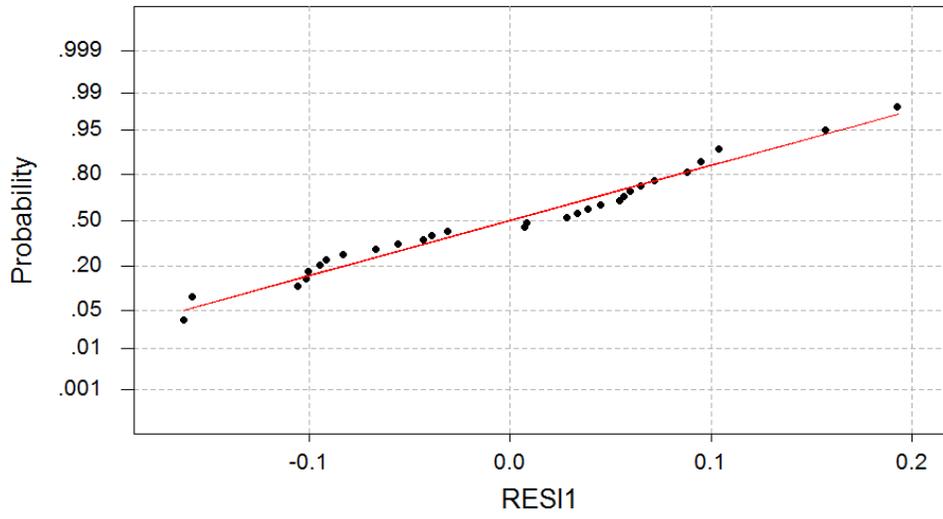
**Coefficientes de regresión y estadísticos asociados**

Coef	Est.	E.E.	LI (95%)	LS (95%)	T	p-valor	CpMallows
const	0.83	0.02	0.80	0.86	51.24	<0.0001	
Pari	-3.3E-04	1.9E-05	-3.7E-04	-2.9E-04	-17.34	<0.0001	297.43
Cond.W	-0.01	0.02	-0.05	0.04	-0.26	0.7944	3.09
Cond.W*Pari	2.1E-05	2.4E-05	-2.7E-05	6.8E-05	0.87	0.3860	3.77

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	1.74	3	0.58	260.66	<0.0001
Pari	0.67	1	0.67	300.54	<0.0001
Cond.W	1.5E-04	1	1.5E-04	0.07	0.7944
Cond.W*Pari	1.7E-03	1	1.7E-03	0.77	0.3860
Error	0.11	48	2.2E-03		
Total	1.85	51			

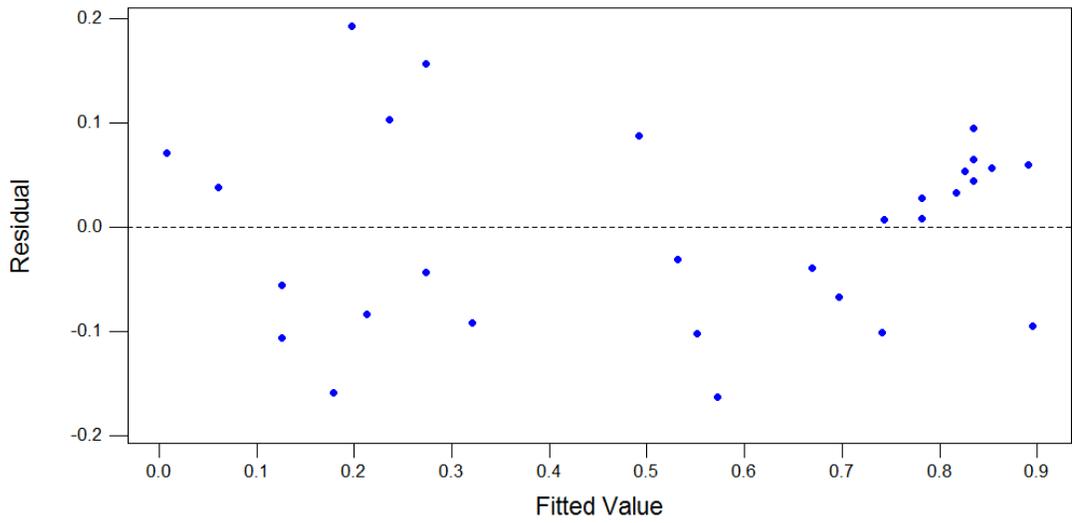
### Test de normalidad de qN



Average: 0.0000000  
StDev: 0.0947609  
N: 32

Anderson-Darling Normality Test  
A-Squared: 0.477  
P-Value: 0.222

(response is qN)



qN edad.

