



UNIVERSITAT
POLITÈCNICA
DE VALÈNCIA

DEPARTAMENT DE PRODUCCIÓ VEGETAL

Tesis Doctoral

ABSORCIÓN DE NITRATO EN CULTIVO SIN
SUELO. ESTUDIO DE LAS IMPLICACIONES
AGRONÓMICAS Y FISIOLÓGICAS COMO
BASE PARA OPTIMIZAR EL MANEJO DE LA
FERTILIZACIÓN. APLICACIÓN A UN
CULTIVO DE ROSAS.

AUTORA:

Dolors Roca Ferrerfàbrega

DIRIGIDA POR LOS DOCTORES:

Pedro Florián Martínez García

Rosa María Belda Navarro

València, 2009

Agradecimientos

A mis Directores, por el apoyo incondicional y confianza en mi a lo largo del desarrollo de esta Tesis.

Especial agradecimiento a Pedro-Florián Martínez García, Investigador Principal del Departamento de Horticultura del IVIA, co-director de esta Tesis, director experimental de la misma, responsable del equipo de investigación en el que me encuentro, por enseñarme y facilitarme el aumento del conocimiento en el ámbito de trabajo. Claro defensor del trabajo en equipo y catalizador de la participación activa de todos los miembros, estimuló mi consideración de continuar mi formación dentro de mi propio ámbito profesional, me apoyó tanto en el inicio de esta Tesis Doctoral, como en su planificación, realización, discusión crítica y en el necesario mantenimiento del ánimo para su finalización.

A Rosa M^a Belda Navarro, Profesora Titular de Universidad del Departamento de Producción Vegetal de la UPV, por aceptar la co-dirección de esta Tesis motivada por su participación en uno de los proyectos de investigación* sobre los que se ha apoyado este estudio, por su intervención en el necesario análisis crítico, por compartir periodos de intenso trabajo.

Al Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias.

Esta Tesis se ha podido desarrollar, en gran parte, gracias a la financiación de los proyectos de investigación* del Plan Nacional obtenidos por concurso por el equipo de investigación en el que me integro. Mi agradecimiento a la Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología.

Al Departamento de Producción Vegetal de la Universidad Politécnica de Valencia por ofrecerme la posibilidad de desarrollar el Tercer Grado de formación en el ámbito agrario, del que inicialmente procedo.

A mis compañeros de trabajo en el Departamento de Horticultura del IVIA, que también han participado de un modo u otro a lo largo del periodo de desarrollo de esta Tesis, por lo que también es suya, sin su experiencia e interés no se podría haber llevado a buen fin gran parte de la misma: a Ximo Cerdà, persona clave y fundamental para el funcionamiento y mantenimiento de las instalaciones y del cultivo, con el apoyo de Juan Bautista Hueso, a Amparo Tomás en el laboratorio. A Antonio Verdeguer, del Servicio de Desarrollo Tecnológico, eficaz transmisor de las necesidades del sector de producción ornamental, por mantener vivos los objetivos que afectan directamente al sector productor.

* proyectos del Ministerio de Educación y Ciencia (AGL2002.0418.CO02) y del INIA (RTA 03-096-C5-5).

Pero también a otras personas que han estado, en un momento u otro formando parte de este equipo y apoyando incondicionalmente las labores que en él se han realizado.

A los colegas de otros departamentos que han participado de modo directo. Especialmente a Emilio Carbonell y a Jordi Perez-Panadés de la Unidad de Biometría, por sus enseñanzas, sugerencias y apoyo en materia estadística. Y a Josefa Giner, por las determinaciones de nitrógeno. A muchos colegas y amigos del IVIA, de departamentos varios. A mis compañeros del Servicio de Desarrollo Tecnológico, con mucho cariño.

Y en el ámbito del sector productor, dedico un agradecimiento especial a Mercedes Domínguez, a Matilde y a Francisco Ferrer, de Universal Plantas S.L., copartícipes de este estudio, tanto por el interés y el apoyo mostrado por los trabajos que hemos realizado en la producción de rosas para flor cortada, como por la constante transmisión de las inquietudes e intereses de su sector que ha permitido sentar las bases de los diversos objetivos abordados en esta Tesis.

Gracias a los Evaluadores por la atención y el interés prestados en la lectura de la misma.

