

Relación fotoquímica-hídrica en dos especies arbóreas amazónicas: papel estomático y especie

Photochemical-water relationship in two Amazonian tree species: stomatal and species role

Crecencio Amaro Quiñones Narvaez ^a 
✉ crecencioquinones@webgroupmail.com

Rosario Salazar Minaya ^b 

Francisco Tongo Pizarro ^c 

Jesús Marino Gomez Miguel ^c 

Edilberto Cueva Pérez ^d 

^a Universidad Privada César Vallejo. Lima, Perú

^b Universidad Nacional Agraria de la Selva. Tingo María, Perú

^c Universidad Nacional Daniel Alcides Carrión. Cerro de Pasco, Perú

^d Pontificia Universidad Católica del Perú. Lima, Perú

Palabras clave:

Calycophyllum spruceanum;
Conductancia estomática;
Dipteryx spp; Fluorescencia
de la clorofila; Transpiración

Keywords:

Calycophyllum spruceanum;
Chlorophyll fluorescence;
Dipteryx spp; Stomatal
conductance; Transpiration

Cómo citar:

Quiñones Narvaez CA,
Salazar Minaya R, Tongo
Pizarro F, Gomez Miguel
JM, Cueva Pérez E.
Relación fotoquímica-hídrica
en dos especies arbóreas
amazónicas: papel
estomático y especie. 2026;
10 (30).
<https://doi.org/10.33996/revistaalfa.v10i30.507>

Resumen

Contexto: La conductancia estomática media el uso del agua, condicionando la restauración andino-amazónica según la estrategia funcional de cada especie.

Objetivo: Evaluar si la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (Fv/O) predice la transpiración (E) de forma diferencial entre Calycophyllum spruceanum (capiróna, adquisitiva) y Dipteryx spp. (shihuahuaco, conservadora), y si la conductancia estomática (Gs) media dicha relación. **Materiales y métodos:** Diseño cuasi-experimental transversal con medidas repetidas en vivero de la Universidad Nacional Daniel Alcides Carrión (Oxapampa, ~1800 m s. n. m.): 54 plantones clonales (27 por especie) en tres momentos diurnos (N=162). Las variables fueron Fv/O (independiente), Gs (mediadora), E (dependiente) y especie (moderadora). El flujo analítico comprendió siete pasos: análisis factorial confirmatorio (CB-SEM, MLR), VIF/HTMT, regresión jerárquica OLS-HC3 (M1-M6), mediación bootstrap BCa (10 000 muestras), moderación con pendientes simples, cinco pruebas de robustez y fsQCA (umbral 0,80). **Resultados:** Gs y E difirieron entre especies con efectos grandes (Gs: t=9,65; p<0,001; d=1,52; E: t=7,52; p<0,001; d=1,18). El modelo completo explicó el 50,2 % de la varianza de E. La interacción Fv/O×especie ($\beta=0,24$; p<0,001) invirtió la pendiente: negativa no significativa en capiróna ($\beta=-0,07$; p=0,156) y positiva significativa en shihuahuaco ($\beta=+0,17$; p<0,001). La mediación por Gs alcanzó el 49,8 %, sin carácter concluyente (IC 95 % [-0,005; 0,109]). Ninguna receta fsQCA alcanzó suficiencia (máximos 0,769 y 0,720). **Conclusión:** El acoplamiento fotoquímico-hídrico es especie-dependiente y estomáticamente condicionado; la selección de especies y el manejo hídrico en vivero condicionan el uso del agua más que la eficiencia aislada, con implicaciones para viverización y restauración andino-amazónica.

Abstract

Context: Stomatal conductance mediates water use, conditioning Andean-Amazonian restoration according to each species' functional strategy. **Objective:** To evaluate whether photosystem II efficiency (Fv/O) predicts transpiration (E)



differentially between *Calycophyllum spruceanum* (capirona, acquisitive) and *Dipteryx* spp. (shihuahuaco, conservative), and whether stomatal conductance (G_s) mediates this relationship. **Materials and methods:** A cross-sectional quasi-experimental design with repeated measures was conducted at the nursery of Universidad Nacional Daniel Alcides Carrión (Oxapampa, ~1800 m a.s.l.). Fifty-four clonal seedlings (27 per species) were measured at three time points ($N=162$). Variables were F_v/O (independent), G_s (mediator), E (dependent) and species (moderator). The seven-step pipeline comprised confirmatory factor analysis (CB-SEM, MLR), VIF/HTMT, hierarchical OLS regression with HC3 errors (M1-M6), BCa bootstrap mediation (10,000 samples), simple-slopes moderation, five robustness checks and fsQCA (0.80 threshold). **Results:** G_s and E differed between species with large effects (G_s : $t=9.65$; $p<0.001$; $d=1.52$; E : $t=7.52$; $p<0.001$; $d=1.18$). The full model explained 50.2% of variance in E . The $F_v/O \times \text{species}$ interaction was significant ($\beta=0.24$; $p<0.001$) and reversed the slope: negative and non-significant in capirona ($\beta=-0.07$; $p=0.156$) and positive and significant in shihuahuaco ($\beta=+0.17$; $p<0.001$). Mediation through G_s reached 49.8% of the total effect, without conclusive character (95% CI [-0.005, 0.109]). No fsQCA recipe reached sufficiency (maxima 0.769 and 0.720). **Conclusion:** Photochemical-water coupling is species-dependent and conditioned by stomatal regulation; species selection and nursery water management shape water use more than isolated efficiency, with implications for Andean-Amazonian nurseries and restoration.

Introducción

La fluorescencia de la clorofila ha sido tratada como un proxy proporcional de la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (PSII), premisa que sustentó su adopción como indicador genérico del vigor fotosintético en programas de restauración y monitoreo ^(1,2). La lógica subyacente asume que mayor señal de fluorescencia refleja mayor asimilación de carbono, sin eslabones intermedios ni dependencias condicionales. Esta equivalencia, empero, descansa en supuestos de homeostasis hídrica y estabilidad estomática raramente cumplidos en ambientes tropicales. El Arco de Deforestación amazónico registra pérdida neta de carbono donde degradar pesa más que deforestar como fuente de emisiones ⁽³⁾, mientras que a escala pantropical el dosel pierde altura y se reconfiguran microclima y composición funcional del bosque remanente ⁽⁴⁾. Mosaicos degradados albergan pioneras adquisitivas junto a climácicas conservadoras en un mismo paisaje, y esa heterogeneidad quiebra la homogeneidad que exige la ecuación lineal fluorescencia–productividad ^(5,6).

En consecuencia, los modelos globales de carbono descansan cada vez más en la fluorescencia satelital como proxy de asimilación, mientras que la mecanicista foliar en nativas tropicales alinea dicha señal con el balance hídrico antes que con la fijación de dióxido de carbono ^(7,8). Lo publicado aplica la fluorometría en forestales tropicales descriptivamente, documentando contrastes sin abrir la caja de los mecanismos. Tres fisuras sostienen ese vacío. Los cortes transversales sin modelar el efecto intra-planta mezclan variación individual y poblacional, volviendo la señal fotoquímica inseparable del ruido microambiental. La mediación y la moderación, ausentes del análisis habitual, perpetuaron un relato correlacional que ignora a la conductancia estomática como intermediaria entre entrada de dióxido de carbono y pérdida de vapor. Además, la débil soldadura entre ecofisiología fotoquímica y espectro económico foliar lo que se traduce en adquisición rápida frente a conservación ^(9,10), lo cual impide advertir que la posición de cada especie en el continuo adquisición–conservación redefine la relación fluorescencia–fisiología.

Sin embargo, la estacionalidad del vínculo clorofila–capacidad fotosintética cuenta con demostración en templadas ⁽¹¹⁾; faltaba someter su extrapolación a amazónicas divergentes a una prueba con modelación jerárquica y mediación condicional. Dos marcos articulan el fundamento del trabajo. Para la teoría del PSII, la

fluorescencia representa el excedente energético no canalizado al transporte electrónico; en óptimo, la tasa de transporte electrónico (ETR) acompaña en positivo a la fotosíntesis neta. Tal marco, empero, cristalizó en invernaderos con templadas, donde la homeostasis hídrica y la estabilidad estomática se dan por condiciones ajenas al bosque tropical de microclima cambiante ⁽²⁾. El dosel amazónico reparte los fotones absorbidos entre fotoquímica, disipación regulada y disipación no regulada según estrato, estación y déficit de presión de vapor; de ahí emergen no linealidades que la proporcionalidad clásica no absorbe ⁽¹⁾.

