RELACION ENTRE LA VARIACION DE LAS CONDICIONES AMBIENTALES Y LA LA TEMPERATURA INTERNA DE LA YEMA DEL MANZANO 'ANNA'

Inner bud temperature of 'Anna' apple trees in relation to varying environmental conditions

Fannor Casierra-Posada¹ y A.Quintero

RESUMEN

En Paipa (Colombia), se realizó un ensayo de campo con el fin de determinar el efecto de la variación de las condiciones ambientales sobre la temperatura interna de la yema del manzano 'Anna' cultivado en condiciones de altiplano tropical. Los registros se hicieron en un árbol de cuatro años, el cual se defolió manualmente y se podó pocas semanas después de la cosecha. Se midió la temperatura del aire y se comparó con la temperatura de una yema en el árbol. Para medir la temperatura de la yema se colocó un sensor digital muy delgado entre los catáfilos de la yema; la temperatura ambiente se registró con un termómetro de bulbo. Las mediciones se realizaron cada media hora entre las 7:00 y las 17:30 horas del día, durante 19 días, empezando el día en que el árbol fue defoliado hasta cuando la yema alcanzó el estado fenológico "green tip". Al tiempo con cada medición de temperatura se registró el fenómeno climático más sobresaliente (lluvia, tiempo soleado, viento, tiempo nublado, etc.) y los datos se agruparon según cada fenómeno climático. Los resultados mostraron que la yema presentó una temperatura 1,49°C por encima de la temperatura del aire durante el transcurso del día, en la noche no hubo diferencia de temperatura. En condiciones de lluvia, la temperatura de la yema estuvo 0,57°C por encima de la temperatura del aire. Bajo cielo nublado la yema estuvo 0,56°C más cálida que el aire. En condiciones de viento la yema presentó una diferencia de 0,87°C sobre la temperatura del aire. En días soleados, la yema mantuvo una temperatura 2,3°C sobre la temperatura del aire. Las diferencias entre la temperatura del aire y la de la yema se discuten con base en la transpiración, la convección y la radiación.

Palabras claves: viento, lluvia, transpiración, convección, emisión, radiación.

SUMMARY

A field experiment was conducted in Paipa (Colombia) to study the effect of environmental varying over inner bud temperature of an 'Anna' apple tree 4 years old growing in tropical highlands. The tree was defoliated and prunned any weeks after harvest. Air temperature and bud temperature were compared. Bud temperature was measured with a fine digital sensor between the bud scales, to measure the air temperature a normal bulb termometer was used. Temperatures were measured during 19 days from 7:00 to 17:30 hours, starting at defoliation day to "green tip" bud development stage. The outstanding environmental phenomenon (rain, sunny day, wind, cloudy sky, etc.) was registered simultaneous with the air and bud temperature measures and the information was grouped accourding to the environmental phenomenon. Results shaw that bud temperature was 1,49°C over air temperature in the day. No differences in the night between air and bud temperatures were found. Bud temperature was 0,57°C over air temperature under rain. But by cloudy sky bud temperature was 0,56°C over air temperature. Bud temperature was 0,87°C over air temperature under wind conditions. Under sunny days bud temperature was 2,3°C over air temperature. Temperature differences between bud and air temperature were discussed throughout the transpiration, convection and radiation.

Keywords: wind, rain, transpiration, convection, emissivity, radiation.

INTRODUCCION

Algunos procesos importantes en el metabolismo del vegetal, como la fotosíntesis, la producción de auxinas, la actividad enzimática, la apertura y el cierre de los estomas, los movimientos de las hojas y la tasa de multiplicación celular, entre otros, están ligados a un determinado ciclo en el día, que se mantiene cuando las condiciones ambientales permanecen constantes. Este ciclo de 24 horas de duración aproximadamente, se conoce con el nombre de Ritmo Circadiano (del latin *circa* = alrededor de, y *dies* = día), al cual están sujetos casi la totalidad de animales y plantas, como lo reporta (Somers, 1999).

El ritmo normal de algunos procesos en el vegetal puede verse afectado por las condiciones ambientales y es así como (Bünning et al., 1930) encontraron que los factores determinantes o modificaciones que marcan estos ritmos o relojes biológicos pueden ser muy sutiles, como es el caso de la luz roja débil, como posible "determinante de tiempo" en el ritmo biológico del fríjol.