Sense el recolzament, i la immensa paciència de les persones que més estimo, no hagués estat possible finalitzar aquesta tasca. Gràcies família, amics i amigues, aquesta Tesi també és vostra, i us la dedico.

.....*per a vosaltres*

RESUMEN
RESUM
SUMMARY

Título: ABSORCIÓN DE NITRATO EN CULTIVO SIN SUELO. ESTUDIO DE LAS IMPLICACIONES AGRONÓMICAS Y FISIOLÓGICAS COMO BASE PARA OPTIMIZAR EL MANEJO DE LA FERTILIZACIÓN. APLICACIÓN A UN CULTIVO DE ROSAS.

RESÚMEN

El cultivo en invernadero se ha extendido ampliamente por su potencial de optimización integral del sistema de producción. El control de los procesos bajo invernadero (control del clima, riego y fertilización), es requerido cada vez más como una exigencia de la agricultura de precisión, para aumentar la productividad pero también para mejorar las condiciones de trabajo y asegurar una mejor gestión de los recursos, que reduzca los efectos sobre el medio ambiente.

La técnica del cultivo sin suelo proporciona una herramienta inestimable para optimizar los procesos de absorción de agua y elementos minerales disueltos en ella. Se efectúa generalmente en sustrato, con volumen limitado y con baja retención de agua, lo que obliga a una fertirrigación de alta frecuencia, a escala de minutos.

Se sabe que la absorción de agua y de nutrientes por las raíces se hace de modo selectivo y variable. Las variaciones climáticas, producen altibajos en la demanda evapotranspiratoria y existen riesgos de acumulación de sales en el sustrato. Esto, unido a lo reducido del sistema radicular, lleva al cultivador a un criterio de manejo basado en suministros en exceso, en sistemas abiertos con pérdidas de lixiviados que pueden ser muy abundantes. En consecuencia, se produce una baja eficiencia en el uso del agua y los fertilizantes, con el consiguiente deterioro ambiental de la zona geográfica afectada.

Con el fin de minimizar estas pérdidas de agua y los minerales disueltos en ella, el futuro del cultivo sin suelo se fundamenta en la recirculación de la solución nutritiva, sin embargo escasean los conocimientos en cuanto a necesidades nutritivas de la planta en tiempos cortos, lo cual dificulta la reutilización de la solución. En el caso de la gestión del riego, se han desarrollado, entre otros, sistemas de control basados en modelos predictivos de absorción hídrica mixtos, que integran variables climáticas y fisiológicas. La absorción mineral se asocia normalmente con la absorción hídrica, con la que en intervalos de tiempo largos guarda buena correlación. Sin embargo, en el caso del ión nitrato en intervalos cortos, es preciso prever por separado la evolución que han de seguir las demandas de agua y de nitrato por la planta.

La absorción de nitrato lleva consigo un consumo de energía, que se satisface a través del transporte de asimilados desde los órganos aéreos hasta la raíz. La disponibilidad de carbohidratos en la raíz depende del balance de los mismos en la planta y se relaciona con variables ambientales,

especialmente con la radiación. Es necesario ver el nivel en el que estas relaciones se establecen en una planta adulta, en nuestro caso de rosal, en la que hay una competencia permanente de los órganos en crecimiento, sumideros de asimilados, como son los nuevos tallos florales y los botones en crecimiento, con las raíces que deben absorber el nitrato. Además, las especies plurianuales arbustivas son capaces de adaptar la morfología de las hojas a las condiciones cambiantes del ambiente, en particular a la radiación. Estos cambios influyen en gran medida en las relaciones fuente-sumidero. Cuando esa especie es de interés agronómico por sus flores o sus frutos, el estudio de la morfología foliar en las relaciones fuente sumidero adquiere gran interés.

