

UNIVERSIDAD DE BARCELONA FACULTAD DE BIOLOGIA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA VEGETAL

ESTUDIO DE LAS CARACTERISTICAS DEL INTERCAMBIO GASEOSO
DE VARIEDADES DE GERANIO EN CULTIVO PROTEGIDO
EN ZONAS DE CLIMA MEDITERRANEO

VOL I

Memoria que presenta
M. Dolors Sant i Vilella
para optar al Grado de
Doctor en Ciencias Biológicas
dirigida por el
Dr. Jordi Aguilà i Sancho.

Barcelona, Abril 1987

R. T. D. 687

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar deseo expresar mi agradecimiento al Dr. Jordi Aguilà i Sancho, director de este trabajo, por haberme introducido en el mundo de la horticultura.

Asimismo agradezco al Dr. Arturo Caballero López sus acertadas sugerencias y orientaciones durante la realización de este estudio.

Quiero también agradecer a la familia Roig la confianza que nos han mostrado al brindar sus instalaciones para la realización de las experiencias, y su paciencia y amabilidad al responder a las numerosas y continuas cuestiones que les planteamos.

Al "Centre d'Informàtica" de la Universidad de Barcelona quiero agradecer las facilidades que nos han dado para la realización de los trabajos de graficación, en especial a Carlos por su amabilidad, incluso en los momentos de prisas y agobios.

A mis compañeros en las tareas de investigación, y amigos, Carlos Bertrán, Josep Marí, Josep Matas, José Antonio Ignacio y José Luís Cereijo, agradezco su continua y eficaz ayuda durante la elaboración de este trabajo, y en especial a Luis Tapia, que ha colaborado en esta Tesis desde el inicio y sin cuya valiosa ayuda no hubiera sido posible la realización de la misma, y a Ton y Jordi por el impulso aportado en los trabajos de corrección y mecanografía de la última fase.

INDICE del VOLUMEN I

	Pág.
PROLOGO	1
<u>1. INTRODUCCION</u>	12
<u>1.1. LA PLANTA Y SU RELACION CON EL AMBIENTE</u>	
<u>AEREO</u>	12
1.1.1. CAPTACION DE ENERGIA Y BALANCE ENERGETICO DE LA HOJA	13
1.1.2. DIFUSION DE GASES O INTERCAMBIO DE MATERIA	16
<u>1.2. PARAMETROS RELACIONADOS CON EL INTERCAMBIO</u>	
<u>DE GASES Y SU DETERMINACION</u>	25
1.2.1. LA ASIMILACION DE CO2	25
1.2.2. LA EFICIENCIA CUANTICA	29
1.2.3. LA TRANSPIRACION Y LA CONDUCTANCIA ESTOMATICA	32
1.2.4. LA EFICIENCIA HIDRICA	35
1.2.5. EL CO2 INTERCELULAR Y LA CONDUCTANCIA RESIDUAL	37
1.2.6. MECANISMO DEL FUNCIONAMIENTO Y REGULACION ESTOMATICA	41
<u>1.3. FACTORES AMBIENTALES RELACIONADOS CON EL INTERCAMBIO</u>	
<u>DE GASES</u>	51
1.3.1. LA VARIACION DEL AMBIENTE Y SU DESCRIPCION	52
1.3.2. EFECTO DE LA DENSIDAD DE FLUJO CUANTICO EN EL INTERCAMBIO GASEOSO	56
1.3.3. EFECTO DE LA TEMPERATURA EN EL INTERCAMBIO GASEOSO	60
1.3.4. EFECTO DEL DEFICIT DE PRESION PARCIAL DE VAPOR DEL AIRE EN EL INTERCAMBIO GASEOSO	63
1.3.5. EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE AGUA EN EL INTERCAMBIO GASEOSO	67
1.3.6. RESPUESTA A CAMBIOS DIARIOS EN EL AMBIENTE	72
1.3.7. ACLIMATACION	78
<u>1.4. OBJETIVOS DEL ESTUDIO</u>	85

	Pág.
<u>2. MATERIAL Y METODOS</u>	87
<u>2.1. MATERIAL VEGETAL, DESCRIPCION DEL CULTIVO Y MANEJO</u>	87
2.1.1. ESPECIES Y VARIEDADES ESTUDIADAS	87
2.1.2. ESTRUCTURA DEL INVERNADERO Y MANEJO	93
2.1.3. PROGRAMACION DEL CULTIVO	96
2.1.4. SUBSTRATO Y NUTRICION	98
<u>2.2. DISEÑO DE LAS EXPERIENCIAS Y METODOLOGIAS</u>	104
2.2.1. ADQUISICION DE DATOS AMBIENTALES	106
2.2.2. INTERCAMBIO FOLIAR DE GASES EN LABORATORIO	107
2.2.2.1. CURVA DE RESPUESTA A LA IRRADIANCIA	110
2.2.2.2. CURVA DE RESPUESTA A LA TEMPERATURA	111
2.2.2.3. CURVA DE RESPUESTA AL DPPV	111
2.2.3. CICLOS DIARIOS DE MEDICIONES EN INVERNADERO	113
2.2.4. PARAMETROS ANATOMICOS, MORFOLOGICOS E INDICES RELACIONADOS	119
<u>2.3. TECNICAS Y EQUIPOS DE MEDIDA</u>	121
2.3.1. EQUIPOS DE MEDIDA DEL AMBIENTE (ESTACION CLIMATICA)	121
2.3.2. EQUIPO DE LABORATORIO DE MEDIDA DE INTERCAMBIO DE GASES	122
2.3.3. EQUIPO PORTATIL DE MEDIDA DE INTERCAMBIO DE GASES EN CAMPO (SISTEMA ADC)	129
2.3.4. POROMETRO DE BALANCE NULO (LI-1600)	133
2.3.5. CAMARA DE PRESION PARA MEDIDA DE POTENCIAL HIDRICO DE HOJA	135
<u>2.4. TRATAMIENTO MATEMATICO DE DATOS Y GRAFICACION</u>	137
2.4.1. PARAMETROS AMBIENTALES	137
2.4.2. CALCULOS DEL INTERCAMBIO GASEOSO	140
2.4.3. CALCULOS EMPLEADOS EN EL INTERCAMBIO GASEOSO DE LABORATORIO	143

	Pág
2.4.4. CALCULOS EMPLEADOS EN EL IRGA PORTATIL ADC.	147
2.4.5. CALCULOS EMPLEADOS EN LOS DATOS DEL POROMETRO	153
2.4.6. OTROS CALCULOS Y DETERMINACIONES REALIZADAS	156
2.4.7. GRAFICACION	157
<u>3. RESULTADOS</u>	160
<u>3.1. CLIMA A LO LARGO DEL AÑO</u>	160
3.1.1. IRRADIANCIA	161
3.1.2. TEMPERATURA	162
3.1.3. DEFICIT DE PRESION PARCIAL DE VAPOR	163
<u>3.2. INTERCAMBIO GASEOSO DE HOJA EN LABORATORIO</u>	165
3.2.1. PRIMERA SERIE (AGOSTO)	168
3.2.2. SEGUNDA SERIE (OCTUBRE)	182
3.2.3. TERCERA SERIE (DICIEMBRE)	213
3.2.4. CUARTA SERIE (MARZO)	232
3.2.5. EVOLUCION ESTACIONAL Y COMPARACION GLOBAL	249
<u>3.3. EVOLUCION DIARIA DE LA RESPUESTA HIDRICA Y DEL INTERCAMBIO DE GASES EN INVERNADERO</u>	252
3.3.1. PRIMER CICLO DIARIO (AGOSTO)	255
3.3.2. SEGUNDO CICLO DIARIO (NOVIEMBRE)	263
3.3.3. TERCER CICLO DIARIO (DICIEMBRE)	269
3.3.4. CUARTO CICLO DIARIO (FEBRERO)	276
3.3.5. QUINTO CICLO DIARIO (MAYO)	285
3.3.6. SEXTO CICLO DIARIO (AGOSTO)	294
3.3.7. SEPTIMO CICLO DIARIO (NOVIEMBRE)	309
3.3.8. OCTAVO CICLO DIARIO (FEBRERO)	323
<u>3.4. PARAMETROS MORFOLOGICOS E INDICES RELACIONADOS</u>	336

INDICE del VOLUMEN II

	Pág
<u>4. DISCUSION</u>	339
4.1. ASPECTOS METODOLOGICOS	339
4.2. CLIMA EXTERNO E INTERNO	359
4.3. LAS TASAS DE FOTOSINTESIS, CONDUCTANCIA ESTOMATICA Y CONDUCTANCIA RESIDUAL	363
4.4. DINAMICA DE RESPUESTA A LA LUZ DE LA FOTOSINTESIS, CONDUCTANCIA ESTOMATICA Y CONDUCTANCIA RESIDUAL	370
4.5. RESPUESTA DE LA FOTOSINTESIS Y LA CONDUCTANCIA ESTOMATICA A LA HUMEDAD Y LA TEMPERATURA	375
4.6. RELACION ENTRE LA CONDUCTANCIA ESTOMATICA Y LA FOTOSINTESIS	381
4.7. EL CO ₂ INTERCELULAR Y LA LIMITACION ESTOMATICA.	384
4.8. LA EFICIENCIA HIDRICA Y LA UTILIZACION DEL AGUA	389
4.9. RIEGO, CONTENIDO HIDRICO DEL TIESTO Y ESTRES	392
4.10. MANEJO DEL CULTIVO	398
<u>5. CONCLUSIONES</u>	403
5.1. SOBRE LA UTILIDAD DEL EMPLEO DE LAS TECNICAS DE ESTUDIO DE INTERCAMBIO DE GASES SEMI-AUTOMATIZADAS	404
5.2. SOBRE LA CAPACIDAD FOTOSINTETICA DEL GERANIO.	404
5.3. SOBRE EL PAPEL DE LA CONDUCTANCIA ESTOMATICA Y SU ACLIMATACION	406
5.4. SOBRE EL MANEJO DEL CULTIVO EN EL INVERNADERO	407
<u>6. BIBLIOGRAFIA</u>	410
<u>7. ANEXOS</u>	
I - ABREVIATURAS, SIMBOLOS Y UNIDADES	449
II - INDICE DE FIGURAS	454
III - GRAFICAS DE RESULTADOS	456
IV - GRAFICAS DE CONCLUSIONES	694

PROLOGO

Uno de los principales objetivos de la ecofisiología es predecir la respuesta del intercambio de gases al ambiente y relacionarla con el estado físico y fisiológico de las plantas y el éxito productivo (Hall et al. 1976).

Por otra parte la productividad depende de la influencia del microclima sobre procesos tales como la fotosíntesis, la respiración y la transpiración. A fin de entender como responde la planta al microclima es necesario poder medir los distintos componentes de este microclima en el ambiente natural.

Debe tenerse en cuenta que la producción es el resultado de la integral climática a la que se ha visto sometido el cultivo y no de las condiciones de la cámara de cultivo controlado o incluso de las condiciones del día en que el investigador haya realizado las medidas de campo.

La investigación ecológica basada únicamente en la determinación de la respuesta de la planta a la variación conjunta de los parámetros ambientales, resulta restrictiva y de difícil interpretación debido a la interacción de los mismos. Por esto es necesario realizar estudios paralelos de laboratorio que permitan manipular independientemente cada uno de los distintos factores ambientales (Jones 1983a). En los últimos 28 años, desde que el trabajo original de Gaastra sobre la respuesta del intercambio de gases y su relación con

el ambiente fué publicado (Gaastra 1959), ha tenido lugar un enorme progreso en los conocimientos básicos de este tema en base a este tipo de estudios en condiciones controladas.

Por otro lado, desde el punto de vista aplicado, la sola realización de experiencias de laboratorio en condiciones controladas puede caer en el otro extremo, no aportando la suficiente información sobre el comportamiento real de la planta en las instalaciones de cultivo.

Es necesario por lo tanto simultanear una completa toma de datos ambientales con el suficiente número y variedad de medidas fisiológicas en campo y laboratorio, si se pretende comprender las relaciones planta-ambiente, a pesar de que el número de parámetros existentes y su variabilidad en el ciclo diario y estacional obligan a la toma de un gran número de datos lo que dificulta en gran manera la labor del fisiólogo de campo.

En los últimos años, gracias a la aparición de nuevos equipos de medida portátiles y de laboratorio (Alvin 1965, Kanemasu et al. 1969, Beardsell et al. 1971, Milburn 1979, Griffiths y Jarvis 1981, Nilwik y Bohmer 1981, Bingham et al. 1980, Bell y Incoll 1981a-1981b, Aoki 1983, Mc Pherson et al. 1983, Coombs et al. 1985) y a la irrupción de la informática (tanto a nivel de adquisición de datos como de su procesamiento posterior), es posible afrontar estas tareas, que si bien siguen siendo más dificultosas y menos lucidas que la medida en laboratorio en ambiente controlado, son sin

duda el último e imprescindible paso para comprender la respuesta real del cultivo. Obviamente el laboratorio puede y debe llevarse al campo con el fin de obtener una base de datos de valor predictivo (Hesketh y Jones 1980).

En particular, las estructuras empleadas en el cultivo protegido, en relación con el clima externo, produce la aparición de un tipo de agro-ecosistema artificial en el que los parámetros ambientales siguen dinámicas peculiares que favorecen o dificultan, según las estaciones, el crecimiento vegetal.

En ese agro-ecosistema en el que la humedad, el suministro de agua de riego, la nutrición y la temperatura son controlables (al menos parcialmente), el conocimiento de la respuesta del intercambio gaseoso a las variaciones ambientales puede contribuir de forma decisiva a sentar las bases para un manejo adecuado del cultivo y poder así incidir en las producciones y en la calidad de la planta a través del correcto control ambiental.

Ya en 1840 John Lindey ("The Theory and practice of horticulture", London) hacía hincapié en la necesidad de principios fisiológicos en los que basar las prácticas hortícolas.

Este enfoque se enmarca dentro del contexto actual de la ecofisiología aplicada, el denominado "speaking plant approach", es decir, la medida continua de los parámetros

de respuesta rápida de la planta que indiquen su estado de actividad, como medio de evaluar el efecto de variaciones de manejo y de microclima en el cultivo (Udin ten Cate 1980, Hashimoto et al 1981, Ceulemans 1985).

El desarrollo de esta tendencia de la fisiología vegetal aplicada se halla plenamente justificado en España y Cataluña, como quedó de manifiesto en las conclusiones de las "Primeras Jornadas Científico Técnicas para el Diseño de Invernaderos en la Zona Mediterránea" (Mataró 1984):

a) Los diferentes regímenes microclimáticos del litoral mediterráneo, así como de algunas zonas atlánticas del estado español, ofrecen posibilidades de alta rentabilidad económica de los cultivos protegidos, tanto para la horticultura comestible como para la floricultura y planta ornamental.

b) La reciente incorporación a la Comunidad Europea está representando para el sector hortícola español una importante ampliación potencial de los mercados de demanda, a la vez que una fuerte competencia en los terrenos de la calidad, los costes de producción y el tecnológico.

c) La situación de los cultivos protegidos, en los sectores mencionados anteriormente, presentan una problemática común: el desconocimiento del comportamiento ecofisiológico de los distintos cultivos, la falta de un estudio riguroso del microclima de las zonas de producción y la inexistencia de invernaderos especialmente diseñados para

la optimización de las producciones en relación con las características climáticas locales.

d) Existe un enorme vacío en nuestro país en el tema de la ecofisiología del cultivo protegido con una enorme carencia de datos ambientales descriptivos del microclima, una falta de cuantificación de los problemas (conocidos sólo a nivel cualitativo), y una desconexión entre la realidad del horticultor y los estudios desarrollados en los centros de investigación.

Este tipo de problemática, en el caso concreto de "El Maresme" (Aguila, 1984) ha venido siendo tratada recientemente, dentro de la línea investigación desarrollada por el equipo de Ecofisiología Vegetal Aplicada al que pertenece la autora del presente trabajo y de la que son exponentes los siguientes proyectos:

"Estudios ecofisiológicos aplicados a la racionalización de los invernaderos en el litoral catalán". Ayuda a la Investigación (Ambito Agricultura), Categoría B "Gran Recerca", Caja de Barcelona, 1982.

"Bases ecofisiológicas para mejorar la producción de los invernaderos destinados al cultivo de plantas de baja saturación lumínica en el litoral catalán". Ayuda a la Investigación (Ambito Agricultura), Categoría B "Gran Recerca", Caja de Barcelona, 1983.

"Mejora de la producción en umbráculo en el litoral catalán". Subvencionado por la CIRIT (Comissió Interdepartamental de Recerca i Innovació Tecnològica) Generalitat de Catalunya, 1983.

"Tipificación del efecto del microclima en la productividad de cultivos de sombra mediante el análisis del intercambio gaseoso en Fatsia japonica L.". Subvencionado por la CAYCIT, Convocatoria 1984.

"Efectos del aumento del CO₂ atmosférico en la economía hídrica y el rendimiento fotosintético de plantas de baja saturación lumínica" (I) y (II). Ayuda a la Investigación científica, Universidad de Barcelona, Convocatorias 1984, 1985.

"Cuantificación de las respuestas fotosintéticas y transpiratorias del avellano en relación a factores hídricos, lumínicos y térmicos". Convenio de colaboración con el Centro Agropecuario "Mas Bové" de Reus, financiado por la Diputación de Tarragona 1985.

En este marco de desarrollo de la ecofisiología aplicada, y de interés económico del tema para Catalunya, surgió el objetivo de esta Tesis en Fisiología Vegetal Aplicada (encaminada a la obtención del título de Doctor en Ciencias Biológicas) que se halla estrechamente relacionada, tanto en la filosofía que la impulsa como en la metodología empleada, con la Tesis Doctoral: "La fotosíntesis potencial

de plantas cultivadas bajo cubierta en relación a su saturación lumínica" de Luís Tapia Fernández.

Como material vegetal se eligió el geranio por su importancia como planta ornamental en cultivo protegido.

En Europa y USA su producción es creciente. En 1970 las ventas totales alcanzaron valores de 25 millones de dolares y ocupó el quinto lugar en el ranking de los cultivos florícolas de mayor venta (Boodley 1981).

La producción española se estima en 35 millones de unidades (Bastardes 1983). El volumen de ventas en Cataluña es creciente, repartiéndose la producción entre Cataluña y Canarias. Por otra parte, dada la limitada producción de esqueje nacional, el horticultor produce sus plantas a partir de esquejes importados de Europa (preferentemente Francia y Alemania).

Este hecho resulta paradójico puesto que se trata de una planta que tolera bien altas y bajas temperaturas y está capacitada para aprovechar altas iluminaciones (Forschner y Reuther 1984), (a diferencia de otras plantas ornamentales de muy bajas saturaciones) lo que en principio comportaría una ventaja climática de España en este tipo de cultivos, sobre otros países más nórdicos.

Esta situación, surgida del retraso en infraestructura empresarial y tecnológica de que adolecía nuestro país está cambiando, y ya existen algunas empresas nacionales dedicadas

a la producción de esquejes de la mayoría de las variedades de interés comercial.

Una de estas explotaciones, de tipo familiar y modelo de organización dentro del sector, es la de "Cultivos Roig". Dicha empresa se halla situada en la comarca de "El Maresme" la principal zona hortícola catalana, y ha venido superando el 100% anual en la tasa de incremento del área cultivada, durante los últimos tres años. Por todo ello fué seleccionada como explotación para la realización de las experiencias de este trabajo, con la expectativa de aplicación inmediata de los conocimientos adquiridos.

No debemos olvidar que "El Maresme" por sus características climáticas se presenta como una zona propicia para el cultivo hortícola y ornamental. Por su situación privilegiada, entre el mar y la cordillera litoral, disfruta de unas condiciones óptimas de luz, temperatura y humedad que le permiten competir ventajosamente con otros países productores.

Se trata de una comarca con una larga tradición agrícola, en la que la gran mayoría de los cultivos se realizan al aire libre, no obstante el 32% de la producción ornamental y de flor cortada se desarrolla ya como cultivo protegido bajo estructuras de plástico o vidrio.

El objetivo de esta Tesis es el estudio y caracterización de la respuesta del intercambio de gases en

el agro-ecosistema que se crea en el cultivo protegido en la zona de "El Maresme", tomando el geranio como planta representativa en la que estudiar la respuesta en el laboratorio y en la propia instalación de cultivo.

En concreto se ha pretendido:

- Comprobar si las distintas variedades de geranio presentan unas características de eficiencia de utilización del agua, en función de los parámetros ambientales, distintas, que expliquen los distintos comportamientos productivos en el ciclo estacional en las condiciones de nuestro clima.

- Caracterizar la mayoría de los aspectos básicos en relación a fotosíntesis, conductancia estomática y respiración de variedades de geranios en función de las condiciones climáticas del ciclo anual.

- Averiguar cual o cuales son los factores limitantes que condicionan la productividad en cada una de las fases de cultivo.

- Comprender la dinámica fisiológica integrada de la planta en condiciones de cultivo protegido y determinar las variaciones que sería necesario introducir a fin de obtener rendimientos mayores y ampliar el ciclo de producción.

Para ello:

- Se ha estudiado de forma comparativa el intercambio gaseoso en hoja en laboratorio, lo que facilita la comprensión de las causas primeras de las diferencias en las tasas de producción según la variedad, poniendo de manifiesto las fases de alta y baja capacidad asimilatoria y sus causas.

- Se han realizado estudios porométricos y fotosintéticos en las propias instalaciones de cultivo a lo largo del ciclo productivo en condiciones de temperatura, radiación y estado hídrico reales y,

- Se ha analizado el clima dentro y fuera del invernadero durante todo el ciclo de cultivo.

A lo largo de este trabajo se ha pretendido utilizar la terminología moderna aceptada por la comunidad científica de especialistas del tema. Una excepción ha sido el conservar para la irradiancia las unidades de $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en lugar de $\text{mol q m}^{-2} \text{s}^{-1}$ o $\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, otras variaciones en relación a lo habitual se especifican en material y métodos. Algunos de los términos o sus abreviaciones se han conservado en inglés por considerarse más explícitos que las traducciones. Sin embargo, dada la pluralidad de métodos de determinación de los parámetros y la diversidad de tratamientos, se ha considerado oportuno utilizar, tanto en el texto como en las gráficas, abreviaturas nemotécnicas (idénticas a los nombres de las variables empleadas en los

programas de cálculo) que simplifiquen y faciliten su entendimiento.

A continuación se exponen como introducción breves resúmenes temáticos enfocados desde el punto de vista de los aspectos que se trataran en la discusión. Se ha intentado realizar una revisión actualizada de los conocimientos ecofisiológicos relacionados con la comprensión del intercambio de gases foliar en condiciones naturales similares a las estudiadas por nosotros, acompañándolos de comentarios y citas de carácter más fundamental, si bien se es consciente de la dificultad de la "siempre inacabada" tarea de recopilación de información.

1. INTRODUCCION

1. INTRODUCCION

1.1. LA PLANTA Y SU RELACION CON EL AMBIENTE AEREO

Cualquier interacción de un organismo con el ambiente supone un intercambio de energía y de masa.

En la relación entre la planta y el ambiente se establece, a nivel de la hoja, una transferencia de energía y una transferencia de masa o intercambio gaseoso, frecuentemente influenciadas por el estoma a través de sus efectos en la eficiencia hídrica, el desarrollo de déficits hídricos, la fotosíntesis neta y las relaciones térmicas.

Si bien desde el punto de vista físico los dos tipos de transferencias son procesos distintos, en su relación con la planta ambos se hallan estrechamente interrelacionados.

La transferencia de energía implica procesos tales como la absorción de energía radiante, la transformación de parte de ella en energía química y la pérdida de otra parte en forma de calor sensible (conducción y convección) y calor latente.

El intercambio de gases supone un proceso de difusión de vapor de agua hacia el aire y de anhídrico carbónico hacia la hoja regulado por el estoma y los gradientes de los dos compuestos que se establecen dentro y fuera de la misma.

1.1.1. CAPTACION DE ENERGIA Y BALACE ENERGETICO DE LA

HOJA

La radiación en los ambientes naturales de las plantas se origina en el sol o en los objetos terrestres. Se ha convenido que 4000 nm es el punto de división entre la radiación de onda corta (que en ambientes naturales proviene únicamente del sol) y la radiación de onda larga que es emitida por las fuentes terrestres. El espectro de la radiación, denominada onda corta, incidente sobre la superficie terrestre es el resultado de la temperatura de emisión del sol y de las características de absorción de la atmósfera (Campbell 1981).

Las características de absorción, transferencia y reflexión de la radiación por la hoja vendrán influenciadas por su grosor, edad, contenido en agua, morfología, pubescencia, orientación, y por el espectro de la radiación incidente (Ehleringer 1980).

La morfología de la hoja influye en la formación de una capa de aire no turbulento adyacente a su superficie, la "boundary layer", que, en función de su espesor, afecta sobretodo a la transferencia de calor por convección y en menor parte a la de calor latente (Haseba y Ito 1980).

Las plantas prácticamente nunca están en equilibrio termodinámico con el ambiente. La magnitud y dirección de los intercambios de calor por convección y radiación y los

cambios de estado del agua vienen determinados por la temperatura de hoja (Kitano et al. 1983).

La relación entre los procesos de transferencia de energía en la hoja se resumen en la ecuación del balance energético, cuyo primer análisis detallado se debe a Raschke (1956). En este capítulo se tratará el tema brevemente, para una revisión exhaustiva ver Campbell (1981), Gates (1980a, 1980b).

En condiciones de equilibrio la ecuación del balance energético viene dada por:

$$Rabs + M - Loe - H - lE - q = 0$$

donde:

- Rabs radiación larga y corta absorbida ($W.m^{-2}$)
- M energía liberada en las reacciones químicas (fotosíntesis y otro metabolismo)
- Loe densidad de flujo de la radiación emitida
- H pérdida de calor sensible
- lE pérdida de calor latente
- l calor latente vaporización agua ($2.450 J g^{-1} 20^{\circ}C$)
- E tasa transpiratoria ($g m^{-2} s^{-1}$)
- q densidad de flujo calórico almacenado

La pérdida de calor sensible puede considerarse como un flujo dentro del proceso de transferencia de calor:

$$H = \alpha * c_p * (T_l - T_a) * RH - 1$$

donde:

ρ densidad del aire
 c_p calor específico del aire
 $T_l - T_a$ diferencia de temperatura hoja-aire
 RH resistencia a la transferencia

El balance energético además de por la radiación se ve también influenciado por el déficit de saturación de agua, a través de su efecto en la pérdida de calor latente por transpiración; la temperatura del aire, que establece el nivel en que tiene lugar la transferencia de calor latente y es el punto de referencia en relación a la temperatura de la hoja; y el viento a través de su efecto sobre la "boundary layer" y la transferencia de calor sensible por convección (Nobel 1982).

Sin embargo, el factor más efectivo de disipación de energía por la hoja es la rerradiación, representando más del doble de la energía disipada por el efecto conjunto de la convección y transpiración. Es además el único medio infalible de transferencia de calor manteniéndose en funcionamiento bajo cualquier condición ambiental (Idso y Baker 1967).

La temperatura de hoja influencia de manera distinta a cada uno de los procesos de transferencia de energía. La conducción y la convección son proporcionales a la diferencia de temperatura entre la planta y el ambiente, las pérdidas de

radiación aumentan según la cuarta potencia de su temperatura absoluta y el intercambio de vapor de agua con el ambiente depende de la temperatura de la hoja que determina la presión de vapor a saturación de las superficies de evaporación (Raschke 1960).

La diferencia de temperatura entre la hoja y el aire depende de su tamaño, de la conductancia estomática, del DPPV y de la velocidad del viento (Drake et al. 1970, Drake y Salisbury 1972). En general es del orden de $\pm 1^{\circ}\text{C}$ no obstante en hojas grandes, y en función de la relación radiación/transpiración, puede aumentar considerablemente, pudiéndose calcular en base a programas de ordenador presentados en la bibliografía (Kincaid et al 1983).

1.1.2. DIFUSION DE GASES O INTERCAMBIO DE MATERIA

Las plantas terrestres se encuentran ante un dilema a lo largo de su vida: la asimilación de CO_2 de la atmósfera requiere un intenso intercambio gaseoso pero, por otra parte, para evitar la excesiva pérdida de agua es preciso mantener el intercambio gaseoso restringido (Raschke 1976).

La evolución no ha producido una membrana que permita el paso libre de CO₂ de una fase gaseosa a una fase líquida y a la vez impida el paso de vapor de agua en dirección opuesta (Cowan 1977). En su lugar, las plantas terrestres han desarrollado sobre su epidermis una cutícula de baja permeabilidad al CO₂ y al agua y se han provisto de estomas, válvulas que regulan el intercambio de gases en función de las necesidades de la planta.

Las plantas deben adquirir algún tipo de compromiso entre estos dos objetivos opuestos. Este compromiso determinará la limitación relativa de la fotosíntesis por la conductancia. El compromiso exacto que ocurre en la naturaleza entre restringir la pérdida de agua o mantener una tasa de absorción de CO₂ alta debe depender de un número de factores incluyendo la disponibilidad de agua y viene determinado por la respuesta estomática a las condiciones ambientales en su conjunto (Berry y Downton 1982).

El aparato estomático debe mirarse como un sensor en miniatura que responde a un rango de factores extraordinariamente amplio, tanto ambientales como internos. El poro estomático proporciona la comunicación con el ambiente aéreo, esencial para el metabolismo de la planta, pero a su vez permite ajustes en esta comunicación sin los cuales las plantas superiores terrestres no podrían sobrevivir. (Mansfield 1983).

En condiciones de equilibrio los intercambios de masa pueden expresarse como un proceso de difusión siguiendo la ley de Fick:

$$\text{flujo} = \text{gradiente de concentración} * \text{resistencia}^{-1}$$

En el intercambio de gases a través del estoma se establecen dos flujos netos en sentido contrario, uno de H₂O (la transpiración) y otro de CO₂ (la asimilación), cada uno de ellos dependiente de su correspondiente gradiente entre el interior de la hoja y el aire, realizándose parte de la difusión en fase gaseosa y parte en fase líquida:

$$\text{transpiración} = \text{GPPV} * \text{Rtw}^{-1}$$

$$\text{fotosíntesis neta} = \text{Co} - \text{Ci} * \text{Rtc}^{-1}$$

donde:

Co concentración de CO₂ atmosférico

Ci concentración de CO₂ intercelular

Rtc resistencia total a la difusión de CO₂

Rtw resistencia total a la difusión de H₂O

La fuente y el sumidero de H₂O y CO₂ no coinciden, el CO₂ pasa del aire, a través del estoma, a la cavidad subestomática y de ésta, a través de la pared celular y el interior celular, al lugar de carboxilación en el cloroplasto; el agua se mueve desde las superficies de evaporación en la cavidad subestomática a través del estoma hacia el exterior. A pesar de algunas reservas justificadas se asume que el vapor de agua y el CO₂ en su difusión

molecular en la fase gaseosa al entrar o salir de la hoja siguen la misma ruta (Körner et al 1979).

Utilizando la terminología basada en los modelos eléctricos (Gaastra 1959), introducida por Maskell 1928 y Van den Honert 1930, para la descripción de los procesos de intercambio gaseoso, podemos decir que en su difusión hacia el exterior el vapor de agua encuentra dos resistencias en paralelo, la resistencia estomática R_s (bajo control fisiológico) y la resistencia cuticular R_c (no es una verdadera resistencia a la difusión sino una resistencia hidráulica debido a la presencia de ceras); ambas resistencias están, a su vez, conectadas en serie a una tercera resistencia R_b o de la "boundary layer", también variable.

Para el CO_2 , el paso a los lugares de carboxilación dentro del cloroplasto, supone, además de las anteriores resistencias a la difusión, una resistencia adicional R_r o resistencia residual. Sin embargo la concentración de CO_2 a nivel de cloroplasto no puede ser medida y la consideración de trabajo de que su valor es cero no puede sostenerse. El desarrollo de la analogía eléctrica a este nivel lleva a la separación en dos términos independientes, la resistencia a la carboxilación (Monteith 1963) y la resistencia del mesófilo propiamente dicha (entre el espacio intercelular y el lugar de reacción en el cloroplasto), cuya debilidad desde el punto de vista teórico ha sido ya puesta en evidencia

(Chartier 1970) al no tratarse la resistencia a la carboxilación de una verdadera resistencia física sino más bien de una eficiencia bioquímica de una reacción.

La utilización de un concepto sencillo que no contradiga análisis fisiológicos más detallados y que tenga un valor indicativo resulta atractiva en estudios de carácter ecofisiológico (Van Bavel 1975).

En los estudios de intercambio gaseoso es preferible utilizar el término conductancia estomática en vez de su inverso resistencia porque la primera está más relacionada con la transpiración, la fotosíntesis y la apertura estomática (Burrows y Milthorpe 1976, Hall et al. 1976).

Las unidades usadas en los primeros estudios para la conductancia y la resistencia (cm s^{-1} , s cm^{-1} respectivamente) están actualmente en desuso, por considerarse teóricamente incorrectas, empleándose las unidades molares ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) que consideran la presión parcial de vapor (ó concentración molar) como fuerza motriz (Hall et al. 1976).

El término conductancia de hoja incluye la conductancia estomática y la conductancia cuticular, si bien esta última es prácticamente despreciable. El término conductancia total incluye además la conductancia de la "boundary layer".