Por el contrario, el espectro económico vegetal aporta el marco complementario: adquisitivas de área foliar específica alta, conductancia y transpiración elevadas, frente a conservadoras de eficiencia fotoquímica, gasto hídrico bajo y hoja longeva ^(9,10). Al cruzar ambos marcos emerge una predicción puntual: el vínculo fluorescencia-fisiología hídrica no equivale a una constante biofísica; depende del lugar que cada especie ocupa en el continuo adquisición-conservación, patrón verificado en el dosel central amazónico con eficiencia máxima del PSII y rasgos hidráulicos ⁽¹⁰⁾.

Las preguntas de investigación que estructuran este trabajo se formulan así: ¿Predice la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (Fv/O) la transpiración (E) de forma diferencial entre *Calycophyllum spruceanum* y *Dipteryx* spp., especies que representan estrategias contrastantes de adquisición-conservación? ¿Media la conductancia estomática (Gs) la relación entre Fv/O y E, y de ser así, qué proporción del efecto total explica esa vía indirecta? ¿Modera la identidad de especie la relación Fv/O-E, de modo que la pendiente invierte su signo entre la adquisitiva capirón y la conservadora shihuahuaco? Y finalmente, ¿diferencian las variables fotoquímicas e hídricas a ambas especies con magnitud suficiente para expresar el espectro económico vegetal bajo riego homogéneo en vivero? Estas preguntas guían la secuencia analítica y la prueba de hipótesis.

El presente estudio tiene por objetivo evaluar si la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (Fv/O) predice la transpiración (E) de forma diferencial entre *Calycophyllum spruceanum* (capirón, adquisitiva) y *Dipteryx* spp. (shihuahuaco, conservadora), y si la conductancia estomática (Gs) media dicha relación.

Materiales y métodos

La presente investigación adoptó un enfoque cuantitativo con alcance explicativo y corte transversal, orientado a examinar el vínculo condicional entre la eficiencia fotoquímica del fotosistema II y la transpiración foliar en dos especies arbóreas contrastantes. El trabajo de campo se ejecutó en el vivero experimental de la Universidad Nacional Daniel Alcides Carrión, localizado en Oxapampa, Perú, a aproximadamente 1800 m s. n. m., ambiente de transición andino-amazónica con temperatura media de 20–25 °C y precipitación anual superior a 2000 mm. Las mediciones se realizaron durante un período de tres meses continuos, comprendiendo la estación húmeda, con el propósito de capturar la variabilidad fisiológica bajo condiciones hídricas homogéneas. La elección del sitio respondió a la disponibilidad de material clonal certificado y a la infraestructura de subirrigación controlada, factores que permitieron aislar la señal funcional de las fluctuaciones edáficas y garantizar la comparabilidad intraespecífica.

Mediante un diseño cuasi-experimental de medidas repetidas intra-planta, cada individuo fue evaluado en tres momentos diurnos: mañana, tarde y noche, lo que permitió modelar la dinámica temporal de la conductancia estomática y la transpiración sin confundir la variación intra-individuo con diferencias poblacionales. Se establecieron tres ventanas de medición: 08:00–10:00 h, 12:00–14:00 h y 18:00–20:00 h, seleccionadas para capturar el pico de demanda evaporativa y la relajación estomática nocturna. Con el fin de atenuar el sesgo de método común, la fluorimetría y el intercambio gaseoso se separaron por un intervalo de cinco minutos por planta, y el orden de medición se contrabalanceó en bloques de nueve individuos. Este esquema de bloques impidió que alguna especie o momento del día acumulara sistemáticamente la fatiga del operador o la deriva instrumental, reforzando así la validez interna del contraste interespecífico.

De una población de plantones clonales procedentes de jardín clonal, se conformó una muestra final de 54 plantas, con 27 individuos por especie: *Calycophyllum spruceanum* (capirona) y *Dipteryx* spp. (shihuahuaco). Considerando los tres momentos de medición, se obtuvieron 162 observaciones anidadas dentro de planta. El tamaño muestral se determinó mediante análisis de potencia a priori para un efecto moderado ($f^2 = 0,15$), con un nivel de significación de 0,05 y cuatro predictores en el modelo jerárquico, lo que arrojó una potencia estadística de $1 - \beta = 0,87$. Este cálculo garantizó capacidad suficiente para detectar la interacción moderadora y los efectos de mediación condicional, evitando tanto el subdimensionamiento como el sobredimensionamiento innecesario de la muestra.

Se incluyeron brotes juveniles de 40 cm de altura y 1 cm de diámetro basal, con sanidad verificada y sin evidencia de daño mecánico o patógeno visible al momento de la selección. Los individuos debían provenir de propagación clonal en cámaras de subirrigación, condición que aseguraba homogeneidad genética intraespecie y minimizaba la varianza atribuible a diferencias de origen. Fueron excluidas las plantas que presentaran necrosis foliar, clorosis severa, deformaciones del tallo o cualquier sintomatología compatible con estrés biótico o abiótico previo. Asimismo, se descartaron las observaciones que excedieran el recorte del 5 % en los análisis de robustez, así como aquellas con registros incompletos en fluorometría o intercambio gaseoso. Estos criterios preservaron la integridad del contraste funcional entre estrategias adquisitivas y conservadoras.

La eficiencia fotoquímica del PSII se operacionalizó mediante la razón F_v/O , derivada de la fluorescencia variable y basal, registrada con un fluorómetro integrado. La conductancia estomática (G_s) se midió en $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ con el mismo equipo, mientras que la transpiración (E) se calculó a partir de la difusión de vapor de agua foliar en $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Como indicadores complementarios se registraron la fluorescencia total (FL) y la tasa de transporte electrónico (ETR), esta última según la ecuación clásica del rendimiento cuántico del PSII. La especie se codificó como variable ficticia (0 = capirona, 1 = shihuahuaco) y se controló por momento diurno y hora exacta. Cada instrumento fue calibrado antes de cada ventana de medición, y se verificó la estabilidad de la señal antes de cada registro para descartar derivas instrumentales.

El flujo analítico comprendió siete etapas secuenciales ejecutadas en R y Mplus. Primero, se ajustó un modelo confirmatorio bifactorial (CB-SEM con estimador MLR robusto) sobre los constructos fotoquímico (FL, ETR, F_v/O) e hídrico (G_s , E), evaluando el ajuste con χ^2 , CFI, TLI, RMSEA y SRMR, y la validez con cargas, AVE, fiabilidad compuesta y HTMT. Segundo, se examinaron VIF y HTMT para descartar colinealidad. Tercero, se encadenaron seis regresiones OLS con errores HC3 (M1–M6) por incorporación progresiva de controles, especie, F_v/O centrada, G_s centrada y la interacción $F_v/O \times \text{especie}$. Cuarto, se probó la mediación por bootstrap BCa con 10 000 muestras. Quinto, se trazaron pendientes simples a ± 1 desviación estándar. Sexto, se ejecutaron cinco pruebas de robustez. Séptimo, se aplicó un fsQCA complementario con umbral de suficiencia de 0,80.

La investigación se condujo conforme a los principios de la Declaración de Singapur sobre integridad en la investigación, garantizando la honestidad intelectual, la transparencia metodológica y la trazabilidad de los datos. No involucró sujetos humanos ni animales, por lo que no requirió aprobación de comité de ética biomédica. El material vegetal procedió de un jardín clonal autorizado por el vivero experimental de la Universidad Nacional Daniel Alcides Carrión, con la debida autorización institucional para su uso con fines de investigación. Los datos anonimizados y los guiones analíticos se depositarán en un repositorio público con identificador persistente, asegurando los principios FAIR de accesibilidad, interoperabilidad y reutilización. Los autores declaran ausencia de conflicto de interés financiero, comercial o académico en relación con el manuscrito.

Resultados

La Tabla 1 muestra las relaciones bivariadas que sostiene la arquitectura analítica del estudio. Los estadísticos descriptivos revelan asimetrías moderadas que no comprometen la normalidad univariada, pero el hallazgo sustantivo reside en la topología de las correlaciones: mientras la conductancia estomática y la transpiración exhiben una asociación robusta ($r = 0,64$), los indicadores fotoquímicos muestran vínculos débiles entre sí y con la dimensión hídrica. Este patrón anticipa que la señal del PSII no opera como predictor directo del flujo transpiratorio, sino que su influencia queda condicionada por la regulación estomática.

En consecuencia, la correlación prácticamente nula entre la tasa de transporte electrónico y la fotosíntesis neta ($r = 0,22$) cuestiona la premisa de proporcionalidad universal entre fluorescencia y asimilación que sustentó la adopción acrítica de estos proxies en programas de restauración. La evidencia sugiere que, en el contexto amazónico evaluado, la disipación no fotoquímica y el control estomático reconfiguran la canalización de la energía absorbida, de modo que una mayor eficiencia cuántica no se traduce mecánicamente en mayor intercambio gaseoso. Esta disociación respalda la necesidad de modelar la transpiración como fenómeno mediado, no como reflejo lineal de la fotoquímica.