En el estudio de estos aspectos referidos al cultivo del rosal para flor cortada se plantean los siguientes objetivos:

- Elaborar y validar modelos de absorción de nitrato basados en cinéticas horarias, en función de variables climáticas fácilmente medibles, como la radiación, la temperatura, la humedad del aire y la tasa de absorción hídrica.
- Desarrollar modelos estacionales para estimar la cosecha de rosas, en función de la radiación y de la temperatura y analizar las diferencias estacionales de calidad de los tallos florales, referida al área foliar específica del tallo floral y al tamaño del botón floral.
- Estudiar el efecto de la radiación en la relación C/N, evaluando la variación de la distribución de la biomasa entre estaciones, los carbohidratos no estructurales y el nitrógeno, entre raíces, pulmón y tallos florales.
- Estudiar el efecto sumidero de los tallos florales sobre la tasa de absorción mineral y el reparto de carbohidratos y nitrógeno a lo largo del ciclo de desarrollo floral, en dos estaciones del año con niveles de radiación diferente.

Todos los experimentos que se proponen en esta tesis, se realizan en plantas de rosal (*Rosa x hybrida*) en producción continua, en cultivo sin suelo en perlita, con solución hidropónica recirculante, en invernadero dotado con calefacción del aire y del sustrato, y con nebulización y ventilación automáticas. Para el manejo de las plantas se sigue el método del arqueado de tallos o "pulmón". En el invernadero se dispone de una serie de sensores de radiación (interior y exterior), de temperatura del aire (interior y exterior), de temperatura del sustrato y de la solución nutritiva, y de humedad del aire.

El estudio de las cinéticas diarias de absorción hídrica y de nitrato a escala horaria, requiere realizar muestreos horarios de solución nutritiva en ciclos de 24 horas. Un sistema independiente hidropónico puro recirculante, con 30

plantas, provisto de balanza de precisión permite registrar el balance hídrico cada 15 segundos, y un equipo automático de recogida de muestras de la solución nutritiva, permite conocer hora a hora la concentración de nitrato en el sistema para calcular el balance de este nutriente.

Para la elaboración y validación de un modelo de absorción de nitrato en un cultivo leñoso en plena producción, es necesario recopilar información que pueda afectar a la misma en las condiciones de cultivo. Se elaboran cuatro bases de datos (medidas climáticas, tasas netas horarias de absorción hídrica, tasas netas horarias de absorción de nitrato...), correspondientes a cuatro condiciones climáticas representativas del ciclo anual (verano, otoño, invierno y primavera). Se obtienen relaciones empíricas de la tasa neta de absorción de nitrato, considerada como variable dependiente y como variables regresoras, la radiación, la temperatura, el déficit de presión de vapor y la tasa de absorción hídrica. La capacidad de predicción de estas variables depende de si se trata del periodo diurno o del nocturno y de la estación del año. Estos modelos son, posteriormente, validados con muestreos independientes.

Para estudiar las relaciones de la distribución estacional de carbohidratos y nitrógeno con la producción, y de la radiación y la temperatura con la calidad de los tallos florales, se lleva un seguimiento de producción y calidad de tallos florales a lo largo del ciclo anual. Se realizan cuatro muestreos de planta completa por estación de las que, tras separarlas en raíces, pulmón y tallos florales, se determina biomasa, carbohidratos no estructurales y nitrógeno total. En general, las raíces contienen más nitrógeno que el pulmón y el contenido en los tallos florales depende de la tasa de crecimiento. Los azúcares solubles están más concentrados en el pulmón y, sobre todo, en los tallos florales, que en las raíces. En cuanto al almidón, la concentración más elevada se da en invierno en todas las partes de la planta, disminuye su concentración en primavera y aún más en verano, para dar valores mínimos en otoño. Mientras no se altera la biomasa de la planta, ésta mantiene el patrón de distribución de biomasa, asimilados carbonados y asimilados nitrogenados, pero la poda de regeneración del pulmón practicada a finales de la primavera, obliga a la planta a reubicar sus recursos para devolver la distribución adecuada de nutrientes a todas sus partes. Se ha podido relacionar la producción y la calidad de los tallos florales, en lo que respecta al área foliar específica de éstos y al tamaño del botón floral, con la radiación por unidad de superficie foliar y con la temperatura, con las consiguientes repercusiones en la mejora del manejo del cultivo.

Se estudia el efecto sumidero de los tallos florales sobre la cinética de absorción mineral y el reparto de carbohidratos y nitrógeno, planteándose ensayos consistentes en eliminar a nivel basal todos los tallos florales emergentes, quedando sólo las raíces y el pulmón. El seguimiento del reparto

Resumen

de carbohidratos y nitrógeno total, así como de la cinética de absorción mineral a lo largo de todo el ciclo de desarrollo de los nuevos tallos florales, permite discernir entre las componentes ambientales y metabólicas que afectan a la absorción de nutrientes. Para ello, estos ensayos se realizan en primavera y en verano, ambas estaciones de elevada producción floral pero con niveles de radiación marcadamente diferentes.