Se ha sugerido como medio más adecuado para nombrar la conductancia medida con el porómetro como "conductancia

epidérmica" en lugar de conductancia foliar, pudiendo entonces diferenciarse entre conductancia del haz y del envés, lo que sería menos ambiguo (Van Bavel 1975).

En la "boundary layer", el movimiento del aire es laminar y el intercambio gaseoso se realiza por difusión. Fuera de ella, debido al movimiento del aire, el intercambio se realiza por transferencia de masa. La conductancia de la "boundary layer" se ve afectada por el viento, la dimensión de la hoja, así como por su anatomía y orientación. Al aumentar el viento el grosor de la capa disminuye y aumenta su conductancia, al aumentar el tamaño de la hoja disminuye la conductancia de la "boundary layer".

La presencia de pelos en las hojas puede influir en la conductancia a través de su efecto en la velocidad del viento, que puede verse reducida en un 40%, y a través de un aumento de la superficie disponible para la transpiración no estomática (Woolley 1965).

La conductancia se calcula a partir de la tasa transpiratoria y de la diferencia en presión de vapor entre la hoja y el aire y se expresa en base a la superficie y utilizando las mismas unidades como flujo de vapor de agua y de CO₂ (Cowan 1977).

La transpiración y la fotosíntesis son dependientes de las condiciones ambientales, a través de su efecto en los gradientes de concentración de CO₂ y H₂O, y vienen moduladas

por unos parámetros fisiológicos, la conductancia estomática con función reguladora y la conductancia residual determinante de la capacidad de consumo de CO₂.

La concentración expresada como masa x volumen⁻¹ no es la unidad más apropiada para las mezclas gaseosas puesto que al ser el volumen dependiente de la presión y la temperatura, requiere de la corrección para ambos parámetros. Este inconveniente queda superado al utilizar los términos de presión parcial de vapor o de fracción molar (moles del componente en relación a los moles totales de la mezcla) como medida de la concentración en los procesos de intercambio gaseoso.

El contenido de agua del ambiente se expresa como presión parcial de vapor que es función exponencial dependiente de la humedad relativa y de la temperatura. Como expresión de la demanda hídrica por parte del ambiente se utiliza el término déficit de presión parcial de vapor (DPPV).

En el caso de los dos términos que intervienen en el gradiente de presión parcial de vapor de agua (GPPV), la concentración externa depende del déficit de presión parcial de vapor (DPPV) del aire y la concentración interna de la temperatura de la hoja. En el caso de los dos términos en el gradiente de CO₂, la concentración exterior depende de la concentración de CO₂ atmosférico (C_o) y la concentración

interna (C_i) depende de la radiación y de la capacidad de carboxilación intrínseca de la planta.

Así pues, para el cálculo del gradiente que se establece entre la hoja y el aire (GPPV) se requiere conocer la temperatura de la hoja, que especificará la presión parcial a saturación en el espacio intercelular, y la temperatura y humedad relativa del aire determinarán la presión parcial en el exterior. Se asume que el aire en contacto con las paredes de las células del mesófilo se encuentra saturado de vapor de agua (Farquhar y Raschke 1978), no obstante, esta asunción se pone en duda en el caso de plantas que hayan desarrollado cierto grado de déficit hídrico y puedan presentar cierta deshidratación en las paredes celulares. En el caso de hojas a 20°C y con potencial hídrico de -5 MPa el contenido hídrico de las paredes puede disminuir al 96.38% (Slatyer 1967).

La conductancia del estoma y de la cavidad subestomática a la difusión del CO_2 se puede calcular a partir de la conductancia de la hoja al agua y haciendo una corrección para los coeficientes de difusión libres del CO_2 y del vapor de agua (Körner 1979).

Los coeficientes de difusión en el aire para el agua y el CO_2 son distintos ($D_{\text{H}_2\text{O}}=24.2\text{ mm}^2\text{ s}^{-1}$, $D_{\text{CO}_2}=14.7\text{ mm}^2\text{ s}^{-1}$ a 20°C) y la relación $D_{\text{H}_2\text{O}}:D_{\text{CO}_2}-1$ determinada empíricamente se acepta es de 1.6 en el estoma (Jarvis 1971) y de 1.37 en la "boundary layer" (Kays 1966).

El menor coeficiente de difusión del CO₂ en el agua comporta que la pared celular represente una gran resistencia a la difusión de CO₂ a los lugares de carboxilación, lo que podría representar una considerable limitación potencial de la fotosíntesis. No obstante la gran superficie de intercambio en el mesófilo (Ames) en relación a la superficie de la hoja minimiza de alguna manera esta resistencia (Longstreth et al. 1980).

1.2. PARAMETROS RELACIONADOS CON EL INTERCAMBIO DE GASES Y SU DETERMINACION

1.2.1. LA ASIMILACION DE CO₂

La fotosíntesis como proceso fisiológico puede considerarse como una serie de subprocesos escalonados que empiezan con la absorción de la luz, continúan con la fijación del CO₂, producen un descenso del CO₂ intercelular, lo que da lugar a una entrada de CO₂ desde el exterior. Estos procesos vienen en parte condicionados por factores tanto ambientales como de la propia hoja (Marcelle 1975).

Los principales factores externos son la intensidad y calidad de la luz, la concentración de CO₂ y O₂, la temperatura, la disponibilidad de agua y nutrientes y la velocidad del viento. Los factores internos, que en muchos casos se hallan influenciados por los externos, incluyen la morfología, la anatomía interna y la edad de la hoja, el estado hídrico, el comportamiento estomático, la concentración de carboxilasa, la concentración de clorofila y el contenido en cadenas de transporte de electrones.

Las características de la respuesta de la asimilación de CO₂ a la variación de los diversos parámetros ha sido modelada y tratada en profundidad en diversas revisiones (Hall 1979, Farquhar et al. 1980a, von Caemmerer y Farquhar 1981, Farquhar y von Caemmerer 1982, Sharkey 1985). Se han desarrollando modelos integrativos que relacionan la respuesta de toda la hoja a la cinética y capacidad de los

pasos individuales de los procesos fotosintéticos y su organización (Farquhar y Von Caemmerer 1982). Se han realizado también intentos de ampliación de los modelos bioquímicos a las condiciones foliares incorporando aspectos como los gradientes lumínicos y de CO₂ dentro de la hoja (Gutschick 1984a, 1984b).

En un contexto ecofisiológico la mayoría de los conocimientos bioquímicos actuales sobre la fotosíntesis pueden resumirse en unas pocas ecuaciones que representan la tasa de la carboxilación de la RuBP, el cociente entre la fotorespiración y la carboxilación, las tasas del transporte de electrones y de la fosforilación, la utilización de fósforo inorgánico y la respiración a la luz.

El análisis de la asimilación se realiza frecuentemente en base a su respuesta a cambios de uno de los parámetros irradiancia, temperatura, CO₂ intercelular etc., manteniendo los otros constantes. La dinámica de las curvas de saturación, así como las pendientes, curvaturas y valores máximos alcanzados, caracterizan la capacidad fotosintética de la hoja y dan idea de los factores que pueden estar limitando la asimilación.

De acuerdo con el concepto de factores limitantes, atribuido a Blackman, la tasa de fotosíntesis bajo unas condiciones dadas se esperaría que estuviera limitada por el paso que tiene lugar a menor velocidad a estas condiciones. No obstante, en la respuesta fotosintética es frecuente

observar interacciones entre factores ambientales que no parecen estar de acuerdo con esta teoría (Berry y Downton 1982). Esto es debido a que puede considerarse que los procesos están controlados no sólo por la tasa máxima del proceso limitante sino también por la eficiencia con que se desarrolla.

Los pasos enzimáticos con mayor regulación tienen la capacidad de limitar la fotosíntesis, pero frecuentemente la limitación real no es una incapacidad de la enzima regulada sino de otros procesos que resultan en una modulación de su capacidad.

La tasa de carboxilación se puede ver limitada por: la presión parcial relativa de CO_2 y O_2 que determina la partición de carboxilación-oxigenación, la cantidad de enzima activado que determinará la velocidad máxima, y la tasa de regeneración del aceptor RuBP que determina la concentración de RuBP libre, la tasa de regeneración a su vez está limitada por el suministro de NADPH y ATP (Farquhar et al. 1980a).

Por otra parte desde el punto de vista temporal la enzima no está siempre completamente activada. La activación de la enzima por la luz se debe a un aumento del pH y de la concentración de Mg^{++} en el estroma.

La regeneración de la RuBP puede verse limitada por la tasa de transporte de electrones que limita la producción de

ATP y NADPH por bajas intensidades lumínicas o por insuficiente turnover de los portadores a altas intensidades.

Una concentración insuficiente de ADP y NADP⁺ puede limitar el transporte de electrones. La tasa potencial de transporte de electrones depende sólo de la temperatura y de la luz (Farquhar et al. 1980a). El transporte de electrones se ve limitado cuando el número de cuantos absorbidos es insuficiente, la máxima tasa de transporte también se ve influenciada por la temperatura en relación con las propiedades de termoestabilidad de las membranas del tilacoide, siendo las reacciones asociadas al fotosistema II (PSII) las más sensibles a la temperatura (Farquhar y von Caemmerer 1982).

A bajas temperaturas la tasa fotosintética se ve disminuida por una reducción de la actividad de la rubisco y de la capacidad para el transporte de electrones. A altas temperaturas la tasa fotosintética neta también se ve afectada por una reducción de la capacidad de transporte de electrones y por un aumento de la fotorrespiración (Farquhar y Sharkey 1982).

La fotorrespiración aumenta más rápidamente con la temperatura que la carboxilación debido al aumento del cociente de solubilidades del O₂ y CO₂ con la temperatura (Ku y Edwards 1977a), y no a una variación de la relación de las constantes de carboxilación y oxigenación que se mantienen relativamente constantes con la temperatura (Ku y Edwards

1977b). La inhibición de la fotosíntesis por el O₂ es una de las causas de la misma a altas temperaturas (Ku et al. 1977).

Cambios en la tasa neta de fotosíntesis reflejan cambios tanto en la conductancia estomática como en la capacidad del mesófilo.

En resumen, la tasa asimilatoria en condiciones estables de una hoja determinada, depende de las características de absorción de luz de la hoja (dependiente de la estructura foliar, número y disposición de cloroplastos, grosor de la hoja, reflexión, contenido en clorofilas, etc.), la capacidad de transporte de electrones (dependiente de la temperatura a luz saturante, de la luz y del contenido de cadenas transportadoras), la capacidad de regeneración de la RuBP (dependiente del suministro de NADPH, ATP y Pi), la cantidad y estado de actividad de la rubisco (dependiente de la temperatura, de la relación O₂/CO₂), el suministro de CO₂ (dependiente del CO₂ atmosférico, de la conductancia estomática, de la capacidad de carboxilación de la hoja).

1.2.2. LA EFICIENCIA CUANTICA

La eficiencia cuántica o "quantum yield" (ϕ_a) es una medida de la eficiencia fotoquímica de las hojas que se define como la pendiente inicial de la relación entre la fotosíntesis y la irradiancia (número de moles de CO₂ fijados por mol de cuanto de luz absorbida por la hoja).

La eficiencia cuántica puede expresarse, además de en base a la radiación absorbida, en base a la radiación incidente como eficiencia cuántica aparente ("apparent quantum yield", ϕ_i) o eficiencia en la utilización de la luz (Ludlow 1981). La eficiencia cuántica aparente a menudo se determina como la pendiente de la relación fotosíntesis-irradiación a valores de ésta comprendidos entre 50 y 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Ehleringer y Björkman 1977).

La relación entre la eficiencia cuántica, en el sentido estricto, y la eficiencia cuántica aparente depende de la absorbancia de la hoja (a) ($\phi_i = a \cdot \phi_a$). Al considerar los requerimientos lumínicos para la fotosíntesis deben tenerse en cuenta las diferencias entre las hojas en su absorción de luz PAR. A igualdad de condiciones, una hoja con una mayor absorbancia deberá tener una mayor eficiencia cuántica en base a la radiación incidente (ϕ_i) que una hoja con menor absorbancia (Berry y Downton 1982).

A bajas densidades de flujo cuántico la fotosíntesis es linealmente dependiente del PPFD y la eficiencia en la utilización de luz es máxima y constante. A mayores iluminaciones esta dependencia deja de ser proporcional puesto que la radiación deja de ser el factor limitante. A bajas irradiancias la eficiencia en la utilización de la luz depende de la absorción de la luz (contenido en clorofila y carotenos) y de la conversión de luz absorbida en fotoproductos primarios (Bjorkman 1981).

En condiciones normales de medida en cámaras no especiales (esféricas) la eficiencia cuántica se ve alterada por las posibles rugosidades y ondulaciones de la hoja, que modifican de forma difícilmente cuantificable las características de absorción de luz. Debe tenerse en cuenta que estas rugosidades y ondulaciones son las normales en condiciones naturales.

En condiciones sin estrés la eficiencia cuántica es constante para las plantas con idénticos mecanismos de conversión de luz en energía química, tanto de sol como de sombra, e independientemente de la luz de crecimiento. En plantas sometidas a estrés hídrico la eficiencia cuántica sufre severas reducciones (Mohanty y Boyer 1976).

Se esperaría que ϕ_a fuera independiente de la presión de CO_2 y de la temperatura puesto que no influyen en la absorción de los cuantos ni en la transformación de la energía. No obstante a presión de O_2 normal ϕ_a es dependiente de ambos parámetros debido al efecto interactivo de la presión de O_2 , presión de CO_2 y la temperatura en la relación oxigenación-carboxilación de la RuBP (Ehleringer y Björkman 1977). En plantas C_3 altas temperaturas conllevan una disminución de la eficiencia cuántica (Björkman 1981, Ludlow 1981).

En condiciones atmosféricas normales ($\text{O}_2=21\%$) la eficiencia cuántica de las especies C_3 es típicamente $\phi_a=0.05 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} q$ incidente a 30°C y 330 ubar CO_2 . La

eficiencia cuántica aparente varía con la temperatura y concentración de CO₂ (afectan a la relación oxigenasa/carboxilasa). Las hojas expuestas a condiciones de fotoinhibición presentan una eficiencia cuántica menor y una tasa de fotosíntesis neta máxima menor a saturación de luz (Ehleringer y Björkman 1977).

1.2.3. LA TRANSPIRACION Y LA CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA

En condiciones naturales las plantas C₃ deberían tener los estomas abiertos al máximo si pretendieran alcanzar la máxima fotosíntesis, en realidad los estomas ofrecen en todo momento una mayor o menor resistencia al paso tanto del agua como del CO₂, afectando sus variaciones en distinto grado a la fotosíntesis y a la transpiración. El cociente de los dos flujos (WUE) generalmente aumenta al cerrarse los estomas (Raschke 1979).

La pérdida de agua por la hoja puede tener lugar (dependiendo de que las especies sean hipoestomáticas, hiperestomáticas o anfiestomáticas) por una o ambas caras; en este último caso en proporciones que se relacionan con la densidad estomática de cada una de las caras (Solárová y Pospíšilová 1983).

La relación de conductancias envés-haz varía dependiendo de las condiciones lumínicas de desarrollo, de la edad de la hoja y del potencial hídrico (Solárová y Pospíšilová 1986).

El aumento de la transpiración puede tener varios efectos cualitativamente distintos sobre la tasa asimilatoria. En primer lugar un efecto de disminución de la tasa mediado por un aumento de la resistencia a la entrada de CO₂ debido a la interferencia molecular del flujo saliente de vapor de agua (Jarman 1974). En segundo lugar una disminución de la tasa fotosintética mediada por una reducción de la conductancia estomática en la búsqueda del mantenimiento de la eficiencia hídrica (Cowan 1982). En tercer lugar un efecto también negativo sobre la tasa mediado por la disminución rápida en el potencial hídrico de las células del mesófilo (Sharkey 1984). Finalmente un efecto positivo a temperaturas supraóptimas mediado por el enfriamiento de la hoja con lo que se consiguen temperaturas menos inhibitoras de los procesos relacionados con el transporte de electrones y de asimilación de CO₂ (Farquhar y Sharkey 1982).

Los dos primeros dependen de la disminución del CO₂ intercelular (C_i) y de la relación C_i /fotosíntesis neta. En cuanto al tercero, altas tasas transpiratorias foliares dan como resultado una reducción en la conductancia residual o capacidad de asimilación (Ball 1981, Sharkey 1984). Estas reducciones son parcialmente reversibles y rápidas tanto en la bajada como en la recuperación. El mecanismo más probable de esta respuesta es el desarrollo de bajos potenciales en los lugares de evaporación siendo estas disminuciones muy localizadas e independientes del ambiente a que se someta el resto de la planta (Schulze y Küppers 1979). Tasas de pérdida

de agua de $5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ pueden producir gradientes de potencial hídrico entre los vasos del xilema y los sitios de evaporación de hasta 2 MPa (Sheriff 1982). Cambios del 20% en la transpiración en estos rangos pueden producir reducciones del 10% de la fotosíntesis neta (Sharkey 1984).

Por último el efecto del enfriamiento depende del rango de temperaturas y de la sensibilidad de la fotosíntesis en estos valores, ya sea a través de la sensibilidad de la cadena de electrones o por disminución de la fotorrespiración.

Además los estomas responden de forma directa a la humedad "previniendo" la aparición de estrés por altas transpiraciones, y existen unos mecanismos específicos de respuesta a la luz, al CO_2 y a hormonas como el ABA.

A pesar de esta diversidad de mecanismos, la capacidad fotosintética de un amplio rango de plantas C_3 está linealmente correlacionada con la máxima conductancia de hoja. El modo en que ambos parámetros se correlacionan tiene un gran significado ecológico (Körner et al. 1979).

Esta relación entre la conductancia estomática y la tasa de asimilación se extiende más allá de la que se obtiene entre los valores máximos, estando a menudo correlacionados de manera que el CO_2 intercelular se mantiene en valores relativamente constantes aún en condiciones ambientales muy diversas.

1.2.4. LA EFICIENCIA HIDRICA

Casi toda el agua absorbida por la planta se pierde en la transpiración como consecuencia inevitable de la absorción de CO₂ y la captación de radiación. Los dos flujos son de orden muy distinto, el flujo de agua es dos órdenes de magnitud el del CO₂. La eficiencia de este intercambio es crítica para la economía hídrica de las plantas, siendo influenciada por las condiciones climáticas generales de su hábitat, por las adaptaciones anatómicas y morfológicas específicas y por la propia conductancia estomática en relación a los parámetros externos.

La eficiencia hídrica WUE ("water use efficiency") instantánea definida como cociente entre el CO₂ asimilado y el agua transpirada en el mismo intervalo de tiempo varía con las condiciones ambientales siendo mayor en climas húmedos y fríos que en cálidos y áridos. El WUE se relaciona lineal y negativamente con el DPPV y con el GPPV. Un aumento de la temperatura de hoja comporta una disminución del WUE a excepción de la zona de las temperaturas subóptimas para la fotosíntesis.

Adaptaciones morfológicas como la presencia de pelos y ceras que aumentan la reflexión de la radiación, así como la orientación de la hoja en ángulos inferiores a los 90°

también contribuye a un aumento del WUE (Fischer y Turner 1978).

El problema de las respuestas estomáticas optimizadoras, asumiendo que la "intención" de la hoja es ganar el máximo de CO₂ para una cantidad dada de agua a gastar en el curso de un día ha sido analizado (Cowan y Farquhar 1977). Usando argumentos matemáticos se ha intentado demostrar que la planta debe responder a los cambios ambientales de un día de modo que mantenga el coste marginal del agua para la ganancia de carbono (dE/dA) constante (Farquhar y Sharkey 1982). Esta teoría es consistente con un número de observaciones de respuesta estomática, como por ejemplo respuestas que mantienen C_i/C_o constante al cambiar los factores que afectan a la fotosíntesis y respuestas que hacen bajar C_i/C_o cuando aumenta el gradiente de agua tienden a mantener dE/dA constante, en base a mecanismos de retroalimentación (Farquhar et al. 1978). La teoría también predice que en condiciones de alta temperatura y DPPV el estoma tiende a cerrar al mediodía.

Esto contrasta con enfoques que tienen en cuenta estrategias ecológicas tendentes no a la optimización del consumo de agua sino a la optimización de la eficiencia biológica (Cohen 1970).

Dado que el mayor WUE representa siempre una menor asimilación por limitación estomática de la fotosíntesis, en situaciones de suministro hídrico fluctuante y con

competencia entre plantas, una disminución de la eficiencia hídrica puede ser una estrategia ventajosa.

El efecto térmico de la transpiración en la temperatura de la hoja en relación con la asimilación y procesos de expansión foliar pueden ser otra causa que justifique conductas estomáticas no basadas en la optimización del coste marginal y del WUE.

1.2.5. EL CO₂ INTERCELULAR Y LA CONDUCTANCIA RESIDUAL

Cuando la fotosíntesis tiene lugar la presión parcial de CO₂ intercelular (C_i) pasa a ser inferior a la de la atmósfera que envuelve a la hoja. El espacio intercelular puede tratarse como una masa de aire homogénea, en la cual el gradiente de CO₂ entre la parte superficial y la parte central no suele exceder los 3 μ bar (Sharkey 1985).

El C_i puede calcularse a partir de la determinación simultánea de la fotosíntesis y la transpiración, pero puede también medirse experimentalmente con dobles cámaras fijadas a ambos lados de la hoja una de ellas en circuito cerrado, coincidiendo estrechamente los valores medidos con los estimados (Sharkey et al. 1982).

Se ha demostrado que la relación entre el CO₂ intercelular y el CO₂ externo se mantiene relativamente constante a pesar de cambios en el CO₂ externo y en la tasa

fotosintética, tanto en experimentos a corto término (Farquhar et al. 1978a, Wong et al. 1978, Goudriaan et al. 1978) como a largo término (Wong 1979a, 1979b) y bajo distintas condiciones de cultivo (Wong et al. 1985a).

Existen sin embargo variaciones tales como mayores valores en plantas con menores tasas fotosintéticas (Davis y McCree 1978, von Caemmerer y Farquhar 1984) y a bajas irradiancias (Ball and Critchley 1982).

La conductancia total a la asimilación de CO₂ puede después separarse en una fracción asociada al estoma (G_s) y otra asociada a las células del mesófilo o conductancia residual (G_r). Debe hacerse notar sin embargo que el término (G_r) es más un reflejo de la fijación enzimática del CO₂, y por lo tanto no se trata de una verdadera conductancia ya que no es demostrable la linealidad entre la densidad de flujo y el gradiente de concentración. La difusión intracelular del CO₂ probablemente juega sólo un papel menor en determinar la conductancia residual (Berry 1982).

A pesar de no tratarse de una verdadera conductancia es práctico utilizar el concepto de conductancia residual sin tratar de subdividirlo entre los componentes fotoquímico, bioquímico y de transporte en él englobados.

En la actualidad la conductancia residual se denomina eficiencia de carboxilación cuando se obtiene como pendiente

en el origen en las curvas de relación C_i -fotosíntesis obtenidas experimentalmente (Ku y Edwards 1977b).

La importancia relativa de la apertura estomática en limitar la fotosíntesis puede obtenerse tomando el cociente $R_s/(R_s+R_m)$. Cuanto mayor sea el cociente mayor es la limitación estomática a la difusión del CO_2 (Sharkey 1985).

El cociente entre la concentración de CO_2 intercelular y el ambiental (C_i/C_o) proporciona igualmente un índice aproximado de las limitaciones estomáticas y no estomáticas de la fotosíntesis.

Un índice del papel real del estoma como limitante de la fotosíntesis se obtiene en base a la relación C_i -fotosíntesis como el porcentaje de disminución de la asimilación a la concentración de CO_2 intercelular en relación a la tasa de asimilación a CO_2 intercelular igual al atmosférico, siendo este valor una estima máxima de la limitación estomática (Sharkey 1985, Farquhar y Sharkey 1982).

En condiciones en que se mantengan constantes los factores que controlan la fotosíntesis y se manipulen los factores que afectan a las relaciones hídricas, la relativa limitación estomática y el cociente C_i/C_o deberían cambiar (Cowan y Farquhar 1977). Ha sido confirmado experimentalmente que aumentando el GPPV entre la hoja y el aire se provoca un aumento en la limitación relativa estomática de la

fotosíntesis y una disminución del cociente C_i/C_o (Dubbe et al. 1978).

El gradiente de concentración de CO_2 que se establece entre el espacio intercelular y el estroma del cloroplasto es pequeño. El fenómeno es comparable a lo que ocurre en la interfase aire-hoja, donde hay una "boundary layer" física de poca resistencia (o gran conductancia) y una gran resistencia variable en serie, el estoma. En la interfase espacio intercelular-cloroplasto hay una "boundary layer" física de poca resistencia y una gran resistencia química variable en serie, la carboxilación.

La resistencia residual (resistencia a la difusión del CO_2 a través de las pared celular del mesófilo más la resistencia a la carboxilación) está en parte relacionada con el cociente entre la superficie interna del mesófilo y la externa de la hoja (A_{mes}/A). Esta relación varía con la capacidad fotosintética de las hojas, siendo mayor cuanto mayor sea ésta (Longstreith 1982), posiblemente como fruto de un proceso adaptativo que asegura que la resistencia del mesófilo a la difusión del CO_2 no será limitante en tejidos de gran capacidad fotosintética (Bjorkman 1981).

El análisis de la evidencia experimental sugiere que, en condiciones típicas, el principal determinante de la velocidad de fijación de CO_2 en las plantas C_3 es la capacidad enzimática de la RuBPC dependiente de su cantidad y estado de activación y no de los procesos de transporte de

CO₂. En particular no es la resistencia a la difusión del CO₂ en la fase líquida la determinante de la disminución de la conductancia residual, observable a altas y bajas temperaturas, no dependiendo ésta de los cambios de solubilidad del CO₂ y O₂ en función de la temperatura (Raven y Glidewell 1981) discutiéndose el posible papel.

1.2.6. MECANISMO DEL FUNCIONAMIENTO Y REGULACION ESTOMATICA

La distribución, número y tamaño de los estomas es extremadamente variable incluso dentro de las hojas de una misma planta (Lange et al. 1971). Estas diferencias pueden relacionarse con la posición de la hoja en la planta y con las condiciones de luz, humedad y riego en que se ha desarrollado, siendo la densidad estomática un mecanismo global de ajuste de los rangos máximos que pueden ser alcanzados por la conductancia.

Dentro de este marco la conductancia que la hoja mantiene en unas condiciones ambientales dadas viene determinada por mecanismos de control que regulan la apertura y cierre del estoma siguiendo unas consignas, a menudo variables, que hacen que las relaciones entre los diversos parámetros de intercambio gaseoso no sean siempre constantes.

Los mecanismos subyacentes al movimiento estomático han intrigado a los fisiólogos a lo largo de un siglo. Hay dos

aspectos fundamentales del movimiento estomático, el mecanismo físico-químico que posibilita la apertura y cierre del poro estomático y el circuito de información que manda y controla dicho movimiento y que está relacionado con la finalidad o funcionalidad del estoma. Los aspectos del funcionamiento estomático han sido revisados por diversos autores (Raschke 1975, Allaway y Milthorpe 1976, Levitt 1976, Meidner y Mansfield 1968, Raschke 1979, Jarvis y Mansfield 1981, Mansfield 1983, Zeiger 1983, Hall 1982).

Los cambios en apertura estomática dependientes de flujos de soluto hacia y desde las células de guarda se denominan movimientos hidroactivos (Stålfelt 1955, 1957). Por el contrario los movimientos, a menudo de naturaleza pasajera, que ocurren sin tales flujos se denominan hidropasivos (Mansfield 1983).

En el caso de los procesos hidroactivos cualquier factor que afecte al comportamiento estomático, tanto si se trata de un parámetro físico (como la luz o la temperatura), un metabolito como el CO₂, o una hormona como el ABA, interaccionará con el aparato estomático a través de procesos metabólicos conducentes a cambios de turgor relacionados con una modulación del contenido iónico de las células de guarda. En este sentido el control metabólico del movimiento estomático es funcionalmente homólogo a la regulación del transporte de iones. La modulación del flujo de iones es un paso metabólico común del modo de acción de los distintos

factores que afectan a la respuesta estomática, siendo un proceso consumidor de energía.

Existen al menos dos fuentes diferentes de energía capaces de mantener el estoma abierto a niveles de saturación, cada una de ellas conectada con respuestas estomáticas específicas como la fosforilación oxidativa con el DPPV (Lörsch y Tenhunen 1981) y con el posible requerimiento energético para el cierre estomático (Hsiao et al. 1976), y la fotofosforilación con la apertura estomática a moderada o alta irradiancia (Sharkey y Raschke 1981a).

El estoma posee una respuesta al espectro luminoso bien diferenciada con una sensibilidad a la luz azul 10 veces superior a la de la luz roja (Sharkey y Raschke 1981b).

En base a cálculos bioenergéticos se ha especulado con la posibilidad de que la respuesta a la luz azul dependiera de una tercera fuente de energía a través de la captación de la luz por flavinas en relación con el transporte de electrones en membranas (Travis y Mansfield 1981).

El estoma responde directamente a la luz que modula la actividad de enzimas clave relacionados con el metabolismo estomático. Los cloroplastos de las células de guarda, a pesar de carecer del ciclo de Calvin-Benson poseen los fotosistemas PSI y PSII, que se supone actúan de sensor continuo de PAR, realizándose un transporte lineal de

electrones que mantiene en estado de hiperpolarización a las membranas y activa a algunos enzimas (Rao y Anderson 1983).

Por consiguiente en las células de guarda existen dos fotoreceptores de distinta sensibilidad, uno sensible a la luz azul de respuestas rápidas a bajas irradiancias y que no requiere período de activación, y otro dependiente del PAR que actúa sobre la apertura estomática sólo después de un período de activación a la luz (Zeiger y Field 1982, Zeiger 1984).

Ha sido sugerido recientemente (Assmann y Zeiger 1985) que la respuesta estomática al CO₂ está mediada por los cloroplastos de las células de guarda y que en especies que no poseen cloroplastos, como Paphiopedilum harrisianum, y en variedades variegadas de Pelargonium zonale (Jamieson y Willmer 1984) disminuye la sensibilidad al CO₂. La sensibilidad parece localizada en las paredes internas de las células de guarda junto a la cavidad subestomática, dado que variaciones de CO₂ externo no son detectadas por estomas cerrados.

Existen al menos tres mecanismos de respuesta, uno rápido relacionado con la permeabilidad de las membranas, uno más lento relacionado con la síntesis de malato y otro relacionado con la inhibición de la fotofosforilación. Existe también un cuarto mecanismo, activo en la oscuridad, dependiente de energía procedente de la fosforilación oxidativa (Zeiger 1983).

El ABA actúa en el cierre estomático a través de su efecto en la permeabilidad de la membrana, más que en la modulación directa de las bombas de protones. Un efecto directo sobre la fotofosforilación ha sido descrito en Vicia faba (Ogawa et al. 1982).

En los últimos años ha surgido un creciente interés en relación al mecanismo implicado en el efecto del estado hídrico del suelo en el movimiento estomático mediado por hormonas, tales como kinetinas y zeatinas (Blackman y Davies 1985). Se ha sugerido que para el mantenimiento de la apertura estomática es necesario un suministro continuo de citoquininas desde la raíz capaz de contrarestar al menos parcialmente el efecto del ABA (Blackman y Davies 1983, Davies et al. 1986). Un apoyo indirecto de esta teoría se desprende del efecto del anegamiento de las raíces en la conductancia estomática (Bradford y Hsiao 1982b) si bien existen experiencias relacionadas con salinidad que parecen contradecir dicha hipótesis (Munns y Termaat 1986).

En la planta entera, a pesar de la coincidencia en algunos momentos de los cambios de la conductancia estomática con los del potencial hídrico de hoja, no parece existir un mecanismo directo de control de la conductancia estomática en base al potencial. Gran cantidad de pruebas experimentales confirman la independencia de estos dos parámetros (Turner et al. 1985, Gollan et al. 1985, Schulze 1986). Ligeros efectos indirectos pueden derivarse del efecto concentrador de los

bajos potenciales en relación con la disminución del volumen celular en el pH y el balance hormonal.

La respuesta estomática al DPPV se ha considerado como un mecanismo hidropasivo (Mansfield 1983). En la actualidad existen dos teorías sobre dicha respuesta. Una basada en pérdidas de turgor de las células de guarda por zonas de baja cutinización en la pared del poro estomático (cuyo mecanismo podría seguir considerándose inicialmente hidropasivo) (Edwards y Meidner 1978, Appleby y Davies 1983), pérdidas de turgor que son estabilizadas por variaciones posteriores en el contenido de K⁺ (Lösch y Schenk 1978). Otra basada en el concepto de cutículas porosas (Schönherr 1982), responsables de la transpiración cuticular, capaz de desencadenar respuestas hidroactivas en las células de guarda en base a las variaciones de turgor del resto de la epidermis. Esto contrasta con estudios comparativos de la respuesta de diversas especies a la humedad en los que se ha demostrado una falta de correlación entre el número de ectodesmata en las células de guarda y la respuesta a la humedad (Sheriff 1977).