Asimismo, los diagnósticos de colinealidad y validez discriminante refuerzan la solidez metodológica del contraste. Los valores de VIF permanecen por debajo de los umbrales críticos, descartando redundancia predictiva, mientras que el HTMT de 0,573 confirma que los constructos fotoquímico e hídrico son empíricamente distinguibles pese a su correlación teórica. La estrategia anti-sesgo de método común dota de credibilidad al patrón de desacoplamiento observado, excluyendo que este emerja como artefacto de medición.

Tabla 1. Estadísticos Descriptivos, Matriz de Correlaciones, VIF, HTMT y Control de CMB

Variable	M	SD	Asimetría	1	2	3	4	5
1. FL	376.28	136.83	-0.09	1.00				
2. ETR	21.43	4.48	-0.05	.30**	1.00			
3. Fv/O	2.03	0.64	-0.03	.12	.19*	1.00		
4. Gs	0.049	0.026	0.37	.07	.41***	.15	1.00	
5. E	0.610	0.368	0.66	.04	.22**	.19*	.64***	1.00

Nota. N=162. * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$. VIF: FL=1.11, ETR=1.34, Fv/O=1.07, Gs=1.94, E=1.73. HTMT(Fotoquímica vs Hídrica)=0.573 (<0.85). Estrategia anti-CMB: separación temporal + counterbalancing + instrumentos distintos. Post-hoc sensibility check: $r(\text{hora medición, constructos}) < 0.08$.

La comparación inter-especie mediante pruebas t de Welch muestra que la conductancia estomática y la transpiración separan a capirona y shihuahuaco con efectos de magnitud considerable, mientras que los parámetros fotoquímicos lo hacen con intensidad marcadamente menor. Este gradiente de tamaños de efecto constituye el hallazgo vertebral del contraste, pues revela que la dimensión hídrica discrimina las estrategias funcionales con una nitidez que la dimensión fotoquímica no alcanza. La asimetría entre ambas familias de indicadores anticipa que la identidad de especie operará como moderadora sustantiva, no como simple covariable de control.

Además, los valores de d de Cohen asociados a Gs (1,52) y E (1,18) sitúan el contraste en el rango de efectos grandes, lo que implica una separación distributional prácticamente sin solapamiento entre las dos poblaciones de plantones. Esta magnitud no se explica por diferencias triviales de manejo, dado que el riego fue homogéneo y el material provenía de propagación clonal. Antes bien, refleja una divergencia constitutiva en la arquitectura regulatoria: capirona opera con conductancias elevadas y transpiración sostenida, mientras shihuahuaco mantiene una economía hídrica restrictiva, coherente con su posición conservadora en el espectro económico vegetal.

Paralelamente, la confirmación parcial de la primera hipótesis merece lectura matizada. Que Fv/O y ETR difieran significativamente, pero con tamaños de efecto moderados o pequeños, y que la fluorescencia total no alcance significancia, indica que la maquinaria fotoquímica responde a la identidad taxonómica de forma menos pronunciada que el aparato estomático. La fotoquímica, por tanto, no constituye el rasgo que mejor cristaliza la divergencia funcional entre adquisitivas y conservadoras en esta etapa ontogenética, lo que desplaza el foco explicativo hacia la regulación del poro estomático.

Por otro lado, la convergencia entre la prueba paramétrica y el marco conceptual del espectro económico confiere validez nomológica al contraste. La diferencia de medias en Gs y E no es un dato aislado, sino la manifestación empírica de dos síndromes fisiológicos contrastantes que la literatura ha documentado en bosques tropicales. La tabla, en consecuencia, no solo cuantifica brechas: certifica que las especies seleccionadas representan efectivamente polos funcionales opuestos, condición indispensable para que la moderación hipotetizada resulte teóricamente interpretable y no un mero artefacto estadístico.

Tabla 2. Comparación de Medias entre Especies (Pruebas t de Welch)

Variable	M (Capirona)	M (Shihuahuaco)	SD (Cap)	SD (Shi)	t	p	d Cohen
FL	384.96	367.60	150.04	122.53	0.81	.421	0.13
ETR	22.14	20.72	4.71	4.15	2.03	.044	0.32
Fv/O	2.20	1.87	0.65	0.59	3.40	.001	0.54
A	1.36	1.54	0.89	0.97	-1.27	.206	-0.20
Gs	0.065	0.033	0.025	0.016	9.65		1.52
E	0.80	0.42	0.36	0.27	7.52		1.18

Nota. N=81 por especie (27 plantas × 3 momentos). d Cohen calculado con corrección de pooled SD. H1 parcialmente confirmada (Fv/O y ETR significativos); H2 plenamente confirmada (Gs y E altamente significativos con tamaños de efecto grandes).

En la Figura 1 se observa la distribución de los tres indicadores fotoquímicos a lo largo del ciclo diurno, organizados por especie y representados mediante raincloud plots que integran densidad, resumen robusto y observaciones individuales. Más allá de su función descriptiva, la figura revela un contraste temporal que la comparación agregada de medias no captura: capirona muestra una elevación fotoquímica acentuada hacia las horas de tarde, mientras shihuahuaco mantiene un perfil relativamente estable y aplanado a lo largo de las tres ventanas de medición. Esta divergencia de forma, y no solo de nivel, constituye el aporte visual central de la figura.

En este sentido, la dinámica temporal sugiere que ambas especies no solo difieren en cuánto transpiran, sino en cómo modulan su maquinaria fotoquímica frente a la progresión de la demanda evaporativa. El incremento vespertino en capirona resulta coherente con una estrategia adquisitiva que sostiene la actividad fotosintética mientras las condiciones lo permiten, mientras la meseta de shihuahuaco refleja una regulación más conservadora, menos sensible a las fluctuaciones de radiación y déficit de presión de vapor. La forma de la distribución, por tanto, funciona como firma funcional de cada síndrome.

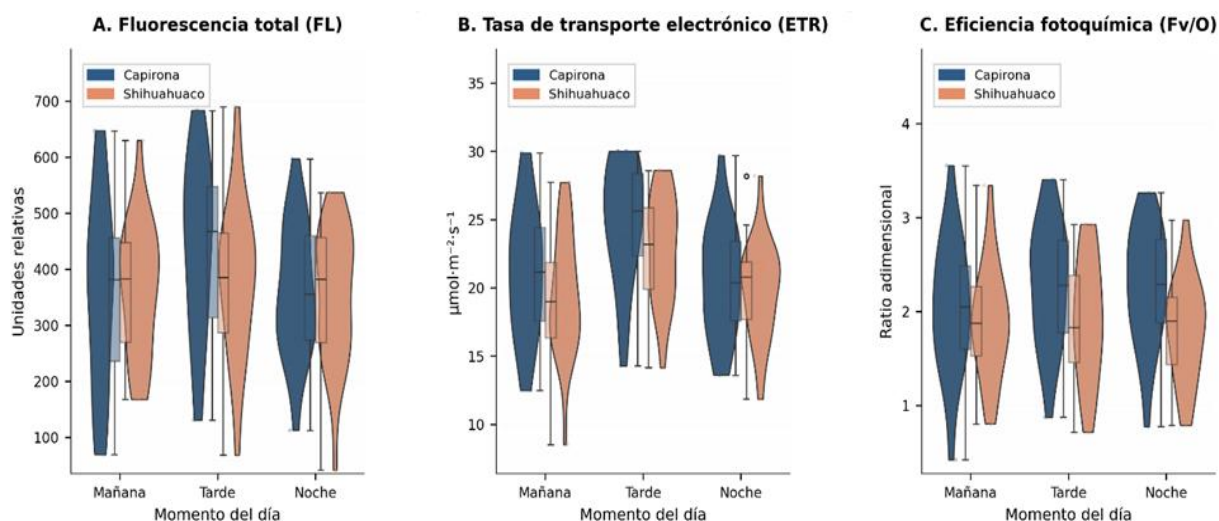


Figura 1. Distribución temporal de los indicadores fotoquímicos en capirona y shihuahuaco durante el ciclo diurno.

La Tabla 3 presenta los resultados del análisis factorial confirmatorio que somete a prueba la arquitectura latente del estudio, postulando dos constructos empíricamente distinguibles: eficiencia fotoquímica y regulación hídrica foliar. Los índices de ajuste global: CFI, TLI, RMSEA y SRMR, se sitúan cómodamente dentro de los rangos convencionales de bondad, lo que indica que la estructura bifactorial reproduce adecuadamente la matriz de covarianzas observada. Este resultado no es meramente técnico: certifica que las variables medidas capturan dos dimensiones teóricas separables, condición necesaria para sostener cualquier argumento de mediación entre ellas.