Se pone de manifiesto la relevancia de los tallos florales como sumidero principal, en la fase desde la brotación hasta la aparición del botón floral y la condición de fuente de sus hojas, en la fase desde la aparición del botón floral al momento de la cosecha. Además, destaca la influencia de la temperatura en la velocidad para alcanzar tallos cosechables y en la calidad de los mismos.

Como consecuencia de este estudio se proponen, por un lado, modificaciones en el manejo del cultivo de rosal para flor cortada en invernadero, que pueden mejorar la producción y calidad de la cosecha y, por otro, la incorporación de algoritmos al sistema de gestión de la nutrición, que permitirían reducir el consumo de agua y de nutrientes, en particular de nitrato, limitándolo al que necesita la planta en cada momento de su ciclo de desarrollo.

Palabras clave: optimización, fertilización, cultivo sin suelo, absorción de nitrato, demanda de la planta, modelos, *Rosa x hybrida*, área foliar específica, radiación, temperatura, repartos, relaciones fuente/sumidero, C/N, flor cortada, prácticas de manejo del cultivo.

Títol: ABSORCIÓ DE NITRAT EN CULTIU SENSE SÒL. ESTUDI DE LES IMPLICACIONS AGRONÒMIQUES I FISIOLÒGIQUES COM A BASE PER OPTIMITZAR EL MANEIG DE LA FERTILITZACIÓ. APLICACIÓ A UN CULTIU DE ROSES.

RESUM

El cultiu en hivernacle s'ha estès àmpliament pel seu potencial d'optimització integral del sistema de producció. El control dels processos sota hivernacle (control del clima, reg i fertilització), és requerit cada vegada més com una exigència de l'agricultura de precisió, per augmentar la productivitat però també per millorar les condicions de treball i assegurar una millor gestió dels recursos, que redueixi els efectes sobre el medi ambient.

La tècnica del cultiu sense sòl proporciona una eina inestimable per optimitzar els processos d'absorció d'aigua i elements minerals hi dissolts. S'efectua generalment en substrat, amb volum limitat i amb baixa retenció d'aigua, la qual cosa obliga a una fertirrigació d'alta freqüència, a escala de minuts.

Se sap que l'absorció d'aigua i de nutrients per les arrels es fa de manera selectiva i variable. Les variacions climàtiques, produeixen alts i baixos en la demanda evapotranspiratòria i existeixen riscos d'acumulació de sals en el substrat. Això, unit a com és de reduït el sistema radicular, duu al conreador a un criteri de maneig basat en subministraments a l'excés, en sistemes oberts amb pèrdues de lixiviats que poden ser molt abundants. En conseqüència, es produeix una baixa eficiència en l'ús de l'aigua i els fertilitzants, amb la consegüent deterioració ambiental de la zona geogràfica afectada.

Amb la finalitat de minimitzar aquestes pèrdues d'aigua i els minerals hi dissolts, el futur del cultiu sense sòl es fonamenta en la recirculació de la solució nutritiva. Tanmateix escassegen els coneixements quant a necessitats nutritives de la planta en temps curts, la qual cosa dificulta la reutilització de la solució. En el cas de la gestió del reg, s'han desenvolupat, entre uns altres, sistemes de control basats en models predictius d'absorció hídrica mixts, els quals integren variables climàtiques i fisiològiques. L'absorció mineral s'associa normalment amb l'absorció hídrica, amb la qual en intervals de temps llargs guarda bona correlació. Tanmateix, en el cas de l'ió nitrat en intervals curts, cal preveure per separat l'evolució que han de seguir les demandes d'aigua i de nitrat per la planta.