Dado que la función más evidente del estoma es regular el intercambio de agua y CO₂, la mayoría de los estudios en relación a la función estomática se han centrado en la idea de la optimización entre la fotosíntesis y la transpiración. No obstante un análisis más global muestra que el principal papel del estoma es el mantenimiento de la homeóstasis de la

planta. Es posiblemente este enfoque de la función homeostática del estoma, y no el más restringido de la relación fotosíntesis-conductancia, el que puede dar la clave del entendimiento del control estomático (Zeiger 1983), son las condiciones globales y de estrategia de la planta las que determinan el valor en cada momento de las "mercancías" intercambiadas.

La idea ampliamente discutida de la función del estoma como optimizador de la eficiencia hídrica (Cowan y Farquhar 1977) se relaciona con ajustes a corto plazo de la apertura estomática y a largo plazo de la frecuencia de estomas que tiende a mantener el CO₂ intercelular relativamente constante (Wong et al. 1979).

Existen diferencias interespecíficas en la dinámica de la apertura y cierre estomático en respuesta a las condiciones ambientales. La estrategia oportunista de derroche de agua cuando ésta existe puede resultar beneficiosa desde el punto de vista de la eficiencia biológica (Cohen 1970).

Por otra parte, estrategias de ahorro de agua, mediante baja conductancia estomática y postposición de la deshidratación, resultan en un mantenimiento por más tiempo de la capacidad de expansión foliar, lo que en relación con una estrategia adecuada de desarrollo de la raíz puede resultar también en una mayor eficiencia biológica en determinadas situaciones ecológicas (Markhart 1985).

Desde el punto de vista de dinámica a corto plazo, la determinación de un comportamiento más eficaz del estoma se ve también influenciada por las condiciones generales. Una tendencia general de las plantas de sombra en su respuesta a la luz es mostrar una gran velocidad de apertura (Grantz y Zeiger 1986) ante un aumento de irradiancia (frente a una respuesta de cierre estomático al disminuir la irradiancia mucho más lenta) dado que en su hábitat natural, en que la irradiancia se recibe en forma de destellos, el aprovechamiento de las posibilidades de asimilación resulta prioritario.

Además la respuesta del cierre estomático al efecto combinado de bajas luces y altos valores del DPPV es mayor que la respuesta al efecto aditivo de ambos factores. En Populus la sensibilidad de la cara adaxial a variaciones en la irradiancia y el DPPV es mayor que la de la cara abaxial (Pallardy y Kozlowski 1979).

La respuesta de apertura de los estomas a bajas irradiancias es mucho más acusada en los de la cara abaxial que en los de la adaxial (Pemadasa 1979, Pospíšilová y Solárová 1980), lo que se ha demostrado es inherente a los dos tipos de estomas en algunas especies y no debido a las condiciones experimentadas durante el desarrollo (Turner y Singh 1984). Esta diferencia intrínseca se relaciona con una mayor sensibilidad a la luz azul de los estomas abaxiales (Travis y Mansfield 1981).

Sin embargo las diferencias en la respuesta de los estomas de ambas caras no parece sean el resultado de una adaptación a las características de absorción de CO₂ derivadas de la asimetría foliar, y la relación de conductancias se mantiene constante en condiciones estabilizadas en un amplio rango de intensidades de luz (Mott y O'Leary 1984).

La apertura estomática con aumento de la irradiancia se debe prioritariamente a la respuesta directa del estoma a la irradiancia, de igual manera que el aumento de la tasa fotosintética al aumentar la irradiancia se debe principalmente a la respuesta directa de la asimilación a la irradiancia. Se descarta pues el CO₂ intercelular como intermediario en la relación conductancia-fotosíntesis (Wong et al 1978).

La respuesta del estoma es sensible al PPFD absorbido por la totalidad de la hoja (Wong et al. 1985b) y más aún se ve influenciada por la fotoinhibición sufrida en el mesófilo por lo que se propugna la existencia de un mensajero indicador de la tasa fotosintética del mesófilo y regulador de la conductancia en función de la misma (Wong et al. 1985c).

El desacoplamiento entre la respuesta estomática y la respuesta asimilatoria del mesófilo (Wong et al. 1979, Küppers et al. 1986b), en especies sin cloroplastos en las células de guarda, contradice la teoría de un mensajero

procedente del mesófilo y capaz de determinar la respuesta del estoma en consonancia.

Experiencias con inhibidores de la fotosíntesis que demuestran el efecto directo de la luz sobre la conductancia contradicen igualmente la teoría del mensajero (Sharkey y Raschke 1981a, 1981b).

1.3. FACTORES AMBIENTALES RELACIONADOS CON EL INTERCAMBIO DE GASES

La productividad vegetal viene en gran parte determinada por la tasa y eficiencia con que las plantas son capaces de llevar a término la fotosíntesis bajo las condiciones ambientales dadas y los recursos naturales de que disponen en los lugares donde se desarrollan.

Existe una relación funcional entre los principales recursos ambientales (agua, CO₂, luz) y los factores ambientales de estrés (temperatura, sequía, salinidad, déficit de nutrientes) y la fotosíntesis. Existe también una especialización funcional que puede dar lugar a adaptaciones o aclimataciones de plantas específicas a unas condiciones ambientales concretas.

En condiciones naturales la norma es la variación continua de todos los parámetros relacionados con la actividad de la planta, manteniéndose condiciones estables únicamente por períodos muy cortos del orden de minutos, lo que contrasta con la filosofía de medida de intercambio de gases basada en el concepto de estabilización de las condiciones y de las respuestas.

1.3.1. LA VARIACION DEL AMBIENTE Y SU DESCRIPCION

La variación de los parámetros ambientales sigue para cada uno de ellos, y en la mayoría de los casos, unos ciclos con unas características comunes promovidos por la dinámica diaria de la irradiancia.

La descripción desde el punto de vista de la actividad de la planta es difícil, dado que en muchos casos la respuesta de la planta a la variación de un determinado parámetro no es lineal y/o está influenciada por otros factores internos y/o externos, por lo cual el empleo de integrales temporales y valores medios puede resultar engañoso.

Existen varias tendencias en la caracterización de los parámetros ambientales. La utilización de integrales o valores medios diarios (temperatura media, integral térmica o "degree day", irradiancia acumulada diaria) es una manera de caracterizar de forma condensada la información ambiental. En los estudios en que es necesario realizar una interrelación ambiente-respuesta de la planta más detallada es imprescindible el estudiar las respuestas en base a ejemplos de "días típicos" (día soleado de verano o invierno, día nublado...), dado que no sólo los valores de los parámetros sino su distribución temporal influyen en la respuesta de la planta. Este segundo enfoque es característico de los estudios ecofisiológicos y de los modelos.

Los equipo de medida disponibles condicionan la frecuencia de registro. Sólo modernos medios informáticos (data-loggers) permiten registros de alta frecuencia de un gran número de parámetros simultáneos de forma continuada.

Como resultado de este enfoque de la respuesta fisiológica y de su relación con la variación ambiental se emplea el denominado análisis gráfico (Scott 1980).

La variación en el ciclo diario y estacional de la densidad de flujo cuántico hacen que sea el parámetro ambiental más variable al que la planta se ve expuesta.

La radiación fotosintéticamente activa (PAR) ("photosynthetically active radiation"), también expresada como (PPFD) ("photosynthetic photon flux density"), en la banda 400-700 nm es considerada como la magnitud de medida adecuada para la mayoría de estudios ecofisiológicos (McCree 1981).

A pesar de que se conoce que la sensibilidad de las plantas varia con el espectro de la luz (McCree 1972), se suele utilizar la radiación PAR sin tener en cuenta esta sensibilidad diferencial. Tanto la proporción de PAR en relación a radiación total como el espectro dentro de la PAR se mantiene relativamente constante a lo largo del día excepto a bajos ángulos solares (McCree 1981).

De la radiación total el 50% es radiación PAR y es prácticamente independiente de las condiciones atmosféricas.

Desde el punto de vista fotosintético una división entre radiación PAR y el infrarojo cercano es adecuada, si bien para el cálculo del balance energético no es necesario diferenciar los dos tipos de radiación (Campbell 1981).

La radiación incidente en una planta puede ser absorbida, transmitida o reflejada en función del espectro (Woolley 1971). En general la hoja puede considerarse como un alto captador de energía en la región del PAR y un muy mal captador de energía en la zona del infrarojo.

Junto a la proporción de PAR, la intensidad incidente y su reparto en irradiancia directa y difusa son las características principales de la radiación que determinan la respuesta del intercambio de gases en las plantas. A estas características se suman las distribuciones temporales de las anteriores.

La dinámica diaria senoidal y simétrica (en días claros) de la irradiancia es la responsable de las dinámicas también senoidales pero asimétricas (con valores máximos desplazados de forma típica dos horas en relación al mediodía) de la temperatura del aire y del substrato. La temperatura a su vez influencia la variación del DPPV con dinámicas también asimétricas y mayores déficits por la tarde.

Los aspectos microclimáticos en relación al comportamiento de la planta han sido recogidos en diversos

tratados (Monteith 1973, Campbell 1977, Gates 1980c, Fitter y Hay 1981, Etherington 1982, Jones 1983).

Los parámetros ambientales en la naturaleza tienden a estar correlacionados. La densidad de vapor de aire permanece generalmente constante a lo largo del día, mientras que la temperatura del aire sube hasta una temperatura máxima hasta poco después del mediodía y luego baja, esto hace que el déficit de densidad de vapor aumente con la temperatura (Campbell 1981).

La atmósfera actúa de tampón y el aporte externo de agua lo realiza el viento y el suelo. Sin embargo en un invernadero la situación no es exactamente igual: por la noche se producen condensaciones y por el día la planta da agua con lo que poco riego o incorrecto manejo de la ventilación repercuten de forma acusada en el DPPV.

En el invernadero todos los parámetros se encuentran en mayor o menor grado bajo el control del horticultor, desde la irradiancia (influenciada por la extinción de la cubierta), a la temperatura del aire y del substrato (dependiente de los sistemas de calefacción y ventilación), hasta el DPPV (dependiente del riego y sistemas de humidificación). Todos estos aspectos son tema actual de estudio (Germing 1985).

En condiciones de cultivo en container la disponibilidad de agua en el substrato es un parámetro que sigue importantes fluctuaciones debido al limitado volumen del mismo, a las

propiedades de liberación de agua del substrato y a la frecuencia de riego (Martínez et al 1984).

1.3.2. EFECTO DE LA DENSIDAD DE FLUJO CUANTICO EN EL INTERCAMBIO GASEOSO

El efecto de este parámetro como el de otros puede considerarse bajo dos aspectos diferentes, la respuesta inmediata de una hoja a cambios en el parámetro (minutos-horas) o la respuesta de aclimatación a un plazo mayor (días-semanas), basadas estas últimas no solo en las intensidades sino también en las características del espectro (Smith 1982).

Las características de dependencia a la luz de cada planta representa una combinación de influencia genética y ambiental, dado que pueden verse fuertemente modificadas por el régimen lumínico en que se ha desarrollado dicha planta (Björkman 1981).

Tanto la conductancia estomática como la fotosíntesis cambian a menudo de forma paralela al variar la luz, sin embargo esta correlación entre la fotosíntesis y la conductancia puede romperse experimentalmente de diversas maneras. En particular esta relación se rompe temporalmente tras el cambio de irradiancia debido a la distintas velocidades de respuesta de la fotosíntesis y el movimiento

estomático, siendo la primera seis órdenes de magnitud más rápida que la segunda (Jarvis y Morison 1981).

Bajo la misma irradiancia, la variabilidad de la conductancia estomática entre hojas es mayor que la de la fotosíntesis. A pesar de esto, hay una amplia evidencia experimental para indicar una relación lineal entre la conductancia estomática y la tasa fotosintética al menos cuando la luz se varía (Louwerse 1980, Bell 1982, Wong et al. 1979, Goudriaan y van Laar 1978).

La respuesta fotosintética a las distintas intensidades de luz depende de dos aspectos principales, la captación de la luz por la hoja y la capacidad de procesar la energía captada.

La eficiencia con que una hoja absorbe la luz depende de su contenido en clorofila, no obstante la cantidad de luz que absorbe una hoja es mayor que la que le correspondería a una disolución de clorofila de concentración equivalente, dado que la luz a su paso a través de la hoja sufre múltiples reflexiones y dispersiones que alargan su recorrido real (Bjorkman 1981).

La presencia de ceras y la pubescencia modifican la capacidad de absorción de luz de una hoja. Se han descrito variaciones en la reflectancia desde el 33-60% de la irradiancia recibida correlacionada con el potencial hídrico durante el desarrollo de las hojas (Osmond et al. 1980a).

La respuesta fotosintética a bajas luces ha sido tratada ya en el capítulo (1.2.2.) y los mecanismos en el capítulo (1.2.1.).

Las hojas sometidas a sobresaturación de luz pueden sufrir fotoinhibición. La susceptibilidad a la fotoinhibición no es privativa de las plantas de sombra obligadas sino que también se da en las plantas de sol cultivadas en sombra.

El tema de la fotoinhibición inducida por la luz visible ha sido revisado en relación a los parámetros ambientales y a los mecanismos de huida y tolerancia (Powles 1984, Björkman y Powles 1984).

La principal causa de la fotoinhibición es un exceso de energía de excitación en los centros de reacción. Dado que la fotosíntesis es el proceso consumidor de energía, todos los factores que limitan la tasa fotosintética aumentaran la susceptibilidad a la fotoinhibición (C_i bajo, temperatura por debajo del óptimo, O_2 bajo) (Bjorkmån 1981)

La sensibilidad a la fotoinhibición aumenta a temperaturas bajas.

En hojas iluminadas y con los estomas cerrados hay una fuerte bajada de C_i que reduce la tasa de fotosíntesis y aumenta la susceptibilidad a la fotoinhibición. El C_i no baja por debajo del punto de compensación (50 μ bar CO_2 a $25^\circ C$ en C_3) debido al CO_2 liberado en la fotorespiración. En las plantas de sol la fotoinhibición se puede evitar manteniendo

la C_i por encima del punto de compensación (en las de sombra no)

La diferencia en tolerancia de la fotoinhibición entre plantas de sol y sombra parece que debe ir asociada a otros mecanismos que proporcionan vías alternativas a la disipación no destructiva de los niveles de excitación energética excesivos (Björkman 1981).

Los factores que afectan a la capacidad de transferencia de electrones también afectan a la fotoinhibición. Condiciones de estrés como el de bajas temperaturas o potencial hídrico bajo pueden bloquear el transporte normal de electrones y aumentar la sensibilidad a la fotoinhibición (Berry y Downton 1982).

1.3.3. EFECTO DE LA TEMPERATURA EN EL INTERCAMBIO GASEOSO

El efecto de la temperatura en el intercambio de gases y otros parámetros de la planta ha sido ampliamente estudiado a nivel ecofisiológico y celular (Bauer et al. 1975, Berry y Raison 1981, Kappen 1981, Larcher y Bauer 1981, Oquist 1983).

En condiciones no estresantes la dinámica integrada del intercambio de gases depende de las características bioquímicas de la hoja y del efecto de la conductancia estomática (Kirschbaum y Farquhar 1984), siendo esta última parte fundamental en la determinación de los óptimos térmicos en relación con su respuesta a factores como el DPPV.

Las plantas expuestas a temperaturas extremas sufren procesos irreversibles debido al deterioro de su maquinaria fotosintética. Exposiciones por encima de un umbral térmico bastante definido lleva a una rápida e irreversible inhibición de la fotosíntesis. Este umbral puede alcanzarse a temperaturas en las que la tasa fotosintética está aún a la mitad del óptimo (Bauer 1978).

Los perjuicios a la fotosíntesis debido a bajas temperaturas (al contrario de lo que ocurre a altas temperaturas) requieren mayores tiempos de exposición. Una exposición por pocos minutos no suele ser perjudicial. Las diferencias de sensibilidad de diversas especies a bajas

temperaturas se han relacionado con diferencias a nivel molecular (Graham y Patterson 1982).

La temperatura de crecimiento influencia la estabilidad térmica del aparato fotosintético. Plantas de Atriplex lentiformis cultivadas a altas temperaturas poseen una mayor estabilidad térmica del PSII en relación a plantas cultivadas a temperaturas normales (Percy et al. 1977).

La temperatura óptima para la fotosíntesis suele ser mayor en hojas que tengan mayores tasas fotosintéticas (El-Sharkawy y Hesketh 1964).

El aumento de temperatura estimula la respiración de oscuridad siendo importante en el balance carbónico sobre todo a baja intensidad de luz. No obstante la respiración es bastante baja en comparación con la tasa de fotosíntesis a saturación de luz.

Un buen indicador del deterioro térmico es la bajada de fotosíntesis con el tiempo a temperatura alta pero estable (Percy et al. 1977). Las hojas expuestas a temperaturas dañinas y luego devueltas a condiciones fisiológicamente normales no recobran su capacidad fotosintética original de inmediato. Según la duración e intensidad del tratamiento pueden tardar en recuperar varias horas o días.

En Xantium sp. tratamientos de 72 horas a bajas temperaturas de día y de noche conllevan una disminución de

la conductancia estomática a diferencia de tratamientos con altas temperaturas (Drake y Salisbury 1972).

Bajas temperaturas de raíz como las producidas por riegos con agua fría producen una disminución de turgor y cierre estomático que se hace más evidente al cabo de una hora del tratamiento y tarda varias horas en recuperarse (Carpenter y Rasmussen 1970).

A altas temperaturas los estomas son menos sensibles a cambios en la humedad relativa que a bajas temperaturas (Hall y Kaufman 1975).

En determinaciones a GPPV constante en plantas no estresadas se ha demostrado que un aumento de la temperatura implica un aumento de la conductancia y de la transpiración (Schulze et al. 1973, Agata et al. 1986).

Por el contrario en condiciones de estrés el aumento de temperatura representa cierre estomático. La restricción de la pérdida de agua tiene posiblemente mayor significado para la supervivencia de la planta que el enfriamiento transpiratorio (Schulze et al. 1973).

1.3.4. EFECTO DEL DEFICIT DE PRESION PARCIAL DE VAPOR DEL AIRE EN EL INTERCAMBIO GASEOSO

Es bien sabido que la humedad influencia directamente la conductancia estomática de la hoja (Lange et al. 1971, Hall et al. 1976, Lösch y Tenhunen 1981).

Se ha sugerido que la respuesta de la conductancia al DPPV está controlada por la evaporación de la superficie externa de la epidermis más que por evaporación a través del estoma (Bunce 1985). Esto implica que la "boundary layer" tiene un importante efecto en la respuesta a la humedad en relación con su interacción con la conductancia estomática (Sheriff 1984), lo que hace necesario el mantener ciertas reservas al momento de interpretar resultados obtenidos en cámaras con alta ventilación.

Se ha demostrado un efecto directo del DPPV sobre la fotosíntesis en algunas especies (Forseth y Ehleringer 1983, Bunce 1984, Ball y Farquhar 1984, Sharkey 1984). Este efecto puede explicarse a través de un estrés hídrico local en el mésofilo de la hoja cerca de los cloroplastos que puede afectar al potencial de hoja de manera no medible. La respuesta podría relacionarse con los aumentos de tasa transpiratoria dependientes del DPPV.

No obstante con plantas esclerófitas en condiciones de campo, la depresión del intercambio de gases del mediodía ocurre en conjunción con un fuerte cierre estomático que a

menudo lleva a una disminución de la transpiración. De esa manera el potencial hídrico del xilema incluso puede recuperarse durante este período de aumento del DPPV al mediodía (Tenhunen et al 1984).

La cuestión está en si en tales circunstancias el aparato fotosintético todavía responde al DPPV o si la bajada de P_n puede entonces estar controlada sólo por la temperatura de hoja. En condiciones de estrés hídrico el óptimo térmico para la fotosíntesis, en algunas especies, es inferior al de individuos bien regados (Nobel et al 1978, Osonubi y Davies 1980).

El mecanismo subyacente todavía se desconoce. El ácido abscísico añadido al flujo transpiratorio de hojas cortadas de diferentes especies mesofíticas puede reducir su conductancia estomática y hacer disminuir su fotosíntesis a saturación de CO_2 e irradiancia, así como la fotosíntesis a CO_2 normal (Raschke y Hedrich 1985).

La bajada de humedad del aire externo podría inducir la formación de ABA en las células del mesófilo con estrés ligero y el efecto del DPPV podría estar mediado por este control hormonal.

El efecto de la conductancia de la "boundary layer" sobre la sensibilidad de la conductancia estomática a la humedad hace necesario tomar en consideración la velocidad del aire

al comparar resultados de la respuesta estomática en laboratorio y en campo (Bunce 1985).

Se han realizado intentos de analizar las implicaciones de la respuesta a la humedad en relación al balance energético de las hojas concluyéndose que a radiación constante esta respuesta implica el mantenimiento de la temperatura de hoja a pesar de los cambios en el DPPV (Landsberg y Butler 1980).

El grado de sensibilidad de la respuesta estomática a la humedad depende de las condiciones de irradiancia, temperatura y humedad durante el crecimiento y del desarrollo de estrés hídrico suave (Osonubi y Davies 1980), en experiencias a corto plazo no depende del estado hídrico del suelo (Turner et al. 1985).

Bajas temperaturas de crecimiento disminuyen la sensibilidad y bajos niveles de luz la aumentan. Existe una fuerte relación entre la sensibilidad a la humedad y la longitud de la raíz por unidad de área foliar (Bunce 1981).

La sensibilidad al DPPV se relaciona linealmente con la conductancia estomática absoluta (Morison y Gifford 1983) y con la densidad estomática (El-Sharkawy et al. 1986). Las características anatómicas de la hoja afectan a la sensibilidad al DPPV a través de su efecto en la resistencia hidráulica entre la epidermis y el estoma y entre el mesófilo y la epidermis (El-Sharkawy et al. 1986).

La respuesta a la humedad basada en el concepto de "feed-forward" como explicación a la dinámica con reducciones transpiratorias a altas humedades ha sido matematizada (Farquhar 1978).

En dosel completo se ha demostrado una fuerte respuesta de la conductancia al DPPV en plantas regadas, esta dependencia se pierde por completo en plantas no regadas (Squire 1979).

La respuesta al aumento del DPPV lleva a un cierre estomático capaz de frenar la transpiración e incluso de disminuirla. El aumento de DPPV a conductancia constante, por el puro proceso de difusión, implica un aumento de transpiración. La respuesta del estoma a la humedad representa un freno a este incremento transpiratorio e incluso a altos valores del DPPV puede representar una disminución de la transpiración al aumentar el déficit.

1.3.5. EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE AGUA EN EL INTERCAMBIO GASEOSO

El déficit hídrico en la planta puede alcanzarse a lo largo de un ciclo diario si la tasa transpiratoria excede al aporte de agua a la hoja y en un ciclo estacional si se agota la reserva del suelo. En ambos casos tiene un efecto marcado en el intercambio de gases.

El efecto de la disponibilidad de agua en la respuesta del intercambio de gases y otros parámetros de la planta ha sido ampliamente tratado (Turner y Begg 1981, Hsiao 1973, Hsiao y Acevedo 1974, Slavík 1975, Boyer 1976, Kramer 1980, Morgan 1980, Bradford y Hsiao 1982a, Hanson y Hitz 1982, Passioura 1982, Weatherley 1982, Kramer 1983, Woolhouse 1983, Lösch 1986).

Efecto en la fotosíntesis

La inhibición de la fotosíntesis en plantas de manzano sometidas a estrés hídrico se debe tanto a factores estomáticos como no estomáticos (Swietlik et al. 1983).

A pesar de que el cierre estomático y la restricción en el suministro de CO₂ son respuestas al déficit hídrico bien documentadas, varios trabajos muestran que el déficit hídrico puede alterar directamente la eficiencia de procesos de la fotosíntesis (Mohanty y Boyer 1976, Björkman y Powles 1984, Sharp y Boyer 1986).

Las hojas sometidas a estrés hídrico rápido sufren inhibición de la eficiencia cuántica pero se recuperan después del riego (Mohanty y Boyer 1976). La pérdida de eficiencia cuántica en hojas con estrés y su recuperación después de la hidratación se parece al perjuicio de las membranas fotosintéticas causado por fotoinhibición y daño térmico. El mecanismo básico de estos efectos no se conoce bien. En general, cuando el estrés se desarrolla lentamente la inhibición de la fotosíntesis es acompañada en paralelo por reducciones de la conductancia estomática y residual (Hanson y Hitz 1982).

Los cambios en la fotosíntesis y la conductancia estomática en plantas sometidas a estrés hídrico y durante su recuperación se asocian a cambios en el nivel de ABA y de ácido faseico (Kriedemann y Loveys 1975).

La relación ABA-conductancia estomática sigue una dinámica inversa de saturación, con conductancias mínimas del 15-40% de la máxima dependiendo de la sensibilidad del estoma. Se ha demostrado que la sensibilidad del estoma al ABA aumenta tras la aclimatación durante varios ciclos de estrés-recuperación. Una vez reiniciado el riego, la desaparición del ABA hasta alcanzar los niveles previos al estrés tiene lugar en tan sólo doce horas, por lo que el retraso de la recuperación de la conductancia tras el estrés hídrico no puede atribuirse al efecto del ABA (Ackerson 1980).

El fenómeno del estrés hídrico es particularmente problemático en las condiciones de altas temperaturas e irradiancias que se dan en nuestros invernaderos en verano y que producen una excesiva pérdida de agua por parte del suelo y de las plantas.

El problema se agrava en el cultivo en container, el cual, debido a su reducido volumen, proporciona a la planta una reserva de agua muy pequeña. En consecuencia las plantas se desecan rápidamente, particularmente en condiciones de crecimiento vigoroso.

Se ha sugerido que son las relaciones hídricas suelo-raíz y no las relaciones hídricas de la hoja las que controlan el intercambio de gases durante los procesos de estrés (Turner et al. 1985) tanto en plantas herbáceas como leñosas (Gollan et al. 1985).

La temperatura de las plantas, en especial la de la hoja, aporta información sobre el estrés hídrico (Tanner, 1963, Blum et al. 1982, Hashimoto et al. 1983). No obstante a la hora de determinar la temperatura se combinan otros parámetros ambientales y de la planta que hacen difícil su interpretación (Idso et al. 1966). Se ha desarrollado un índice de estrés hídrico en las plantas a partir de la temperatura de hoja (medida radiométrica) y del DPPV del aire medido con psicrómetro (Idso 1982a) que correlaciona con la fotosíntesis (Idso 1982b).

El estrés hídrico tiene distintos efectos en las dos caras. Los estomas de la cara adaxial cierran a potenciales superiores que los abaxiales (Kanemasu y Tanner 1969, Jordan et al. 1975, Markhart 1985). El efecto de estrés llevó en Vigna sp. a una disminución de la densidad estomática más fuerte en la cara abaxial (Phogat et al. 1984).

El potencial hídrico de las hojas durante la transpiración puede verse alterado por las características de transporte de agua de la raíz. La capacidad de la raíz para suministrar agua se verá afectada por la exposición previa de la raíz a suelo seco o a temperatura subóptima, por la presencia de micorrizas, nitrógeno, fósforo y por la edad y estado de la planta (Boyer 1985).

La dinámica de la respuesta del potencial hídrico de hoja al potencial del suelo puede ser muy distinta en especies del mismo género (Phogat et al. 1984).

La respuesta estomática al potencial hídrico de hoja puede ser distinta según la disminución del potencial sea debida a un aumento de la resistencia del xilema entre la raíz y la hoja o por estrés de la propia raíz.

La conductividad hidráulica de la raíz es variable y se ajusta (dentro de unos rangos) a la pérdida transpiratoria con una tendencia a mantener el potencial estable (Aston y Lawlor 1979).

La disminución de la temperatura de raíz hace variar su conductividad hidráulica. Temperaturas de raíz de 1°C a 7°C pueden representar una disminución de la conductividad hidráulica hasta en un 20% del valor obtenido a temperatura normal en las mismas condiciones, siendo este efecto dependiente del tipo de planta (Aston y Lawlor 1979).

El estrés hídrico aumenta, por medio de un mecanismo aún desconocido, la susceptibilidad a la radiación en hojas de Nerium oleander es posible que sea éste el principal mecanismo por el cual el estrés hídrico deteriora al aparato fotosintético en condiciones naturales (Björkman et al. 1981, Björkman y Powles 1984).

Esto contrasta con resultados que muestran que la pérdida de la capacidad de fijación de CO₂ a bajos potenciales son el resultado directo de la falta de disponibilidad de agua en el cloroplasto y no debido a fotoinhibición (Moreshet y Green 1984, Sharp y Boyer 1986).

1.3.6. RESPUESTA A CAMBIOS DIARIOS EN EL AMBIENTE

Las condiciones naturales, con enorme variación de los parámetros ambientales como se ha descrito anteriormente, difiere en gran manera de las condiciones artificialmente estables de las experiencias clásicas de laboratorio.

Las determinaciones del intercambio de gases en el laboratorio son realizadas siguiendo algún tipo de protocolo estándar (Bloom et al. 1980) y en muchos casos en la determinación de respuesta a la irradiancia partiendo de altos valores de ésta y disminuyendo a lo largo de la experiencia, lo que se aleja enormemente de las condiciones de apertura estomática en condiciones naturales (Hall et al. 1976).

El deseo de comprender la evolución e interrelación con el ambiente de la respuesta estomática en condiciones naturales (Watts 1977, Squire y Black 1981) ha llevado a dos nuevos enfoques en la medida integrada del intercambio de gases: el seguimiento del ciclo diario en campo y la simulación en cámaras controladas de las condiciones simuladas de ciclos diarios típicos (Tenhunen et al. 1982, Lange et al. 1985, Raschke y Resemann 1986).

Este tipo de experiencias ha llevado al descubrimiento y descripción de respuestas tales como asimetría diaria de la conductancia y asimetría diaria de la capacidad fotosintética y "cierres del mediodía", dependientes de la sucesión

temporal de las condiciones ambientales durante el ciclo diario.

A pesar de las rápidas fluctuaciones ambientales, la respuesta de la conductancia estomática y de la fotosíntesis da lugar a dinámicas características de las especies y condiciones de estrés, tanto hídrico como atmosférico que no resultarían obvias sólo en base a las determinaciones en laboratorio en condiciones estables.

Se han descrito respuestas de la conductancia estomática en el ciclo diario en plantas C3 de diversas formas: 1) parabólica o trapezoidal con altos valores de conductancia mantenidos durante gran parte del día y una cierta tendencia a máximos valores por la mañana; 2) bimodal con máximos valores por la mañana, cierre al mediodía en mayor o menor grado, y recuperación por la tarde en grado muy diverso; 3) dinámica en L con valor máximo de conductancia a primeras horas de la mañana y por poco espacio de tiempo, seguido de una reducción hasta un valor muy inferior al máximo alcanzado y mantenimiento durante la mayor parte del día en este valor; y 4) dinámica con mantenimiento de un valor de conductancia mínimo constante durante todo el día.

Estas dinámicas representan de la primera (sin estrés) a la última (máximo estrés) el grado de estrés, tanto hídrico como ambiental al que se ven sometidas las plantas en relación con su propia capacidad de respuesta, y se repiten o reflejan de forma más o menos equivalente en la fotosíntesis

neta y de forma fuertemente modificada por la interrelación de la dinámica del DPPV con la transpiración, suavizándose los picos de mañana y agudizándose los de tarde (Schulze et al. 1974, Schulze et al. 1975a, Osmond et al. 1980a, Tenhunen et al. 1980, Rawson y Constable 1981, Schulze y Hall 1982, Tenhunen et al. 1982, Lange et al. 1985).

En condiciones naturales no estresantes el ciclo diario de movimiento estomático muestra dos tipos cualitativamente distintos de respuesta. La conductancia estomática aumenta de forma acompasada siguiendo los aumentos de intensidad de luz y alcanza valores próximos a la saturación al mediodía; en ausencia de estrés hídrico el movimiento estomático en esta fase está desacoplado de las condiciones ambientales y de la respuesta fotosintética del mesófilo. Durante el resto del día, aparece una fase dominada por una respuesta intrínseca y directa de las células de guarda a la luz en que interviene la actividad combinada de los dos fotoreceptores.

La fotosíntesis instantánea en un momento del ciclo diario viene determinada por los efectos de preconditionamiento conjunto térmico y lumínico, lo que deberá integrarse en los modelos bioquímicos de respuesta fotosintética al ambiente (Campbell y Young 1986).

La tendencia de la conductancia a permanecer más baja de lo esperado durante la tarde podría ser un "after-effect" o consecuencia de déficit hídrico o altas temperaturas, si bien se han propuesto otras posibles explicaciones. Cambios de

irradiancia no parecen influenciar la conductancia estomática a lo largo del día a excepción de la salida y puesta de sol, lo que parece apoyar la idea de un bajo umbral de respuesta de la conductancia a la irradiancia (Hall et al. 1976).

En condiciones naturales algunas plantas cierran los estomas y disminuyen la tasa fotosintética hacia el mediodía en los días calurosos y secos. Aparte del efecto debido al estado hídrico de la planta, la intensidad de esta bajada, así como el grado de recuperación por la tarde, depende del grado de estrés atmosférico: el aumento de temperaturas acompañado de bajada de la humedad intensifica la respuesta (Tenhunen et al. 1981, Lange et al. 1982).