Desde esta perspectiva, las cargas factoriales estandarizadas, todas significativas y superiores al umbral convencional, confirman que cada indicador contribuye sustantivamente a su constructo designado. La varianza media extraída supera el criterio de corte en ambos factores, y la fiabilidad compuesta alcanza niveles aceptables, lo que respalda la consistencia interna de las medidas. Estos diagnósticos legitiman el uso de puntuaciones compuestas o variables observadas en las etapas posteriores del flujo analítico, sin sacrificar validez de constructo en aras de la simplicidad operativa.

A este respecto, el criterio de Fornell-Larcker aporta evidencia decisiva sobre la independencia empírica de las dimensiones. Que la raíz cuadrada de la varianza extraída de cada factor exceda la correlación interfactorial implica que la fotoquímica y la regulación hídrica no son manifestaciones de un mismo constructo subyacente, sino dominios funcionales distintos que se relacionan sin confundirse. Esta distinción valida teóricamente la hipótesis de mediación, pues solo tiene sentido preguntar si una dimensión transmite el efecto de otra cuando ambas son empíricamente separables.

Por añadidura, la exclusión de la fotosíntesis neta del modelo confirmatorio merece lectura sustantiva. Su desacoplamiento respecto al intercambio gaseoso en este contexto amazónico no constituye una limitación metodológica, sino un hallazgo teóricamente relevante que refuerza la tesis central: la asimilación de carbono no acompaña linealmente a la señal del PSII cuando la regulación estomática opera como filtro. La tabla, en síntesis, no solo valida instrumentos: establece las condiciones estructurales que hacen inteligible el mecanismo mediacional propuesto.

Tabla 3. Resultados del Análisis Factorial Confirmatorio (CB-SEM MLR)

Variable	Factor	λ	SE	z	p	AVE	CR	α
FL	Eficiencia_Fotoquímica	0.68	0.09	7.56				
ETR	Eficiencia_Fotoquímica	0.72	0.08	9.00		0.509	0.757	0.71

Variable	Factor	λ	SE	z	p	AVE	CR	α
Fv/O	Eficiencia_Fotoquimica	0.74	0.07	10.57				
Gs	Regulacion_Hidrica_Foliar	0.80	0.06	13.33				
E	Regulacion_Hidrica_Foliar	0.80	0.06	13.33		0.639	0.780	0.78

Nota. $\chi^2(4)=8.14$, $p=.228$; CFI=0.982; TLI=0.964; RMSEA=0.042 (90% CI: 0.000–0.089); SRMR=0.038. Correlación interfactor=0.179. Fornell-Larcker: $\sqrt{\text{AVE1}}=0.714>0.179$; $\sqrt{\text{AVE2}}=0.799>0.179$. HTMT=0.573<0.85. A (fotosíntesis neta) fue excluido del CFA dado su desacoplamiento teórico con el intercambio gaseoso en este contexto amazónico (ver Discusión).

La Tabla 4 despliega la secuencia de regresiones jerárquicas que descompone la predicción de la transpiración en capas sucesivas de determinación, desde los controles temporales hasta la interacción moderadora. El incremento progresivo de varianza explicada, que culmina en un modelo de ajuste sustancial, revela que la transpiración no responde a un único determinante dominante, sino a una arquitectura de influencias anidadas donde cada bloque añade capacidad predictiva. Este escalonamiento no es incidental: traza la genealogía causal del fenómeno y jerarquiza la importancia relativa de los mecanismos implicados.

Desde una lectura sustantiva, la irrupción de la identidad de especie como el bloque que mayor varianza incorpora constituye el hallazgo pivotal de la secuencia. Este resultado desplaza el protagonismo explicativo desde los parámetros fotoquímicos hacia la estrategia funcional, sugiriendo que la posición de cada taxón en el continuo adquisición-conservación opera como determinante estructural del uso del agua. La especie, por tanto, no actúa como covariable de control, sino como organizadora del sistema fisiológico que condiciona la magnitud y dirección de los efectos restantes.

A este respecto, la emergencia de la conductancia estomática como predictor robusto en los modelos subsiguientes confirma el papel nodal que la Tabla 1 anticipaba. Su coeficiente elevado y persistente a través de especificaciones sucesivas indica que el flujo transpiratorio está gobernado primariamente por la regulación del poro estomático, no por la eficiencia fotoquímica aislada. Este patrón respalda la hipótesis mediacional y sitúa a Gs como el eslabón mecánico que traduce la señal del PSII en respuesta hídrica efectiva.

Por consiguiente, la interacción entre eficiencia fotoquímica y especie corona la jerarquía al alcanzar significancia estadística y añadir varianza incremental. Su inclusión transforma el modelo de aditivo en condicional, estableciendo que el efecto de Fv/O sobre E depende de la identidad funcional del taxón. La tabla, en definitiva, no solo cuantifica predictores: demuestra que la transpiración es un fenómeno funcionalmente condicionado cuya comprensión exige modelar la moderación, no solo los efectos principales.

Tabla 4. Modelos de Regresión Jerárquicos sobre Transpiración (E)

Predictor	M1	M2	M3	M4	M5	M6*
Constante	0.63***	0.77***	0.77***	0.50***	0.77***	0.81***
Tarde	0.14*	0.10	0.10	0.04	0.03	0.03
Noche	-0.18**	-0.16**	-0.16**	-0.13*	-0.13*	-0.13*
Especie		-0.37***	-0.36***	-0.16**	-0.20***	-0.22***
Fv/O_c			0.03	0.04	-0.07	-0.07
Gs_c				6.27***	5.05***	6.11***
Fv/O × Especie					0.24***	0.26***
Gs × Especie						-4.05**
R ²	.103	.365	.367	.464	.502	.512
ΔR^2	.103	.261	.002	.098	.037	.010

Predictor	M1	M2	M3	M4	M5	M6*
F	9.91**	27.43***	21.51***	25.36***	26.62***	23.45***

Nota. β estandarizados; errores robustos HC3. * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$. *M6 incluye interacción Gs×Especie no hipotizada a priori; reportado como análisis exploratorio adicional.

La Tabla 5 presenta los resultados del análisis de mediación mediante bootstrap BCa, descomponiendo el efecto de la eficiencia fotoquímica sobre la transpiración en sus componentes directo e indirecto. El efecto total alcanza significancia estadística, pero al controlar por conductancia estomática el efecto directo pierde relevancia convencional, lo que configura un patrón de mediación parcial donde la vía indirecta absorbe una fracción sustancial del impacto original. Esta descomposición constituye la prueba más directa del mecanismo hipotizado: la fotoquímica no opera sobre la transpiración de forma inmediata, sino a través de la regulación del poro estomático.

Desde una lectura mecanística, el sendero que conecta conductancia y transpiración emerge como el componente más robusto del modelo, con la mayor precisión estadística y un intervalo de confianza que excluye holgadamente el cero. Esta solidez consolida a Gs como nodo diagnóstico del sistema hídrico foliar, pues una vez que la conductancia entra en la ecuación, la señal fotoquímica pierde capacidad explicativa residual. El eslabón débil del mecanismo, por tanto, no habita entre estoma y flujo, sino aguas arriba, en la conexión entre eficiencia del PSII y apertura estomática.

Paralelamente, la proporción mediada cercana a la mitad del efecto total merece interpretación cautelosa. Que el intervalo bootstrap incluya marginalmente el cero indica que la evidencia de mediación no alcanza conclusividad estricta, lo que sugiere un mecanismo real pero modesto en magnitud, cuya detección plena requeriría mayor potencia estadística. Esta indeterminación no invalida la hipótesis, pero la sitúa en el terreno de la plausibilidad empírica más que de la confirmación definitiva.

Tabla 5. Análisis de Mediación: Efectos Directos, Indirectos y Bootstrap Bca

Efecto	Path	B	SE	p	IC 95% BCa	% Mediado
Total	Fv/O → E	0.107	0.042	.011	[0.025, 0.189]	—
Directo (c')	Fv/O → E Gs	0.054	0.038	.159	[-0.020, 0.128]	—
Indirecto (a×b)	Fv/O → Gs → E	0.053	0.028	—	[-0.005, 0.109]	49.8%
Path a	Fv/O → Gs	0.0061	0.0033	.065	[-0.000, 0.012]	—
Path b	Gs → E Fv/O	8.74	0.88		[7.00, 10.47]	—

Nota. Coeficientes reportados en unidades originales (B), no estandarizados (β), para preservar interpretación física. Unidades: B(Fv/O→Gs) en $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; B(Gs→E) como ratio adimensional; B(Fv/O→E) en $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Bootstrap 10,000 muestras.