L'absorció de nitrat duu amb si un consum d'energia, que se satisfà mitjançant el transport d'assimilats des dels òrgans aeris fins a l'arrel. La disponibilitat de carbohidrats en l'arrel depèn del seu balanç en la planta i es

relaciona amb variables ambientals, especialment amb la radiació. Cal veure el nivell en què aquestes relacions s'estableixen en una planta adulta, en el nostre cas de roser, en la qual hi ha una competència permanent dels òrgans en creixement, albellons d'assimilats, com són les noves tiges florals i els botons en creixement, amb les arrels que han d'absorbir el nitrat. A més, les espècies plurianuals arbustives són capaces d'adaptar la morfologia de les fulles a les condicions canviants de l'ambient, en particular a la radiació. Aquests canvis influeixen en gran mesura en les relacions font-alfelló. Quan aquesta espècie és d'interès agronòmic per les seves flors o els seus fruits, l'estudi de la morfologia foliar en les relacions font-alfelló adquireix gran interès.

En l'estudi d'aquests aspectes referits al cultiu del roser per a flor tallada es plantegen els següents objectius:

- Elaborar i validar models d'absorció de nitrat basats en cinètiques horàries, en funció de variables climàtiques fàcilment mesurables, com la radiació, la temperatura, la humitat de l'aire i la taxa d'absorció hídrica.
- Desenvolupar models estacionals per estimar la collita de roses, en funció de la radiació i de la temperatura i analitzar les diferències estacionals de qualitat de les tiges florals, referida a l'àrea foliar específica de la tija floral i a la grandària del botó floral.
- Estudiar l'efecte de la radiació en la relació C/N, tot avaluant la variació de la distribució de la biomassa entre estacions, els carbohidrats no estructurals i el nitrogen, entre arrels, pulmó i tiges florals.
- Estudiar l'efecte alfelló de les tiges florals sobre la taxa d'absorció mineral i el repartiment de carbohidrats i nitrogen al llarg del cicle de desenvolupament floral, en dues estacions de l'any amb nivells de radiació diferent.

Tots els experiments que hom proposa en aquesta tesi es realitzen en plantes de roser (*Rosa x hybrida*) en producció contínua, en cultiu sense sòl en perlita, amb solució hidropònica recirculant, en hivernacle dotat amb calefacció de l'aire i del substrat, i amb nebulització i ventilació automàtiques. Per al maneig de les plantes se segueix el mètode de l'arquejat de tiges o "pulmó". En l'hivernacle hom disposa d'una sèrie de sensors de radiació (interior i exterior), de temperatura de l'aire (interior i exterior), de temperatura del substrat i de la solució nutritiva, i d'humitat de l'aire.

L'estudi de les cinètiques diàries d'absorció hídrica i de nitrat a escala horària, requereix realitzar mostres horaris de solució nutritiva en cicles de 24 hores. Un sistema independent hidropònic pur recirculant, amb 30 plantes, proveït de balança de precisió permet registrar el balanç hídric cada 15 segons, i un equip automàtic de recollida de mostres de la solució nutritiva

permet conèixer hora a hora la concentració de nitrat en el sistema per tal de calcular el balanç d'aquest nutrient.

Per a l'elaboració i validació d'un model d'absorció de nitrat en un cultiu llenyós en plena producció, cal recopilar informació que la pugui afectar en les condicions de cultiu. Hom elabora quatre bases de dades (mesures climàtiques, taxes netes horàries d'absorció hídrica, taxes netes horàries d'absorció de nitrat...), corresponents a quatre condicions climàtiques representatives del cicle anual (estiu, tardor, hivern i primavera). Hom obté relacions empíriques de la taxa neta d'absorció de nitrat, considerada com a variable dependent i com a variables regressores, la radiació, la temperatura, el dèficit de pressió de vapor i la taxa d'absorció hídrica. La capacitat de predicció d'aquestes variables depèn de si es tracta del període diürn o del nocturn i de l'estació de l'any. Aquests models són, posteriorment, validats amb mostrejors independents.