No obstante mediciones realizadas con Quercus suber (Tenhunen 1984) durante el verano mediterráneo mostraron que la bajada de fotosíntesis al mediodía no está asociada a bajadas de presión parcial de CO₂ intercelular, que casi se mantuvo constante o incluso aumentó. Con anterioridad se habían realizado observaciones similares en Prunus armeniaca en el desierto de Negrev (Schulze et al. 1975b).

En consecuencia, la causa de la bajada de fotosíntesis al mediodía no puede ser la restricción en el suministro de CO₂ debido al cierre estomático, sino que debe pensarse que quien altera la fijación neta de CO₂ es la actividad del aparato fotosintético y/o respiratorio del mesófilo.

De hecho puede mostrarse que la capacidad fotosintética a luz y CO₂ saturante (P_{ml}), la eficiencia a la carboxilación y el punto de compensación al CO₂ durante el ciclo diario cambian simultáneamente con la temperatura de hoja y el GPPV entre la hoja y el aire.

La causa de la bajada de fotosíntesis no limitada por el estoma no se conoce. Hasta el momento se han sugerido, y demostrado en algunas especies, tres posibles causas:

- la temperatura, que durante las horas más calurosas del día sobrepasa la temperatura óptima para la fotosíntesis (Lange et al. 1985),

- la disminución de la humedad podría ser la causa de la reducción fotosintética del mediodía observada en algunas especies (Resemann y Raschke 1984, Lange et al. 1985), dado que se ha demostrado que variaciones sólo de la humedad afectan directamente a la capacidad fotosintética (Forseth y Ehleringer 1983, Ball y Farquhar 1984, Bunce 1984, Sharkey 1984), si bien descripciones detalladas de este fenómeno son muy anteriores (Scarth y Shaw 1951a, Monteith 1963, Shimshi 1963, Gale et al. 1966). Se ha descrito que el efecto de la humedad sobre la capacidad fotosintética se manifiesta al sobrepasarse un umbral de 2-3 KPa (Resemann y Raschke 1986).

- y un factor endógeno, todavía no bien caracterizado, relacionado con factores internos y/o fluctuaciones hormonales (Lange 1985) necesario para explicar las

reducciones de fotosíntesis a saturación de CO₂ al mediodía incluso en condiciones de alta humedad.

En plantas cultivadas en invernadero y especialmente en tratamiento de humedad alta la P_{m1} disminuye casi continuamente después de alcanzar el máximo de la mañana. De este modo a condiciones de temperatura y humedad alta e idénticas las tasas de P_n fueron el doble por la mañana que por la tarde, y el doble por la mañana que las de aire seco. Esto posiblemente podría interpretarse como una inhibición "feedback" del aparato fotosintético debido al acúmulo de asimilados (Azcón-Bieto 1983) en trigo, el denominado estrés de asimilados (Azcón-Bieto 1986). Tal inhibición puede ser dependiente de la tasa absoluta de asimilación de CO₂ y de la capacidad sumidera para los asimilados de otras partes de la planta.

Se han realizado modelos empíricos de evolución estomática y de asimilación en el ciclo diario (Küppers y Schulze 1985), pero su validez queda limitada al no tener en cuenta aspectos tan fundamentales como la variación diurna de la capacidad fotosintética, cuya existencia ha sido claramente puesta de manifiesto pero cuya explicación queda aún pendiente a pesar de las muchas teorías propuestas (Küppers et al. 1986).

1.3.8. ACLIMATACION

Las diversas especies se han adaptado a la supervivencia en microclimas, con rangos muy distintos de irradiancia, temperatura y humedad, mediante el desarrollo de características morfológicas y fisiológicas ajustadas a los distintos nichos ecológicos.

Una de estas adaptaciones fundamentales consiste en el mantenimiento de una mayor o menor capacidad de aclimatación a las condiciones predominantes durante el desarrollo de la planta, entendiéndose por aclimatación la adquisición de diversos caracteres de forma no heredable, causada por la exposición de un organismo a ciertas condiciones climáticas, que aumenta su probabilidad de supervivencia y reproducción en un ambiente determinado (Kramer 1980, Oquist 1983).

A pesar de la dificultad de tratar la adaptación o aclimatación a un factor aislado, puesto que los distintos parámetros ambientales van asociados, resulta evidente que en muchos casos existe un factor predominante en la aclimatación y que resulta más fácil el análisis de este fenómeno admitiendo este supuesto.

No siempre existen fronteras claras entre fenómenos imbricados y coexistentes tales como aclimatación, desarrollo ontogenético, senescencia, procesos de activación e inhibición y "after-effects" o efectos secundarios (Oquist 1983).

Los fenómenos de aclimatación del intercambio gaseoso han sido tratados en relación a aspectos bioquímicos y morfológicos (Björkman et al. 1975, Osmond et al. 1980a, Patterson 1980, Smith 1981).

Aclimatación al régimen lumínico

Las características de respuesta a la irradiancia de una planta o una hoja puede verse fuertemente modificada por el régimen lumínico en que se ha desarrollado (Björkman y Holmgren 1963).

Un cierto grado de aclimatación de la fotosíntesis a la irradiancia puede darse de forma rápida y reversible, incluso en hojas ya totalmente expandidas, pudiendo manifestarse los efectos al cabo de tan solo un día del cambio de irradiancia (Patterson 1980).

La diferencia en la respuesta a la luz entre las plantas de sol y de sombra es claramente adaptativa puesto que permite a las plantas de sombra funcionar eficientemente bajo las condiciones de baja luz que prevalecen en su habitat y permite a las de sol utilizar de modo más efectivo las densidades de flujo cuántico moderadas y altas (Björkman 1981). Lo mismo sucede con las adaptaciones a las altas y bajas temperaturas y sus aclimataciones.

Las mayores tasas de fijación de CO₂ por unidad de superficie foliar observadas en hojas cultivadas a mayores irradiancias se hallan asociadas a mayores contenidos

enzimáticos (RuBP-carboxilasa) y a un aumento en la capacidad de transporte de electrones, todo ello asociado con un aumento de grosor de hoja (Boardman 1977, Björkman 1981).

En general, sólo en las plantas de sol este aumento va acompañado de un aumento en la tasa fotosintética por unidad de superficie, lo que supone que es necesario también un aumento de capacidad enzimática y de transporte de electrones a nivel del cloroplasto.

Las adaptaciones a crecer a baja irradiancia parecen ser una cuestión de eficiencia en la inversión de la energía lumínica disponible. Las plantas de sombra invierten una mayor proporción de su capacidad de síntesis en la creación y mantenimiento del sistema de captación de luz y una menor proporción en la síntesis de proteína soluble principalmente RuBP-carboxilasa (Boardman 1977, Björkman 1981).

La aclimatación de la tasa fotosintética a la irradiancia se produce incluso en hojas maduras y en períodos de tiempo tanto largos como de tan solo seis días (Hatch et al. 1969). Modificaciones de los gradientes intrafoliares, de las propiedades bioquímicas y ultraestructurales de los cloroplastos (Terashima e Inoue 1985) están sin duda implicados.

La eficiencia bioquímica no se ve afectada por la irradiancia en que se ha desarrollado la hoja, por el contrario la tasa de respiración en oscuridad puede variar

muy rápidamente en respuesta a alteraciones en la irradiancia (Patterson 1980).

Las condiciones de luz y humedad en que se ha desarrollado una hoja afectan a la distribución, número y tamaño de sus estomas. Existe una relación positiva entre la densidad estomática y la irradiancia experimentada durante la ontogenia, tanto en condiciones naturales como en ambiente controlado, (Wild y Wolf 1980, Tichá 1982, Masarovicová y Minarcic 1985, Perry et al. 1986). Mayor irradiancia representa mayor densidad estomática.

El tamaño forma y densidad de las células normales de la epidermis también varían con las condiciones ambientales, aunque debe tenerse en cuenta que la relación entre el número de estomas y el número de células epidérmicas permanece relativamente constante para una especie dada.

En Pelargonium hortorum se han descrito cambios anatómicos y morfológicos debidos a variaciones estacionales de la intensidad lumínica (Hasselkus y Beck 1963).

Aclimatación a la temperatura

La aclimatación a la temperatura ha sido ampliamente estudiada (Bjorkman et al. 1980, Berry y Raison 1981, Steponkus 1981).

La exposición por un período inferior a 1 h a bajas o altas temperaturas puede modificar la subsiguiente respuesta

estomática. En consecuencia la respuesta estomática a la temperatura puede variar según el rango y la secuencia de temperaturas usadas en un experimento (Hall et al 1976), o acaecidos a lo largo de un ciclo diario.

La aclimatación a altas temperaturas se relaciona con un aumento en la tolerancia a la temperatura por las membranas del cloroplasto y con una disminución de las tasas respiratorias en base a una reducción de su dependencia térmica (Schulze et al. 1973, Pearcy 1977), mientras que la aclimatación a bajas temperaturas en parte implica aumento de la actividad de los enzimas limitantes de la tasa (Armond et al. 1978).

Aclimatación al déficit hídrico

Los aspectos bioquímicos y estructurales relacionados con la aclimatación al déficit hídrico han sido recopilados (Berry 1975, Lüttge y Smith 1984).

La transpiración disipa el calor de la energía solar absorbida por las plantas. Al cerrar estomas para ahorrar agua en caso de sequía se calienta la hoja. Algunas características morfológicas adaptativas que afectan al balance energético pueden ayudar a algunas plantas a tolerar sequía (pequeñas, reflejantes...). Existen también procesos de aclimatación en el mismo sentido.

El ciclo diario de apertura estomática y pérdida de agua puede cambiar drásticamente al acomodarse a la sequía. El

mecanismo que lleva al cierre estomático antes de alcanzar un estrés hídrico severo es complejo. Los estomas de muchas especies responden directamente a cambios en la humedad ambiental (Schulze et al. 1972).

Cuando el estrés hídrico se desarrolla, el ajuste osmótico juega un papel importante al mantener el turgor de hoja y como resultado el valor umbral de potencial hídrico de la hoja que provoca el cierre estomático cambia (Hsiao et al. 1976, Jones y Turner 1978).

El ajuste osmótico es un recurso eficiente desde el punto de vista energético y fisiológicamente efectivo para aliviar el estrés hídrico (McCree 1986).

Alteraciones de la capacidad de carboxilación mediadas por la reducción en actividad o niveles de enzimas cloroplásticos han sido observadas en ciclos de estrés hídrico de varios días de duración. Se ha sugerido que en condiciones de estrés hídrico se produce un ajuste similar al que se produce en condiciones de baja asimilación de CO₂ por baja irradiancia (Jones 1973, Collatz 1977).

Durante la aclimatación al estrés hídrico la sensibilidad estomática a la disminución del potencial hídrico disminuye, con lo que se mantiene el intercambio de gases (Kriedemann 1986).

La transpiración rápida acentúa el estrés salino localizado por acúmulo de soluto en la pared celular

(Kriedemann 1986). El efecto fisiológico de este acúmulo de soluto puede aliviarse si disminuye la transpiración en relación a la fotosíntesis, luego la tolerancia a la sal aumenta con humedad alta.

La aclimatación de la hoja al estrés salino implica un mayor coste en términos de energía y solutos orgánicos que el ajuste osmótico inducido por estrés hídrico (McCree 1986).

La conductancia estomática de plantas cultivadas en el campo generalmente responde menos al déficit hídrico que el material en ambiente controlado o plantas cultivadas en container pequeño (Begg y Turner 1976, Ludlow 1976). Cuando plantas no endurecidas se enfrentan al estrés hídrico por primera vez, el cierre estomático tiene lugar dentro de un margen de potencial hídrico muy estrecho. Cuando el estrés se desarrolla gradualmente a lo largo del tiempo, o cuando las plantas se hallan sometidas a ciclos de estrés repetidos, el ajuste osmótico tiene lugar y el cierre estomático puede darse a valores de potencial hídrico más negativos (Jones y Rawson 1979, Ackerson 1980).

1.4. OBJETIVOS DEL ESTUDIO

De lo expuesto se deduce la conveniencia de enfrentarse a la problemática del cultivo en invernadero en condiciones de clima mediterráneo con el enfoque del ecofisiólogo. La complejidad de la problemática y la falta de trabajos descriptivos previos resultan ser a la vez una traba y un acicate.

Se ha realizado así un estudio con los siguientes objetivos:

1) Caracterizar el microclima para el agro-ecosistema en que se cultiva el geranio.

2) Comparar los rangos de respuesta de los parámetros ecológicos de tres especies distintas a los parámetros ambientales.

3) Determinar las capacidades de aclimatación del intercambio de gases para cada especie sometida al clima dado.

4) Establecer cuales son los tipos de ciclos diarios característicos en las condiciones prevalecientes en la zona estudiada, con identificación de los factores climáticos y fisiológicos determinantes de la conductancia estomática y la asimilación.

5) Evaluar en plantas cultivadas en condiciones reales las relaciones funcionales que ligan los diversos parámetros del intercambio de gases y su variabilidad.

Los resultados de estas investigaciones, así como la discusión de los mismos, se desarrollan a continuación con la esperanza de que puedan contribuir a la mejor comprensión del funcionamiento del agro-ecosistema protegido y servir de base a un mayor control del mismo con el fin de obtener el óptimo aprovechamiento de las posibilidades que nos brinda nuestro clima.

2. MATERIAL Y METODOS

2. MATERIAL Y METODOS

2.1. MATERIAL VEGETAL, DESCRIPCION DEL CULTIVO Y MANEJO

Los ensayos se realizaron sobre plantas destinadas a la producción de esquejes de tres especies del género Pelargonium. Las plantas se cultivaron en invernaderos de poliéster pertenecientes a una explotación privada dotada de una buena infraestructura de cultivo.

Las mediciones de "campo" se realizaron "in situ" en el invernadero. Las mediciones de caracterización de la respuesta a la irradiancia, la temperatura y el DPPV, se realizaron en el Laboratorio de Fotosíntesis de los Campos Experimentales de la Facultad de Biología, sobre ejemplares procedentes de la misma población.

2.1.1. ESPECIES Y VARIEDADES ESTUDIADAS

Un repaso de la bibliografía (bases de datos CAB y BIOSIS) en relación a la productividad y al intercambio de gases en Pelargonium sp., mostró la existencia de:

- algunos estudios de carácter fisiológico sobre el movimiento estomático (Bonte et al. 1975, Prieur y Louguet 1979 y 1982, Contour-Ansel et al. 1980, Contour-Ansel y Louguet 1985).

- gran cantidad de trabajos de índole práctica aplicada sobre: producción de esquejes y planta madre (Flint 1957,

Flint 1957, Vidalie et al. 1976, Vidalie et al 1978, Hentig y Köhler 1979, Hilding 1983, Rioux et al. 1984), enraice (Heng y Read 1976, Nilsen 1976, Hein y Schneider 1981, Moorman y Woodbridge 1983), germinación (Nell et al. 1981, Grassman y Craig 1982), nutrición (Widmer 1964, Vidalie et al. 1976, Bricheteau et al 1976, Dartigues 1978, Tew Schrock y Goldsberry 1982, Sweat y Davies 1984), iluminación artificial (Werner y Reist 1979, Hellgren 1981), efecto de la luz y de la temperatura en la floración (Carpenter y Rodríguez 1971, Powell y Bunt 1978, Reist 1978, Erickson et al. 1980), reguladores de la floración y del crecimiento (Holcomb 1979, Miranda y Carlson 1980, Hamza et al. 1981, Welander 1984), enfermedades y aspectos fitosanitarios (Balge et al. 1969, Digat et al. 1976, Albouy y Morand 1976, Lajoux 1976, Digat et al. 1982, Potter y Anderson 1982, Engelhard et al. 1983, Jones et al. 1984), efecto del ambiente (Rerko 1956, White y Warrington 1984, Merrit y Kohl 1985), prácticas culturales (Craig 1960, Wilkins y Widmer 1968, White 1970, Metwally et al. 1970a-1970b, Mastalerz y Holcomb 1982), etc...

- un número limitado de trabajos en relación al intercambio de gases (Scarth y Shaw 1951a-1951b, Willis y Balasubramaniam 1968, Reuther y Röber 1980, Armitage et al. 1981, Vines et al. 1983, Armitage et al. 1983a-1983b, Reuther y Förschner 1983, Förschner y Reuther 1984, Arteca et al. 1985), los resultados de los cuales serán analizados en el capítulo de discusión.

De entre las 80 variedades de geranio, fueron seleccionadas para la realización del presente trabajo tres de ellas representativas de las tres especies cultivadas más frecuentemente en "El Maresme": Pelargonium zonale (L'Her.) cv. "ORANGE RICARD", Pelargonium grandiflorum (Wild.) cv. "FLAMINGO" y Pelargonium peltatum (Ait.) cv. "OLD LADY", conocidos comunmente como del tipo "zonal", "de pensamiento" y "de hiedra o gitanilla" respectivamente.

En el contexto de una descripción general y con referencia al intercambio de gases podemos destacar que el género Pelargonium presenta hojas anfiestomáticas. El número de estomas por unidad de superficie depende del genotipo y de los factores ambientales en los que se han desarrollado las hojas, especialmente del suministro hídrico. En la bibliografía se citan valores de la densidad estomática muy diversos que en número total van desde 52 estomas mm⁻² a 227 estomas mm⁻², dependiendo de la edad de la hoja, variedad y prácticas culturales (Scarath y Shaw 1951b, Baron 1967, Metwally et al. 1971).

Además de las limbos foliares, los pecíolos también presentan coloración verde y están capacitados para realizar fotosíntesis e intercambio de gases. En las variedades estudiadas la superficie de proyección de los pecíolos sólo representa el 5-10% de la superficie del limbo foliar. El córtex de los tallos también puede tener función

fotosintética además de servir de almacén de almidón y otros metabolitos.

Pelargonium zonale

Esta especie, originaria de Ciudad del Cabo, ya la describió Linneo, quien la clasificaría bajo el nombre de "Geranium zonale". Fué introducida por primera vez en Inglaterra el año 1710.

Es una planta sub-arbustiva, semileñosa en la parte basal del tallo y de las ramas, herbácea y pubescente en las ramas más jóvenes. Las hojas son de forma orbicular-acorazonadas, con pecíolo largo, glabro o pubescente, adornadas casi siempre con una zona oscura que corre paralela al contorno del limbo que es lobulado y crenado. Las flores se agrupan en inflorescencias umbeliformes en el extremo de un pedúnculo robusto, erecto y largo.

Por estar muy bien adaptada a la zona el P. zonale "Orange Ricard", como todas las zonales, es una variedad muy consumidora de agua. Sus hojas, de 50-60 cm² de superficie por término medio, se disponen en posición horizontal. Se adapta bien al cultivo en invernadero manteniendo buenas respuestas productivas durante todo el año y presentando pocos problemas de cultivo. En esta variedad la flor es doble y de color rojo-anaranjado.

En este trabajo utilizamos el nombre específico de Pelargonium x zonale por ser éste el empleado en los

catálogos de variedades de los productores, si bien se recomienda nombrar a éste tipo de variedades híbridas cultivadas como Pelargonium x hortorum (Mastalerz y Holcomb 1982).

Pelargonium grandiflorum

Esta es la única especie a la que el profano y muchos floristas reservan el nombre de pelargonio, aunque algunas veces también se la llama "geranio imperial" o "geranio leopoldo".

Es una planta arbustiva, erecta, tomentosa. Puede alcanzar 1.5 m de altura. Sus hojas, de 40-50 cm² de superficie por término medio, son arriñonadas o redondeadas, apenas aterciopeladas y con el borde dentado. Son los únicos geranios no refloricientes utilizados en floricultura, florecen de mayo a junio y solo excepcionalmente emiten alguna flor algo más tarde. Se presta mal al forzado en invernadero para acelerar la floración.

Las flores son muy grandes y pueden alcanzar 5 cm de diámetro, se agrupan en umbelas de 15-20 en el extremo de un pedúnculo largo axilar. En la especie más frecuente la corola es de un rosa carmín estriado en púrpura. Las variedades, hoy en día cultivadas, son numerosas y se distinguen por el color, tamaño y forma de las flores. En la variedad "Flamingo" las flores son simples y de color blanco.

De las tres variedades estudiadas "Flamingo" es la peor adaptada al cultivo en invernadero, sobre todo durante el período invernal. Dentro de una misma planta el tipo de hojas y su disposición varia según la edad y la estación. Las hojas jóvenes y recién maduras tienen forma de copa, más o menos cerrada, en disposición vertical. Las hojas maduras son más planas y redondeadas y se encuentran en posición horizontal. La variedad "Flamingo" también es muy consumidora de agua, su sistema radicular es mucho más fino que en las otras dos variedades. En el cultivo en "container" en invernadero, presenta ciclos muy aparentes de muerte generalizada y regeneración de raíz. En algunas épocas del año además es muy propensa al ataque por hongos y mosca blanca.

Pelargonium peltatum

Es una especie originaria de Cabo de Buena Esperanza, subleñosa y con ramas sarmentosas apenas aterciopeladas en la juventud. Los tallos son frágiles, los entrenudos largos y el porte colgante. No sobrepasa nunca el tamaño de una mata pequeña, y necesita un tutor para elevarse.

Las hojas son alternas (excepcionalmente opuestas), peltadas, con 5 lóbulos, glabras, lúcidas, carnosas con pecíolo estipulado, de 45 cm² de superficie media. Si se mantiene en condiciones climáticas óptimas produce durante todo el año flores grandes reunidas en número de 8-10 o más en inflorescencias umbeliformes. En la variedad "Old Lady" la flor es doble y de color rojo-granate.

"Old Lady" es una variedad de porte rastrero, de hojas algo suculentas, que puede variar mucho en grosor y ondulación según el régimen lumínico en que se cultive. Las hojas de color verde oscuro brillante son muy quebradizas y se rompen con facilidad al manipularlas. Es una planta muy sensible a enfermedades fisiológicas como el edema (Digat et al. 1976), que se produce por condiciones climáticas de alta humedad ambiental. Al cortar el esqueje es frecuente que la planta madre quede reducida a unas cuantas hojas basales muy grandes, edematosas y envejecidas.

2.1.2. ESTRUCTURA DEL INVERNADERO Y MANEJO

La descripción de las instalaciones, del método de cultivo y del registro de parámetros ambientales se ha realizado de acuerdo a la normativa dictada por la CEE para las experiencias bajo cultivo protegido, dentro del programa de agricultura mediterránea AGRIMED (van de Vooren 1982, Nisen 1982).

Las instalaciones utilizadas en este estudio pertenecen a "Cultivos Roig" y se encuentran ubicadas en la población de Premià de Dalt, en la comarca de "El Maresme", provincia de Barcelona.

Se trata de una serie de invernaderos de naves en sierra orientadas Este-Oeste, con un total de 10000 m² de superficie cubierta.

Características técnicas de la nave de cultivo:

Superficie: 1400 m² (50 x 28)

Orientación: Este-Oeste

Estructura: Pies derechos de palo de madera tratados
(estructura típica de la zona)
un pie cada 7 m (7 x 4 = 28)

Cubierta: Polyester acanalado (2-3 años)
(transmisión nominal 70%)
(transmisión real variable en función del
encalado y de la época del año)
(ver Resultados Ap. 3.1.1.)

Ventanas: de cremallera en la cumbrera (pequeñas
en relación a las necesidades de renova-
ción de aire en verano)

La nave consta de un ancho pasillo central y de banquetas fijas situadas a ambos lados y dispuestas transversalmente, dejando entre ellas pasillos de 50 cm.

Las banquetas están construidas con tabloncillos transversales de madera de 7 cm de ancho separados entre ellos 5 cm y fijados sobre largueros longitudinales de 3.5 x 7 cm de sección. El conjunto se apoya sobre una estructura de hierro galvanizado de 80 cm de altura diseñada para este propósito.

La superficie de cada banqueta es de 21 m² (12 x 1.75) y contiene 300 plantas (50 x 6), siendo de este modo la

densidad de plantación de 14 plantas/m² de banqueta y estando los tiestos situados a una distancia de 25 cm entre sí, de centro a centro.

El sistema de riego automático por goteo consta de una línea de goteros situada longitudinalmente en la parte central de cada banqueta. El número de goteros por banqueta es de 25 y de cada gotero salen 12 "espaghetti".

El material de la cubierta tenía en el inicio una transmisión nominal del 70% y real de tan solo el 55%. Al principio del verano, con el fin de reflejar el exceso de luz y aumentar la extinción, los horticultores procedieron a encalar, tratamiento que consiste en pulverizar una solución de cal o blanco de España sobre la cubierta del invernadero. La película de cal depositada fue fácilmente arrastrada por la lluvia lo que obligó a realizar sucesivos encalados a lo largo del verano.

El rocío exterior y las condensaciones interiores hacen que las partículas en suspensión en la atmósfera se depositen sobre la cubierta reduciendo la transmisión de luz. No obstante, la limpieza de la cubierta no es una práctica frecuente en nuestra zona, a diferencia de las instalaciones centro-europeas y de USA en las que es habitual la limpieza de los restos del encalado y de la suciedad a la entrada del otoño.

Durante el día, el control de temperatura y renovación del aire se realizaba a través de ventanas de cremallera

situadas en la cumbre. La apertura y cierre podía efectuarse manual o automáticamente y estaba controlada por un termostato situado en la parte central de la nave a dos metros de altura sobre el cultivo y mirando a poniente. En la época invernal se ponían en funcionamiento dos sistemas calefactores de aire que servían de apoyo a la temperatura nocturna.

2.1.3. PROGRAMACION DEL CULTIVO

El estudio se realizó sobre plantas madre de geranio de la explotación "Cultivos Roig", empresa especializada en propagación de geranios por esqueje y representantes exclusivos para España de las variedades de la firma francesa "Philiomel", productora de esquejes libres de virus y bacterias.

Las plantas madre se obtuvieron de esquejes enraizados en taco prensado de turba ("Jiffy"), en banquetas con calefacción de fondo (21°C) provistas de sistema de riego por nebulización, en un invernadero de propagación en condiciones controladas.

Las plantas utilizadas en nuestro estudio, se sometieron al mismo régimen que el resto de las plantas: se cultivaron en invernadero, en "container" con substrato artificial y se regaron por fertirrigación.

El seguimiento del cultivo tuvo una duración de tres años. Durante el primer año se realizaron algunas medidas puntuales de tipo exploratorio, y en los dos años siguientes se realizaron dos series de medidas coincidiendo con dos ciclos de producción.

El primer ciclo de cultivo de la planta madre tuvo una duración de 9 meses. El esqueje llegó de Francia a raíz desnuda y después de un período de enraizamiento de 2-3 semanas se trasplantó al tiesto definitivo. A mediados de julio se trasladó al invernadero de producción donde permaneció hasta el final del ciclo.

A los 15 días del trasplante se despuntaron las plantas para favorecer la ramificación y un mes más tarde se cortaron los primeros esquejes. La frecuencia de corte dependía de la demanda, puesto que la norma de la empresa es producir por encargo. Como término medio se cortaron cada 10-12 días.

El segundo ciclo de cultivo fue prácticamente idéntico al del año anterior. Se siguió un programa similar referente al enraice, trasplante, despunte y frecuencia de corte en base a la demanda.

En las variedades "Orange Ricard" y "Old Lady" la máxima producción de esquejes por planta y por mes se obtuvo en los meses de otoño. En "Flamingo" debido a problemas de fuerte salinización la mayor producción se alcanzó a finales de verano y fué disminuyendo a lo largo del ciclo productivo.

2.1.4. SUBSTRATO Y NUTRICION

El cultivo se realizó en tiestos de polietileno negro del tipo "container" de 16 cm de diámetro superior, 16 cm de altura y 2.3 l de capacidad.

El substrato descansaba directamente sobre la base del tiesto y no se empleó material de drenaje. El agua podía drenar a través de cuatro orificios circulares (de 1 cm de diámetro cada uno) situados en la base, dando una superficie de drenaje total de 3 cm².

Si bien la capacidad total del tiesto fué de 2.3 litros, el nivel del substrato dentro del mismo se hallaba entre 2 y 3 cm por debajo del borde por lo que cada tiesto contenía, por término medio, 2 litros de substrato.

Como substrato se empleó una mezcla de 90% de turba y 10% de "porexpan" (v/v). La turba empleada (TKS2 Instant, Floratorf), de procedencia alemana, era de esfagno poco descompuesto, e incluía abonado de fondo. Según la empresa productora presentaba las siguientes características: 40% de materia seca, 35% de materia orgánica, 1% de N (en forma de nitrato), resistividad de 22-15 ohm, pH (H₂O) de 5-6.5 y 60-80 de retención de agua (v/v). El "porexpan" se utilizó en forma de copos irregulares de 2 mm de diámetro medio. Debido a sus propiedades, este material, de baja densidad (20 Kg m⁻³), químicamente neutro, que no se descompone ni comprime, formado por celdillas cerradas que no retienen

agua en su interior (pero sí en su superficie si la partícula es irregular), aporta porosidad a la mezcla.

Medida de los parámetros del sustrato

Para la caracterización física y físico-química del sustrato se utilizó la metodología recomendada para el análisis de sustratos artificiales por la "Commission Plant Substrates" de la "International Society for Horticultural Science" (ISHS).

La determinación de la distribución del tamaño de las partículas se realizó granulométricamente por vibración mecánica (Fritish analysette 3010) en una columna de tamices de 4 mm, 2 mm, 1.6 mm, 1 mm, y 0.5 mm de luz de malla. Las determinaciones se realizaron por triplicado en 30 gr de muestra secada al aire, agitándose durante 20 min. Los resultados se expresaron como porcentaje tanto en peso como en volumen total (Tabla 2.1.).

Para la determinación de la densidad aparente, porosidad total y curva de liberación de agua se utilizó la metodología propuesta por De Boodt para sustratos artificiales (De Boodt et al. 1974). La densidad aparente (DA) se determinó en base a peso seco y a peso fresco, previa succión en tanque de arena. La densidad real (DR) se estimó a partir del contenido en materia orgánica de la muestra. El espacio poroso total (EPT) se calculó a partir de los

parámetros anteriores según la siguiente fórmula:
($EPT=(1-DA/DR)*100$) (Tabla 2.2.).

La distribución de aire y agua en el substrato se determinó por el método de la curva de liberación de agua (De Boodt et al. 1974). Se aplicaron succiones crecientes de columna de agua, a intervalos de 10 cm, entre los 10 cm y los 110 cm. (Fig 2.1.).

El pH y la conductividad eléctrica se determinaron en un extracto substrato:agua (1:2 v/v) previa agitación de una hora. El substrato de partida presentó un pH de 6.5 y una conductividad eléctrica de 1.25 mS cm⁻¹ (25°C). A los cuatro meses de cultivo, y un mes después de efectuar riegos de lavado de sales, se obtuvieron valores de conductividad en el substrato de 3.7 mS cm⁻¹ (25°C) en Orange Ricard, 4.5 mS cm⁻¹ (25°C) en Flamingo y 2.0 mS cm⁻¹ (25°C) en Old Lady.

Fertirrigación

En la fertirrigación se empleó una solución nutritiva completa y equilibrada basándose en los métodos y recomendaciones de Coïc-Lesaint (1975), Steiner (1980) y Lesaint (1981), preparada a partir del agua de pozo de la finca (pH=7.6, conductividad eléctrica CE=2 mS cm⁻¹ a 25°C). Una vez corregido el pH con ácido nítrico y añadidas las sales necesarias para contrarrestar los iones que el agua llevaba en exceso o completar los que no llegaban al nivel

necesario, se obtuvo una solución nutritiva final de $\text{pH}=5.5$ y $\text{CE}=3 \text{ mS cm}^{-1}$ a 25°C .

Las plantas se regaron por fertirrigación por goteo con solución nutritiva, alternándose de vez en cuando con algún riego de agua sola. El riego se efectuaba por sectores, regándose simultáneamente tres banquetas. El caudal empleado fué de 75 cm^3 por minuto y gotero (2.2 l h^{-1}).

La frecuencia de riego varió, a criterio del cultivador, en función de las condiciones ambientales y del estado vegetativo de la planta (antes o después del corte). Por término medio se efectuó un riego a días alternos en invierno y de uno a dos riegos diarios en verano. En cada riego se aplicaban 150 cm^3 de solución por planta.

A fin de cuantificar la cantidad real de agua suministrada por tiesto, se colocaron bajo la banqueta dos depósitos para recoger en cada uno de ellos el agua procedente de tres "spaghetti". El extremo libre de los mismos se colocó al nivel de los restantes de la banqueta con el fin de evitar variaciones de caudal y el vaciado del tubo por efecto de vasos comunicantes. El agua se canalizó hasta los depósitos mediante un tubo vertical de 2 cm de diámetro, midiéndose cada 3-4 semanas el volumen de agua acumulada en ellos.

A principios de noviembre se detectaron síntomas de salinización y se aconsejó al horticultor que efectuara

riegos abundantes con el fin de arrastrar el exceso de sales acumulado en el substrato y causantes de una parada en la producción. A partir de esta fecha se efectuaron periódicamente lavados del substrato como medida preventiva.