La temperatura inferna de la mayoría de los vegetales, implícita dentro de su ritmo biológico, está determinada por el

Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias. Apartado Aéreo 661, Tunja - Boyacá, Colombia. E-mail: fanor@gmx.net

ambiente circundante, según Mohr y Schopfer (1992); cuando la toma (adicionando la producción interna) y la liberación de energía en la planta son equivalentes, se encuentra ésta en equilibrio térmico con su entorno; si predomina la toma de energía sobre la emisión de la misma, se presenta un calentamiento del vegetal y en caso contrario, su enfriamiento. El intercambio energético de la planta con su entorno esta determinado principalmente por la radiación solar, la transpiración y la convección, según los mismos autores.

Panozzo et al. (1999) reportan un estudio comparativo de metodologías y aplicaciones para la medición de la temperatura de la espiga durante el desarrollo de granos de trigo en relación con las condiciones ambientales. Estos autores concluyeron que las plantas cultivadas bajo condiciones adecuadas de humedad del suelo presentaron temperaturas en la espiga por debajo de la temperatura ambiente, pero las pruebas realizadas en plantas en condiciones de humedad limitada en el suelo no presentaron diferencias entre la temperatura de la espiga y la temperatura ambiente. De tal manera que la humedad en el suelo indujo una diferencia de temperatura en las espigas alrededor de 5°C.

Merida et al. (1999) encontraron que en hojas de Antirrhinum majus, el nivel de ARNm de GBSSI (Granule-Bound Starch Synthese I) es regulado por un reloj circadiano endógeno, lo que indica que la transición del día a la noche puede estar acompañado de la suspensión de la expresión de los genes responsables de la síntesis del almidón; este mecanismo no actúa en los tejidos "vertedero" tales como las raíces, cuando las plantas se desarrollan en condiciones de oscuridad.

Jones et al. (1998) reportan que el ritmo circadiano que controla la actividad de la Sucrosafosfatosintetasa y la Nitratoreductasa, las cuales son importantes en el metabolismo del Carbono y del Nitrógeno en los vegetales, se reduce en plantas de tomate cuando las plantas se exponen a bajas temperaturas durante toda la noche, pues la exposición contínua de éstas plantas a bajas temperaturas en la noche induce una reducción de la fotosínteis superior al 50%.

Nakahira et al. (1998) encontraron que el reloj circadiano controla el nivel de ARNm derivado de promotores fotosensibles en trigo. Las oscilaciones circadianas del nivel de ese ácido nucléico pueden permanecer durante tres ciclos en luz contínua y sólo durante un ciclo en condiciones de oscuridad.

La importancia de la temperatura ambiente como factor regulador de algunos procesos como la brotación de las yemas vegetativas y reproductivas en árboles frutales caducifolios, ha sido ampliamente estudiada e incluso se han desarrollado modelos basados en la temperatura del aire y el tiempo de exposición de las yemas a esas temperaturas, para asumir la acumulación de las llamadas «Horas frío» (£ 7,2 °C) en las yemas de frutales originarios de zonas templadas. De esta manera es posible incrementar, uniformar y concentrar la brotación de las yemas de estos árboles mediante el uso de metodologías de manejo del cultivo adicionales a la acumulación del periodo de frío propio de la especie en cuestión. Al respecto, Díaz (1992) propone un modelo de manejo de duraznero, dependiente de la acumulación de horas frío en las yemas, para obtener cosechas continuas en condiciones tropicales y subtropicales. Por su parte, Petri (1992) discute algunas prácticas de cultivo que ayudarían a los árboles de manzano a superar el reposo, cuando se cultivan en condiciones tropicales, entre las cuales, la elección del clima de la zona de cultivo y por consiguiente su temperatura, juegan un papel de marcada importancia en la brotación de las yemas.

En el presente estudio se realizó un sondeo preliminar para determinar la influencia de los factores ambientales y de la temperatura del aire sobre la temperatura de una yema de manzano, Anna', con el fin de que los resultados puedan ser utilizados en posteriores investigaciones, dado que mediante el estudio de la temperatura interna de las yemas del manzano y su relación con los factores ambientales, es posible aplicar con mayor exactitud los modelos de acumulación de horas frío en las yemas. Por otro lado, esta información ayudaría a seleccionar mejor las condiciones ecológicas para el cultivo de esta variedad de manzano en el trópico, con el fin de lograr una mejor brotación de las yemas cuando se utiliza la técnica de cosechas contínuas. Y por último, es posible entender mejor los procesos fisiológicos que tienen lugar en el interior de las yemas y que dependen de la temperatura, cuando se cultiva el manzano en condiciones tropicales.