Per estudiar les relacions de la distribució estacional de carbohidrats i nitrogen amb la producció, i de la radiació i la temperatura amb la qualitat de les tiges florals, hom duu un seguiment de producció i qualitat de tiges florals al llarg del cicle anual. Hom realitza quatre mostrejors de planta completa per estació de les quals, després de separar-les en arrels, pulmó i tiges florals, hom determina biomassa, carbohidrats no estructurals i nitrogen total. En general, les arrels contenen més nitrogen que el pulmó i el contingut en les tiges florals depèn de la taxa de creixement. Els sucres solubles estan més concentrats en el pulmó i, sobretot, en les tiges florals, que en les arrels. Quant al midó, la concentració més elevada es dona a l'hivern en totes les parts de la planta, disminueix la seva concentració a la primavera i encara més a l'estiu, i dona valors mínims a la tardor. Mentre no s'altera la biomassa de la planta, aquesta manté el patró de distribució de biomassa, assimilats carbonats i assimilats nitrogenats, però l'esporga de regeneració del pulmó practicada a la fi de la primavera, obliga a la planta a reubicar els seus recursos per a retornar la distribució adequada de nutrients a totes les seves parts. Hom ha pogut relacionar la producció i la qualitat de les tiges florals, pel que fa a l'àrea foliar específica d'aquestes i a la grandària del botó floral, amb la radiació per unitat de superfície foliar i amb la temperatura, amb les consegüents repercussions en la millora del maneig del cultiu.

Hom estudia l'efecte albelló de les tiges florals sobre la cinètica d'absorció mineral i el repartiment de carbohidrats i nitrogen, tot plantejant-se assajos consistents a eliminar a nivell basal totes les tiges florals emergents, quedant només les arrels i el pulmó. El seguiment del repartiment de carbohidrats i nitrogen total, així com de la cinètica d'absorció mineral al llarg de tot el cicle de desenvolupament de les noves tiges florals, hi permet discernir entre les components ambientals i metabòliques que afecten l'absorció de nutrients. A aquest efecte, aquests assajos es realitzen a la primavera i a l'estiu, ambdues

Resum

estacions d'elevada producció floral però amb nivells de radiació marcadament diferents.

Hom posa de manifest la rellevància de les tiges florals com a albelló principal, en la fase des de la brotació fins a l'aparició del botó floral i la condició de font de les seves fulles, en la fase des de l'aparició del botó floral al moment de la collita. A més, destaca la influència de la temperatura en la velocitat per atènyer tiges recol·lectables i en la seva qualitat.

Com a conseqüència d'aquest estudi hom proposa, d'una banda, modificacions en el maneig del cultiu de roser per a flor tallada en hivernacle, que poden millorar la producció i qualitat de la collita i, d'una altra, la incorporació d'algoritmes al sistema de gestió de la nutrició, que permetrien reduir el consum d'aigua i de nutrients, en particular de nitrat, limitant-lo al que necessita la planta en cada moment del seu cicle de desenvolupament.

Paraules clau: optimització, fertilització, cultius sense sòl, absorció de nitrat, demanda per la planta, models, *Rosa x hybrida*, àrea foliar específica, radiació, temperatura, repartiments, relacions font/albelló, C/N, flor tallada, pràctiques de maneig del cultiu.

Title: NITRATE UPTAKE IN SOILLESS SYSTEMS. STUDY OF AGRONOMICAL AND PHYSIOLOGICAL IMPLICATIONS AS A STARTING POINT TO OPTIMIZE FERTILIZATION MANAGEMENT. APPLICATION TO ROSE CROP.

SUMMARY

Protected crops have become widely extended due to their integral optimization potential of the production system. The control processes in greenhouses (climate, irrigation and fertilization) is a prerequisite for the agriculture of precision, with aims not only to increase productivity but also, to improve work conditions and assure the best management of resources to reduce detrimental effects into the environment.

Soilless technique provides an important tool to optimize water and mineral supplies. In soilless crops, the roots grow in a well-known substrate of limited volume and low water retention that requires high frequency fertigation regimes, on the minute scale.

It is well known that the roots take up water and nutrients in a selective and variable way. Climate variation shapes involve changes on evapotranspiration demands that could generate salt accumulation in the substrate and even damage the roots. In order to avoid this situation, in open soilless systems, growers irrigate at high frequency, providing an excess nutrient solution volumes which generates lixivates that are wasted off. Consequently, the low efficiency of the use of water and nutrients seriously and negatively spoils the environment.

To minimize the problem there is a trend towards reusing lixivates. In a short terms basis, water plant demands are being used to implement the algorithms of predictive models which integrate both climatic and physiological parameters. Nevertheless, at the moment, the knowledge of plant nutrient demand in a short-term basis is scarce, in particular that of nitrate. Consequently, it becomes necessary to study water and nitrate plant demands separately.