Periódicamente se efectuaron tratamientos fitosanitarios preventivos con alternancia de productos. A lo largo del ciclo de cultivo las plagas y desórdenes fisiológicos que se observaron con más frecuencia fueron:

- mosca blanca, sobretodo en la variedad "Flamingo"
- negrilla en "Flamingo" y "Orange Ricard"
- edema, intenso en "Old Lady" y ligero en "Orange Ricard (relacionado con humedad alta y baja radiación)

Tabla 2.1. Parámetros del substrato 90% turba-10% porexpan, antes del cultivo:

a) Distribución del tamaño de partículas

Diámetro	% peso	% vol
4 mm	17.48	17.2
4-2 mm	18.63	29.5
2-1.6 mm	7.28	8.9
1.6-1 mm	10.47	11.6
1-0.5 mm	16.90	20.1
0.5 mm	28.94	23.6
mermas	- 0.30	+ 11.0

b) Parámetros físicos del substrato

Materia orgánica	91.17 % m seca
Densidad aparente seca	0.102 gr cm ⁻³
Densidad aparente húmeda	0.519 "
Densidad real	1.412 "
Espacio poroso total	92.8 %vol
Material sólido	7.2 "
Capacidad de aire (AC)	41.3 "
Agua fácilmente asimilable (EAW)	19.6 "
Agua de reserva (WBC)	5.4 "
Agua difícilmente asimilable (DAW)	26.5 "

2.2. DISEÑO DE LAS EXPERIENCIAS Y METODOLOGIAS

Las experiencias se desarrollaron según el siguiente protocolo general:

a) Toma de datos ambientales

Durante toda la experiencia, consistente en el seguimiento de dos ciclos de cultivos completos de ocho y nueve meses cada uno (julio-febrero), y con el objeto de conocer el ambiente en que se desarrollaban las plantas estudiadas a la vez que caracterizar el clima de "El Maresme", se tomaron medidas continuas microclimáticas dentro y fuera del invernadero.

b) Series estacionales de intercambio de gases en laboratorio

Se realizaron cuatro series de mediciones a lo largo del primer ciclo de cultivo en los meses de: agosto, octubre, diciembre y marzo. En cada serie se determinaron, para cada una de las variedades, las curvas de respuesta a la irradiancia, a la temperatura y al déficit de presión parcial de vapor. Se realizaron dos tratamientos: uno sin apertura de la cámara a lo largo de toda la sesión de medida, y otro con apertura de la cámara y medición de porometría externa en cada punto de estabilización.

Por cuestiones técnicas del equipo de fotosíntesis de laboratorio y por disponer de una sola cámara no fué posible

medir más de una hoja simultáneamente. Por ello y por lo complejo de las mediciones (de 6 a 17 horas continuas de medición) y cálculos posteriores el número de plantas medido fué limitado (unas 80).

Se prefirieron mediciones de larga estabilización que aportaban información más completa sobre el comportamiento de la planta bajo unas condiciones determinadas. Se diseñaron tres tipos de tratamiento en el intercambio gaseoso en laboratorio: a) tratamiento de irradiancia ascendente y descendente (equivalente a un día completo), b) tratamiento de temperatura creciente (equivalente a mediodía) y c) tratamiento de humedad descendiente (equivalente a medio día).

Ante la alternativa de trabajar con varias especies o realizar un mayor número de réplicas en una sola de ellas se optó por la primera y se realizaron mediciones comparativas, sobre tres especies.

c) Ciclos diarios de medición en el invernadero

A lo largo de los dos ciclos de producción se realizaron 8 ciclos diarios de medición de parámetros ambientales y fisiológicos en el invernadero. En los primeros 5 ciclos (1er año) se realizaron mediciones de porometría, potencial hídrico de hoja, pesada y temperatura de substrato. En los tres últimos (2º año) además mediciones de fotosíntesis de hoja.

d) Determinación de las características anatómicas y morfológicas

Las hojas sometidas en el laboratorio a tratamiento de irradiación con medida de porometría externa, se procesaron para posterior cuantificación de la densidad estomática y observación microscópica de la estructura del corte foliar.

Con el fin de caracterizar el estado de desarrollo de las plantas estudiadas, a lo largo del primer ciclo productivo se realizaron tres muestreos de plantas para determinar sus características morfológicas e índices relacionados (índice de área foliar, peso específico foliar, índice de tamaño, índice de distribución de raíz).

2.2.1. ADQUISICION DE DATOS AMBIENTALES

La estación meteorológica instalada en el invernadero constó de una caseta principal para cobijar a los registradores y de dos casetas blancas de madera de (25x15x20 cm), provistas de aperturas laterales de ventilación, que daban soporte y protección a los sensores externos e internos.

Los sensores de temperatura y humedad se albergaron (sin aireación forzada) dentro de la caseta y los de radiación se colocaron horizontalmente sobre las mismas. Por tratarse de casetas no standard de pequeño tamaño existía un ligero efecto de sobrecalentamiento principalmente en la caseta

externa en determinados momentos de alta irradiación y poco viento.

La caseta externa se colocó sobre el invernadero y la interna se situó en el centro geométrico de una banqueta de cultivo a la altura del dosel vegetal e inmersa en él en los momentos de mayor LAI.

La temperatura del substrato se determinó en dos puntos, uno profundo y cercano a la pared del tiesto en la cara sur y otro más superficial y central cercano al cuerpo de la raíz en orientación norte.

El registro se realizó sobre papel siendo la frecuencia de medición de un punto de cada canal por minuto.

2.2.2. INTERCAMBIO FOLIAR DE GASES EN LABORATORIO

Las curvas de respuesta a los distintos parámetros se realizaron en sesiones diarias de una duración de 6-17 h según el tipo de planta y el tratamiento, iniciándose siempre las experiencias entre 8-10 h de la mañana con el fin de evitar interferencias por desfases con los posibles ciclos estomáticos circadianos (Brogardh y Johnsson 1975). Se obtuvieron un total de 18 curvas por cada serie estacional de medida.

Por cuestiones prácticas de organización y tiempo las plantas se transportaban del invernadero de cultivo de Premià

en grupos de 3 a 4. El tiempo transcurrido entre la llegada de las plantas al laboratorio y su medición osciló de 1 a 5 días. Durante este período las plantas se mantuvieron en un umbráculo construido con este fin y bajo unas condiciones de iluminación similares a las del invernadero. Por la noche se entraban las plantas al laboratorio manteniéndolas a completa oscuridad y a temperatura ambiente de alrededor de 18°C.

Algunos ejemplares se mantuvieron en las instalaciones experimentales por espacio superior a las dos semanas con el fin de comprobar si un tratamiento de riego conducente a la desalinización del substrato era capaz de mejorar las bajas respuestas fotosintéticas obtenidas durante algunas de las series de mediciones.

Al iniciar las mediciones se ponían en funcionamiento los circuitos de aire y de refrigeración del equipo y una vez estabilizadas las condiciones dentro de la cámara se colocaba la hoja en la misma. La manipulación se hacía a luz mínima y se evitaba el máximo el contacto con la hoja y los roces que pudieran dañarla. Durante las medidas el resto de la planta se mantenía a baja luz y protegida mediante tela de sombreado de la luz directa de la fuente de iluminación.

Los tratamientos de irradiancia, temperatura y DPPV se aplicaban en escalones, con un aumento gradual con tiempos similares y períodos de estabilización suficientes, de 1-2 h. dependiendo de la consistencia de la estabilización obtenida.

En los tratamientos con medida de porometría externa, una vez estabilizada la fotosíntesis, para unas determinadas condiciones ambientales, se sacaba la hoja de la cámara y se determinaba la transpiración y la resistencia estomática en ambas caras de la hoja con un porómetro LI-COR 1600. Las medidas se realizaron con la máxima rapidez y cuidado a fin de que el estoma se viera afectado lo menos posible.

En los tratamientos sin medida de porometría externa, la hoja permanecía en la cámara a lo largo de toda la sesión y las únicas variaciones ambientales a las que se veía sometida, además de las del tratamiento, eran las bajadas y subidas de CO₂ en las comprobaciones esporádicas del cero del irga de unos dos minutos de duración.

Los tipos de respuesta fotosintética a los cambios a que se sometían las diversas hojas pueden agruparse principalmente en: a) con variaciones consistentes y estabilización clara, y b) con generación de ondas de diverso tipo que se producían sobretodo en los tratamientos con porometría. En este segundo caso los datos empleados en la graficación corresponden a los valores alcanzados en la cumbre de la segunda onda oscilatoria.

Al final de la curva se procesaba la hoja determinándose el peso fresco y seco (precisión (1 mg) y su superficie por el método gravimétrico (Sestak et al. 1971). Debido a que según la variedad y la época del año las hojas presentaban formas onduladas o acampanadas, se determinó el área

proyectada sobre una superficie plana y el area foliar total (cortando la hoja en 3-5 sectores planos).

La porción de pecíolo que quedaba dentro de la cámara no se consideró en el cálculo del intercambio gaseoso ni en la medida de la superficie.

2.2.2.1. CURVA DE RESPUESTA A LA IRRADIANCIA

Las curvas de respuesta a la luz se realizaron manteniendo las condiciones de temperatura de hoja y humedad constantes a 27°C y 1.5 KPa de DPPV, variando las condiciones de iluminación en los siguientes niveles:

- 1) Respiración a oscuridad de mañana
(0 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- 2) Activación matinal a baja irradiancia
(50 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- 3) Irradiancia creciente hasta saturación
(125, 250, 500, 800, $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- 4) Respiración a oscuridad del mediodía
(0 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- 5) Activación de tarde a irradiancia de saturación
(800 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- 6) Irradiancia decreciente
(500, 250, 125, 50 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- 7) Respiración a oscuridad de noche
(0 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

Se procuró, dentro de lo posible, mantener tiempos e irradiancias iguales durante todas las experiencias. La experiencia simula un día prototipo de 9 a 16 horas de duración.

2.2.2.2. CURVA DE RESPUESTA A LA TEMPERATURA

Las curvas de respuesta a la temperatura se realizaron manteniendo las condiciones de irradiancia y humedad de la cámara constantes ($800 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y 60-65%) y variando la temperatura de hoja en los siguientes niveles:

- 1) Activación a irradiancia saturante y baja temperatura
(19°C y opcionalmente 15°C)
- 2) Temperaturas crecientes
(23°C , 27°C , 31°C , 35°C y opcionalmente 39°C)
- 3) Respiración de oscuridad
(27°C)

En estas experiencias no se contrarrestó el efecto de la temperatura en el DPPV por lo que éste varió entre valores de 1.5 y 3 KPa conjuntamente con la temperatura. La experiencia simula la primera parte de un día prototipo (5-7 horas de duración).

2.2.2.3. CURVA DE RESPUESTA AL DPPV

Las curvas de respuesta al déficit de presión parcial de vapor se realizaron manteniendo constantes en la cámara las condiciones de irradiancia y temperatura de hoja ($800 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y 27°C), y variando las condiciones de humedad relativa en los siguientes niveles:

- 1) Activación a alta humedad (60 %)
- 2) Humedades decrecientes (50%, 40%, 30%, 20%)
- 3) Recuperación (60%)

Estos niveles de humedad relativa representaron aproximadamente unos déficits de presión parcial de vapor comprendidos entre 1.5 y 3 KPa. La experiencia simula la primera parte de un día prototipo con todos los parámetros constante a excepción de DPPV.

2.2.3. CICLOS DIARIOS DE MEDICIONES EN INVERNADERO

Se trabajó con una población de plantas homogénea de cada una de las variedades.

A fin de poder disponer de suficiente número de hojas, en el estado deseado para el muestreo, se evitó que los días de medida coincidieran con las fechas posteriores a las de corte.

Las fechas de las experiencias se normalizan a días lineales transcurridos desde el inicio de cada uno de los ciclos productivos.

Calendario de medidas

<u>Ciclo</u>	<u>Fecha</u>	<u>Días desde el inicio</u>
1er ciclo productivo		
1º	Agosto	46
2º	Noviembre	124
3º	Diciembre	160
4º	Febrero	230
5º	Mayo	306
2º ciclo productivo		
6º	Agosto	46
7º	Noviembre	147
8º	Febrero	240

En cada ciclo las medidas se iniciaron antes del amanecer y se finalizaron después de la puesta del sol. Las medidas se realizaron cada 1.5-2 horas invirtiendo 1 h en cada serie. Se realizaron un total de 5 a 8 series de medidas por ciclo según la época del año.

Antes del amanecer se pesaron seis tiestos con una balanza de 0.5 g de precisión, con el fin de evaluar, como pérdida de peso del sistema "planta-substrato-tiesto", el consumo de agua por parte de la planta y del ambiente (EVT) o evapotranspiración a lo largo del día; se instalaron los sensores de temperatura en el substrato y se determinó el potencial hídrico de partida en tres hojas de cada variedad.

Al alcanzarse una irradiancia de $100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en el invernadero se procedió a realizar las series de mediciones de la siguiente forma:

- Primeramente se midieron los parámetros ambientales (irradiancia horizontal, temperatura y humedad relativa) colocando el porómetro con la pinza abierta y el sensor de radiación en posición horizontal sobre el "canopy".

- A continuación se realizaron las medidas de porometría en el envés y en el haz en seis hojas bien desarrolladas de cada variedad (hoja tercera en la mayoría de los casos). Al pinzar se procuró no alterar la irradiancia foliar manteniendo la hoja en la misma orientación en que se encontraba. A tres de las hojas medidas se les determinó inmediatamente después el potencial hídrico.

Seguidamente se midieron las temperaturas del substrato y se pesaron de nuevo los tiestos, procurando que las medidas interferieran lo menos posible con la respuesta subsiguiente de la planta, colocándolos exactamente en la banqueta en la

misma posición en que se encontraban según el eje Norte-Sur del tiesto.

Todos los muestreos de porometría, pesada, potencial hídrico y temperaturas se realizaron en plantas de la zona central de la banqueta. Las medidas de porometría (y fotosíntesis en los últimos ciclos) se realizaron desplazando los equipos y sin mover las plantas de la posición en que se encontraban en la banqueta.

Al anochecer, finalizadas todas las series de medidas, se regaron los tiestos utilizados en las series de pesadas hasta alcanzar la saturación, se dejaron drenar durante aproximadamente una hora y se pesaron a "capacidad de container" (CC) (White 1965, White y Mastalerz 1966). Para terminar, ya de noche, se determinó el potencial hídrico de recuperación también en tres hojas de cada variedad (en tiestos no regados). Este potencia si bien se realizó a tiempos distintos en cada serie se determinó por su valor comparativo entre la respuesta de las tres variedades.

En los ciclos 6º, 7º y 8º en que hubo medidas adicionales de fotosíntesis, estas se realizaron antes de las medidas de porometría. Se muestrearon seis hojas y las medidas de porometría se realizaron sobre las mismas hojas utilizadas para la fotosíntesis e inmediatamente después de ésta.

En las medidas de fotosíntesis el aire se tomó a nivel de la cumbre, a una altura de 3 m por encima del "canopy", a través del tubo de toma de aire del equipo. Durante la medida se procuró no respirar sobre las plantas muestreadas para evitar el efecto directo sobre los estomas e interferencias sobre la medida.

Al igual que en los ciclos anteriores se esperó alcanzar los $100 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de irradiancia en el invernadero antes de iniciar las medidas fotosintéticas. Se puso en funcionamiento el equipo y al cabo de unos diez minutos de estabilización se determinaron los parámetros externos con la pinza abierta y colocando el sensor de radiación en posición horizontal.

En las medidas de fotosíntesis, debido a la extinción de luz por efecto de la tapa, se pinzaron las hojas orientándolas ligeramente hacia el sol en el ángulo adecuado a fin de mantener la irradiancia incidente en la hoja dentro de la cámara similar a aquella en la que se encontraba la hoja antes de pinzarla. Entre las series de medida se apagó el equipo y se dejó conectado a los cargadores de baterías.

La ondulación típica de las hojas de "Old Lady" y la fragilidad de sus peciolos dificultaron en algunas ocasiones el pinzamiento de las mismas. La forma en copa que presentan las hojas de "Flamingo" en algunas épocas del año imposibilitó el medirlas sin modificar en cierta manera su exposición a la luz dado que las pinzas, tanto de fotosíntesis como de porometría, mantienen la hoja plana.

En las medidas de campo, salvo muy rara excepción, se muestrearon las variedades en el mismo orden: "Orange Ricard", "Flamingo" y "Old Lady".

Protocolo de muestreo durante el ciclo diario de medida en el invernadero:

a) Medidas realizadas antes de la salida del sol:

OR	pot. hídrico de partida	pesada tiesto	temperatura substrato
FL	pot. hídrico de partida	pesada tiesto	temperatura substrato
OL	pot. hídrico de partida	pesada tiesto	temperatura substrato

b) Medidas realizadas durante las horas de sol:

La siguiente secuencia de medidas se repitió para cada una de las tres especies en cada una de las 5-8 series de medidas realizadas a lo largo del día en el orden OR, FL y OL.

- Ambiente externo con el ADC

(con pinza abierta situada a la altura del "canopy y sensor de irradiancia en posición horizontal)

- Ambiente externo con el porómetro LI-1600

(con la inyección de aire seco cerrada, cabezal sensor a nivel del "canopy" y sensor de irradiancia en posición horizontal)

- hoja 1	ADC	LI-1600 (normal)	LI-1600 (revés)	potencial hídrico
- hoja 2	ADC	LI-1600 (normal)	LI-1600 (revés)	potencial hídrico
- hoja 3	ADC	LI-1600 (normal)	LI-1600 (revés)	potencial hídrico
- hoja 4	ADC	LI-1600 (normal)	LI-1600 (revés)	
- hoja 5	ADC	LI-1600 (normal)	LI-1600 (revés)	
- hoja 6	ADC	LI-1600 (normal)	LI-1600 (revés)	

c) Medidas realizadas después de la puesta del sol:

OR	pot. hidrico recuperación	pesada tiesto	temperatura substrato
FL	pot. hidrico recuperación	pesada tiesto	temperatura substrato
OL	pot. hidrico recuperación	pesada tiesto	temperatura substrato

NOTA:

Las medidas con el ADC se realizaron unicamente en el 6º, 7º y 8º ciclo diario.

Normal y revés hace referencia a la posición del cabezal del porómetro en la medida de la conductancia del envés y del haz.

2.2.4. PARAMETROS MORFOLOGICOS E INDICES RELACIONADOS

La densidad estomática se determinó, por contaje directo en microscopio óptico y sobre microfotografías (Araus et al 1986), en las hojas sometidas a tratamiento de irradiancia con apertura de la cámara de la 2ª, 3ª y 4ª serie de medidas de intercambio de gases en laboratorio.

Para definir el tamaño del "canopy" en distintos momentos del ciclo productivo, se muestrearon tres plantas de cada variedad coincidiendo con el 1er, 4º y 5º ciclo de medidas de porometría en el invernadero.

En una submuestra del total de limbos de la planta se determinó el peso fresco y seco y la superficie por el método gravimétrico (Sesták et al. 1971). Con estos datos se calculó el peso específico foliar (SLW) y a partir de éste y del peso total de los limbos de la planta se calculó la superficie foliar total y el índice de área foliar (LAI). El LAI se calculó en base a una densidad de plantación de 14 plantas m⁻² y con el valor medio de la superficie foliar de las tres plantas de cada variedad.

Como estimación del estado de desarrollo de las plantas se se utilizó un índice de tamaño (SI) "size index" igual a la suma de la altura y el diámetro medio de la planta (Fitzpatrick 1983a). Se determinó también un índice visual de distribución periférica de raíz (IDR) a partir del porcentaje

de distribución en altura y perimétrica de la raíz en el tiesto.

El número de esquejes obtenidos por planta se determinó por el número medio de cicatrices de corte en 10 plantas de la población total.

2.3. TECNICAS Y EQUIPOS DE MEDIDA

2.3.1. EQUIPOS DE MEDIDA DEL AMBIENTE (ESTACION CLIMATICA)

Los equipos empleados fueron:

Sensores externos

- Radiación: Sensor fotométrico LI-210SB (lux)
- Humedad: Humiditerm (con sensor capacitivo Philips)
- Temperatura: Termopar de cobre-constantan

Sensores internos

- Radiación: Moll-Gorczyński (total) (300-2000 nm)
- Humedad: Humiditerm (con sensor capacitivo Philips)
- Temperatura aire: Termopar de cobre-constantan
- Temperatura substrato: Termopar de cobre-constantan

Registadores

- "Speedomax" Leeds Northrup de seis canales para termopares
- "Speedomax W" Leeds Northrup de 4 canales para medida de milivoltios

La instalación de este tipo de sensores de radiación y humedad fué debida a motivos de disponibilidad. Para garantizar la calidad de las medidas se procedió a contrastar periódicamente los sensores de radiación con un sensor PAR (LI-190SB) LI-COR y los sensores de humedad con

un equipo HUMICAP VAISALA (indicador HMI-31, sensor HMP 31-UT) empleados como patrones de referencia.

Periódicamente se procedió al repaso y calibrado de los equipos de registro.

Las temperaturas del sustrato se midieron con termistores de 0.2°C de precisión (Fenwal Electronics Massachusetts, USA). La lectura de la señal se realizó con un multímetro digital FLUKE (mod. 8024A) y los valores de resistencia se pasaron a grados centígrados mediante su función característica. Comprobaciones independientes contra un termómetro de mercurio de precisión, corroboraron las especificaciones de precisión del fabricante y los coeficientes de respuesta dados por el mismo.

2.3.2. EQUIPO DE LABORATORIO DE MEDIDA DE INTERCAMBIO DE GASES

La fotosíntesis de laboratorio se realizó en hojas no escindidas con un sistema abierto (con flujo unidireccional sin reciclaje de aire) diseñado y construido en nuestro Departamento.

Para la medición de la concentración de CO₂ se utilizó un analizador de gases infrarojo diferencial IRGA-120 Grubb-Parson (Grubb Parson Inst., Newcastle, UK) de medida continua, el resultado se obtenía en registro gráfico (registrador Leeds-Nortrup).

El equipo incluía sistemas de control y regulación (manual y/o automático) de radiación temperatura y humedad. Los datos de temperatura se registraban con un data-logger y eran almacenados en diskette.

Se utilizó un sistema de intercambio que permitía determinar por separado el efecto de cada uno de los factores ambientales.

El calibrado se realizó varias veces durante las series de medidas mediante un cilindro de gas patrón y un diluidor (ADC diluter), no siendo necesario correcciones potenciométricas más que al inicio de la experiencia. A lo largo de la experiencia se tuvo la oportunidad de contrastar el calibrado con otros patrones obtenidos de otro suministrador, lo que sirvió de segunda certificación del calibrado.

Cámara de asimilación para hoja no escindida

Se utilizó una cámara rectangular construida en metacrilato transparente provista de una tapa superior con junta de caucho y cerrada con palomillas.

La cámara se hallaba dividida transversalmente en dos recintos: uno inferior de mayor tamaño donde se encontraba el serpentín de refrigeración y un ventilador horizontal, y un recinto superior que albergaba a la hoja y a los sensores de temperatura y humedad.

Sobre el serpentín descansaba una plataforma de aluminio cubierta con una lámina de goma negra, ajustada a la cámara lateralmente y dejando un espacio libre en los extremos que aseguraba la buena circulación del aire. La plataforma iba provista de unas pestañas laterales de 1.5 cm de altura donde se fijaba un entramado de hilos de nylon que servía de soporte para la hoja y los sensores (Tapia 1987).

La estanqueidad de la cámara con respecto al aire exterior se aseguró por medio de juntas de goma en todas las aperturas. En una de las paredes laterales una ranura permitía encajar el pecíolo de la hoja que se sellaba con masilla de caucho.

La hoja a medir se colocaba sobre el entramado de hilos de nylon y se mantenía aplanada con la ayuda de varios hilos accesorios.

Fuente de iluminación y medida de la irradiancia

El equipo de iluminación constaba de una pantalla reflectora de aluminio recubierta de espejo por la parte interior, de un ventilador vertical (para asegurar la aireación y evitar el sobrecalentamiento producido por la lámpara) y de un foco simple de luz mixta de vapor de mercurio de 250 W (OSRAM HWL 250W). No se utilizó ningún filtro para eliminar la radiación infraroja y ultravioleta producida por el foco luminoso. La proporción de PAR fué del 30% a diferencia del 50% de la luz solar.

La irradiancia se regulaba alejando el foco luminoso de la cámara mediante deslizamiento manual del equipo de iluminación a lo largo de un soporte vertical de perfil ranurado con galces.

La radiación PAR (400-700 nm) incidente en la cámara se medía con un sensor cuántico LI-190SB conectado a un radiómetro LI-185B. El sensor se situaba sobre la cara superior de la cámara en la zona donde se encontraba la hoja.

La radiación que incidía sobre la hoja se calculó a partir de una curva de extinción que relacionaba la radiación medida en el exterior con la radiación que penetraba en la cámara. La curva de extinción se obtuvo a partir de mediciones simultáneas de la radiación fuera (RADEX) y dentro (RADIN) de la cámara (a nivel de la hoja) para el rango de luces utilizadas en la experiencia.

Regulación de la temperatura

La temperatura de la cámara se reguló mediante circulación de agua fría por un serpentín de cobre. El circuito es cerrado e incluye un baño de agua, un refrigerador, un calefactor-agitador, un termostato, una bomba de impulsión, una camisa envolvente del aire de entrada en la cámara y el serpentín en el interior de la cámara.

La regulación se efectuó en base a la temperatura de hoja. La señal eléctrica llegaba a un data-logger que a través de un relé accionaba el sistema calefactor

continuamente o a pulsos. El refrigerador funcionaba de forma continua. En casos de necesitarse temperaturas extremas o cambios bruscos se realizaba un aporte adicional de hielo o agua caliente en el baño.

Circuito de conducción de aire

El aire del exterior del pabellón era bombeado a un depósito mezclador de 100 litros de capacidad y a través de un tubo de presión llegaba a un depósito secundario de mezcla en el interior, equipado de fluxímetro y válvulas de regulación de presión.

El aire procedente de este depósito se dirigía a una serie de columnas de humidificación-deseccación y a la cámara de medida de humedad de entrada (ya bajo la cámara de fotosíntesis) donde se separaban los dos ramales de medida.

El ramal que llevaba la muestra de referencia, después de pasar a través de una columna de cloruro de zinc que actuaba de desecador y de un filtro de aire, llegaba al analizador. El segundo ramal pasaba por la cámara, una columna de cloruro de zinc, un filtro de aire y terminaba en el analizador.

Regulación del flujo de aire

El flujo se midió por el sistema de desplazamiento de agua por el aire en un recipiente estandar de volumen conocido. Si bien el método es sencillo, pero laborioso, para

los flujos empleados y con el volumen de recipiente utilizado se alcanzaba una alta repetitividad.

Se procuró no cambiar el flujo dentro de las medidas y se eligió el flujo de partida en función de la fotosíntesis esperada cambiándose solo en las medidas de respiración.

La constancia del flujo produjo una variación del contenido de CO₂ en la cámara, lo que debe tenerse en cuenta al momento de interpretar los resultados de CO₂ intercelular, las diferencias de concentración entre la cámara y el aire externo no superaron los 30 vpm.

En medidas de baja tasa se empleó la propia bomba interna del IRGA cuyo flujo es independiente de los cambios de intensidad en la línea de corriente eléctrica. Para medidas con hojas mayores y de mayores tasas fué necesario poner en funcionamiento una bomba suplementaria de mayor caudal pero sensible a las variaciones de la línea. Este inconveniente se contrarestó gracias a tener conectados todos los equipos a un estabilizador de corriente y a realizar varias medidas de flujo durante cada periodo de estabilización de la medida fotosintética. Muy raramente se detectaron cambios de flujo imputables al cambio de la corriente eléctrica.

Regulación de la humedad

Para controlar la humedad del aire de entrada a la cámara se utilizaron unos cilindros de plástico (30 cm

altura, 12 cm diámetro) que contenían perlita humedecida con agua destilada o silicagel y actuaban de humidificador y desecador respectivamente.

Un juego de llaves permitía controlar la cantidad de aire que pasaba por cada uno de los cilindros y de este modo se regulaba la humedad de la mezcla de aire procedente de los diversos cilindros. Antes de llegar a la cámara el aire ya humidificado pasaba a través de un cilindro de vidrio rodeado de una camisa de agua que regulaba su temperatura. Dentro del cilindro un sensor Humicap-Vaisala permitía determinar la humedad y temperatura del aire de entrada.

Medida de la temperatura y de la humedad

En la cámara se determinaron la temperatura y la humedad en los siguientes puntos y con los siguientes sensores:

- temperatura de la hoja (termistor) en contacto con la parte inferior de la hoja
- temperatura del aire bajo la hoja (termistor y termopar) situado 1 cm por debajo de la hoja
- temperatura del aire de entrada (termistor)
- temperatura del serpentín (termopar) en contacto con el serpentín
- temperatura en la cámara (Humicap y Vaisala) en el flujo de aire una vez sobrepasada la hoja
- humedad en la cámara de mezcla previa (Vaisala)

- humedad en la cámara en el flujo de aire una vez sobrepasada la hoja (Humicap y Vaisala)

Los sensores Vaisala utilizados para la medida de la humedad son los mismos que los empleados en el porómetro LI-COR 1600 y en sistemas de medida de intercambio de gases citados en la bibliografía (Sharkey 1984).

Determinación de la "boundary layer" en la cámara

La conductancia de la "boundary layer" determinante de la homogeneidad del microambiente gaseoso y térmico de la hoja se maximizó gracias a la alta tasa de turbulencia de aire en la cámara.

La conductancia de la "boundary layer" a la transferencia de vapor de agua se determinó colocando en la cámara una réplica de la hoja en papel de filtro húmedecido y midiendo la tasa de evaporación, la temperatura de hoja y la humedad ambiente de la cámara. Se determinó también siguiendo el método de Parkinson (Parkinson 1985).

2.3.3. EQUIPO PORTATIL DE MEDIDA DE INTERCAMBIO DE GASES EN CAMPO (SISTEMA ADC)

Las medidas de intercambio gaseoso en invernadero se realizaron con un equipo portátil de sistema abierto ADC (Analytical Development Co. Ltd., Hoddesdon, Herts, U.K.)

formado por un IRGA (LCA), una cubeta (PLC), un suministrador de aire (ASU/MF) y un procesador-almacenador de datos (DL1).

Este equipo, basado en un sistema abierto de fotosíntesis, realiza las medidas en base a un flujo continuo de aire en estado de equilibrio, lo que minimiza la interferencia de ad/absorción. La hoja se halla sometida a condiciones constantes, a diferencia de los sistemas de circuito cerrado, y una ligera sobrepresión disminuye el riesgo de error debido a una no total estanqueidad.

La conductancia se determina a partir del flujo transpiratorio de la hoja calculado por diferencia entre la densidad de vapor del aire a la entrada de la cámara y a la salida. El hecho de que la regulación de la humedad no sea automática y deba realizarse mediante un juego de llaves que controlan la cantidad de aire que pasan por los desecadores de la unidad de suministro (ASU/MF), junto a la inexistencia de un sensor de humedad a la entrada de la cámara hace engorroso e impracticable (en series de medidas rápidas como las de este estudio) el mantener una humedad constante en la cámara.

La medida en base a la inyección de aire totalmente seco es por el contrario sencilla, si bien la humedad de la cámara queda incontrolada dependiendo básicamente del flujo transpiratorio de la hoja y del flujo de aire inyectado, con las posibles consecuencias en la variación de la conductancia estomática (ver apartado 4.4.1.).

Se utilizó una cubeta de 6.25 cm² de superficie de exposición diseñada para hojas anchas. El pequeño volumen de la cámara (16 cm³) y la existencia de un microventilador aseguran la respuesta rápida del sistema y minimizan la resistencia de la "boundary layer" (alrededor de 0.25 m² s mol⁻¹).

La cubeta alberga un sensor de humedad del aire con respuesta lineal de 0-100₊₂%, no obstante a valores superiores a 80% la respuesta se hace menos estable. Un problema más delicado es el de la estabilización de la respuesta del sensor de humedad a partir del momento de encendido, una sobreestimación de la humedad relativa es el resultado de medidas realizadas previamente a dicha estabilización que tiene lugar hacia los 5-10 minutos de encendido.

La temperatura del aire dentro de la cubeta se mide con un termistor linealizado de 0.2°C de sensibilidad. La temperatura de hoja no se mide directamente sino que se calcula a partir de una fórmula de balance energético. Para la medida de la irradiancia incidente en el exterior de la cámara se utiliza un sensor de selenio de PAR (400-700 nm).

La unidad ASU/MF de medida y control de flujo lleva incorporado un fluxímetro de masa y un desecador de humedad. El aire se toma a través de un tubo de muestreo de hasta 5 m de altura, para evitar interferencias locales de CO₂ debidas a la respiración de los operadores del aparato.

La respuesta al vapor de agua del analizador es alta en el momento del encendido, alcanzándose al cabo de 2-3 minutos los valores de equilibrio. La interferencia por el agua es pequeña (una concentración de agua de 20mb equivale a 1 vpm de CO₂) y en la mayoría de las medidas es despreciable.

La calidad del espectro de irradiancia se ve modificada por las propiedades de absorción diferenciada de la ventana de metacrilato que deja pasar el 85% de PAR y el 60% de IR. La luz total tendrá una proporción de PAR del 60%.

La intensidad de la irradiancia PAR se ve doblemente afectada por la extinción de la ventana y por el efecto borde de sombreado, con valores del 85% de la exterior con el rayo normal a la superficie de la cámara, con el rayo incidente de forma inclinada el efecto de sombreado de las paredes de la cámara se agudiza. La extinción de la ventana de metacrilato no representa excesivo problema si la irradiancia exterior es muy superior a la de saturación de la hoja medida, pero representa una fuente importante de error si se está midiendo por debajo de la irradiancia de saturación de la hoja.