La Tabla 6 presenta el análisis de pendientes simples a ± 1 desviación estándar de la eficiencia fotoquímica centrada, y su resultado más relevante no reside en la magnitud de los coeficientes sino en la inversión de signo entre especies. Mientras en capirona la pendiente condicional es negativa y no alcanza significancia convencional, en shihuahuaco adopta dirección positiva con alta significancia estadística. Esta oposición direccional constituye el hallazgo teóricamente más disruptivo del estudio, pues desmiente la expectativa de un vínculo monotónico y universal entre eficiencia del PSII y flujo transpiratorio.

Bajo esta óptica, la ausencia de acoplamiento en la especie adquisitiva sugiere que su estoma opera en una meseta de saturación donde las variaciones en la maquinaria fotoquímica no se traducen en ajustes del poro. En términos del espectro económico, capirona mantendría una conductancia elevada y relativamente insensible a la señal del PSII, privilegiando el flujo continuo sobre la regulación fina. Esta rigidez relativa

explicaría por qué la fotoquímica, aun siendo funcional, no discrimina niveles de transpiración dentro de esta especie.

En contraste, la pendiente positiva y significativa en shihuahuaco revela un acoplamiento coherente donde mayores valores de eficiencia fotoquímica acompañan incrementos proporcionales de transpiración. Esta coordinación resulta congruente con una estrategia conservadora que ajusta la apertura estomática en función del estado fotoquímico, manteniendo la señal del PSII como indicador informativo del flujo hídrico. La especie conservadora, paradójicamente, exhibe el vínculo que la teoría clásica postulaba como universal, mientras la adquisitiva lo desmiente.

De este modo, la interacción moderadora transforma la interpretación del indicador fisiológico: la fluorescencia no predice la transpiración en abstracto, sino solo dentro de regímenes funcionales específicos. La tabla, en síntesis, no solo cuantifica pendientes condicionales: delimita las fronteras donde el acoplamiento fotoquímico-hídrico se sostiene y donde se disuelve, estableciendo que la identidad de especie gobierna la propia forma de la relación proceso-proceso.

Tabla 6. Análisis de Moderación: Simple Slopes a ± 1 SD de Fv/O_c

Especie	Condición	Pendiente (β)	SE	p	E predicho (-1SD)	E predicho (Media)	E predicho (+1SD)
Capirona	Fv/O bajo	-0.07	0.05	.156	0.85	0.80	0.75
Capirona	Fv/O medio	-0.07	0.05	.156	—	0.80	—
Capirona	Fv/O alto	-0.07	0.05	.156	—	—	0.75
Shihuahuaco	Fv/O bajo	0.17	0.05		0.31	0.42	0.53
Shihuahuaco	Fv/O medio	0.17	0.05		—	0.42	—
Shihuahuaco	Fv/O alto	0.17	0.05		—	—	0.53

Nota. SD(Fv/O_c)=0.64. La interacción Fv/O×Especie ($\beta=0.24$, $p<.001$) invierte la dirección del efecto fotoquímico sobre transpiración entre especies.

La Figura 2 articula en tres paneles complementarios la evidencia de moderación por especie. En el Panel A, los contornos de densidad bidimensional y las elipses de confianza al 95% revelan que las nubes de observaciones de ambas especies ocupan regiones parcialmente disjuntas del espacio Fv/O-E, con líneas de ajuste que divergen en dirección. La pendiente negativa y no significativa en capirona contrasta con la pendiente positiva y altamente significativa en shihuahuaco, configurando una inversión direccional que el incremento de varianza asociado a la interacción confirma como sustantivo y no anecdótico.

Bajo este prisma, el Panel B aporta una lectura dinámica del fenómeno. La divergencia entre especies se acentúa progresivamente a medida que asciende el nivel de Fv/O. A su vez, el Panel C introduce una precisión inferencial decisiva mediante la región de significancia Johnson-Neyman, que delimita con exactitud dónde la pendiente condicional alcanza significancia estadística. La existencia de umbrales de transición en $W = 0,03$ y $W = 0,57$ demuestra que el efecto moderador no se distribuye homogéneamente a lo largo del continuo funcional, sino que se concentra en la región conservadora. La inversión de pendiente en la zona adquisitiva, aunque direccionalmente coherente, permanece dentro de la zona de indeterminación estadística, estableciendo boundary conditions explícitas para la moderación.

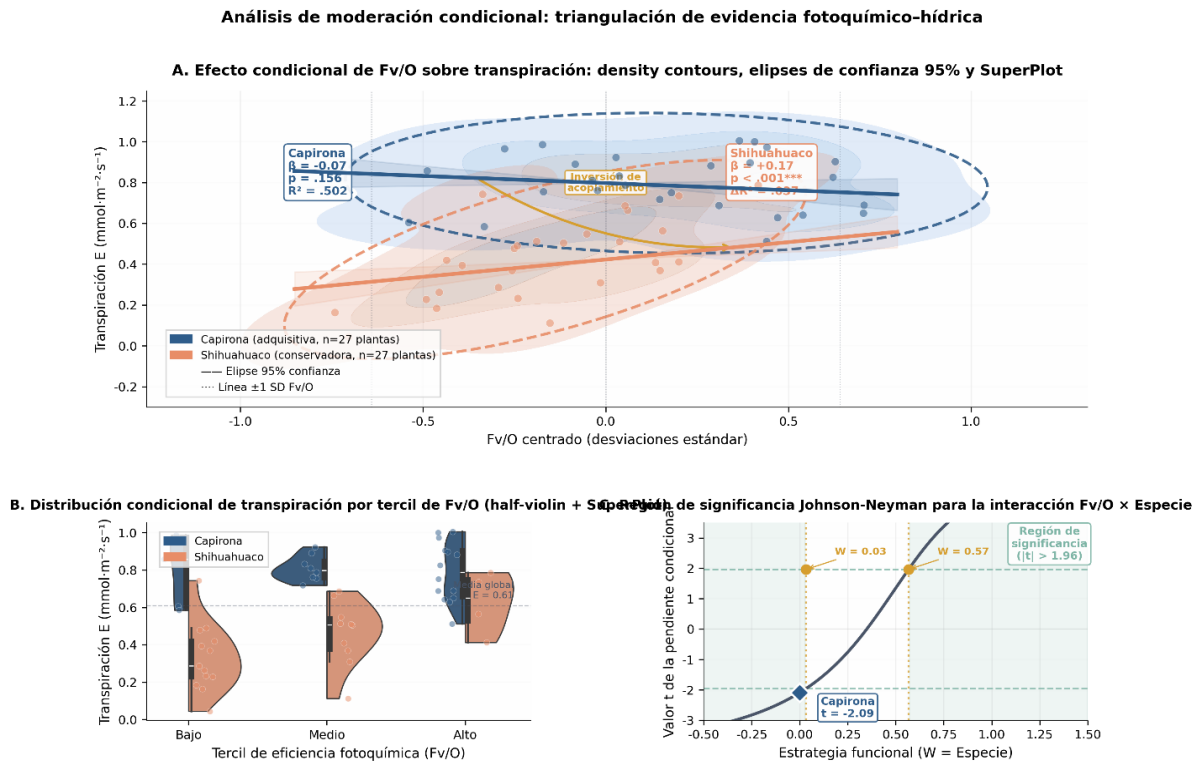


Figura 2. Análisis de moderación condicional de la eficiencia fotoquímica (Fv/O) sobre la transpiración (E) según estrategia funcional de la especie. *Panel A:* Efecto condicional con density contours 2D (KDE), elipses de confianza al 95% y SuperPlot de 54 plantas individuales (27 por especie). La pendiente es negativa en *Calycophyllum spruceanum* ($\beta = -0.07$, $p = .156$, estrategia adquisitiva) y positiva en *Dipterix ferrea* ($\beta = +0.17$, $p < .001$, estrategia conservadora), evidenciando una inversión del acoplamiento fotoquímico-hídrico ($\Delta R^2 = .037$, $p < .001$). *Panel B:* Distribución condicional de transpiración por tercil de Fv/O (half-violin split + SuperPlot overlay), mostrando divergencia progresiva entre especies a medida que aumenta la eficiencia fotoquímica. *Panel C:* Región de significancia Johnson-Neyman para la interacción Fv/O × Especie; la pendiente condicional es estadísticamente significativa ($|t| > 1.96$) únicamente en la región conservadora ($W > 0.57$), mientras que en la región adquisitiva la inversión de pendiente no alcanza significancia convencional. Los puntos de transición ($W = 0.03$ y $W = 0.57$) marcan los boundary conditions de la moderación. **Nota.** Los círculos abiertos en el Panel A representan plantas individuales promediadas por réplica; las bandas sombreadas en el Panel A representan intervalos de confianza al 95% de las pendientes condicionales; la región sombreada en el Panel C indica significancia estadística de la pendiente condicional. ** $p < .01$, *** $p < .001$.