Análisis de regresión lineal

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
qN	37	0.91	0.90	0.01	-61.86	-53.81

Coefficientes de regresión y estadísticos asociados

Coef	Est.	E.E.	LI (95%)	LS (95%)	T	p-valor	CpMallows
const	-0.88	0.11	-1.11	-0.65	-7.69	<0.0001	
Ln(PARi)	0.24	0.02	0.20	0.27	12.84	<0.0001	163.09
Cond.12	0.02	0.16	-0.31	0.35	0.14	0.8906	3.05
Cond.12*Ln(PARi)	-0.01	0.03	-0.06	0.05	-0.20	0.8430	3.07

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	2.96	3	0.99	104.91	<0.0001
Ln(PARi)	1.55	1	1.55	164.91	<0.0001
Cond.12	1.8E-04	1	1.8E-04	0.02	0.8906
Cond.12*Ln(PARi)	3.8E-04	1	3.8E-04	0.04	0.8430
Error	0.31	33	0.01		
Total	3.27	36			

## qN exposición

## Análisis de regresión lineal

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
qN	32	0.91	0.90	0.01	-54.05	-46.72

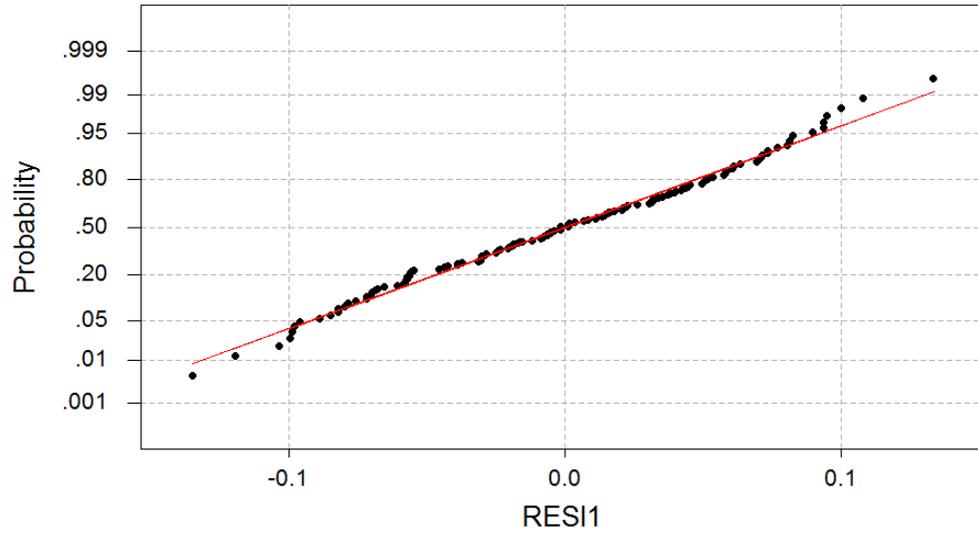
## Coeficientes de regresión y estadísticos asociados

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows
const	-0.75	0.11	-0.98	-0.52	-6.74	<0.0001	
ln(Pari)	0.21	0.02	0.17	0.25	11.28	<0.0001	125.90
Cond.W	-0.20	0.17	-0.54	0.15	-1.18	0.2498	4.37
Cond.W*ln(Pari)	0.04	0.03	-0.02	0.09	1.41	0.1698	4.95

## Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	2.62	3	0.87	96.53	<0.0001
ln(Pari)	1.15	1	1.15	127.25	<0.0001
Cond.W	0.01	1	0.01	1.38	0.2498
Cond.W*ln(Pari)	0.02	1	0.02	1.99	0.1698
Error	0.25	28	0.01		
Total	2.87	31			