MATERIALES Y METODOS

El ensayo se realizó en los predios de la granja experimental "Tunguavita" de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, ubicada a 5° 45′ 30″ latitud norte, 73° 7′ 33″ longitud oeste y 2470 msnm, en el municipio de Paipa (Boyacá).

Como material vegetal se tomó un árbol de manzano , Anna' (,Golden Delicious' x ,Red Hadassiya') sobre MM106, de cuatro años de edad, el cual fué defoliado manualmente y podado, aproximadamente tres semanas después de la cosecha, según la metodología utilizada normalmente para la obtención de cosechas contínuas en manzano ,Anna' en condiciones tropicales. Las mediciones de temperatura en el árbol tuvieron lugar en una yema reproductiva y se realizaron cada media hora durante 19 días, entre las 7:00 y las 17:30 horas, empezando el día que el árbol fué defoliado. El ensayo culminó cuando aproximadamente el 80% de las yemas del árbol alcanzaron el estadio de yema hinchada observandose el tejido verde de las primeras hojas entre los catáfilos.

Para realizar las mediciones de temperatura se utilizó un termómetro digital de precisión modelo 925, con una sonda de penetración 0602.1292 (Testoterm, Alemania), para medir la temperatura interna de una yema localizada en el tercio medio de una rama ubicada aproximadamente a la mitad de la altura de la corona del árbol; y un termómetro de bulbo para medir las temperatura del aire. El sensor del termómetro digital se introdujo entre los catáfilos de la yema, con el cuidado de no causar daño al meristemo. El termómetro de bulbo se colocó a 1,5 m sobre el suelo, la misma altura a la cual se había colocado el termómero digital en el árbol, que corresponde aproximadamente a la mitad de la altura de la corona del árbol donde se realizó el ensayo. El árbol se regó por goteo, con base en la información reportada por Castro (1993).

Tanto las mediciones de la temperatura ambiente como la de la yema se registraron de manera simultánea y se registró el fenómeno climático más sobresaliente (lluvia, tiempo soleado, viento, tiempo nublado, etc.) al momento de hacer las mediciones. Los datos de temperatura se agruparon de acuerdo con el fenómeno climático predominante al momento del registro y se tabularon de manera ascendente para la realización de los gráficos.

Para la evaluación estadística de la información se efectuó un análisis de varianza a los datos obtenidos, mediante la aplicación SPSS versión 8.0 con 95 % de confiabilidad.

RESULTADOS

Con respecto al análisis estadístico de la información, se encontró significancia en los valores de la diferencia entre la temperatura ambiente y la temperatura de la yema a nivel del 95 %, cuando se presentaron los fenómenos día muy nublado y día soleado; para las condiciones climáticas niebla, medianamente nublado, ligeramente nublado, día lluvioso y viento fuerte, no se presentó significancia.

La temperatura de la yema medida cada media hora, independiente del fenómeno climático presente al momento de la medición, desde las 7:00 hasta las 17:30 horas del día presentó una diferencia de 1,49°C en promedio por encima de la temperatura del aire. En el resto de las mediciones del día, se presentó una diferencia de 0,01°C entre la temperatura de la yema y la del aire, valor que para las condiciones del ensayo resulta insignificante. La curva de comportamiento de la temperatura de la yema con respecto a la temperatura del aire, representa un modelo típico circadiano para plantas cultivadas en condiciones tropicales y depende de la presencia de la luz solar, como se observa en la figura 1.

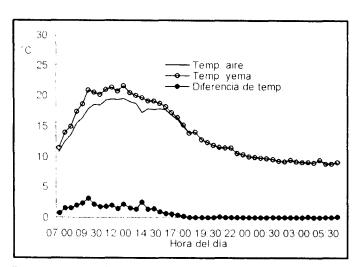


Fig. 1. Temperatura interna de una yema reproductiva de manzano 'Anna' y temperatura del aire durante el transcurso del día.