La diferente velocidad de respuesta de la apertura estomática y de la fotosíntesis a cambios rápidos de la irradiancia puede ser artefactual, sobretudo en lo relacionado a la concentración de CO₂ intercelular al variar la irradiancia incidente sobre la hoja, ya sea disminuyéndola por el efecto de la extinción de la ventana de metacrilato o

aumentandola por variar la inclinación de la hoja con respecto a la fuente de iluminación (ver apartado 4.4.1).

2.3.4. POROMETRO DE BALANCE NULO (LI-1600)

Las medidas de resistencia estomática se realizaron con un porómetro LICOR 1600 (Licor Inc., Lincoln, Nebraska, USA) del tipo "steady state", de estado estable o balance nulo.

En este aparato la irradiancia se mide con un sensor de PAR (Li-190SB) en el rango de 400-700 nm, la temperatura de hoja y aire con termopares de chromel-constantan (0.051 mm de diámetro), y la humedad relativa con un sensor del tipo capacitivo (Vaisala Humicap).

El sistema permite fijar la humedad de la cámara a un valor determinado y mantenerla en equilibrio a lo largo de la medida. Para ello inyecta automáticamente aire seco a la cámara que compensa el agua aportada por el flujo transpiratorio. Como desecador utiliza silicagel. El micro ventilador interior permite mezclar el aire seco con el húmedo uniformizando y reduciendo la "boundary layer". La temperatura de la cubeta se mantiene mediante un sistema de ventilación externo como máximo 3°C por encima de la ambiental.

Una de las ventajas de este tipo de porómetros frente a los de tipo "transient" es que la resistencia estomática se calcula directamente a partir de los datos medidos lo cual

hace innecesarios curvas de calibrado y coeficientes empíricos.

La transpiración la calcula a partir del flujo de aire seco necesario para mantener la humedad de la cubeta al valor fijado. Asume que la humedad relativa del aire seco que inyecta es constante e igual a 2% HR y que en el interior de la hoja la humedad es del 100% a la temperatura de la hoja. Para los cálculos utiliza un valor de la resistencia de la "boundary layer" de 0.15 s cm^{-1} .

Dado que el sistema calcula la difusión como resistencia (s cm^{-1}), término actualmente en desuso, a partir de los datos originales se recalculó la difusión en unidades de conductancia molar ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) como se especifica en el apartado (2.4.5).

Las medidas se realizaron con la pinza provista de una apertura circular de 2 cm^2 de superficie de exposición, que permitía medidas rápidas y alteraba mínimamente las condiciones ambientales de la hoja. El tiempo de respuesta osciló de 10 a 40 segundos según el flujo transpiratorio de la muestra.

Al inicio de cada serie de medidas se registraron las condiciones ambientales con la misma cabeza sensora y se fijó la humedad al valor de la externa. Seguidamente se fijó la humedad de equilibrio a la humedad ambiental y se procedió a medir las hojas, primero en posición normal (la conductancia

de la cara inferior o abaxial) y después invirtiendo el cabezal con lo que se medía la conductancia de la cara superior o adaxial).

Por tratarse de hojas anfiestomáticas y realizarse las dos medidas de forma consecutiva, el tiempo transcurrido desde el primer contacto con la hoja y el final de la medida adaxial oscilaba entre 40 y 120 seg.

Todos los datos se transfirieron automáticamente a un ordenador portatil EPSON PX-8 conectado al porómetro via RS-232-C, lo que hizo nulos los errores de transcripción, factor importante en series de medidas de la magnitud de las que se realizaron.

Periódicamente se comprobó el medidor de flujo (método de la micropipeta) y se calibró el sensor de humedad contra sales de cloruro magnésico y cloruro sódico según las especificaciones del fabricante.

2.3.5. CAMARA DE PRESION PARA MEDIDA DE POTENCIAL HIDRICO DE HOJA

El potencial hídrico de hoja se determinó según el método descrito por Scholander et al., 1965, en una cámara de presión ("Plant Water Status Console" modelo 3005, Soil Moisture Equipment Corp., Santa Barbara, California, USA) y siguiendo las recomendaciones citadas en la bibliografía especializada (Slavik 1974, Turner 1981 b).

Inmediatamente después de realizar las medidas de porometría, las hojas se cortaron con una cuchilla fina y afilada y se determinaba su potencial. Para evitar la transpiración de la hoja durante la medida, la cámara se forró con papel de filtro humedecido. Una vez colocada la hoja en la cámara se cortaba el extremo del pecíolo eliminando la porción de los vasos que podrían haberse secado en la manipulación. A continuación se aplicaba la presión de manera gradual y paulatina.

Estudios preliminares del potencial hídrico de hojas de geranio mostraron considerable variación del mismo según la variedad y el estado de madurez de las hojas. Esto no influyó en nuestras medidas puesto que siempre se seleccionó la tercera hoja a partir del ápice.

La sección transversal del pecíolo presenta los tejidos vasculares en disposición anular con un haz central y haces adicionales externos e internos y gran cantidad de aerénquima. Por ello, para determinar el momento preciso de la salida de la saviapor el xilema se utilizaba una lupa de bajos aumentos y se tomó la precaución, sobre todo a bajas presiones, de evitar la interferencia del aire que pudiera pasar por el aerénquima ajustando la presión de sujeción del pecíolo de forma progresiva, realizando el suficiente número de réplicas y despreciando las medidas dudosas (corte inadecuado, velocidad excesiva de aumento de la presión en la cámara, mala sujeción del pecíolo...).

2.4. TRATAMIENTO MATEMATICO DE DATOS Y GRAFICACION

2.4.1. PARAMETROS AMBIENTALES

Digitalización y transformaciones básicas

Los registros en papel fueron digitalizados en un tablero magnético, conectado a una pantalla gráfica Tektronic 4113, con un programa realizado al efecto mediante el método de reseguir el perfil de la curva por segmentos. Si bien este procedimiento es en cierta medida subjetivo, la precisión alcanzada en el caso de variables de evolución relativamente lenta como la temperatura es superior a la requerida para los fines perseguidos en este estudio. La precisión de los cálculos de integrales y valores medios a partir de los valores digitalizados es equiparable a los medios clásicos empleados sobre registros de papel y superior a la toma de datos mediante data-logger con frecuencias de medida superiores a los 5 minutos.

En el caso de la irradiancia este tipo de presentación de los datos alcanza una gran precisión en los momentos claros o de nubosidad constante y una aceptable representación en los momentos de nubosidad variable siempre y cuando se aumente el número de pares digitalizados y la tarea de digitalización se realice por una persona correctamente preparada. Lo mismo sucede con la humedad que en determinados momentos se comporta como un parámetro de gran variabilidad.

Una vez en la memoria del ordenador los datos de los diferentes parámetros climáticos fueron multiplicados por los coeficientes apropiados para transformarlos en las unidades deseadas:

- las señales correspondientes a la temperatura y la humedad relativa fueron multiplicadas por los factores de escala de la digitalización

- la señal correspondiente al sensor de lux fué corregido, además de por los factores de escala, por un factor empírico aproximado de transformación de milivoltios de señal del luxómetro a $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ obtenido por comparación directa "in situ" con un sensor LI-190SB.

- la señal correspondiente al sensor de irradiancia total fué así mismo transformado a $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ mediante otro factor empírico determinado de forma similar al anterior.

Se determinó igualmente el déficit de presión parcial de vapor (DPPV) para cada punto de medida de humedad y temperatura según la siguiente fórmula (Buck 1981):

$$\text{DPPV} = \text{PPV} \cdot (100 - \text{HR}) / 100$$

donde:

HR humedad relativa del aire

PPV presión parcial de vapor a saturación para la temperatura del aire según la siguiente fórmula (Buck 1981):

$$\text{PPV} = 6.13753 \cdot \exp \left[\frac{t_a (18.564 - t_a / 254.4)}{t_a + 255.57} \right] \cdot 10^{-3}$$

Los ficheros descriptivos del clima diario estuvieron constituidos por paquetes de 100 a 200 pares de datos (hora del día x parámetro) con mayores valores en el caso de irradiancia en días nublados. A partir de dichos ficheros se obtuvieron por integración matemática los valores de irradiancia PAR total diaria, temperatura media durante las horas de luz, temperatura media durante la noche, DPPV durante las horas de luz y DPPV durante la noche. Así mismo se obtuvieron los valores máximos y mínimos e histogramas de frecuencia de intensidad de los tres parámetros climáticos principales tanto dentro como fuera del invernadero.

Para una descripción completa de los métodos y programas empleados y un análisis más detallado de los datos climáticos ver (Tapia 1987).

Los rangos y las clases de intensidad empleados fueron: irradiancia $10 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ temperatura 0.5°C y DPPV 0.5 KPa .

Los datos de los histogramas de frecuencia se calcularon como número de minutos de permanencia a lo largo de todo el período analizado (mes) de un parámetro dentro de una clase de intensidad dividido por el número de días incluidos en el análisis.

2.4.2. CALCULOS DEL INTERCAMBIO GASEOSO

La totalidad de los datos básicos medidos tanto con el equipo de laboratorio como el ADC portatil y el porómetro LI-1600, fueron transferidos al ordenador IBM 3083/XE01 del "Centro de Informática" de la Universidad de Barcelona en el cual, y mediante una serie de programas realizados al efecto (Tapia 1987), se recalcularon todos los parámetros estudiados, según las tendencias actuales (Moon y Flore, 1986).

Se procedió así por diversos motivos:

1) Corrección de los desfases de calibrado detectados durante las comprobaciones periódicas realizadas a los diversos sensores.

2) En el caso del porómetro, para el cálculo de todos los parámetros en las unidades molares.

3) Cálculo de parámetros no contemplados por los equipos originales (WUE, Ci/Co...).

4) Cálculo de otros parámetros a partir de datos básicos registrados por equipos diferentes (CO₂ intercelular en base a la tasa fotosintética medida en la cámara de laboratorio y en base a la conductancia medida por el porómetro LI-1600).

5) Cálculo de las medias y desviaciones de la media de las réplicas de medida.

6) Generación automática de los ficheros de graficación tanto de las evoluciones diarias de los parámetros como de las relaciones entre ellos.

Las fórmulas empleadas para cada uno de los equipos se ajustaron, en la mayoría de los casos, a las descritas en los correspondientes manuales. En este capítulo se describen detalladamente cada una de ellas y se justifican, en base a la bibliografía, cuando se ha creído necesario.

Cálculo de los parámetros

En el presente trabajo se hablará de conductancia estomática si bien no se ha descontado la conductancia de la cutícula que se estimó del orden de $1-20 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Schönherr 1982), con un importante rango de variación dependiente de la temperatura y con mayores valores con aumento de ésta (Holmgren et al. 1965).

Se han empleado las unidades molares para expresar los parámetros de intercambio gaseoso (fotosíntesis, transpiración, conductancia y resistencia).

Se ha preferido emplear el término de conductancia residual en lugar del de eficiencia de la carboxilación, más empleado en la actualidad (Ku y Edwards 1977b), debido a que se ha calculado en base al modelo clásico de resistencias (Berry y Downton 1982) y no como pendiente de la relación C_i -fotosíntesis obtenida experimentalmente. Las unidades

resultantes son $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en lugar de $\text{umol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{ubar}^{-1}$ o múltiplos.

En el cálculo de la conductancia residual se ha empleado un valor constante del punto de compensación con independencia de la temperatura, lo que deberá tenerse en cuenta al interpretar los resultados.

Las concentraciones de CO_2 y de vapor de agua se expresan en fracción molar con lo cual se elimina la necesidad de correcciones para el efecto de la temperatura y de la presión.

Las interacciones entre los flujos de agua y CO_2 se consideraron en el cálculo de la tasa de fotosíntesis y de la presión parcial de CO_2 intercelular (Jarman 1974).

Se tuvo en cuenta la distinta difusividad relativa del CO_2 y el vapor de agua en el espacio intercelular y en la "boundary layer" (Farquhar y Sharkey 1982).

Las medidas de irradiancia han sido expresadas como densidad de flujo fotónico fotosintético (400-700 nm) que define de forma adecuada la zona del espectro fotosintéticamente activa (PAR) (Mc Cree 1972, 1981).

2.4.3. CALCULOS EMPLEADOS EN EL INTERCAMBIO GASEOSO DE LABORATORIO

Parámetros medidos:

RADEX	irradiancia en la cámara ($\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
TEMPC	temperatura del aire en la cámara ($^{\circ}\text{C}$)
HUMC	humedad relativa en la cámara (%)
TEMPIN	temperatura del aire a la entrada ($^{\circ}\text{C}$)
HUMIN	humedad relativa del aire a la entrada (%)
TEMPH	temperatura de la hoja ($^{\circ}\text{C}$)
AREA	superficie de la hoja medida (cm^2)
VFRASCO	volumen del recipiente de medida del flujo (575.55 cm^3)
TIEMP	tiempo empleado en el desplazamiento del agua en la medida del flujo (seg)
DIFCO2	diferencia de concentración de CO_2 entre el aire de la cámara y el de referencia medido por el IRGA diferencial (ppm)

Constantes:

CO2EX	concentración de CO_2 atmosférico (350 ppm)
PCOMP	punto de compensación del CO_2 (50 ppm)
PKPA	presión atmosférica en KPa (101.3 KPa)
RBM	resistencia de la "boundary layer" de la cámara ($0.25 \text{ m}^2 \text{ s mol}^{-1}$)

1) El flujo volumétrico de aire se calculó a partir del tiempo de desplazamiento de agua del interior de un recipiente de volumen conocido:

$$\text{FLUJO} = \text{VFRASCO} / \text{TIEMP} * 0.0036 \quad \text{m}^3 \text{ h}^{-1}$$

2) La tasa fotosintética neta se calculó a partir de la diferencia de concentración de CO₂ medida por el IRGA y del flujo (Sestak et al. 1971).

$$AVAR = \frac{0.631313 * DIFCO_2 * FLUJO * 44 * 273}{(AREA * 22.414 * (T + 273))} \quad \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

donde:

0.631313 es un factor de conversión de mg CO₂ dm⁻² h⁻¹ a $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

T temperatura del aire durante la determinación del flujo

3) La radiación incidente en la hoja (RADIN) se calculó a partir de la radiación incidente en la cámara (RADEX) mediante dos funciones polinómicas de ajuste de segundo grado una en el rango de 20-100 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y otra de 101-1600 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ obtenidas experimentalmente.

4) El gradiente de presión parcial de vapor (GPPV) se calculó asumiendo el 100% de humedad relativa en el espacio intercelular a la temperatura de la hoja (Jarvis 1971):

$$GPPV = PPVH - (PPVA * HUMC / 100) \quad \text{KPa}$$

donde:

PPVH presión parcial de vapor a la temperatura de la hoja (KPa)

PPVA presión parcial de vapor a la temperatura del aire de la cámara (KPa)

5) La transpiración de la cámara (TRACAM) se calculó como diferencia de densidad de vapor del aire de entrada y del de salida de la cámara:

$$\text{TRACAM} = (\text{DVC} - \text{DVIN}) * 555.75 / \text{TIEMP} / \text{AREA} / 1.8 \quad \text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

donde:

DVC densidad de vapor del aire en la cámara (g m⁻³)

DVIN densidad de vapor del aire de entrada (g m⁻³)

6) La conductancia estomática al agua (WCCAM) se calculó como el inverso de la resistencia estomática (RESCAM) asumiendo que en el espacio intercelular el vapor de agua se encuentra a saturación a la temperatura de la hoja (Jarvis 1971):

$$\text{WCCAM} = 1 / \text{RESCAM} = 1 / ((\text{GPPV} / \text{PKPA}) / \text{TRACAM} - \text{RB}) \quad \text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

7) Para el cálculo de la conductancia total al CO₂ se asumió que las conductancias son proporcionales a los coeficientes de difusión molar (Cowan 1977), y que estos son distintos para el CO₂ y el agua, tanto en el estoma como en la "boundary layer":

$$\text{GCCAM} = 1 / (1.6 / \text{WCCAM} + 1.37 / \text{GB}) / 1000 \quad \text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

donde:

1.6 cociente de difusividades de CO₂ y vapor de agua en aire a través del estoma

1.37 cociente de difusividades de CO₂ y vapor de agua en la "boundary layer" (Kays 1966)

8) La concentración de CO₂ intercelular se calculó a partir de la transpiración, la fotosíntesis neta y la conductancia total al CO₂ (Von Caemmerer y Farquhar 1981):

$$\text{CO2INC} = \frac{((\text{GCCAM}-\text{TRACAM}/2000)*\text{CO2CAM}-\text{AVAR})}{(\text{GCCAM}+\text{TRACAM}/2000)} \quad \text{ppm}$$

9) La conductancia residual se calculó asumiendo que en los lugares de carboxilación la concentración de CO₂ es equivalente al punto de compensación del CO₂ (Farquhar y Sharkey 1982):

$$\text{GRESIC} = 1/((\text{CO2INC}-\text{PCOMP})/\text{AVAR})*1000 \quad \text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

10) La eficiencia hídrica (WUE) se calculó a partir de la fotosíntesis neta y la transpiración como μmol de CO₂ absorbido por mmol de H₂O transpirado:

$$\text{WUEC} = \text{AVAR}/\text{TRACAM} \quad \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$$

11) La eficiencia en el uso de la luz (QU) (no el "quantum yield") se calculó como el cociente entre la tasa fotosintética neta y la radiación incidente en la hoja. No se descontó la fracción de irradiancia reflejada ni la transmitida por la hoja.

$$\text{QU} = \text{AVAR}/\text{RADEX} \quad \mu\text{mol CO}_2 \text{ absorbido } \mu\text{E}^{-1} \text{ incidente}$$

El "quantum yield" aparente se calculó como la pendiente de la respuesta de fotosíntesis a la irradiancia entre los dos puntos de subida medidos a menor irradiancia, comprendidos entre 50 y 175 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

12) El índice C_i/C_o se calculó como cociente entre la concentración de CO₂ en el espacio intercelular y en la cámara y se expresó como porcentaje:

$$C_i/C_o = CO_2INC/CO_2CAM * 100 \quad \%$$

NOTAS:

Los parámetros en base al porómetro se calcularon con las mismas fórmulas empleando la conductancia del porómetro y estimando la transpiración dentro de la cámara como TRAESC.

$$TRAESC = (WCTOP * GB) * (GPPV / 101.3) / (WCTOP + GB)$$

Las tasas de intercambio de gases se expresaron en base al área total de una cara de la hoja, si bien se determinó también el peso seco de la hoja y el % de área proyectada respecto al total.

2.4.4. CALCULOS EMPLEADOS EN EL IRGA PORTATIL ADC

Parámetros medidos:

RADEX A	densidad de flujo cuántico fotosintético externo ($\mu E \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
HUMEX A	humedad relativa del aire (%)
TEMPEX A	temperatura del aire externo ($^{\circ}C$)
REFCO2	concentración del CO ₂ del aire de referencia que entra en la cubeta (vpm)
ANACO2	concentración de CO ₂ del aire de análisis que sale de la cubeta (vpm)
V	flujo de aire en volumen ($ml \text{ s}^{-1}$)
PAREX A	densidad de flujo cuántico fotosintético incidente en la cubeta durante la medida ($\mu E \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

TEMPA	temperatura del aire en la cubeta durante la medida (°C)
HR	humedad relativa de la cubeta durante la medida (%)

Constantes:

AREA	superficie de la hoja expuesta (6.25 cm ²)
PBAR	presión atmosférica en bares (1.013 bar)
PKPA	presión atmosférica en kilopascales (101.3 KPa)
AMAX	coeficiente de la función de respuesta al vapor de agua (1 vpm)
PCOMP	punto de compensación al CO ₂ (50 vpm)
ALANDA	calor latente vaporización agua (45032 J mol ⁻¹ a 0°C y 42906 J mol ⁻¹ a 50°C) se utilizó el valor 44750-TEMPA*32
AMA	peso molecular del aire (28.97 g mol ⁻¹)
CP	calor específico a presión constante (1.012 J g ⁻¹ K ⁻¹)
SIGMA	constante de Stefan Boltzmann (5.7*10 ⁻⁸ W m ⁻² K ⁻⁴)
RBM	resistencia de la "boundary layer" en la cubeta (0.25 m ² s mol ⁻¹)

1) El flujo de aire por unidad de superficie a través de la cubeta se calculó a partir del flujo volumétrico aplicando las correcciones para la presión y la temperatura según la siguiente fórmula:

$$\begin{aligned}
 WVAR &= (V/1000) * (1/22.4) * (273/273+TEMPA) * (PBAR/1.013) * \\
 &\quad * (10000/AREA) \\
 &= ((V*PBAR)/((273+TEMPA)AREA)) * 120.311 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}
 \end{aligned}$$

2) La tasa de transpiración (EVARI) se midió como diferencia entre la tasa de entrada y salida de vapor de agua de la cubeta y asumiendo que en la cubeta entra aire seco:

$$EVARI = (EOVAR / (PBAR - EOVAR)) * WVAR \quad \text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

$$EOVAR = ESVAR * HR / 100$$

donde:

EOVAR presión de vapor del aire a la salida de la cubeta

ESVAR presión de vapor a saturación a la temperatura de la cubeta

3) La diferencia de temperatura hoja-aire se estimó a partir del balance energético de la hoja dentro de la cubeta asumiendo que:

- la radiación incidente consta de un 50% de radiación visible y un 50% de infrarroja

- la ventana de la pinza transmite un 85% de radiación visible y un 60% de radiación infrarroja

- la hoja absorbe el 80% de la radiación visible y un 20% de la radiación infrarroja

a) La energía absorbida por la hoja (HVAR) es:

$$\begin{aligned} HVAR &= (PAREX * 698 / 3190) * (0.8 * 0.85 + 0.2 * 0.6) \\ &= 0.175 * PAREX \end{aligned} \quad \text{W m}^{-2}$$

donde:

698/3190 factor de conversión de moles de cuantos a wátios por metro cuadrado

b) La diferencia de temperatura hoja-aire (DTVAR) será:

$$DTVAR = \frac{(0.175 * PAREX - ALANDA * EVARI)}{(0.93 * AMA * CP / RBM + (4.5 + TEMP A / 16))} \quad ^\circ C$$

donde:

$$4.5 + TEMP A / 16 = 4 * SIGMA (TEMP A + 273)^3$$

4) La temperatura de hoja (TEMPHOJA) se calculó a partir de la temperatura del aire y la diferencia de temperatura hoja-aire:

$$TEMPHOJA = TEMP A + DTVAR \quad ^\circ C$$

5) La conductancia estomática al agua (GSVAR) se calculó como el inverso de la resistencia estomática (RSVAR) asumiendo que en el espacio intercelular el vapor de agua se encuentra a saturación a la temperatura de la hoja (Jarvis 1971):

$$GSVAR = 1 / RSVAR \\ = (1 / ((E1VAR / EOVAR - 1) / WVAR - RBM)) * 1000 \quad \text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

donde:

E1VAR presión de vapor a saturación a la temperatura de la hoja

6) Para el cálculo de la tasa fotosintética neta (AVAR), la concentración de CO₂ del aire de análisis se corrigió para la sensibilidad cruzada al vapor de agua y se eliminó el efecto diluidor del agua de la cubeta suministrada por la hoja:

$$CCVAR = ANACO2 - AMAX * (1 + 7.87 * 0.0001 * ANACO2 * (1 - EXP(-0.07 * EOVAR * 1000)))$$

$$AVAR = CO2REF - (CCVAR * PBAR / (PBAR - EOVAR)) * WVAR$$

$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

donde:

ANACO2 concentración de CO2 medida en vpm

CCVAR concentración de CO2 corregida en vpm

$\text{CCVAR} \cdot \text{PBAR} / (\text{PBAR} - \text{EOVAR})$ es la concentración de CO2 del aire de análisis eliminando el efecto diluidor del vapor de agua atrapado en la cubeta

7) Para el cálculo de la conductancia total al CO2 se asumió que las conductancias son proporcionales a los coeficientes de difusión molar (Cowan 1977), y que estos son distintos para el CO2 y el agua, tanto en el estoma como en la "boundary layer":

$$\text{GCVAR} = 1 / (1.6 / \text{GSVAR} + 1.37 / \text{GBM}) \quad \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$$

8) La concentración de CO2 intercelular se calculó a partir de la tasa transpiratoria, la tasa fotosintética neta y la conductancia total al CO2 (Von Caemmerer y Farquhar 1981):

$$\text{CI} = ((\text{GCVAR} - \text{EVARI} / 2) \cdot \text{CCVAR} - \text{AVAR}) / (\text{GCVAR} + \text{EVARI} / 2) \quad \text{ppm}$$

9) La conductancia residual se calculó asumiendo que en los lugares de carboxilación la concentración de CO2 es equivalente al punto de compensación del CO2 (Berry y Downton 1982):

$$\text{GR} = 1 / ((\text{CI}) - \text{PCOM}) / \text{AVAR} \cdot 1000 \quad \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$$

10) A partir de la temperatura del aire exterior y de la diferencia de temperatura hoja-aire dentro de la cámara se estimó la temperatura de hoja en el exterior (THOJEX) y a partir de esta la transpiración estimada en el exterior (TRAES) y la eficiencia hídrica (WUE) (umol de CO₂ absorbido por mmol de H₂O transpirado):

$$\text{THOJEX} = \text{TEMPEX} + \text{DTVAR} \quad \text{°C}$$

$$\text{TRAES} = (\text{GSVAR} + \text{GBM}) * (\text{GPPVE} / 101.3) / (\text{GSVAR} + \text{GBM}) * 1000$$

mmol m⁻² s⁻¹

$$\text{WUE A} = \text{AVAR} / \text{TRAES} \quad \text{umol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$$

donde:

GPPVE GPPV en KPa estimado a partir de los
 parámetros exteriores (TEMPEX, HUMEX,
 THOJEX)

101.3 presión atmosférica en KPa

11) La eficiencia en el uso de la luz (QU) se calculó como el cociente entre la tasa fotosintética neta y la radiación incidente en la hoja (umol CO₂ absorbido por uE incidente). No se descontó la fracción reflejada ni la transmitida por la hoja.

$$\text{QU} = \text{AVAR} / \text{PAREX} \quad \text{umol CO}_2 \text{ uE}^{-1}$$

12) El cociente C_i/C_o se calculó a partir de la concentración de CO₂ en el espacio intercelular y en el aire de referencia y se expresó como porcentaje:

$$\text{CI/CO} = \text{CI} / \text{ANACO}_2 * 100 \quad \%$$

Nota:

La tasa de transpiración, la tasa fotosintética neta, las conductancias al agua y al CO₂, y el CO₂ intercelular se determinaron conjuntamente para las dos caras expresándose los resultados en términos de superficie foliar de una sola cara.

2.4.5. CALCULOS EMPLEADOS EN LOS DATOS DEL POROMETRO

Parametros medidos:

RADEX P	densidad de flujo cuántico fotosintético externo ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
HUMEX P	humedad relativa del aire (%)
TEMPEX P	temperatura del aire externo ($^{\circ}\text{C}$)
PAR N	irradiancia foliar (sobre el haz) durante la medida de la conductancia del envés ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
HR	humedad relativa en la cubeta durante la medida (%)
T CUB	temperatura del aire en la cubeta durante la medida ($^{\circ}\text{C}$)
T HOJA	temperatura de la hoja durante la medida ($^{\circ}\text{C}$)
FLUJO	flujo volumétrico ($\text{cm}^3 \text{seg}^{-1}$)

Constantes:

APSET	área de la ventana de medida 2 cm^2
RBMP	resistencia de la "boundary layer" ($0.35 \text{ m}^2 \text{ s mol}^{-1}$)
PKPA	presión atmosférica en KPa (101.3 KPa)

1) la transpiración (TRANS) se calculó para cada cara de la hoja a partir del flujo volumétrico medido por el aparato

y de la humedad relativa de la cámara, asumiendo que el vapor de agua de la cámara proviene de la hoja y que el aire seco que entra en la cubeta tiene una humedad relativa del 2%:

$$\text{TRANS} = (10/18) * \text{FLUJO} * (\text{HR} - 2) / 100 * \text{DVC} / \text{APSET} \quad \text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

donde:

DVC densidad de vapor de agua a saturación a la temperatura de la cubeta (g m^{-3})

10/18 factor de conversión de unidades

2) El gradiente de presión parcial de vapor (GPPV) se calculó asumiendo el 100% de humedad relativa en el espacio intercelular a la temperatura de la hoja (Jarvis 1971):

$$\text{GPPV} = \text{PPVH} - (\text{PPVA} * \text{HR} / 100) \quad \text{KPa}$$

donde:

PPVH presión parcial de vapor a la temperatura de la hoja (KPa)

PPVA presión parcial de vapor a la temperatura del aire de la cubeta (KPa)

3) La resistencia total a la difusión del agua (RT) se calculó a partir del gradiente de presión parcial de vapor y de la transpiración:

$$\text{RT} = \text{GPPV} / \text{PKPA} / \text{TRANS} \quad \text{m}^2 \text{ s mmol}^{-1}$$

4) La resistencia estomática a la difusión del agua (RDM) molar se calculó a partir de la resistencia total, asumiendo una resistencia cuticular infinita en paralelo ($1/\text{RC} = 0$) con la resistencia estomática y una resistencia de la "boundary layer" en serie:

$$RDM = RT - RBMP \quad m^2 \text{ s } mmol^{-1}$$

5) La conductancia estomática (WCOND) se calculó como el inverso de la resistencia estomática para cada una de las caras:

$$WCOND = 1/RDM \quad mmol \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

NOTA:

La transpiración, resistencias y conductancia se calcularon independientemente para cada cara de la hoja N (normal o envés) y R (revés o haz)

6) La transpiración total de la hoja (ETOT) se calculó como suma de la transpiración del envés y del haz:

$$ETOT = TRANS \text{ N} + TRANS \text{ R} \quad mmol \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

7) La conductancia total de la hoja (GWTOT) se calculó como suma de la conductancia del envés y del haz:

$$GWTOT = GW \text{ N} + GW \text{ R} \quad mmol \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

8) La relación de conductancias (WCRATI) se calculó como cociente entre la conductancia del envés y la del haz:

$$GWRATI = GW \text{ N} / GW \text{ R}$$

9) La relación entre la transpiración y la radiación (E/PAR) se calculó a partir de la transpiración total y de la irradiancia correspondiente a la medida del envés (N):

$$E/PAR = ETOT * 1000 / PAR \text{ N} \quad \mu mol \text{ H}_2\text{O } \mu E^{-1}$$

2.4.6. OTROS CALCULOS Y DETERMINACIONES REALIZADAS

1) En relación con los cálculos de "quantum yield" (QY) y de la eficiencia en el uso de la irradiancia (QU) (apartados 2.4.3., 2.4.4), y para cuantificar su efecto sobre dicho parámetro, se obtuvo la radiación absorbida por la hoja restando a la radiación incidente la porción reflejada y transmitida por la misma. Las determinaciones se realizaron con luz solar o con las lámparas del sistema de fotosíntesis. La radiación reflejada se midió 1 cm por encima de la superficie de la hoja con un ángulo de 45° de la radiación perpendicular. La radiación transmitida se midió normal al plano justo debajo de la hoja. Estas medidas se hicieron en varias posiciones de la hoja (Sharp et al 1983).

2) En los ciclos de medida de campo se calculó el deficit de saturación de tiesto (DST) al inicio del día:

$$DST = PSCC - PSIN \quad \text{g ó cm}^3$$

donde:

PSCC peso del sistema (planta+substrato+tiesto) a capacidad de container (g)

PSIN peso del sistema al inicio del día (g)

3) El índice de tamaño de planta "size index" (SI) se calculó según la fórmula de Fitzpatrick (1983a):

$$SI = ALT + ((DIAMA + DIAME) / 2) \quad \text{cm}$$

donde:

ALT	altura de la planta (cm)
DIAMA	diámetro mayor de la planta (cm)
DIAME	diámetro menor de la planta (cm)

4) Indice de distribucion de raiz (IDR) se calculó a partir de:

$$\text{IDR} = (\text{DALT} * \text{DPER}) / 100 \quad \%$$

donde:

DALT	porcentaje de distribución en altura (%)
DPER	porcentaje de distribución perimétrica (%)

2.4.7. GRAFICACION

Para un mejor estudio de los datos obtenidos y de sus interrelaciones se realizaron una serie de gráficas a partir de los mismos contemplados como valores medios o como valores individuales. Las gráficas fueron de cuatro tipos:

- evoluciones temporales a lo largo de la experiencia
 - de laboratorio
 - de ciclo diario
- relación entre parámetros de laboratorio
- relación entre parámetros en campo
 - datos individuales
 - medias unidas por un trazo continuo
- comparación de datos a nivel global

Por limitaciones en el tiempo de disponibilidad de utilización del plotter y dado el volúmen de graficación, las gráficas no llevan las unidades de los parámetros representados. El significado de los símbolos y las unidades se encuentran recogido en el Anexo-I.

NOTA: En este estudio se presentará solamente las gráficas obtenidas, debido al enorme volúmen de las tablas de datos empleadas. Se dispone de un archivo completo de los mismos, en cinta de ordenador, como base de datos para futuros análisis.

En los pies de gráficas y en los ejes se utilizan términos abreviados cuyo significado se especifica en el Anexo-I.