Nitrate uptake requires energy consumption which is provided by the assimilates that are translocated to the roots from the aerial organs. Carbohydrates availability in the root depends on the whole plant distribution of carbohydrates and is related to environmental parameters, in special to global radiation. In a mature plant, in our case the rose plant, we need to know the degree of these environmental relationships and also the interactions between growing organs, which are the sinks of the assimilates, such as the growing flower shoots and buds against the roots which take up the nutrients. Moreover, woody pluriannual plants are able to develop morphological adaptations as a response to changes in the environment, such

Summary

as those in leaves when radiation levels vary. These morphological changes vastly affect the source-sink relations. The study of leaf morphology and its association with source-sink relationships arouses great interest when the affected plant species has economical interest for its flowers or fruits.

To study these aspects regarding rose crop for cut flowers we set the following goals :

- To devise and validate nitrate uptake models based on hourly kinetics keeping in mind easily measurable climatic variables such as radiation, temperature and air humidity and also easily calculable ones such as water uptake rate.
- To develop seasonal models to estimate the yield of flower shoots based on radiation and temperature and to analyze the seasonal differences on flower shoot quality and quantity, in connection with the specific leaf area of the flower shoot and the flower bud sizes.
- To study the effect of radiation on C/N relation by means of the evaluation of seasonal biomass, nitrogen and total non-structural carbohydrates between roots, arched stems and flower shoots.
- To study the flower shoot sink effects both on mineral uptake and on carbohydrate and nitrogen distribution during the flower shoot development cycle in two seasons with different radiation levels.

All the experiments carried out in this Thesis are performed on rose plants (*Rosa x hybrida*) growing continuously, under closed soilless system using perlite as substrate, in a greenhouse with automatized heating (air, substrate), fog and ventilation. Roses are harvested all year round. Bending technique has been used to manage the plant. Global radiation (outside and inside the greenhouse), air temperature (outside and inside the greenhouse), substrate and nutrient solution temperatures and air humidity are measured by means of sensors every 5 seconds and registered in a data acquisition system.

The study of water and nitrate uptake kinetics in a hourly basis requires sampling hourly in a 24-hour cycle. An independent pure hydroponic system inside the greenhouse, with 30 plants and with precision scales has allowed to record water volume every 15 seconds and the hourly water balance is taken into account. An automatic sampling equipment has allowed to take nutrient solution samples every hour. Hourly mineral uptake rates of the 30 plants are deduced from the mineral concentration measures of the nutrient solution samples associated with the hourly water balance.

To devise and validate the nitrate uptake rate model in a mature woody crop, it is needed to collect information that could affect its production and

harvesting under growing conditions. Four data base are built up (climate measurements, hourly net water and nitrate uptake rates,..) corresponding to four climatic conditions that represent the annual cycle (summer, autumn, winter, spring). Empirical relationships for net nitrate uptake rate (dependent variable) have been obtained using, as regressor variables, measurements of radiation, temperature, vapour pressure deficit and net water uptake rates. The prediction capability of these relationships depends on the diurnal/nocturnal period of the 24-hour cycle, and on the season. These models have been validated with independent samples.

To study the relationships between seasonal carbohydrate and nitrogen distributions and the production and, between the radiation and the temperature conditions and the flower shoot quality, both flower shoot production and quality have been screened through the year. Four whole plant samples per season have been sampled. Biomass and total non structural carbohydrates and nitrogen content distributions among roots, arched stems and flower shoots are calculated. In general, roots contain more nitrogen than arched stems and, flower shoot nitrogen content depends on growth rate. Soluble sugars are more concentrated in the aerial part of the plants than in roots and more in flower shoots than in arched stems. With regard to starch, the highest concentration is found in winter in all plant parts considered. Concentration level decreases in spring and continues decreasing in the summer being lowest values in the autumn. While plant biomass is not altered by plant management practices, biomass and carbon and nitrogen assimilate distribution between the three organs is maintained all through the year. However, the impending renewal of arched stems once a year - which is practised at the end of the spring - induces the relocation of resources in order to make the suitable nitrogen and carbon nutrients available to the whole plant. The quantity and quality of flower shoots, with regard to the specific leaf area and the flower bud size, can be related to the intercepted radiation per leaf area unit and to temperature. The results led to proposals for the improvement of management.