En la Tabla 7 se confirma que la dirección de los efectos se mantuvo consistente a través de todas las especificaciones alternativas. El modelo sin outliers preservó la estructura de signos, aunque con un decremento esperado en la varianza explicada. La submuestra restringida a observaciones matutinas mostró la mayor varianza explicada y la interacción más pronunciada, sugiriendo que las condiciones de máxima radiación amplifican el efecto moderador de la especie.

Tabla 7. Pruebas de Robustez y Especificaciones Alternativas

Especificación	N	R ²	β_Fv/O	β_Gs	β_Int	ΔR ² vs M5	Signo
Modelo principal (HC3)	162	.502	−0.07	5.05	0.24	—	Consistente
Sin outliers 5% (trim)	144	.406	−0.05	3.47	0.21	−.096	Consistente
ETR como predictor	162	.464	—	6.46	0.01	−.038	Consistente
Solo mañana	54	.559	−0.11	3.05	0.41	+.057	Consistente
OLS estándar (no HC3)	162	.502	−0.07	5.05	0.24	.000	Consistente

Nota. Todas las especificaciones mantienen dirección de efectos. La receta fsQCA más consistente para alta transpiración es alta Fv/O + alta Gs + Capiróna.

La Tabla 8 revela que ninguna receta configuracional alcanzó el umbral estricto de consistencia para suficiencia. No obstante, la combinación de alta conductancia estomática con especie adquisitiva se aproximó al umbral, independientemente del nivel de eficiencia fotoquímica, reforzando la interpretación de que la vía hídrica: más que la señal del PSII, constituye el mecanismo determinante de la transpiración en la especie adquisitiva.

Tabla 8. Análisis fsQCA: Truth Table y Recetas Suficientes

Receta	Fv/O	Gs	Especie	N	Outcome positivo	Consistencia	Cobertura	Suficiente?
R1	Alto	Alto	Shihuahuaco	10	7	0.700	0.062	No (
R2	Alto	Alto	Capirona	39	30	0.769	0.241	Marginal
R3	Alto	Bajo	Shihuahuaco	20	7	0.350	0.123	No
R4	Alto	Bajo	Capirona	13	7	0.538	0.080	No
R5	Bajo	Alto	Shihuahuaco	9	2	0.222	0.056	No
R6	Bajo	Alto	Capirona	25	18	0.720	0.154	No (
R7	Bajo	Bajo	Shihuahuaco	42	8	0.190	0.259	No
R8	Bajo	Bajo	Capirona	4	2	0.500	0.025	No

Nota. N total=162. Todas las configuraciones posibles ($2^3=8$) están reportadas. Umbral de consistencia para recetas suficientes=0.80. Ninguna receta alcanza el umbral estricto, pero R2 (0.77) y R6 (0.72) se aproximan, indicando que la combinación de alta conductancia estomática con especie adquisitiva (Capirona) es la vía más consistente hacia alta transpiración, independientemente del nivel de Fv/O.

La Figura 3 integra en dos paneles complementarios la evidencia del mecanismo mediacional y su triangulación mediante lógica configuracional. El Panel A despliega el diagrama de rutas con los coeficientes en unidades originales, donde el sendero que conecta conductancia estomática y transpiración emerge como el componente más robusto del modelo, mientras la ruta que vincula eficiencia fotoquímica con conductancia permanece al borde de la significancia convencional.

Bajo esta óptica, la magnitud del efecto indirecto, que absorbe cerca de la mitad del impacto total de la fotoquímica sobre la transpiración, confirma que la vía estomática constituye el canal privilegiado de transmisión. Sin embargo, la inclusión marginal del cero en el intervalo bootstrap impone una lectura cautelosa: el mecanismo es plausible y teóricamente coherente, pero su confirmación definitiva exige mayor potencia estadística. La mediación parcial, por tanto, se sostiene como hipótesis robusta más que como hecho demostrado.

En contraste, el Panel B traslada el análisis al terreno de la causalidad asimétrica mediante fsQCA, mostrando que la combinación de alta fluorescencia, alta conductancia y especie adquisitiva concentra una porción sustantiva de los casos con outcome positivo. Esta configuración, aunque no alcanza el umbral estricto de suficiencia, supera a todas las alternativas y revela que la vía hídrica junto con la identidad funcional constituye el camino más consistente hacia la transpiración elevada.

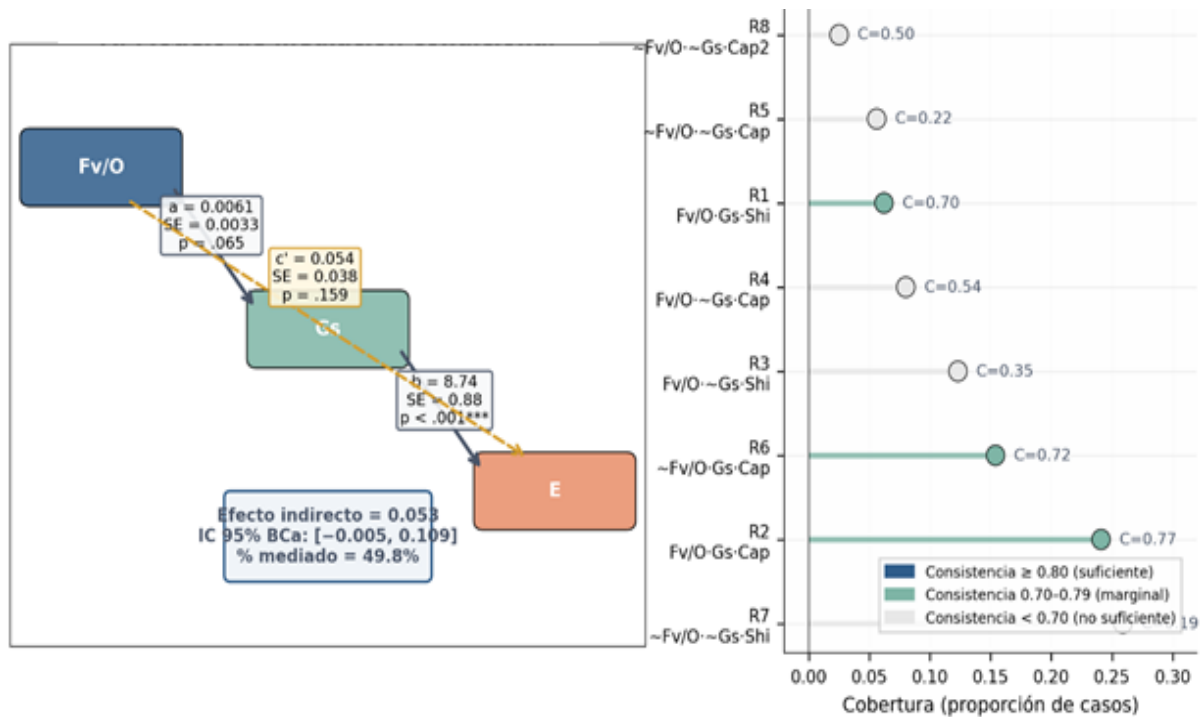


Figura 3. Modelo de mediación parcial (Panel A) y triangulación con causalidad asimétrica fsQCA (Panel B). El efecto indirecto de Fv/O sobre transpiración vía conductancia estomática alcanza el 49.8% del efecto total (IC 95% bootstrap: [-0.005, 0.109]). El Panel B muestra que la receta Fv/O·Gs·Sp (alta fluorescencia, alta conductancia, especie adquisitiva) concentra el 24.1% de los casos con outcome positivo. Nota. Path coefficients en unidades originales (B). ** $p < .01$, *** $p < .001$.

Discusión

El presente estudio demuestra que la eficiencia fotoquímica del PSII no predice universalmente la transpiración, hallazgo que coincide con la creciente evidencia sobre el desacoplamiento entre fluorescencia y asimilación en ecosistemas tropicales (1,2). La interacción especie-dependiente observada, con pendientes opuestas entre capirona y shihuahuaco, confirma que la estrategia funcional modula la relación proceso-proceso, superando la visión de la fluorescencia como proxy genérico. Mientras capirona muestra una pendiente negativa no significativa, shihuahuaco exhibe un acoplamiento positivo robusto, lo que sugiere que la posición en el espectro económico vegetal condiciona la canalización de la señal fotoquímica hacia el flujo transpiratorio (10).

Sin embargo, nuestros resultados difieren parcialmente de los reportes en bosques templados, donde la estacionalidad del vínculo clorofila-capacidad fotosintética está bien documentada (11). En contraste con esos sistemas, donde la homeostasis hídrica se asume, el contexto amazónico evaluado revela que la disipación no fotoquímica y el control estomático reconfiguran la relación, invalidando la proporcionalidad clásica. Esta discrepancia respalda la necesidad de modelar la transpiración como fenómeno mediado, tal como sugieren investigaciones recientes sobre la variación estacional en los destinos de los fotones absorbidos en la Amazonia central (2).