En las curvas de respuesta a la irradiancia en laboratorio se indican los valores medidos durante la fase de subida de la irradiancia mediante símbolos "negros" y los de la fase de bajada mediante símbolos "blancos".

En las gráficas de intercambio de gases en laboratorio se indican los valores de estabilización y en el caso de producción de ondas, la cúspide de la segunda onda, a excepción de algunas curvas en las que se produjo una onda de activación cuyo máximo fué significativamente superior a los valores de estabilización, en este caso dichos valores se representan y se indican.

En las gráficas de ciclo diario de invernadero, en las relaciones además de los valores muestrales se representan las medias horarias unidas por un trazo y se señala con → la dirección y sentido de avance del tiempo.

3. RESULTADOS

3. RESULTADOS

La dificultad de promediar los resultados obtenidos, en experiencias como las realizadas, en las que la variabilidad individual de la hoja puede afectar de forma drástica a las relaciones inter-paramétricas, hace aconsejable el empleo del denominado análisis gráfico (Scott 1980) en lugar de análisis estadísticos promediativos. Los resultados se presentarán pues en su totalidad en forma gráfica y se acompañan de una descripción minuciosa e individualizada de las mismas.

La discusión e interpretación de los resultados se deja para el capítulo de discusión en el que se analizan en conjunto los resultados más significativos dejando de lado los que resultan anecdóticos o de escasa significación desde el punto de vista de los objetivos del estudio.

3.1. CLIMA A LO LARGO DEL AÑO

El registro micro-climático se mantuvo de forma continuada (a excepción de algunas fases por avería en los registradores) durante los dos ciclos de cultivo. Los resultados del análisis microclimático se expresarán a continuación en base a un ciclo anual completo y único que recoja las características climáticas más sobresalientes.

Los resultados del análisis significativos en relación a las medidas de intercambio gaseosos de laboratorio y de campo se citarán en el apartado correspondiente.

3.1.1. IRRADIANCIA

La irradiancia externa acumulada diaria siguió la dinámica típica acampanada con valores máximos a mediados del año de $55 \text{ E m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ y valores de $15 \text{ E m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en la fase invernal, en días claros. La mayoría de los días se encontraron en el rango entre los valores de día claro de la época correspondiente y un 20-30% por debajo. Menos de un 10% de los días presentaron una alta nubosidad dando valores de irradiancia acumulada muy por debajo del resto (Fig. 3.1a).

La irradiancia diaria acumulada en el interior del invernadero siguió una dinámica plurimodal con máximos en abril de $24 \text{ E m}^{-2} \text{ día}^{-1}$. A partir de este momento la irradiancia interior se vió fuertemente influenciada, además de por las fluctuaciones en el exterior, por los encalados realizados por el horticultor y el lavado de las cubiertas por las lluvias. Esto dió como resultado una disminución de la irradiancia acumulada en los meses estivales hasta valores entre $15\text{-}20 \text{ E m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ y un aumento posterior hasta los valores máximos de $24 \text{ E m}^{-2} \text{ día}^{-1}$. En los dos años estudiados, la recuperación de irradiancia debida al lavado del encalado estival por las lluvias se produjo con más de un

mes de diferencia siendo seguidas en los dos casos por un nuevo encalado cuyos efectos se adentraron ya en la fase invernal.

En los cuatro meses invernales (los de mayor interés desde el punto de vista de la producción de la planta) la radiación diaria acumulada se mantuvo entre valores de 5-10 E m⁻² día⁻¹ (Fig. 3.2a).

3.1.2. TEMPERATURA

La temperatura máxima diaria del aire exterior siguió una dinámica con máximos entre 30°C y 33°C en los meses de julio y agosto para descender durante los meses de septiembre a enero-febrero donde se alcanzan los valores mínimos de 10°C a 15°C. La temperatura mínima diaria exterior siguió una dinámica muy correlacionada con saltos térmicos similares durante todo el año a excepción del mes de octubre que fueron algo menores (Fig. 3.1b).

La temperatura media exterior durante las horas de luz siguió la misma dinámica de la máxima si bien con valores menores, máximos en julio y agosto entre 28°C y 30°C y mínimos en enero-febrero entre 9°C y 12°C. La temperatura media exterior durante la noche se mantuvo entre 3°C y 4°C por debajo de la de las horas de luz, con menor salto térmico en los meses invernales (Fig. 3.1c).

Las temperaturas máximas diarias en el interior del invernadero se alcanzaron en los meses de julio-agosto con valores comprendidos entre 32°C y 36°C, a partir de este momento estas temperaturas descendieron siguiendo la misma dinámica que las temperaturas externas pero manteniéndose de 3°C a 5°C por encima de las mismas. En los meses de febrero, marzo y abril esta diferencia fué aún mayor de 5°C a 8°C (Fig. 3.2b).

Las temperaturas internas mínimas diarias siguieron a las externas con uno o dos grados por encima de ella durante la fase otoñal y de 4°C a 6°C durante la fase invernal (debido al efecto de la calefacción) a excepción de algunos días de helada en que se alcanzaron diferencias de hasta 12°C (Fig. 3.2b).

La dinámica de la temperatura interna media durante las horas de luz fué idéntica a la de las máximas, pero con valores inferiores. Los valores medios máximos estuvieron comprendidos entre 30-33°C y los mínimos entre 15-20°C. Las temperaturas internas medias durante la noche se mantuvieron en valores entre 4-6°C por debajo de las del período de luz (Fig. 3.2c).

3.1.3. DEFICIT DE PRESION PARCIAL DE VAPOR

El DPPV externo medio diario durante las horas de luz alcanzó valores máximos entre 1.5-2 KPa en los meses de

julio, agosto y septiembre. El resto del año se mantuvo en valores entre 0.3-1 KPa. Los valores de noche se mantuvieron prácticamente durante todo el año por debajo de 1 KPa (Fig. 3.1d).

En el interior del invernadero el DPPV medio diario durante las horas de luz se mantuvo en los meses de julio y agosto por encima de 1.5 KPa, permaneciendo en los meses invernales de cultivo entre 0.8-1.2 KPa (Fig. 3.2d).

3.2. INTERCAMBIO GASEOSO DE HOJA EN LABORATORIO

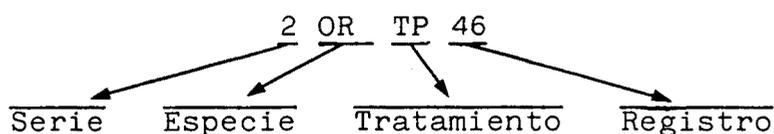
Como se ha descrito en material y metodos (apartado 2.2.2.) en relación al diseño de la experiencia, las mediciones de laboratorio consistieron en cuatro series (a lo largo del año) en cada una de las cuales se midió (en las tres especies) la respuesta a la variación de los parámetros físicos: irradiancia, temperatura y DPPV, siguiendo dos aproximaciones metodológicas (sin apertura de la cámara durante la medición, y con apertura y medición con el Li-1600), a excepción de la primera serie de Agosto solo con apertura, si bien los datos que se analizan son, siempre que es posible, los obtenidos con la cámara.

Por otro lado, el análisis de cada una de las experiencias comportó la contrastación de la respuesta de cada uno de los principales parámetros fisiológicos, dando como resultado un gran número de gráficas descriptivas para cada tipo de experiencia.

De esta información una parte tiene un valor puramente de certificación de las condiciones experimentales (evolución horaria de los parámetros ambientales en la cámara a lo largo de la experiencia, etc...). Otra parte es en cierta medida redundante por corresponder a tratamientos distintos (con o sin medida de Li-1600, serie estacional, etc...) sin un marcado efecto en los parámetros estudiados.

De todos las medidas individuales, en este apartado de resultados se analizarán en detalle las que se ha considerado son representativas de la respuesta de las tres especies a los tratamientos recibidos. Como corroboración de la validez y representatividad de los resultados, se describen brevemente y se incluyen en el apartado correspondiente el resto de las principales gráficas obtenidas.

Las gráficas se agruparon en módulos de cuatro por página siguiendo un criterio de concepto. Dado el gran volumen de gráficas, y a fin de facilitar su identificación, el encabezamiento de las mismas incluye un código indicativo de la serie, la especie, el tratamiento y el número de la experiencia:

Serie:

1 = agosto
 2 = octubre
 3 = diciembre
 4 = marzo

Especie:

OR = P. zonale "Orange Ricard"
 FL = P. grandiflorum "Flamingo"
 OL = P. peltatum "Old Lady"

Tratamiento:

L = irradiancia
 LP= irrad.+Li-1600
 T = temperatura
 TP= temp.+ Li-1600
 H = DPPV
 HP= DPPV + Li-1600

Registro:

Nº de registro de
 la hoja muestreada

En este apartado los resultados se darán siempre en el mismo orden: "Orange Ricard" (P. zonale), "Flamingo" (P.

grandiflorum) y "Old Lady" P. peltatum) utilizando indistintamente el término especie o variedad y las siguientes abreviaturas OR, FL y OL.

3.2.1. PRIMERA SERIE (AGOSTO)

Esta primera serie de medidas de intercambio gaseoso en laboratorio se inició un mes después del trasplante y durante el período del primer corte de esquejes. Las plantas se habían desarrollado con unas irradiancias diarias entre 10 y 15 E m⁻² día⁻¹, unas temperaturas máximas de 30°C a 33°C, mínimas de 20°C a 23°C, medias durante las horas de luz de 29°C a 32°C y medias durante las horas de noche de 22°C a 25°C. Los déficits de presión parcial de vapor medios durante las horas de luz fueron de 1.3 a 1.7 KPa. La frecuencia de riego durante este período fué de 90 cm³ a 120 cm³ por planta y día.

Durante esta serie solo se realizaron mediciones con apertura de la cámara por encontrarse en fase de desarrollo el sistema de medición y regulación de humedad de la cámara y del circuito de entrada.

ORANGE RICARD

-Respuesta a la irradiancia con apertura de la cámara (1 ORLP 19)

Los valores máximos alcanzados fueron: fotosíntesis neta 13.7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, conductancia residual (GRESIP) 90 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, conductancia estomática (WCTOP) 350 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, eficiencia en el uso de la irradiancia (QU) 0.038 $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{Q incidente}$ (Fig. 3.3).

Las curvas de respuesta a la irradiancia de la fotosíntesis y la conductancia residual siguieron una dinámica de saturación alcanzándose ésta a $600 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mostrando ambas curvas una cierta asimetría durante la subida y la bajada con menores valores en esta última (Fig. 3.3a).

La conductancia estomática mostró valores máximos entre los 200 y $400 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ disminuyendo a mayores irradiancias. Se obtuvieron valores inferiores tanto a bajas como a altas irradiancias durante la segunda parte de la experiencia. La relación de conductancias (WCRATI) aumentó con la radiación desde valores de 2.5 hasta valores próximos a 4 (Fig. 3.3b). La relación C_i/C_o disminuyó de forma lineal con los aumentos de irradiancia desde valores de 90% hasta valores de alrededor de 60% (Fig. 3.3c).

La relación entre la fotosíntesis y la conductancia estomática mostró una dinámica peculiar con conductancias máximas a valores medios de fotosíntesis y menores conductancias a las máximas tasas fotosintéticas, alcanzándose la zona de limitación de fotosíntesis por el estoma con lo que se produjo una reducción reversible de la misma del 18% (Fig. 3.4a).

La relación fotosíntesis-conductancia residual fué fuertemente curvilínea, aumentando la curvatura al aumentar la tasa fotosintética, denotando un progresivo incremento en la limitación estomática. De esta tendencia se separa el

punto de mayor conductancia residual que es a la vez el punto de mayor limitación estomática (Fig. 3.4a).

El CO₂ intercelular disminuyó con una tendencia ligeramente curvilínea con los aumentos de fotosíntesis, pasando de valores algo superiores a 300 vpm a valores algo superiores a 200 vpm, con valores máximos de fotosíntesis a estas últimas concentraciones. El único punto con CO₂ intercelular inferior a 200 vpm correspondió a una tasa fotosintética inferior a las máximas (Fig. 3.4b).

La conductancia estomática máxima representó valores de CO₂ intercelular de alrededor de 290 vpm, la reducción de CO₂ intercelular por debajo de este valor fué acompañada de una reducción proporcional de conductancia. La conductancia residual aumentó de forma rectilínea entre 300 vpm y 200 vpm produciéndose una cierta saturación a valores inferiores a 200 vpm (Fig. 3.4c).

- Respuesta a la temperatura con apertura de la cámara
(1 ORTP 28)

Las curvas de fotosíntesis, conductancia residual y eficiencia en la utilización de la irradiancia mostraron una dinámica con respecto a la temperatura con valores máximos entre 25°C y 30°C. Los valores máximos alcanzados fueron: fotosíntesis neta 14.1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, conductancia residual 70 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, eficiencia en el uso de la irradiancia 0.015 $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{Q incidente}$ (Fig. 3.5).

La conductancia estomática se mantuvo en valores de 480 $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ entre los 20°C y 30°C para aumentar hasta 600 $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a temperaturas superiores (Fig. 3.5a). La relación de conductancias envés-haz disminuyó ligeramente con la temperatura pasando de valores de 2.7 a valores de 2.2. La relación C_i/C_o se mantuvo entre 84% y 81% siguiendo una dinámica inversa a la de la fotosíntesis, con mayores valores a bajas y altas temperaturas y menores valores entre 25°C y 30°C (Fig. 3.5c).

La relación fotosíntesis-conductancia estomática mostró mayores conductancias a menores tasas fotosintéticas si bien la mayoría de los puntos coincidieron dentro de un estrecho margen, la relación fotosíntesis-conductancia residual fue lineal y positiva (Fig. 3.6a). El CO_2 intercelular se mantuvo alrededor de 255 vpm a pesar de los cambios en fotosíntesis, conductancia residual y conductancia estomática (Figs. 3.6b y 3.6c).

- Respuesta al DPPV con apertura de cámara (1 ORHP 32)

La fotosíntesis se mantuvo a altos valores de 14.2 $\text{umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a gradientes inferiores a 2 KPa, a mayores valores de GPPV se produjo una fuerte caída de la fotosíntesis hasta tan solo el 20% de su valor inicial a 2.7 KPa. Por el contrario la conductancia estomática disminuyó de forma lineal y pronunciada con el gradiente de valores máximos de 460 $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a valores mínimos de 106 $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Fig. 3.7a).

La conductancia residual alcanzó su valor máximo de 77 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ alrededor de los 2 KPa, disminuyendo de forma pronunciada a partir de este momento (Fig. 3.7c). La transpiración siguió una dinámica similar a la de la fotosíntesis y conductancia residual con valores constantes y altos a GPPV inferior a 2 KPa y una fuerte reducción a valores superiores. El WUE se mantuvo constante en valores de 2.6-2.3 umol mmol^{-1} a excepción del último punto de medida en el que se redujo hasta 1.5 umol mmol^{-1} siendo, junto con la WCRATI, el más conservador de los parámetros medidos (Fig. 3.7b).

La relación C_i/C_o pasó de 81% a 71% con los aumentos de GPPV para volverse a recuperar hasta cerca de 80% en el último punto. La relación de conductancias se mantuvo alrededor de 2 a excepción del último punto de medida en que pasó a ser de 4 (Fig. 3.7d).

La transpiración mostró una relación lineal con la fotosíntesis a diferencia del WUE que varió según una cierta dinámica de saturación. La conductancia residual y la conductancia estomática mostraron también una relación aproximadamente lineal con la fotosíntesis en todo el rango de ésta a excepción de los valores máximos de fotosíntesis en los que se dieron variación de conductancias residual y estomática sin modificación importante de la tasa (Fig. 3.7b).

El CO₂ intercelular se mantuvo entre 260 vpm y 235 vpm a pesar de los importantes cambios de fotosíntesis, conductancia estomática y residual. Valores de 260 vpm se obtuvieron indistintamente en base a elevadas conductancias estomáticas o bajas conductancias residuales (Figs. 3.8c y 3.8d).

FLAMINGO

- Respuesta a la irradiancia con apertura de cámara (1 FLLP 22)

Los valores máximos alcanzados fueron: fotosíntesis neta 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, conductancia residual 80 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, conductancia estomática 310 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, QU 0.039 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ umol}^{-1} \text{ Q}$ incidente, relación de conductancias envés-haz 2.54 (Fig. 3.9).

Las curvas de fotosíntesis y conductancia residual en relación a la irradiancia mostraron dinámicas de saturación no habiéndose alcanzado ésta a los máximos valores de irradiancia medidos de 1000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La curva de fotosíntesis mostró una fuerte histéresis a todas las irradiancias con valores del 15% al 30% inferiores en la bajada. Por el contrario la conductancia residual mostró idénticos valores en la subida y la bajada a excepción del punto medido después de la respiración del mediodía (Fig. 3.9.a).

La respuesta de la conductancia estomática a la irradiancia presentó también una dinámica de saturación durante la subida alcanzándose ésta entre los 300 y 400 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a partir de los cuales se produjo un ligero descenso. Por el contrario durante la bajada la relación fué prácticamente lineal, lo que representó reducciones de conductancia al 60% y el 30% de los valores de la subida. La relación de conductancias aumentó con la radiación desde 1.5 a 2.4 sin una diferencia remarcable entre la subida y la bajada (Fig. 3.9b).

Durante la subida de irradiancia la relación C_i/C_o pasó de valores de 90% a 70% siguiendo una dinámica curvilínea, durante la curva de bajada continuó el descenso de la relación hasta valores del 65%, la recuperación a partir de esta baja relación se produjo a irradiancias inferiores a 300 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Fig. 3.9c).

La relación fotosíntesis-conductancia estomática mostró una respuesta claramente diferenciada durante la curva de subida y la de bajada. Durante la primera la dinámica fué de saturación alcanzándose ésta a los 9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, durante la bajada la relación fué lineal si bien fluctuante con valores de conductancia muy inferiores para fotosíntesis iguales a las de la subida. Esto se reflejó en la relación fotosíntesis-conductancia residual suavemente curvilínea durante la subida y desplazada hacia menores fotosíntesis

para iguales conductancias residuales prueba de una clara limitación estomática (Fig. 3.10a).

El CO₂ intercelular disminuyó al aumentar la fotosíntesis desde 300 hasta 225 vpm valor en el que se alcanzaron las máximas tasas. La reducción de la tasa fotosintética no representó recuperación en los niveles de CO₂ intercelular debido a las disminuciones de conductancia estomática hasta alcanzarse tasas inferiores a 6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A igualdad de tasas fotosintéticas durante la bajada el CO₂ intercelular fué siempre inferior (Fig. 3.10b).

Esta asimetría o histéresis subida-bajada se manifestó igualmente en las relaciones del CO₂ intercelular con la conductancia estomática y residual (Fig. 3.10c).

En los distintos niveles de conductancia residual medidos la disminución de CO₂ observada no comportó reducción en la tasa fotosintética si el CO₂ intercelular no disminuía por debajo de 250 vpm, y si lo representó cuando el CO₂ bajaba de este valor (Figs. 3.10b y 3.10c).

- Respuesta a la temperatura con apertura de la cámara
(1 FLTP 25)

La curva de fotosíntesis en relación a la temperatura fué ligeramente ascendente al inicio aumentando la tasa fotosintética de 12.8 a 13.8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ al aumentar la temperatura de 15°C a 27°C; a partir de este punto la tasa descendió de manera marcada hasta alcanzarse los

9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a los 39°C. La conductancia estomática por el contrario aumentó de forma lineal desde los 15°C hasta los 33°C en que alcanzó el valor máximo de 510 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ disminuyendo a temperaturas superiores (Fig. 3.11a). La conductancia residual siguió la misma dinámica que la fotosíntesis con valores máximos de 68 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a los 27°C (Fig. 3.11b).

La relación C_i/C_o fluctuó alrededor del 80% con una ligera tendencia a aumentar con la temperatura. La relación de conductancias se mantuvo igualmente constante alrededor de 2.6 con ligera tendencia a aumentar con la temperatura (Fig. 3.11c).

La relación fotosíntesis-conductancia estomática mostró un amplio rango de conductancias entre 300 y 500 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en relación con un estrecho rango de tasas fotosintéticas máximas de 12-13.8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La reducción de la tasa por efecto de la temperatura conllevó una reducción de la conductancia estomática si bien ésta se mantuvo en valores de 400 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3.12a). El CO_2 intercelular se mantuvo entre 250 y 260 vpm a pesar de los cambios en fotosíntesis, conductancia residual y estomática (Figs. 3.12b y 3.12c).

- Respuesta al DPPV con apertura de la cámara
(1 FLHP 30)

La fotosíntesis disminuyó linealmente con el GPPV desde valores de $9.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 1.5 KPa hasta valores de $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 3 KPa. La recuperación del gradiente no representó prácticamente recuperación en la fotosíntesis. La conductancia estomática se mantuvo en valores bajos y siguió una dinámica paralela a la de la fotosíntesis pasando de $200 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a $90 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3.13a). Estos cambios coincidieron con la dinámica de la conductancia residual que disminuyó de $50 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a $30 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3.13c).

La transpiración alcanzó los valores máximos de $3 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 2 KPa, disminuyendo ligeramente a menores y mayores valores de gradiente. El WUE pasó de valores algo superiores de 3 a valores de $2 \mu\text{mol mmol}^{-1}$ (Fig. 3.13b).

La relación C_i/C_o se mantuvo en 75% hasta alcanzar los 2 KPa a partir de los cuales se redujo hasta valores de 67%. La relación de conductancias se mantuvo en valores de 1 a excepción de los puntos medidos alrededor de 2 KPa de GPPV que obtuvieron las mayores relaciones de 1.5 (Fig. 3.13d).

La relación de la fotosíntesis con el WUE, la transpiración, las conductancias estomática y residual mostró dinámicas ligeramente curvilíneas a excepción, en algún caso, del punto de recuperación de humedad (Figs. 3.14a, 3.14b). El CO_2 intercelular se mantuvo entre 220 y 240 vpm en relación

con las fluctuaciones de fotosíntesis, conductancia estomática y residual (Figs. 3.14c, 3.14d).

OLD LADY

- Respuesta a la irradiancia con apertura de la cámara
(1 OLLP 24)

La curva de respuesta de la fotosíntesis mostró una histéresis entre la subida y la bajada, los valores máximos de fotosíntesis registrados fueron de $18 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, si bien no se alcanzó la saturación a los valores máximos de irradiancia medidas de $930 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Los valores máximos de conductancia residual fueron superiores a $100 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ quedando restringida la histéresis a los puntos de irradiancia superior a $500 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3.15a).

La conductancia estomática mostró durante la subida valores superiores a $400 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a todas las irradiancias, produciéndose una importante reducción de la misma solo a la máxima irradiancia. Durante la bajada la dinámica fué de saturación con valores máximos hacia los $370 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e inicio de la curvatura alrededor de los $300 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La relación de conductancias se mantuvo durante la subida entre 2.5 y 2 con valores inferiores durante la bajada a excepción de los puntos de menor y mayor irradiancia (Fig. 3.15b).

La eficiencia en el uso de la irradiancia máxima fué de $0.034 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{Q incidente}$. La relación C_i/C_o

disminuyó de forma curvilínea desde valores de 95% a valores de 70%, durante la bajada la relación siguió la misma tendencia pero con valores menores (Fig. 3.15c).

La relación fotosíntesis conductancia estomática mostró dos tramos claramente diferenciados con indicación de una marcada discontinuidad que se produjo entre el último y penúltimo punto de medida de la curva de subida. En ambos tramos la relación fotosíntesis-conductancia mostró una cierta dinámica de saturación más clara durante el segundo, si bien existió una diferencia sistemática superior a los 200 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ entre ambos tramos y para todas las tasas. La conductancia residual se relacionó de forma curvilínea con la fotosíntesis mostrando también dos tramos desplazados entre ellos, el punto de máxima tasa en la subida escapó a ambas relaciones mostrando una mayor limitación estomática que las observadas durante la bajada de irradiación (Fig. 3.16a).

El CO_2 intercelular disminuyó desde 324 vpm hasta 266 vpm con los sucesivos aumentos de fotosíntesis, en este punto se produjo la discontinuidad estableciéndose unas nuevas relaciones entre el CO_2 intercelular y la fotosíntesis, la conductancia estomática y la residual que partiendo de valores de 225 vpm fué recuperando los niveles de CO_2 intercelular siempre manteniéndose en valores inferiores a los de la relación anterior (Figs. 3.16b, 3.16c).

- Respuesta a la temperatura con apertura de la cámara
(1 OLTP 27)

Los valores máximos de fotosíntesis ($14.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), conductancia estomática ($320 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y conductancia residual ($78 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) se alcanzaron a las menores temperaturas medidas de 19°C , aumentos de temperatura representaron una disminución en cada uno de estos parámetros hasta un 50% de sus valores iniciales a los 39°C . Una disminución desde 39°C a 35°C demostró la reversibilidad de la dinámica de los tres parámetros (Figs. 3.17a, 3.17b).

La relación C_i/C_o se mantuvo alrededor del 70% a excepción del punto de menor temperatura que alcanzó 75%. La relación de conductancias envés-haz alcanzó el máximo valor de 2 a los 23°C para disminuir linealmente con la temperatura hasta 1 a los 39°C (Fig. 3.17c).

La relación fotosíntesis-conductancia estomática fué lineal a excepción del punto de mayor tasa en el que se dió una conductancia mayor a la esperada por la relación general. La relación fotosíntesis-conductancia residual mostró una dinámica con curvatura inversa a la característica en esta relación debida a una cierta limitación estomática en los puntos de tasa fotosintética intermedia (Fig. 3.18a). EL CO_2 intercelular se mantuvo entre 220 y 235 vpm en relación con los cambios de los otros parámetros (Figs. 3.18b, 3.18c).

- Respuesta al DPPV con apertura de la cámara
(1 OLHP 33)

Los valores máximos de fotosíntesis ($8.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), conductancia estomática ($370 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y conductancia residual ($36 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) se obtuvieron a los menores gradientes experimentados.

La fotosíntesis disminuyó de forma importante y linealmente con el GPPV no recuperándose con el aumento de humedad del final de la experiencia. La conductancia estomática y la conductancia residual siguieron la misma dinámica que la fotosíntesis (Figs. 3.19).

El WUE pasó de 1.6 a 1 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ manteniéndose en este valor a gradientes iguales o superiores a 2 KPa en relación con los cambios de transpiración (Fig. 3.19b), la relación C_i/C_o se mantuvo entre 85 y 87%, y la relación de conductancias aumentó con el GPPV de 2 a 3 (Fig. 3.19d).

En el rango de bajas fotosíntesis medido la relación de esta con el WUE, la conductancia residual, la conductancia estomática fué lineal y positiva (Figs. 3.20a, 3.20b). Las altas conductancias estomáticas en relación a la fotosíntesis dieron lugar a que el CO_2 intercelular se mantuviera en valores de 289 vpm (Figs. 3.20c, 3.20d).

3.2.2. SEGUNDA SERIE (OCTUBRE)

Esta serie de medidas se inició dos meses y medio después del trasplante, en un período de gran demanda de esqueje y escasez del mismo por lo que las plantas se encontraban más cortadas de lo habitual.

Las hojas medidas se habían desarrollado a una irradiancia de $12-14 \text{ E m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, con unas temperaturas máximas y mínimas diarias de $30-34^\circ\text{C}$ y $18-22^\circ\text{C}$ respectivamente, con temperaturas medias durante las horas de sol de $26-29^\circ\text{C}$ y durante la noche de $20-24^\circ\text{C}$. El DPPV medio durante el día de $1.3-1.8 \text{ KPa}$. La frecuencia de riego fué de 120 cm^3 por planta y día.

A la mitad de la serie de mediciones se produjo un cambio de tiempo con, lluvias frecuentes y disminución de la temperatura.

ORANGE RICARD

- Respuesta' a la irradiancia sin apertura de la cámara (2 ORL 45)

La tasa fotosintética máxima alcanzada fué de $16.6 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a las mayores irradiancias medidas de $960 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, no habiéndose alcanzado aún la saturación, la conductancia residual máxima fué de $94 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, y la máxima eficiencia en el uso de la irradiancia (QU) fué de $0.04 \text{ umol CO}_2 \text{ umol}^{-1} \text{ Q incidente}$ (Figs. 3.21a, 3.21c).

La máxima conductancia estomática (WCCAM) fué de $445 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ alcanzada a una irradiancia de $600 \text{ } \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. La transpiración (TRAESC) máxima por el contrario se alcanzó a la irradiancia máxima (debido a las fluctuaciones del GPPV experimentadas). La eficiencia hídrica máxima (WUE) se situó entre 2.9 y 3 umol mmol^{-1} con poca variación en el rango comprendido entre $300\text{-}1000 \text{ } \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figs. 3.21b, 3.21d).

La relación C_i/C_o siguió una dinámica de saturación inversa a la de la fotosíntesis, disminuyendo de 95% a 75% al aumentar la irradiancia, valores en que se mantuvo durante la bajada de irradiancia para aumentar de nuevo al alcanzarse los $200 \text{ } \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Todos los parámetros mostraron histéresis o asimetría de la respuesta en relación a la subida o a la bajada de irradiancia. En el caso de la fotosíntesis, conductancia residual, conductancia estomática, transpiración y QU los valores de bajada fueron inferiores a los de subida, al contrario de lo que ocurrió en el caso del WUE.

La fotosíntesis y la conductancia residual mostraron los mayores descensos, del 10% al 20%, a irradiancias superiores a los $500 \text{ } \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. La conductancia estomática descendió de un 40% a un 60% a irradiancias inferiores a los $800 \text{ } \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. El QU y la transpiración se redujeron en un valor aproximadamente constante en todo el rango de irradiancias, y el WUE aumentó ligeramente en irradiancias

superiores a los $500 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y de forma más pronunciada entre los $100\text{-}500 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

La fotosíntesis correlacionó positivamente con la transpiración, con marcadas diferencias en la relación en los puntos de subida con respecto a los de bajada y con transpiraciones inferiores en esta última. A tasas fotosintéticas superiores a $12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ aumentó la pendiente de la relación lo que se tradujo en una estabilización en el WUE (Fig. 3.22a).

La relación fotosíntesis-WUE mostró tanto en la fase de subida como de bajada de luz una dinámica de saturación con pendiente distinta, mayor durante la fase de bajada. La saturación se alcanzó en la subida a fotosíntesis de $15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, y en la de bajada a $12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Fig. 3.22a).

La fotosíntesis y la conductancia estomática siguieron una relación aproximadamente lineal con valores de conductancia mucho menores durante la bajada y mayor pendiente en la relación. La relación fotosíntesis-conductancia residual fué muy estrecha con un aumento suave y progresivo de la pendiente de la relación al aumentar la fotosíntesis. Los valores fueron similares en la subida y en la bajada, con una ligera tendencia a menores valores de fotosíntesis para la misma conductancia residual durante esta última (Fig. 3.22b).

La relación del CO₂ intercelular con la fotosíntesis mostró una correlación lineal negativa durante la subida de irradiancia, pasando el C_i desde valores cercanos a las 320 ppm hasta valores alrededor de las 225 ppm. A partir de este punto, de menor concentración de CO₂ intercelular y máxima tasa fotosintética, la reducción de la fotosíntesis no fué acompañada de una recuperación del CO₂ intercelular hasta tasas inferiores a 11 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en que se recuperó la primitiva correlación lineal negativa si bien con un desplazamiento de la relación a menores niveles de CO₂ intercelular (Fig. 3.22c).

La relación C_i-WUE mostró una dinámica de saturación con aumento de la eficiencia al disminuir el CO₂ intercelular y mayores eficiencias hacia las 235 ppm. En esta relación, al contrario que en las restantes, no se observó en absoluto asimetría subida-bajada. La relación entre el CO₂ intercelular y la conductancia estomática mostró un comportamiento más fluctuante que la relación C_i-fotosíntesis pero siguió lá misma tendencia general, aumentos de conductancia con disminuciones de C_i hasta alcanzar los valores máximos de conductancia a los mínimos C_i, disminución a partir de este punto de la conductancia sin recuperación del C_i hasta retomar la correlación inicial si bien con menores conductancias para el mismo CO₂ intercelular en relación a la subida. De igual manera se comportó la relación C_i-conductancia residual (Fig. 3.22c).

- Respuesta a la irradiancia con apertura de la cámara y medida de la porometría con el Li-1600 (2 ORLP 35)

Los valores máximos alcanzados por los distintos parámetros fueron: tasa fotosintética $12.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, conductancia residual $68 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, conductancia estomática $320 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, eficiencia en el uso de la irradiancia (QU) $0.033 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{Q incidente}$, transpiración $4.2 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, y eficiencia hídrica (WUE) $3.7 \mu\text{mol mmol}^{-1}$ (Fig. 3.23).

La saturación de fotosíntesis se alcanzó entre 500 y 600 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, al igual que la de la conductancia residual y la conductancia estomática en la subida. Para valores superiores a la saturación lumínica no se observó diferencia subida-bajada en la conductancia residual y solo una ligera diferencia en la fotosíntesis y en el QU. Por el contrario si se produjo una histéresis considerable en los puntos por debajo de la saturación (Fig. 3.23).

En el caso de la conductancia estomática la histéresis se produjo de forma generalizada a todas las irradiancias. La relación de conductancias envés-haz se mantuvo en valores de 1.5 para irradiancias entre 100 $\mu\text{E m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ a la saturación para subir hasta valores de 2-2.5 sobre la saturación o en las medidas de menor irradiancia (Fig. 3.23b).