Las mediciones de temperatura realizadas bajo lluvia dieron como resultado que la temperatura de la yema estaba en promedio 0,57°C por encima del valor registrado para la temperatura del aire; sin embargo, como se observa en la figura 2, en muchas de las mediciones realizadas, no hubo diferencia entre la temperatura del aire y la temperatura de la yema. Se observa que las diferencias de temperatura se presentan con mayor frecuencia cuando la temperatura del aire supera aproximadamente los 12°C; por debajo de ese valor, se observa poca diferencia entre ambas temperaturas.

Cuando las mediciones coincidieron con horas del día, con cielo medianamente nublado, la temperatura de la yema presentó un valor 0,56°C por encima del valor registrado para la temperatura del aire, como se observa en la figura 3. Las diferencias de temperatura entre la yema y el aire se hacen más frecuentes y su valor es mayor, cuando la temperatura del aire supera los 16°C aproximadamente.

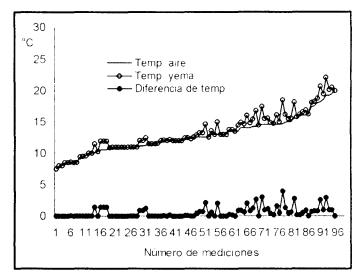


Fig. 2. Temperatura interna de una yema reproductiva de manzano, 'Anna' y temperatura del aire registradas bajo lluvia.

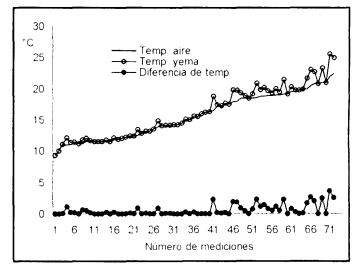


Fig. 3. Temperatura interna de una yema reproductiva de manzano, 'Anna' y temperatura del aire registradas con cielo nublado.

Se hicieron 36 mediciones en condiciones de cielo ligeramente nublado y 38 mediciones con cielo bastante nublado y se registraron en el interior de la yema temperaturas promedio de 0,76 y 0,40°C respectivamente, por encima del valor de la temperatura del aire.

Bajo condiciones de niebla, fenómeno que es frecuente en la zona donde se realizó el ensayo, se realizaron 58 registros, en los cuales se observó una diferencia de temperatura entre la yema y el aire de 0,11°C.

Algunas mediciones se realizaron en condiciones de viento fuerte y para este caso se registró una temperatura de la yema

0,87°C por encima de la temperatura del aire, como lo muestra la figura 4. Es de anotar que bajo estas condiciones se pueden presentar simultáneamente otros fenómenos como nubosidad, sol, etc, que afectan de hecho este resultado; sin embargo, se tuvo en cuenta el viento como fenómeno climático, por ser predominante en algunos momentos en que se realizaron los registros.

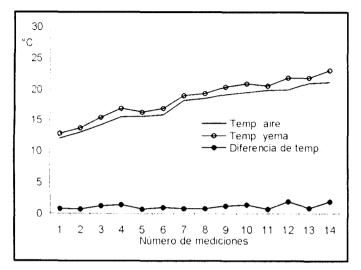


Fig. 4. Temperatura interna de una yema reproductiva de manzano 'Anna' y temperatura del aire registradas con viento fuerte.

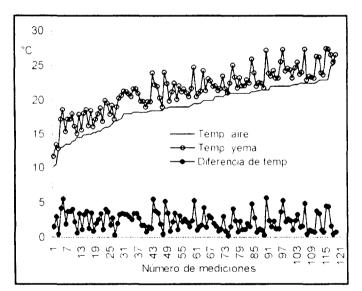


Fig. 5. Temperatura interna de una yema reproductiva de manzano 'Anna' y temperatura del aire registradas en condiciones soleadas.

De todos los fenómenos climáticos que se presentaron durante el desarrollo del ensayo, las mediciones realizadas en días soleados fueron las que presentaron la mayor diferencia entre la temperatura de la yema y la temperatura del aire, como lo muestra la figura 5, de tal manera que en promedio, la yema presentó una temperatura 2,34°C mayor que la temperatura del aire.