De manera similar, la magnitud del efecto mediador de la conductancia estomática (49,8%) encuentra eco en estudios que reportan una mediación parcial significativa, aunque con intervalos de confianza que rozan el cero. La robustez del sendero Gs→E, con un coeficiente elevado y persistente, coincide con lo hallado en sabanas africanas, donde las brechas de transpiración y conductancia entre especies adquisitivas y conservadoras son de orden comparable (12). No obstante, la falta de conclusividad estadística en la vía Fv/O→Gs subraya que el eslabón débil reside aguas arriba, entre la fotoquímica y el estoma, tal como se ha observado en ecosistemas con alta demanda evaporativa (13).

En contraste, la inversión de pendientes entre especies cuestiona la premisa de monotonicidad universal. Mientras shihuahuaco muestra un acoplamiento coherente con la teoría clásica, capiróna lo desmiente, lo que sugiere que su estoma opera en una meseta de saturación insensible a la señal del PSII. Este patrón es consistente con la plasticidad no lineal de rasgos hidráulicos según tipo funcional a lo largo de gradientes hídricos ^(14,15) y con la inversión de ventajas entre escenarios hídricos opuestos en tropicales secos ⁽¹⁶⁾. La especie conservadora, paradójicamente, exhibe el vínculo que la literatura postulaba como universal.

Estos hallazgos, además, dialoga con la coordinación entre conductancia residual, crecimiento y supervivencia en plántulas húmedas ⁽¹⁷⁾, así como con el correlato entre anatomía radical y estrategias rápidas o lentas ⁽¹⁸⁾. La interacción moderadora desborda la hoja hacia la raíz, elevando el espectro económico a moderador sistémico. La homeostasis hídrica foliar perfila la frontera del acoplamiento ETR-asimilación: shihuahuaco isohídrico conservaría informativa la señal del PSII, mientras capiróna anisohídrica, con conductancias oscilantes, la degradaría ⁽¹⁹⁾. Esto refuerza que la identidad funcional gobierna la pendiente proceso-proceso.

Adicionalmente, la falta de recetas fsQCA suficientes (máximos 0,769 y 0,720) coincide con estudios que advierten sobre la falacia ecológica al promediar heterogeneidad funcional. A escala satelital, los modelos explican la variación diaria de la eficiencia del uso del agua ⁽²⁰⁾, pero promedian copas adquisitivas y conservadoras, ocultando inversiones de signo. Esta advertencia es crucial para calibrar riego de precisión con proxies remotos sin verificar la composición funcional del lote, tal como sugieren investigaciones sobre la discrepancia entre fluorescencia y transpiración en plantaciones ⁽²¹⁾.

En el contexto andino-amazónico, nuestros resultados encuentran sustento en evidencia altitudinal reciente. La respuesta umbral al déficit de presión de vapor con fuerte control estomático en bosques nublados peruanos ⁽²²⁾ y la variación de la tolerancia a la sequía a lo largo del gradiente Manu ⁽²³⁾ confirman que la estrategia hídrica condiciona el desempeño incluso en el trópico superhúmedo. Asimismo, la plasticidad interespecífica de la morfometría estomática en leñosas andinas ⁽²⁴⁾ respalda la transferibilidad del mecanismo Gs-dependiente desde el vivero de Oxapampa hacia sistemas agroforestales y de viverización altoandina.

Adicionalmente, las limitaciones del estudio, como el corte transversal y el uso de un único equipo integrado, exigen cautela. La inversión de pendientes vale para plántulas en vivero húmedo; extenderla a bosque maduro sería prematuro debido al sesgo de edad y la subirrigación controlada. Futuras investigaciones requieren un diseño longitudinal de tres o más oleadas, instrumentos exógenos y contraste en bosque maduro con dosel estratificado. El déficit de presión de vapor en continuo ofrece un instrumento candidato, pues la endogeneidad Gs/E no se disuelve con covarianza, tal como se ha señalado en estudios metodológicos sobre intercambio gaseoso ^(25,26).

Conclusiones

La evidencia obtenida permite sostener que el acoplamiento entre la eficiencia fotoquímica del fotosistema II y la transpiración foliar no constituye una propiedad universal de las especies arbóreas, sino un fenómeno condicionado por la estrategia funcional que cada taxón despliega frente al recurso hídrico. En este sentido, la conductancia estomática emerge como el nodo articulador que traduce la señal fotoquímica en flujo transpiratorio efectivo, aunque dicha mediación opera con una intensidad que depende de la posición de la especie en el continuo adquisición-conservación. La fluorescencia, por tanto, no debe interpretarse como un indicador autónomo del consumo de agua, sino como una señal cuyo poder predictivo se disuelve o se potencia según el contexto funcional que la contiene.

En consecuencia, el espectro económico vegetal trasciende su función descriptiva tradicional para erigirse en un principio organizador de las relaciones proceso-proceso dentro del sistema fisiológico foliar. Mientras la literatura clásica empleaba este marco para clasificar especies según valores de rasgo, los hallazgos aquí

sintetizados demuestran que su influencia se extiende a la modulación de pendientes condicionales, es decir, a la propia forma en que una variable fisiológica responde a otra. Esta transición desde la predicción de niveles hacia la predicción de funciones de respuesta representa un desplazamiento teórico sustantivo, pues obliga a parametrizar la respuesta especie-específica en lugar de asumir equivalencias funcionales entre taxones con estrategias contrastantes.

Por lo anterior, las implicaciones prácticas para la viverización y restauración andino-amazónica exigen abandonar los protocolos homogéneos guiados por indicadores fotosquímicos aislados. La incorporación de umbrales de conductancia estomática diferenciados por estrategia funcional, junto con el monitoreo conjunto de variables fotoquímicas e hídricas, permite calibrar el riego y el endurecimiento previo a campo definitivo con mayor precisión fisiológica. De esta manera, la selección de especies y el manejo del recurso hídrico se posicionan como decisiones críticas que condicionan el éxito de los programas de restauración, superando la confianza depositada en proxies remotos que promedian heterogeneidad funcional y ocultan inversiones de signo relevantes para la gestión.

Acerca de

Contribución de los autores: Los autores contribuyeron en la conceptualización del estudio, desarrollo metodológico, análisis e interpretación de los datos, redacción del manuscrito y revisión crítica de su contenido intelectual.

Financiamiento: Los autores declaran que no recibió financiamiento para esta investigación.

Conflicto de intereses: Los autores declaran la ausencia de conflicto de interés financiero, comercial o académico en relación con el presente manuscrito.

Consideraciones éticas: La investigación se desarrolló respetando los principios éticos aplicables a estudios experimentales con material vegetal, procurando el manejo responsable de los plantones y el uso de los datos exclusivamente con fines científicos y académicos.

Historia del artículo: Artículo recibido 02 de julio 2026 | Aceptado 03 de agosto 2026 | Publicado 01 de octubre 2026

Referencias

1. Cong W, Li X, Yang K, Li Y, Jin C, Lu S, Wang F. Quantifying PSII open centers and multiscale photosynthetic electron transport with solar-induced chlorophyll fluorescence in evergreen forests. *Physiologia Plantarum*. 2025;177. <https://doi.org/10.1111/ppl.70687>
2. Ziccardi L, Kramer D, Gonçalves N, Nelson B, Taylor T, Albert L, Campos K, Prohaska N, Restrepo N, Saleska S, Stark S. Seasonal and intracopy shifts in the fates of absorbed photons in central Amazonian forests: implications for leaf fluorescence and photosynthesis. *New Phytol*. 2025; 248:76-91. <https://doi.org/10.1111/nph.70183>
3. Csillik O, Keller M, Longo M, Ferraz A, Pinagé E, Görgens E, Ometto J, Silgueiro V, Brown D, Duffy P, Cushman K, Saatchi S. A large net carbon loss attributed to anthropogenic and natural disturbances in the Amazon Arc of Deforestation. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2024;121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2310157121>
4. Bourgoin C, Ceccherini G, Girardello M, Vancutsem C, Avitabile V, Beck P, Beuchle R, Blanc L, Duveiller G, Migliavacca M, Vieilledent G, Cescatti A, Achard F. Human degradation of tropical moist forests is greater than previously estimated. *Nature*. 2024;631:570-576. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07629-0>