Los valores de la relación C_i/C_o descendieron rápidamente al principio al aumentar la irradiancia hasta

alcanzar la saturación hacia el 80% durante la primera parte de la medición. Durante la bajada de irradiancia los descensos de la misma no representaron aumentos en la relación que continuó disminuyendo hasta alcanzar un valor mínimo de 71% hacia los 250 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. A menores irradiancias la relación ascendió de nuevo manteniéndose siempre por debajo de los valores obtenidos durante la subida de la irradiancia (Fig. 3.23c).

La dinámica de la transpiración fué idéntica a la de la conductancia debido a la alta estabilidad del GPPV conseguido durante la medida. El WUE mostró una amplia plataforma de saturación en valores de 2.9 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$, a irradiancias comprendidas entre 300 y 1000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, de la que se apartaron un punto por encima de 3 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ a alta irradiancia y otro por debajo de la plataforma hacia los 270 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Fig. 3.23d).

La dinámica de todas las relaciones analizadas siguió la misma tendencia que en el caso de medidas sin apertura de la cámara, si bien acotadas por las menores tasas fotosintéticas y conductancias estomáticas alcanzadas.

La relación entre el WUE y la fotosíntesis siguió la misma dinámica de saturación que en el caso de la medida sin apertura de la cámara, con mayores valores de eficiencia durante la bajada de irradiancia que durante la subida pero manteniendo la plataforma del WUE hasta valores de fotosíntesis menores durante la bajada. Solo un punto escapó

a esta dinámica general con valores de WUE próximos a $4 \mu\text{mol mmol}^{-1}$ coincidiendo con valores de la fotosíntesis por debajo de los máximos alcanzados (Fig. 3.24a).

Este punto de medida mostró así mismo en todas las otras relaciones un comportamiento diferenciado del resto, como consecuencia de la menor conductancia relativa en ese punto, que resultó limitante de la fotosíntesis a través de la disminución del CO_2 intercelular por debajo de las 225 vpm y aumento del WUE por encima del valor de saturación de la relación WUE- CO_2 intercelular (Figs. 3.24c, 3.24d).

- Respuesta a la temperatura sin apertura de la cámara
(2 ORT 43)

La fotosíntesis se mantuvo con pequeñas fluctuaciones en valores de $12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, en el rango de temperaturas de 20°C a 35°C , para disminuir a $9.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a los 39°C . La conductancia estomática mostró una tendencia paralela a la fotosíntesis si bien con mayores disminuciones relativas al aumentar la temperatura, debe tenerse en cuenta que las tres primeras conductancias fueron sobreestimadas, en mayor o menor grado, debido a una evaporación paulatina del agua condensada previamente en el serpentín (Fig. 3.25a).

La variación de la eficiencia en el uso de la irradiancia (QU) y de la conductancia residual en función de la temperatura mostraron la misma dinámica que la fotosíntesis. En el caso de la conductancia residual se

produjo un ligero aumento a la temperatura de 35°C (Fig. 3.25c). La relación C_i/C_o disminuyó progresivamente desde valores de 83% a valores de 74% (Fig. 3.25d). El WUE se mantuvo constante en 2.5 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ entre 20°C y 27°C para disminuir de manera progresiva al aumentar la temperatura (Fig. 3.25b).

Durante los dos primeros puntos de medida, y quizás en menor grado durante el tercero, la transpiración fué subestimada por la reevaporación del agua condensada en el serpentín de la cámara. Este efecto queda reflejado en las gráficas en que intervienen parámetros recalculados a partir de la transpiración como conductancia estomática y residual, CO_2 intercelular, etc...

La relación fotosíntesis-WUE fué lineal si bien la mayoría de los puntos quedaron agrupados en un estrecho rango y siendo indicada la relación por el punto de caída de fotosíntesis a la mayor temperatura medida (Fig. 3.26a). Lo mismo sucedió en la relación de la fotosíntesis con la conductancia estomática y con la residual (Fig. 3.26b).

El CO_2 intercelular se mantuvo posiblemente entre 230 vpm y 240 vpm, el mayor rango observado (Figs. 3.26c, 3.26d) es artefactual como se ha comentado anteriormente y se relaciona con las mayores conductancias estomáticas y menores conductancias residuales de los tres primeros puntos de medida (Fig. 3.26d).

- Respuesta a la temperatura con apertura de la cámara y medida de la porometría con el Li-1600 (2 ORTP 46)

Se presentan en este caso los datos estimados a partir de las mediciones realizadas con el porómetro. La fotosíntesis siguió una respuesta parabólica con un valor máximo de $15.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ hacia los 27°C . La conductancia estomática (WCTOP) se mantuvo en valores altos ($550\text{--}625 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a todas las temperaturas con algunas fluctuaciones en relación a la fotosíntesis a altas temperaturas (Fig. 3.27a).

La máxima conductancia residual fué de $72 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3.27c). El WUE disminuyó linealmente con la temperatura con algunas fluctuaciones pasando de 3 a menos de 1 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ y pasando la transpiración estimada de 5 a 15 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3.27b). La relación C_i/C_o fluctuó alrededor del 85% y la relación de conductancias (WCRATI) disminuyó con la temperatura de valores de 3 a valores inferiores a 2 (Fig. 3.27d).

La relación fotosíntesis-WUE siguió una dinámica con dos tramos diferenciados uno inverso con menor WUE al aumentar la fotosíntesis y otro directo con disminución conjunta de los dos parámetros (Fig. 3.28a). El (C_i) se mantuvo entre 260 y 270 vpm con escasa fluctuación de los otros parámetros (Fig. 3.28c, 3.28d).

- Respuesta al DPPV sin apertura de la cámara
(2 ORH 39)

La fotosíntesis se mantuvo relativamente constante alrededor de valores de $10.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con una ligera tendencia a disminuir al aumentar el gradiente, a excepción del primer y último punto que correspondieron a las menores conductancias residuales medidas (Figs. 3.29a, 3.29c).

La conductancia estomática disminuyó de forma lineal al aumentar el gradiente desde valores de $250 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ hasta valores de $160 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. De la relación general se aparta el último punto de medida con valores menores a los correspondientes a su gradiente y el primer punto correspondiente al máximo de la onda de activación. Este mismo punto de medida se aparta de la tónica general en la mayoría de las relaciones (Fig. 3.29a).

Los valores de QU se mantuvieron constantes para todos los gradientes mientras que los valores de la conductancia residual aumentaron ligeramente al aumentar el GPPV, lo que quizás podría atribuirse a una ligera subestimación de la conductancia estomática a bajos valores de la misma (Fig. 3.29c).

La transpiración aumentó de forma lineal con el GPPV lo que se reflejó en descensos de la eficiencia hídrica de valores de $3.2 \mu\text{mol mmol}^{-1}$ a valores de $2.5 \mu\text{mol mmol}^{-1}$. La

relación C_i/C_o también disminuyó linealmente con el gradiente pasando de valores máximos de 76% a 63% (Figs. 3.29b, 3.29d).

La disminución del GPPV comportó una recuperación de todos los parámetros a los valores correspondientes al gradiente según la relación general establecida en la bajada de GPPV previa.

Dado el estrecho rango de fotosíntesis registradas en estas medidas y la correlación existente entre la fotosíntesis y el WUE, y entre la fotosíntesis y la conductancia residual, los puntos en estas relaciones se agruparon en una pequeña nube. En el caso de la conductancia estomática los puntos fueron algo más dispersos. En los tres casos, el primer y último punto de muestreo se apartaron de la dinámica general (Figs. 3.30a, 3.30b).

En la relación CO_2 intercelular-fotosíntesis las máximas tasas correspondieron a los 226 ppm, zona en la que también se alcanzaron máximos valores del WUE. Disminuciones hasta 200 ppm del CO_2 intercelular implicaron reducciones de una unidad en la fotosíntesis acompañadas de reducciones en la eficiencia del uso del agua. Valores de CO_2 superiores a los 240 ppm correspondieron a tasas inferiores a las máximas (exceptuando la tasa máxima de la onda de activación) (Figs. 3.30c).

En la relación C_i -conductancia estomática, menores valores de C_i correspondieron a menores conductancias. Por el

contrario la conductancia residual se mantuvo estable o incluso con una ligera tendencia a aumentar (posiblemente artefactual) a menor concentración de CO₂ intercelular. El primer y último punto presentaron valores menores de conductancia residual (Fig. 3.30d).

- Respuesta al DPPV con apertura de la cámara y medida de la porometría con el Li-1600 (2 ORHP 49)

El DPPV se aumentó de forma que se obtuvieron valores de GPPV entre 1.5 KPa y 3.5 KPa siguiendo una fase de disminución de GPPV, recuperación, nueva fase de desecación a valores superiores y recuperación final de humedad al valor de partida.

La fotosíntesis disminuyó al aumentar el GPPV desde valores algo superiores a 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (a 1.5 KPa) hasta valores de 9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (a 3.4 KPa), si bien con una estabilización entre 2-2.6 KPa correspondiente a los puntos tercero y cuarto. La recuperación final de GPPV dió como resultado una recuperación de la fotosíntesis hasta valores de 12 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, tres unidades por debajo del valor de partida (Fig. 3.31a).

La conductancia estomática disminuyó de forma lineal y pronunciada desde valores de 440 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ hasta valores de 110 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La recuperación de GPPV supuso un aumento de la conductancia hasta valores de 370 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las conductancias de los puntos tercero y cuarto fueron algo

superiores de las esperadas en función de la relación general (Fig. 3.31a).

La conductancia residual fluctuó a lo largo de la experiencia entre valores de 60 y 80 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A partir de la mayor conductancia medida, en el primer punto de la experiencia, ésta disminuyó hasta valores de 70 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, volvió a recuperarse hasta casi los 80 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, disminuyó nuevamente a valores de 70 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para pasar finalmente a valores de 60 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (al mayor GPPV) valor en el que se mantuvo durante la recuperación. Esta dinámica de la conductancia residual fué la determinante de la dinámica de la curva de fotosíntesis y del QU en función del GPPV (Fig. 3.31c).

El WUE experimentó un ligero descenso en función del GPPV de valores de 2.9 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ a 2.3 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ con una muy gran alineación de los datos. La relación C_i/C_o mostró igualmente una fuerte linealidad disminuyendo de valores alrededor de 80% hasta valores próximos a 60% al aumentar el gradiente. La relación de conductancias se mantuvo entre 2.3 y 3 a excepción de un punto que alcanzó el valor de 3.5 (Figs. 3.31b, 3.31d).

El WUE se mantuvo en valores entre 2 y 3 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ para el rango de fotosíntesis medido de 8 a 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ con una ligera tendencia a incrementar al aumentar la tasa. Las máximas eficiencias se obtuvieron alrededor de los

240 vpm de C_i disminuyendo ligeramente al bajar el C_i hasta 200 vpm (Figs. 3.32a, 3.32c).

Las mayores tasas fotosintéticas se obtuvieron igualmente a concentraciones de C_i de 240 ppm. Entre 210 ppm y 240 ppm las tasas se mantuvieron con una ligera tendencia a disminuir a excepción de los puntos tercero y cuarto comentados anteriormente, en los cuales se produjo un ligero aumento relativo de la conductancia residual. El disminuir el CO_2 intercelular por debajo de 240 ppm, representó una reducción de la tasa fotosintética a igualdad de conductancia residual (Figs. 3.32c, 3.32d).

El punto de menor tasa fotosintética y menor CO_2 intercelular correspondió a una caída simultánea de la conductancia estomática y de la conductancia residual a valores de GPPV de 3.4 KPa. La recuperación del GPPV a los valores de partida representó una fuerte recuperación de la conductancia estomática, del CO_2 intercelular, de la fotosíntesis pero no de la conductancia residual (Figs. 3.32c, 3.32d).

FLAMINGO

- Respuesta a la irradiancia sin apertura de la cámara
(2 FLL 52)

Los valores máximos alcanzados fueron: tasa fotosintética 14.3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, conductancia residual 72 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, QU 0.036 $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{Q}$ incidente, conductancia estomática 450 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y eficiencia hídrica 2.7 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$.

Las curvas de respuesta a la irradiancia de la fotosíntesis, la conductancia estomática, la conductancia residual, la transpiración y el WUE mostraron una dinámica de saturación sin prácticamente histéresis, a excepción del punto de conductancia estomática medida a mayor irradiancia. Las pequeñas diferencias existentes entre subida y bajada en el caso de la transpiración, conductancia estomática y WUE se relacionan con una diferencia de 0.5 KPa entre los gradientes medidos durante la subida y los de la bajada.

La saturación de fotosíntesis se produjo entre los 500 y 600 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las curvas de conductancia estomática y eficiencia hídrica mostraron un rápido aumento hasta los 300 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para seguir aumentando de forma más suave a partir de esta irradiancia (Fig. 3.33).

El WUE mostró una respuesta de saturación en relación a la fotosíntesis cercana a una respuesta lineal. La conductancia estomática mostró así mismo una respuesta de saturación mucho más marcada, con cierta dispersión de datos

a las mayores tasas. La conductancia residual se relacionó muy estrechamente con los aumentos de la fotosíntesis con incrementos paulatinos de la pendiente de la relación (Figs. 3.34a, 3.34b).

La relación C_i/C_o siguió una dinámica de saturación inversa disminuyendo de 95% a 80% al aumentar la irradiancia. El posterior aumento de la relación al disminuir la irradiancia siguió idéntico recorrido (Fig. 3.33c).

El CO_2 intercelular disminuyó de forma lineal al aumentar la fotosíntesis hasta alcanzar valores próximos a 250 ppm. La disminución de la tasa fotosintética durante la bajada de irradiancia representó una recuperación del C_i siguiendo en sentido inverso el recorrido realizado durante la subida de irradiancia. El WUE aumentó de forma lineal con las disminuciones del CO_2 intercelular. La disminución del C_i siguió así mismo una estrecha relación curvilínea con los aumentos de la conductancia residual (Figs. 3.34c, 3.34d).

- Respuesta a la irradiancia con apertura de la cámara y medida de la porometría con el Li-1600 (2 FLLP 34)

Los valores máximos alcanzados fueron: fotosíntesis $10.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, conductancia residual $50 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, conductancia estomática $308 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, QU $0.028 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{Q incidente}$, y WUE $3 \mu\text{mol mmol}^{-1}$.

Las curvas de respuesta a la subida de irradiancia tanto de la fotosíntesis como de la conductancia residual,

conductancia estomática y WUE, siguieron una dinámica de saturación con ligero descenso en el punto de mayor irradiancia. La saturación en el caso de la conductancia residual y la fotosíntesis se alcanzaron entre los 500 y 600 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3.35a). La conductancia estomática aumentó hasta alcanzar valores próximos a los máximos hacia los 200 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para continuar incrementando ligeramente hasta los 600 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figs. 3.35b).

La relación C_i/C_o pasó de 90% a 80% al aumentar la irradiancia según una dinámica de saturación inversa. El WUE mostró una dinámica de incrementos paulatinos sin un claro punto de saturación. La relación de conductancias mostró una dinámica de saturación con valores máximos de 2.5 y una histéresis poco pronunciada. Por el contrario tanto la conductancia residual, la fotosíntesis, la conductancia estomática, el QU y el WUE mostraron una importante histéresis con valores menores durante la bajada que durante la subida, excepto en el caso del WUE que fué a la inversa (Fig. 3.35).

La relación de la eficiencia hídrica con la fotosíntesis fué lineal, la de la conductancia estomática mostró una tendencia a la saturación y gran diferencia entre la subida y la bajada. La relación entre la conductancia residual y la fotosíntesis fué estrecha, curvilínea ascendente y sin ninguna diferencia entre la subida y la bajada (Figs. 3.36a, 3.36b).

Existió una estrecha correlación lineal negativa entre el C_i y la fotosíntesis. El CO_2 intercelular disminuyó con aumentos de la fotosíntesis, valores máximos de ésta se produjeron hacia los 260 ppm. Una disminución por debajo de este valor representó una pequeña reducción de la tasa fotosintética, no justificable plenamente por la disminución de la conductancia residual (coincidente con una reducción de la conductancia estomática de valores de $300 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a valores próximos a $200 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), que se produjo igualmente en este punto (Figs. 3.36c, 3.36d).

Las medidas porométricas con el Li-1600 correlacionaron con las de la cámara si bien con valores de la conductancia sistemáticamente menores, con lo que el número de puntos con aparente limitación estomática, en base a la relación CO_2 intercelular-fotosíntesis, pasó de uno a tres, manteniéndose el resto de las relaciones si bien con pequeñas fluctuaciones cuantitativas.

- Respuesta a la temperatura sin apertura de la cámara
(2 FLT 42)

La fotosíntesis neta ascendió desde valores de $12 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a 20°C a valores de $13 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ hacia los 30°C para volver a disminuir hasta $11.5 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a 39°C . La conductancia estomática alcanzó los máximos valores de $400 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ entre $25\text{-}30^\circ\text{C}$ disminuyendo de forma marcada a partir de los 30°C . La conductancia residual alcanzó su

máximo valor de 65 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 35°C no descendiendo de forma notable al alcanzar los 39°C Figs. 3.37a, 3.37c).

La transpiración aumentó con la temperatura con una dinámica de saturación llegando a la casi estabilización entre 35°C y 40°C con valores de 7.5 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Por el contrario el WUE disminuyó con la temperatura desde valores algo superiores a 3 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ hasta valores de 1.5 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$. La relación C_i/C_o alcanzó los valores máximos de 80% a temperaturas comprendidas entre 23°C y 27°C para disminuir de forma lineal a temperaturas superiores hasta 73% (Figs. 3.37b, 3.37d).

El CO_2 intercelular osciló entre 260-230 ppm. A igualdad de conductancia residual menor CO_2 representó menor tasa fotosintética, menor conductancia y menor WUE, coincidiendo la mayor limitación estomática con las mayores temperaturas (Fig. 3.38).

- Respuesta a la temperatura con apertura de la cámara y medida de la porometría con el Li-1600 (2 FLTP 47)

La descripción de los resultados en esta curva se hace en base a los datos estimados a partir de la conductancia del porómetro, dado que se produjo un fallo temporal en el sensor de humedad de entrada que invalidó los cálculos de transpiración de los tres primeros puntos de medida. El resto de las medidas coinciden con las porométricas lo que acredita

la validez de los datos, sobretodo teniendo en cuenta que se trató de una curva estable sin ciclos estomáticos.

En este tratamiento las máximas tasas fotosintéticas de $16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y las máximas conductancias estomáticas, próximas a $400 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, se alcanzaron a las menores temperaturas de $20\text{-}23^\circ\text{C}$ produciéndose a partir de los 25°C un descenso paulatino y marcado tanto de la fotosíntesis como de la conductancia. La conductancia residual alcanzó los valores máximos de $88 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ también a las menores temperaturas y mostró una dinámica de disminución al aumentar la temperatura similar a la de la fotosíntesis (Figs. 3.39a, 3.39c).

El WUE y la transpiración se mantuvieron relativamente constantes hasta los 23°C para disminuir el primero y aumentar el segundo a temperaturas superiores. La relación C_i/C_o se mantuvo en 76% a las menores temperaturas para descender hasta 60% a los 39°C . La relación de conductancias WCRATI se mantuvo constante entre 1.3-1.4 con una ligera tendencia a aumentar con la temperatura (Figs. 3.39b, 3.39d).

En la relación fotosíntesis-WUE se estableció una correlación positiva. La relación fotosíntesis-conductancia estomática fué curvilínea con mayores pendientes a mayores valores. La relación fotosíntesis-conductancia residual siguió una suave tendencia a la saturación. El CO_2 intercelular osciló entre 240 ppm y 222 ppm. La disminución del CO_2 intercelular se presentó de forma coincidente con

reducción de la conductancia residual, conductancia estomática, WUE y fotosíntesis (Fig. 3.40).

- Respuesta al DPPV sin apertura de la cámara
(2 FLH 41)

La respuesta fotosintética siguió una dinámica característica. Tras una activación hasta valores típicos de fotosíntesis $11.4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, conductancia estomática $270 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y conductancia residual $62 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ se produjo una reducción (manteniendo las condiciones constantes) hasta valores de tan solo el 60% de los máximos alcanzados. Una vez alcanzada esta primera estabilización el aumento del gradiente representó una disminución reversible de la fotosíntesis solo una vez superados los 2.5 KPa. La conductancia estomática disminuyó de forma lineal no reversible con el GPPV (Figs. 3.41a).

El WUE se mantuvo constante y próximo a $3 \mu\text{mol mmol}^{-1}$ para todos los gradientes medidos a excepción del punto de recuperación de humedad (Fig. 3.41b). La relación C_i/C_o se mantuvo entre valores de 70-75% disminuyendo hasta valores inferiores a 65% al aumentar el gradiente (Fig. 3.41d).

El WUE se mantuvo constante en relación a los cambios de fotosíntesis (Fig. 3.42a). La conductancia estomática y la residual siguieron una relación lineal positiva si bien con dispersión de datos en la zona de bajas tasas fotosintéticas (Fig. 3.42b). El CO_2 intercelular se mantuvo hacia los

235 vpm durante los primeros puntos de medida, el aumento de conductancia residual acompañado de la disminución de conductancia estomática produjo una disminución de CO_2 intercelular hasta valores de 200 vpm con una pequeña reducción de la tasa. El aumento de la tasa con disminución de CO_2 intercelular dependiente del aumento aparente de la conductancia residual en éste punto plantea una disyuntiva entre una posible recuperación de "stress" transpiratorio o una incorrecta determinación de la conductancia de recuperación (Figs. 3.42c, 3.42d).

- Respuesta al DPPV con apertura de la cámara y medida de la porometría con el Li-1600 (2 FLHP 38)

La respuesta de los parámetros fotosintéticos a los cambios de gradiente siguió una dinámica similar en los aspectos principales a la de la réplica sin porometría: unos valores iniciales máximos durante la curva de activación típicos de la planta (tasa fotosintética $14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, conductancia estomática $276 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y conductancia residual $83 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) con una estabilización en valores muy inferiores y una variación de la tasa fotosintética a lo largo del tiempo dependiente fundamentalmente de los cambios endógenos de la conductancia residual más que de la variación de las condiciones externas. Así se observaron aumentos importantes de fotosíntesis al aumentar el gradiente de 2-3 KPa a pesar de la ligera

disminución de la conductancia estomática en este mismo rango (Figs. 3.43a, 3.43c).

El WUE disminuyó de 3.5 a 2.5 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ al alcanzarse los 2 KPa para mantenerse constante e incluso aumentar ligeramente entre 2-3 KPa (Fig. 3.43b). La relación C_i/C_o se mantuvo en valores entre 70 y 75% a gradientes inferiores a 2 KPa para disminuir hasta 60% al alcanzar los 3 KPa. La relación de conductancias se mantuvo muy constante en valor de 1 (Fig. 3.43d).

La relación fotosíntesis-WUE fué lineal, positiva y estrecha (Fig. 3.44a). La relación fotosíntesis-conductancia residual mostró tres tramos gobernados por procesos distintos, una relación típica ligeramente curvilínea sin fuerte limitación estomática durante los tres primeros puntos de medida coincidente con el tramo de correlación lineal fotosíntesis-conductancia estomática, un segundo tramo con aumento progresivo de la conductancia residual y fotosíntesis a pesar de la constancia en la conductancia estomática (lo que implicó un progresivo aumento de la limitación impuesta por los estomas), y un retorno a la relación original tras el aumento de conductancia estomática propiciado por la recuperación de humedad (Fig. 3.44b).

El CO_2 intercelular fluctuó entre 250 y 200 vpm alcanzándose la máxima tasa hacia los 225 vpm. La variación de la fotosíntesis en función del CO_2 intercelular concuerda con lo descrito anteriormente observándose un efecto de

inhibición del 25% de la tasa con una reducción del CO₂ intercelular de 240 a 200 vpm, determinado por el cambio de conductancia estomática a conductancia residual constante (Fig. 3.44c).

OLD LADY

- Respuesta a la irradiancia sin apertura de la cámara (2 OLL 48)

Los valores máximos alcanzados por los parámetros fueron: tasa fotosintética 5.8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, conductancia estomática (WCCAM) 280 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, (QU) 0.030 $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{Q incidente}$, WUE 2.3 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ y conductancia residual 24 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Se trató de una hoja con baja capacidad asimilatoria que sufrió una considerable reducción de la conductancia residual, de la fotosíntesis y de la conductancia estomática durante el desarrollo de la experiencia, lo que se refleja en la fuerte histéresis en la dinámica de éstos y otros parámetros durante el aumento y disminución de la irradiancia. La fotosíntesis se redujo durante la bajada en algunos puntos a un 50% del valor de subida y la conductancia a tan solo un 30%. Esto representó un aumento de la eficiencia hídrica de alrededor del 50% en el rango de 300 a 900 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3.45).

La relación de la fotosíntesis con el WUE y con la conductancia de la cámara (WCCAM) mostró la importante

asimetría durante los tramos de subida y bajada de irradiancia. Mayores tasas fotosintéticas representaron mayores conductancias a mayores eficiencias hídricas dentro del tramo de curva considerado, pero los rangos de valores diferieron notablemente. La relación de la fotosíntesis con la conductancia residual por el contrario mostró una correlación lineal perfecta sin diferenciación entre la subida y la bajada (Figs. 3.46a, 3.46b).

Las relaciones del CO₂ intercelular con la fotosíntesis y las conductancias estomática y residual mostraron igualmente relaciones similares durante la subida y la bajada de la irradiancia con mayores valores a menor CO₂ intercelular pero con pendientes y rangos de valores muy distintos en cada tramo. El WUE por el contrario mostró una correlación lineal perfecta con mayores valores a menor CO₂ intercelular. El CO₂ intercelular fluctuó entre 320 vpm y 250 vpm, alcanzándose las máximas tasas fotosintéticas a 290 vpm (Figs. 3.46c, 3.46d).

- Respuesta a la irradiancia con apertura de la cámara y medida de la porometría con el Li-1600 (2 OLLP 36)

Se alcanzaron los siguientes valores máximos: tasa fotosintética 11.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, conductancia residual 59 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, conductancia estomática 318 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, QU 0.032 $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{E}^{-1}$ incidente, WUE 3.8 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$.

La evolución de la fotosíntesis, la conductancia residual y el WUE siguieron dinámicas de saturación tanto en la subida como en la bajada si bien con una clara histéresis. La conductancia estomática mostró una dinámica fluctuante en el tramo de subida con altos valores a bajas irradiancias, máximo hacia los $600 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de irradiancia y reducción al alcanzarse los $1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. En el tramo de bajada por el contrario mostró una respuesta casi lineal a la irradiancia (Fig. 3.47).

La saturación de las curvas de conductancia residual y fotosíntesis en relación a la irradiancia se alcanzó hacia los $600 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y la de la curva de WUE hacia los $200 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

La relación de conductancias siguió una dinámica peculiar, partiendo de valores de 2.2 descendió a 1 al alcanzarse los $150 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y aumentó posteriormente hasta alcanzarse el valor máximo de 3.8 a irradiancias superiores a los $600 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Durante el descenso de la irradiancia la relación se mantuvo en 2.3 y disminuyó linealmente a partir de los $600 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ hasta alcanzarse los valores mínimos. La relación C_i/C_o pasó de valores del 95%, a irradiancias alrededor de los $50 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a valores entre 75-80% a irradiancias superiores a los $200 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3.47d).

La dinámica del WUE en relación a la fotosíntesis fué de saturación con suave curvatura en el tramo de subida de la irradiancia y mayores valores y clara curvatura en el tramo

de bajada. La fotosíntesis y la conductancia estomática se mostraron incorrelacionadas durante el tramo ascendente de la irradiancia con altos valores de conductancia tanto para altas como para bajas tasas de fotosíntesis. En el tramo de descenso de irradiancia la conductancia correlacionó de forma lineal y positiva con la fotosíntesis. La relación entre la conductancia residual y la fotosíntesis fué estrecha y ligeramente curvilínea con un único punto (el de mayor tasa) fuera de la correlación e indicativo de limitación estomática (Figs. 3.48a, 3.48b).

El CO₂ intercelular disminuyó al aumentar la fotosíntesis hasta los 245 ppm. La disminución de fotosíntesis representó una recuperación de CO₂ intercelular si bien siguiendo un recorrido con menores valores relativos lo que se explica en base a las menores conductancias residuales en esos momentos. La relación CO₂ intercelular-WUE fué perfectamente lineal con una mayor dispersión alrededor de los 260 ppm (Figs. 3.48c, 3.48d).

- Respuesta a la temperatura sin apertura de la cámara
(2 OLT 44)

Los valores máximos de fotosíntesis ($15.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), conductancia estomática ($460 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y conductancia residual ($76 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) se alcanzaron a las menores temperaturas experimentadas, manteniéndose, con una ligera tendencia a disminuir hasta los 27°C , temperatura a partir de la cual se produjo un fuerte y paulatino descenso hasta

alcanzar a los 39°C el 40% de la tasa fotosintética máxima. El WUE y la relación C_i/C_o también alcanzaron sus máximos valores a las menores temperaturas y disminuyeron de manera aproximadamente lineal al aumentar la misma (Fig. 3.49).

La fotosíntesis mostró en este caso una relación positiva aproximadamente lineal con el WUE, la conductancia estomática y la conductancia residual. El CO_2 intercelular se mantuvo alrededor de los 250 ppm a pesar del descenso de la tasa fotosintética desde $15.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ hasta $6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y de la conductancia desde $460 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ hasta $150 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3.50).

- Respuesta a la temperatura con apertura de la cámara y medida de la porometría con el Li-1600 (2 OLTP 50)

En este tratamiento las dinámicas de todos los parámetros tanto en relación a la temperatura y GPPV como a la fotosíntesis y el CO_2 intercelular fueron similares a las del tratamiento anterior sin apertura de la cámara. Para todas las temperaturas se obtuvieron unas tasas de fotosíntesis algo inferiores y unas conductancias estomáticas también inferiores pero en mayor grado, lo que determinó un punto de equilibrio de CO_2 intercelular, así mismo inferior, del orden de 230-240 ppm (Figs. 3.51, 3.52).

- Respuesta al DPPV sin apertura de la cámara
(2 OLH 40)

Los valores máximos obtenidos fueron: fotosíntesis 14.8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, conductancia estomática 310 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, conductancia residual 100 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y eficiencia hídrica 3.6 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$.

El aumento del GPPV desde valores de 1.8 KPa hasta valores de 2.8 KPa representó una disminución del 10% en la tasa de fotosíntesis neta recuperable en su mayoría al disminuir de nuevo el gradiente. La conductancia estomática disminuyó en función del GPPV con mayor cierre estomático al inicio del aumento del gradiente. La conductancia residual fué menor en el primer punto de medida y permaneció aproximadamente constante en el resto en valores máximos (Figs. 3.53a, 3.53c).

El WUE fué asimismo menor en el primer punto de medida, aumentó con la reducción de conductancia estomática a gradiente de 2 KPa y disminuyó ligeramente al aumentar el GPPV a partir de ese valor. La relación C_i/C_o siguió la misma tendencia que la conductancia estomática pasando de valores de 71% a 58% (Figs. 3.53b, 3.53d)

En todos los parámetros dependientes de la conductancia estomática se observa un valor erróneo, correspondiente al último punto de medida de recuperación de GPPV, debido a la

incorrecta determinación de la conductancia por haberse producido condensación dentro de la cámara.

El WUE mostró una correlación directa con la fotosíntesis en el estrecho rango medido. La conductancia estomática disminuyó de manera importante hasta alcanzar valores inferiores a $250 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ mientras la conductancia residual se mantuvo relativamente constante a pesar de la reducción del 10% sufrida por la tasa fotosintética con puntos fuera de la correlación esperada fotosíntesis-conductancia residual. El CO_2 intercelular se mantuvo entre 220 y 190 ppm. Para igualdad de conductancia residual la disminución del CO_2 intercelular representó disminución en la tasa fotosintética y el WUE (Fig. 3.54).

- Respuesta al DPPV con apertura de la cámara y medida de la porometría con el Li-1600 (2 OLH 51)

En este tratamiento el rango de variación de GPPV fué superior al tratamiento anterior pasando de 1.7 KPa a 3.2 KPa. La reducción de fotosíntesis fué del orden del 20%. La medida correcta de la conductancia en el punto de recuperación permitió la determinación en este caso de todos los parámetros relacionados con ella.

Los valores máximos para todos los parámetros fueron muy similares a los del tratamiento anterior sin apertura de la cámara. Las dinámicas fueron también similares a excepción de lo relativo a la conductancia estomática, a gradientes de

1.8 KPa, posiblemente sobreestimada en aquel caso. La relación de conductancias WCRATI se mantuvo constante entre 1 y 1.5 (Fig. 3.55).

La relación de los diversos parámetros con la fotosíntesis y el CO₂ intercelular presentó los mismos rasgos que en el tratamiento sin apertura de la cámara si bien los valores de CO₂ intercelular fluctuaron entre 235 vpm y 195 vpm (Fig. 3.56).

Las conductancias medidas con el porómetro correlacionaron con las registradas con la cámara si bien con valores ligeramente superiores. Esto se tradujo en que el CO₂ intercelular en base al porómetro se mantuvo constante en 240 ppm y no se observó limitación estomática aparente en la fotosíntesis.