DISCUSION

En un modelo propuesto por Somers *et al.* (1998) y Somers (1999) para explicar el funcionamiento general del reloi biológico en los vegetales, se encuentra la luz como factor inductor de cualquier proceso enmarcado en un ritmo circadiano, a la que responden tanto el fitocromo como el criptocromo como fotoreceptores que actúan como intermediarios del ingreso de información para la iniciación o culminación del ciclo; el mismo autor reporta que también la temperatura juega un papel de marcada importancia como iniciador del ciclo del reloj biológico en vegetales y que muchas veces, son necesarias de 3-4 horas de iluminación para que un vegetal entre por completo en un ritmo circadiano. La diferencia que se presentó entre la temperatura del aire y la temperatura de la yema del manzano en el transcurso del día durante el desarrollo del presente ensayo, sigue una distribución de tipo circadiano, la cual depende básicamente de la luz solar como fuente de radiación que incide sobre la superficie del tejido vegetal, afectando así la transpiración, y el intercambio energético de la planta con su entorno; sin embargo, es claro que esta diferencia de temperatura depende tanto de la iluminación como de la calidad de la luz incidente.

La mayoría de los procesos bioquímicos que se llevan a cabo en los tejidos vegetales son sensibles a los cambios de temperatura, y la velocidad de estos procesos está determinada en parte por el llamado valor Q₁₀, según Somers et al.. (1998) y Johnson et al. (1998). Sin embargo, este valor tendría un efecto sobre los procesos metabólicos del tejido de la yema, como la respiración, entre otros, pero tendría una participación mínima en la determinación de la temperatura interna de la yema. La respiración en las plantas de manzano, Anna' cultivadas en condiciones tropicales, se incrementa después de la defoliación inducida o manual, la poda y la aplicación de riego, algunas semanas después de la cosecha, como respuesta a la metodología aplicada para lograr cosechas contínuas en el trópico, discutida por Casierra Posada (1993). Según esta metodología, tanto la defoliación como la poda inducen al árbol a una nueva brotación antes de que éste entre en la etapa de reposo, como sucedería normalmente en condiciones de zona templada después de la cosecha y la caída natural de las hojas. El calor producido en la yema como efecto de la respiración, comparado con el calor producido en los tejidos del vegetal como consecuencia de la radiación incidente o cualquier otro fenómeno atmosférico, resulta ser mínima, según lo discuten Salisbury y Ross (1994).

Mohr y Schopfer (1992) reportan que la temperatura de un vegetal está regulada principalmente por la radiación, la convección y la transpiración, de tal manera que cuando un tejido vegetal absorbe más energía radiante de la que irradia, se debe disipar este exceso mediante la acción conjunta de los tres factores ya mencionados, de lo contrario, el tejido se calentaría tanto que resultaría seriamente dañado.

En cuanto a la radiación incidente como factor determinante en la temperatura de la planta, se debe tener en cuenta la longitud de onda de la radiación que absorbe el tejido vegetal, el espectro total de radiación incidente y la cantidad de energía irradiada por el tejido, como lo discuten Campbell y Norman (1998). Con respecto al espectro de absorción, una parte de la energía incidente sobre el tejido vegetal se transmite, otra parte se refleja y otra parte se absorbe, según los mismos autores.

Se debe tomar en consideración que la radiación absorbida por un tejido vegetal depende de la capacidad de absorción del tejido y del espectro de la radiación incidente; por lo tanto, el espectro de radiación absorbida varía con el espectro de absorción y el de emisión del tejido, de acuerdo con Norman y Becker (1995). Para el caso del presente ensayo, tanto el color de los catáfilos de la yema como el de los tricomas jugarían un papel importante en la absorción de la energía incidente, y dado que en todos los fenómenos climáticos estudiados, la yema del manzano presenta una temperatura ligeramente superior a la temperatura del aire, es de suponer que en presencia de luz solar, ya sea directa o difusa, en las yemas del manzano predomina la toma a la emisión de energía; pero en la noche, las yemas irradian una cantidad de energía equivalente a la que absorben, lo que determina que la yema llegue a un equilibrio térmico con su entorno y no se presente diferencia entre la temperatura de la yema y la temperatura del aire.