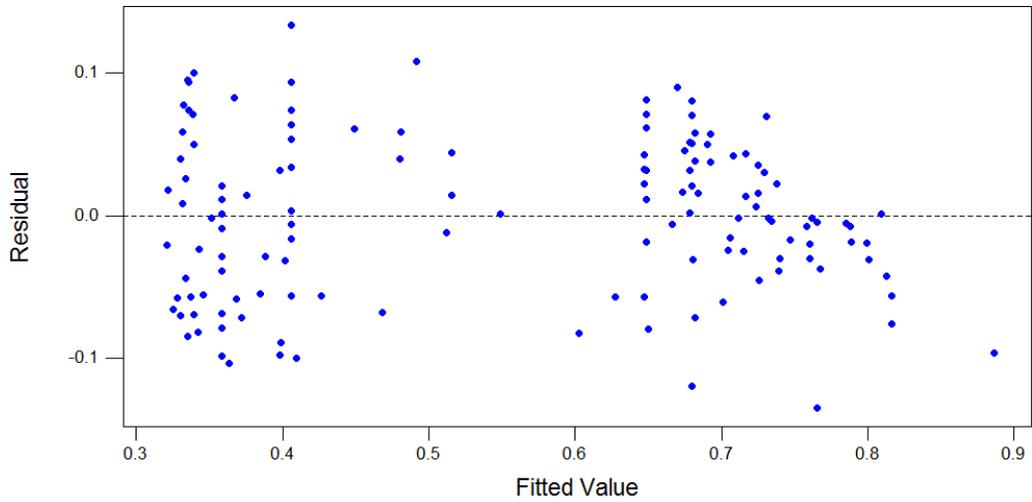
### Test de normalidad para Fv'/Fm'



Average: -0.000000  
StDev: 0.0555092  
N: 141

Anderson-Darling Normality Test  
A-Squared: 0.433  
P-Value: 0.299

(response is fvfm)



**Fv'/Fm' edad.****Análisis de regresión lineal**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
Fv'/Fm'	141	0.91	0.91	3.1E-03	-414.78	-400.04

**Coefficientes de regresión y estadísticos asociados**

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows
const	1.19	0.02	1.14	1.23	48.85	<0.0001	
Ln(Pari)	-0.11	4.3E-03	-0.12	-0.10	-26.12	<0.0001	680.21
Cond.12	0.10	0.04	0.02	0.17	2.57	0.0111	9.59
Cond12.*Ln(Pari)	-0.02	0.01	-0.03	-3.7E-03	-2.56	0.0116	9.50

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	4.23	3	1.41	475.45	<0.0001
Ln(Pari)	2.02	1	2.02	682.15	<0.0001
Cond.12	0.02	1	0.02	6.63	0.0111
Cond12.*Ln(Pari)	0.02	1	0.02	6.54	0.0116
Error	0.41	137	3.0E-03		
Total	4.63	140			

**Fv'/Fm' exposición****Análisis de regresión lineal**

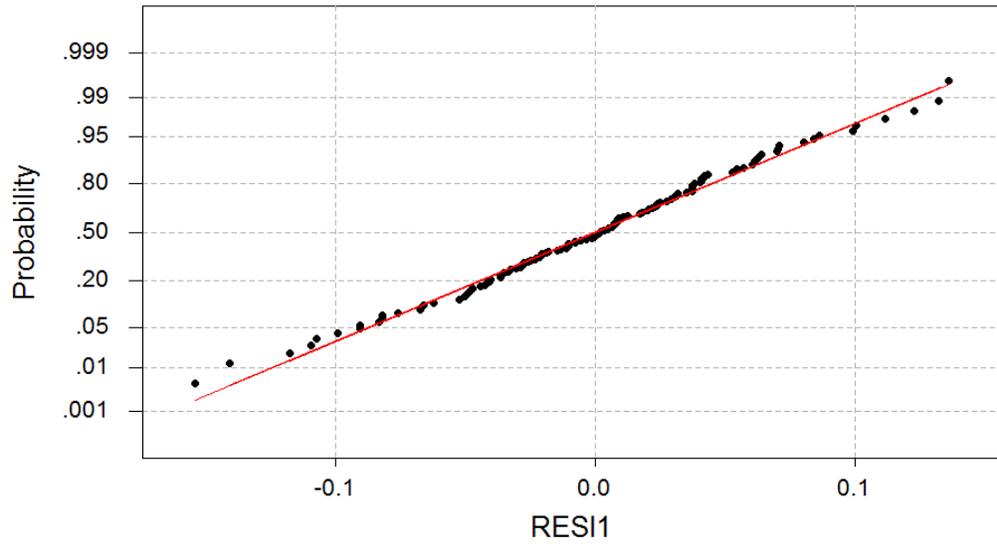
Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
Fv'/Fm'	141	0.92	0.91	3.0E-03	-420.05	-405.31

**Coefficientes de regresión y estadísticos asociados**

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows
const	1.22	0.03	1.17	1.27	48.70	<0.0001	
Ln(Pari)	-0.11	4.4E-03	-0.12	-0.11	-26.21	<0.0001	684.83
Cond.W	0.01	0.04	-0.07	0.08	0.14	0.8860	3.03
Cond.W*Ln(Pari)	-0.01	0.01	-0.02	0.01	-1.01	0.3161	4.01