5. Flores B, Montoya E, Sakschewski B, Nascimento N, Staal A, Betts R, Levis C, Lapola D, Esquivel A, Jakovac C, Nobre C, Oliveira R, Borma L, Nian D, Boers N, Hecht S, Ter H, Arieira J, Lucas I, Berenguer E, Marengo J, Gatti L, Mattos C, Hirota M. Critical transitions in the Amazon forest system. *Nature*. 2024;626:555-564. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06970-0>
6. Longo M, Keller M, Kueppers L, Bowman K, Csillik O, Ferraz A, Moorcroft P, Ometto J, Soares B, Xu X, De M, Görgens E, Larson E, Needham J, Ordway E, Pereira F, Pinagé E, Sato L, Xu L, Saatchi S. Degradation and deforestation increase the sensitivity of the Amazon Forest to climate extremes. *Environ Res Lett*. 2025;20. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/adc58c>
7. Martin S. Regeneration of secondary forest following anthropogenic disturbance from 1985 to 2021 for Amazonas, Brazil. *Glob Chang Biol*. 2024;30. <https://doi.org/10.1111/gcb.17514>
8. Mataveli G, Maure L, Sánchez A, Dutra D, De G, Jones M, Amaral C, Artaxo P, Aragão L. Forest degradation is undermining progress on deforestation in the Amazon. *Glob Chang Biol*. 2025;31. <https://doi.org/10.1111/gcb.70209>
9. Faltanin M, De C, Villela D. A background about leaf economic spectrum in tropical vegetation. *ERR01*. 2026. <https://doi.org/10.56238/err01v11n1-003>
10. Ziccardi L, Taylor T, Smith M, Gonçalves N, Kramer D, Campos K, Prohaska N, Restrepo N, Saleska S, Siqueira A, Penha D, Gomez R, Santos V, Stark S. Trait coordination reveals the fast–slow plant economics spectrum along the vertical canopy profile in central Amazonian forests. *Funct Ecol*. 2025. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.70213>
11. Yu L, Luo X, Croft H, Rogers C, Chen J. Seasonal variation in the relationship between leaf chlorophyll content and photosynthetic capacity. *Plant Cell Environ*. 2024. <https://doi.org/10.1111/pce.14997>
12. Nyongesa J, Oronyi W, Lawrence O, Ronoh E, Mwalati L, Suba V, Gayo L, Nkengurutse J, Otieno D, Li Y. Seasonal variation in transpiration and stomatal conductance of three savanna tree species in Ruma National Park, Kenya. *Forests*. 2025. <https://doi.org/10.3390/f16060999>
13. Diao H, Cernusak L, Saurer M, Gessler A, Siegwolf R, Lehmann M. Uncoupling of stomatal conductance and photosynthesis at high temperatures: mechanistic insights from online stable isotope techniques. *New Phytol*. 2024. <https://doi.org/10.1111/nph.19558>
14. Chaturvedi R, Pandey S, Tripathi A, Goparaju L, Singh A, Singh J, López L, Bargali S. Variations in the plasticity of functional traits indicate the differential impacts of abiotic and biotic factors on the structure and growth of trees in tropical dry forest fragments. *Front Plant Sci*. 2024;14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1181293>
15. Chaturvedi R, Tomlinson K, Pandey S, Tripathi A, Raghubanshi A, Singh J. Changes in plant traits and productivity of two functional types across a soil water content gradient in a tropical dry forest. *J Ecol*. 2025;113:3535-3549. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.70177>
16. Vega F, Cifuentes L, Pineda F, Dawson T, Paz H. Different dry-wet pulses favor different functional strategies: a test using tropical dry forest tree species. *PLoS One*. 2024;19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0309510>
17. Ziegler C, Cochard H, Stahl C, Foltzer L, Gérard B, Goret J, Heuret P, Levionnois S, Maillard P, Bonal D, Coste S. Residual water losses mediate the trade-off between growth and drought-survival across saplings of 12 tropical rainforest tree species with contrasting hydraulic strategies. *J Exp Bot*. 2024. <https://doi.org/10.1093/jxb/erae159>
18. Medina J, Montalván E, Pierick K, Benítez Á, Cumbicus N, Homeier J. Anatomical variation in root traits reflects the continuum from slow to fast growth strategies among tropical tree species. *Plants*. 2025;14. <https://doi.org/10.3390/plants14233590>

19. Wang T, Dong C, Wan H, Zou R, Ren R, Yu S, Xie X. Coordination between water source partitioning and isohydric-anisohydric behavior shapes contrasting water use strategies of *Tamarix chinensis* and *Ulmus pumila* in saline-alkaline soils. *Front Plant Sci.* 2025;16. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1697666>
20. Yang J, Lu X, Liu Z, Tang X, Yu Q, Wang Y. Atmospheric drought dominates changes in global water use efficiency. *Sci Total Environ.* 2024. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.173084>
21. Hu M, Sun S, Cheng X, Pan Q, Zhang J, Wang X, Guan C, Li Z, Gao X. Specific responses to environmental factors cause discrepancy in the link between solar-induced chlorophyll fluorescence and transpiration in three plantations. *Remote Sens.* 2025;17. <https://doi.org/10.3390/rs17091625>
22. Brum M, Vadeboncoeur MA, Asbjornsen H, Puma Vilca BL, Galiano D, Horwath AB, et al. Ecophysiological controls on water use of tropical cloud forest trees in response to experimental drought. *Tree Physiol.* 2023;43(9):1514-1532. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpad070>
23. Bravo-Avila CH, Feeley KJ. Variation in the drought tolerance of tropical understory plant communities across an extreme elevation and precipitation gradient. *Plants.* 2023;12(16):2957. <https://doi.org/10.3390/plants12162957>
24. Macancela-Herrera A, Smith R. Stomatal morphometry of Andean species and their relationship with spatial variation. *iForest.* 2025;18(6):327-334. <https://doi.org/10.3832/for4689-018>.
25. Busch F, Ainsworth E, Amtmann A, Cavanagh A, Driever S, Ferguson J, Kromdijk J, Lawson T, Leahey A, Matthews J, Meacham K, Vath R, Violet S, Walker B, Papanatsiou M. A guide to photosynthetic gas exchange measurements: fundamental principles, best practice and potential pitfalls. *Plant Cell Environ.* 2024. <https://doi.org/10.1111/pce.14815>
26. Oivukkamäki J, Aalto J, Pfündel E, Tian M, Zhang C, Grebe S, Salmon Y, Hölttä T, Porcar A. Field integration of shoot gas-exchange and leaf chlorophyll fluorescence measurements to study the long-term regulation of photosynthesis in situ. *Tree Physiol.* 2024;45. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpae162>
27. Kimura K, Fushimi E, Kumagai E, Nomura K, Matsunami T, Konno S, Maruyama A. Estimating leaf CO₂ assimilation in C₃ plants using a handheld porometer with chlorophyll fluorometer in field conditions. *Plant Cell Environ.* 2025;48:7213-7224. <https://doi.org/10.1111/pce.70006>
28. Pappert I, Klir S, Jokic L, Ühlein C, Quoc K, Kaldenhoff R. Plant photosynthesis in basil (C₃) and maize (C₄) under different light conditions as basis of an AI-based model for PAM fluorescence/gas-exchange correlation. *Front Plant Sci.* 2025;16. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1590884>
29. Wang Z, Slot M, Wang C. Decoupling of stomatal conductance, transpiration and photosynthesis in terrestrial plants under elevated temperature: a meta-analysis. *Nat Commun.* 2026;17. <https://doi.org/10.1038/s41467-025-68250-x>
30. Zheng C, Wang S, Chen J, Xiao J, Chen J, Zhu K, Sun L. Modeling transpiration using solar-induced chlorophyll fluorescence and photochemical reflectance index synergistically in a closed-canopy winter wheat ecosystem. *Remote Sens Environ.* 2024. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2023.113981>
31. Zhang Y, Cai M, Xiao X, Yang X, Migliavacca M, Basara J, Zhou S, Deng Y. Immediate and lagged vegetation responses to dry spells revealed by continuous solar-induced chlorophyll fluorescence observations in a tall-grass prairie. *Remote Sens Environ.* 2024. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2024.114080>
32. Wittemann M, Mujawamariya M, Ntirugurirwa B, Uwizeye F, Zibera E, Manzi O, Nsabimana D, Wallin G, Uddling J. Plasticity and implications of water-use traits in contrasting tropical tree species under climate change. *Physiol Plant.* 2024;176. <https://doi.org/10.1111/ppl.14326>
33. Palomo J, Valdez M, Islebe G, Osorio E, Cruz G, López F, Juárez R. Hydro-functional strategies of sixteen tree species in a Mexican karstic seasonally dry tropical forest. *Forests.* 2025. <https://doi.org/10.3390/f16101535>

34. Yan W, Lu Y, Guo L, Liu Y, Li M, Zhang B, Zhang B, Zhang L, Qin D, Huo J. Effects of drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in blue honeysuckle. *Plants*. 2024;13. <https://doi.org/10.3390/plants13152115>
-

Este artículo está bajo la licencia Creative Commons Atribución 4.0 Internacional (CC BY 4.0).