Teniendo en cuenta que todos los cuerpos que tienen una temperatura superior al cero absoluto emiten energía radiante o radiación térmica en el rango del infrarojo lejano, la cantidad de energía emitida estará en función de la cuarta potencia de la temperatura absoluta de la superficie emisora, expresada en grados Kelvin, de tal manera que cuando la temperatura de un tejido se eleva por exposición a la radiación solar, sucede un incremento de la energía radiante emitida por el tejido, según la ley de Stefan-Boltzmann, discutida por Campbell y Norman (1998) y Monteith y Unswoth (1990), pero el calentamiento de este tejido implica un exceso de la absorción sobre la emisión o la interacción de otros factores como la convección y la transpiración, que añaden o restan calor al tejido vegetal. Para el caso del presente ensayo, la temperatura de las yemas medida en presencia de lluvia y en condiciones de día nublado presentó pocas diferencias con respecto a la temperatura del aire hasta llegar a una temperatura ambiente de 12 y 16°C respectivamente; a partir de esas temperaturas, la diferencia de temperatura del aire con la de la yema se hizo más amplia, en donde posiblemente el incremento de la temperatura causó un cambio en el valor de la humedad relativa, la cual actuando simultáneamente con la radiación incidente y la transpiración, ocasionaron el incremento de la temperatura de la yema por encima de la temperatura del aire.

En lo relacionado con la convección, como factor regulador de la temperatura de un vegetal, se puede decir, que como consecuencia de la diferencia de temperatura entre el tejido vegetal y el aire, se conduce calor de la planta a la atmósfera. La transferencia de calor por convección es más rápida cuando la capa de aire relativamente tranquilo (capa límite) que rodea el tejido es delgada y lento cuando la capa límite es gruesa. Por lo tanto, cuando el movimiento del aire alrededor del tejido vegetal es muy rápido y la capa límite es delgada, se opone una menor resistencia a la pérdida de calor por convección. En las condiciones en que se registró la información del presente ensayo, el sensor para medir la temperatura de la yema se colocó entre los catáfilos de la yema, los cuales actúan como un cuerpo aislante y protegen al meristemo tanto de los cambios bruscos de temperatura como de la transferencia de calor de la yema por convección hacia la atmósfera, de ahí que la yema en la mayoría de los fenómenos climáticos estudiados, haya presentado una temperatura superior a la temperatura ambiente.

Por último, la transpiración es un factor dependiente de la apertura de los estomas y a su vez, la apertura del ostíolo está influenciado por factores ambientales y fisiológicos, así como por el reloj circadiano endógeno, según Somers (1999). La transpiración de las ramas y del tallo es poca en comparación con la transpiración del tejido foliar. Cuando las cargas de irradiación son relativamente bajas y la resistencia del tejido a la transpiración también es baja, el viento incrementa la transpiración. Sin embargo, es muy claro que la transpiración disminuye a causa del viento cuando la carga de calor de irradiación es elevada, en particular si la resistencia del tejido vegetal también lo es, lo que sucedería cuando los estomas estan cerrados o para las condiciones del presente ensayo, cuando hay pocos estomas, dado que el árbol objeto de las mediciones estaba defoliado. Las ramas defoliadas pierden menos del uno por ciento diario de su peso fresco en el proceso de transpiración y los árboles defoliados pierden durante el transcurso del invierno, en zona templada, hasta 16 % de su contenido de agua mediante la transpiración, según Huber (1956), citado por Friedrich y Fischer (2000). En estado de defoliación, la temperatura del tejido vegetal puede estar muy por encima de la temperatura del aire, lo que podría causar una tasa de transpiración elevada en caso de que los estomas estuvieran abiertos; sin embargo, en las condiciones de nuestro ensayo, hay poca cantidad de estomas en los tallos y ramas, lo que induciría que la pérdida de agua por transpiración no alcance niveles muy elevados. Cuando las mediciones se realizaron en condiciones de viento fuerte, la temperatua de la yema presentó una diferencia con respecto a la temperatura ambiente, que fué casi constante en todas las mediciones hechas cuando se presentó este fenómeno climático, lo que se debió posiblemete al aislamiento que los catáfilos representan para la yema, los cuales actúan como una capa límite que permanecería inalterada por el viento y que mantendría la temperatura de la yema a niveles estables, como ya fué discutido.