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

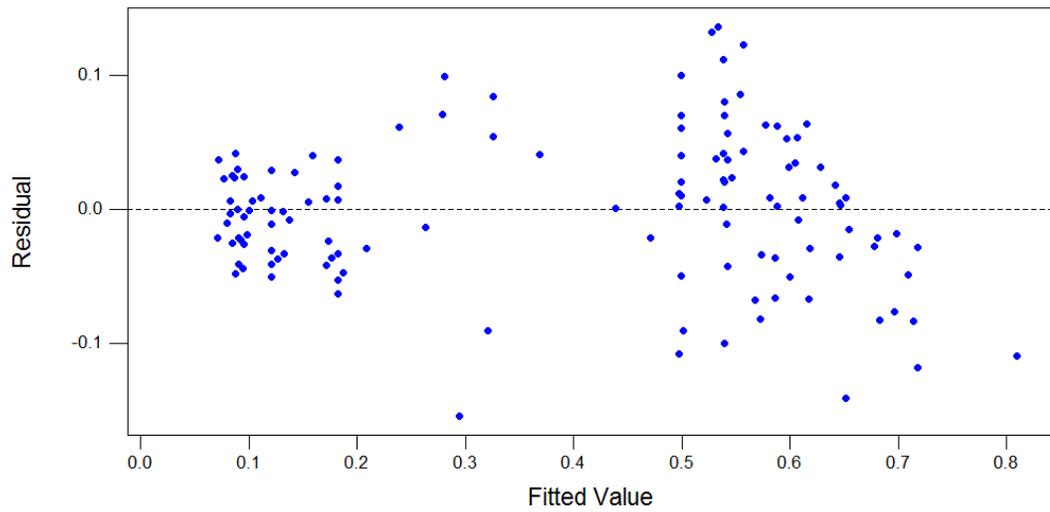
F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	4.24	3	1.41	495.28	<0.0001
Ln(Pari)	1.96	1	1.96	686.80	<0.0001
Cond.W	5.9E-05	1	5.9E-05	0.02	0.8860
Cond.W*Ln(Pari)	2.9E-03	1	2.9E-03	1.01	0.3161
Error	0.39	137	2.9E-03		
Total	4.63	140			

**Test de normalidad de  $\Phi$ PSII**

Average: 0.0000000  
StDev: 0.0527192  
N: 141

Anderson-Darling Normality Test  
A-Squared: 0.312  
P-Value: 0.547

(response is Phip2)



**ΦPSII edad****Análisis de regresión lineal**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
Phip2	141	0.95	0.95	2.8E-03	-431.11	-416.36

**Coefficientes de regresión y estadísticos asociados**

Coef	Est.	E.E.	LI(95%)	LS(95%)	T	p-valor	CpMallows
const	1.24	0.02	1.19	1.28	54.05	<0.0001	
Ln(Pari)	-0.15	4.0E-03	-0.16	-0.15	-38.27	<0.0001	1457.01
Cond12	0.05	0.04	-0.02	0.12	1.43	0.1558	5.03
Con.12*Ln(Pari)	-4.6E-03	0.01	-0.02	0.01	-0.76	0.4484	3.58

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	7.22	3	2.41	911.57	<0.0001
Ln(Pari)	3.86	1	3.86	1464.62	<0.0001
Cond12	0.01	1	0.01	2.04	0.1558
Con.12*Ln(Pari)	1.5E-03	1	1.5E-03	0.58	0.4484
Error	0.36	137	2.6E-03		
Total	7.58	140			

**ΦPSII exposición****Análisis de regresión lineal**

Variable	N	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Aj	ECMP	AIC	BIC
Phips2	141	0.95	0.95	3.0E-03	-422.76	-408.01

**Coefficientes de regresión y estadísticos asociados**

Coef	Est.	E.E.	LI (95%)	LS (95%)	T	p-valor	CpMallows
const	1.26	0.02	1.21	1.31	50.78	<0.0001	
Ln(Pari)	-0.16	4.3E-03	-0.16	-0.15	-35.97	<0.0001	1287.43
Cond.W	-0.01	0.04	-0.08	0.06	-0.21	0.8374	3.05
Cond.w*Ln(Pari)	1.3E-03	0.01	-0.01	0.01	0.21	0.8319	3.05

**Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)**

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	7.19	3	2.40	856.52	<0.0001
Ln(Pari)	3.62	1	3.62	1293.79	<0.0001
Cond.W	1.2E-04	1	1.2E-04	0.04	0.8374
Cond.w*Ln(Pari)	1.3E-04	1	1.3E-04	0.05	0.8319
Error	0.38	137	2.8E-03		
Total	7.58	140			