Basados en la información obtenida en el presente ensayo, podemos ajustar los modelos de acumulación de horas frío aplicados al manzano 'Anna', si logramos un registro de los cambios el clima y su duración en la zona de cultivo, partiendo del hecho de que la temperatura de la yema se mantiene ligeramente más elevada que la temperatura del aire, y que la amplitud de la diferencia entre ambas temperaturas depende del fenómeno climático que se presente. Eventualmente podríamos utilizar las diferencias de temperatura entre la yema y el aire, para diagnosticar la ocurrencia de estrés hídrico en la planta, como lo reportan Panozzo et al. (1999), quienes encontraron diferencias entre la temperatura de la espiga de trigo y la temperatura ambiente como consecuencia de diferentes niveles de humedad en el suelo. Para esto necesitaríamos determinar las diferencias entre la temperatura del aire y la yema bajo diferentes láminas de riego y con esta información podríamos implementar alguna metodología con el fin de predecir y contrarrestar el efecto del estrés hídrico en cultivos de manzano cultivados en condiciones tropicales.

LITERATURA CITADA

CASIERRA POSADA, F. Protección y nutrición para cosechas contínuas en manzano 'Anna'. Agrodesarrollo 4 (1-2): 46-49. 1993

- CASTRO, J. Consideraciones generales del riego en frutales caducifolios en el altiplano. Agrodesarrollo 4 (1-2), p.201-213. 1993
- CAMBELL, G.S. y NORMAN, J.M. An introduction to environmental biophysics. Editorial Springer, Berlin, p. 286. 1998
- DIAZ, D. Regulación del reposo en duraznero bajo condiciones tropicales y subtropicales. Acta Horticulturae 310-83-96. 1992
- BÜNNING, E., STERN, K. y STOPPEL, R. Versuche über den Einfluß von Luftionen auf die Schlafbewegungen von *Phaseolus*, Planta / Archiv für Wissenschaftliche Botanik 11 (1): 67-74.1930
- FRIEDRICH, G. y FISCHER, M.. Physiologische Grundlagen des Obstbaues. Editorial Eugen Ulmer, Stuttgart, Alemania. p.127-159. 2000
- JONES, T. L., TUCKER, D.E. y ORT, D. R. Chilling delays circadian pattern of sucrose phosphate synthase and nitrate reductase activity in tomato. Plant Physiology 118: 149-158. 1998
- JOHNSON, C.H.; KNIGHT, M.; TREWAVAS, A y KONDO, T. A clock work green: Circadian programs in photosynthetic organisms. En: Biological rhythms and photoperiodism in plants, editado por LUMSDEN, P.J. y MILLAR, A.J. BIOS Scientific Publishers, Oxford. p.1-34 1998
- MERIDA, A., RODRIGEZ-GALAN, J. M., VINCENT, C. y ROME-RO, J. M. Expresion of the granule-bound starch synthase I (waxy) gene from snapdragon clock regulated. Plant Physiology 120: 401-409. 1999

- MOHR, H. y SCHOPFER, P. Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Cuarta edición. Spriger-Verlag, Berlin.p. 417-420. 1992
- MONTEITH, J.L. y UNSWOTH, M.H. Principles of environmental physics. Ediciones Edward Arnold, 2. Edición, Londres. 1990
- NAKAHIRA, Y., BABA, K., SHIINA, T. y TOYOSHIMA, Y. Circadian-regulated transcription of psbD licht-responsive promoter in wheat chloroplasts. Plant Physiology 118, p. 1079-1088, 1998
- NORMAN, J.M. y BECKER, F. Terminology in thermal infrared remote sensing of natural surfaces. Agriculture and Forestry Meteorology 77, p. 153-166. 1995
- PANOZZO, J. F., EAGLES, H. A., CAWOOD, R. J. y WOOTTON, M. Wheat spike temperatures in relation to varying environmental conditions. Australian Journal of Agricultural Research 50, p. 997-1005. 1999
- PETRI, J.L. Superación del reposo de manzano en los altiplanos tropicales. Acta Horticulturae 310, 15-22. 1992
- SALISBURY, F. y ROSS, C. Fisiología vegetal. Grupo editorial Iberoamérica, Mexico. p. 89-97 1994
- SOMERS, D.E. The physiology and molecular bases of the plant circadian clock. Plant Physiology 121, p. 9-19. 1999
- SOMERS, D.E.; WEBB, A.A.R.; PEARSON, M. y KAY, S. The short period mutant, *toc1-1*, alters circadian clock regulation of multiple outputs throughout development in *Arabidopsis thaliana*. Development 125: p. 485-494. 1998