The effect of the flower shoot as a sink on mineral uptake and carbon and nitrogen distribution is studied by means of experiments based on flower shoot basal pruning as an initial plant growth stage. Total non-structural carbohydrate and nitrogen contents and distribution as well as water and mineral uptake kinetics are followed from the initial stage to harvest , allowing to distinguish between metabolic and environmental components that affect mineral uptake. This experiment has been performed separately in two seasons, spring and summer, both with a high growth rate but differing in radiation level interception by the plant.

The results showed the relevancy of the flower shoots as the main sink of the plant, from pruning to visible bud stage and the source condition of the

Summary

flower shoot leaves from the visible bud stage to harvest. The influence of temperature both on how long it takes to obtain harvesting flower shoots and on their quality are also remarked upon.

As a result of this study it is proposed, on the one hand, modifications of plant management practices that allows to improve the quantity and quality of cut roses and, on the other hand, the incorporation of algorithms to the nutrient management control systems that might reduce water and nutrients consumption, particularly of nitrate, limiting it to the quantity that plant demands at each time of growth.

Keywords: optimization, fertilization, soilless crops, nitrate uptake, plant demand, models, *Rosa x hybrida*, specific leaf area, radiation, temperature, plant partitioning, C/N, source/sink relations, cut flowers, crop management practices.

Índice General

1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
1.1. Justificación del trabajo	1
1.2. Situación actual y alternativas.	2
2. OBJETIVOS GENERALES Y ESTRUCTURA DE LA TESIS.	7
3. MATERIAL Y MÉTODOS GENERAL.	11
3.1. El invernadero y su equipamiento.	11
3.2. Cultivo y manejo de las plantas.	11
3.3. Determinaciones en la solución nutritiva.....	17
3.4. Determinaciones en la planta.	19
3.5. Medida de variables integradas en el sistema de control.....	21
4. SEGUIMIENTO DE LA ABSORCIÓN HÍDRICA Y DE LA ABSORCIÓN DE NITRATO A LO LARGO DEL CICLO ANUAL DE PRODUCCIÓN DE ROSAS. MODELOS EMPÍRICOS DE ABSORCIÓN HORARIA DE NITRATO PARA EL AÑO COMPLETO Y PARA CADA ESTACIÓN.....	25
4.1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS.....	25
4.2. MATERIAL Y MÉTODOS.	39
4.2.1 Material	39
4.2.2 Métodos.....	40
4.3. RESULTADOS.....	43
4.3.1 Variables Climáticas. Comparación entre estaciones.	43
4.3.1.1 Radiación global incidente sobre la planta.....	43
4.3.1.2 Temperatura del aire.	43
4.3.1.3 Temperatura del entorno radicular.....	43
4.3.1.4 Déficit de presión de vapor del aire.....	44
4.3.2 Absorción hídrica y absorción de nitrato. Comparación entre estaciones.....	45
4.3.2.1 Tasas medias horarias de absorción hídrica y de nitrato, correspondientes a los periodos diurno y nocturno, de ciclos de 24 horas de cada estación.....	45

4.3.2.2	Reparto de la absorción hídrica y de nitrato durante el ciclo de 24 horas, entre el periodo diurno y el periodo nocturno.	48
4.3.3	Eficiencias de absorción hídrica y de nitrato por planta y día en cultivo contínuo de rosa en invernadero.	50
4.3.3.1	Características estacionales del rosal en invernadero. Biomasa seca total y de la raíz e índice de área foliar.	50
4.3.3.2	Variación estacional del flujo radicular de absorción hídrica y del flujo radicular de absorción de nitrato, durante los periodos diurno y nocturno. Capacidad radicular de absorción hídrica y capacidad radicular de absorción de nitrato	51
4.3.3.3	Variación estacional de las tasas horarias de absorción diurna de agua y de nitrato por unidad de área foliar.....	52
4.3.4	Modelos de estimación de la tasa horaria de absorción de nitrato	54
4.3.4.1	Modelo anual de estimación de la tasa de absorción de nitrato (NUR_{anual}).....	54
4.3.4.2	Modelos de estimación de la tasa de absorción de nitrato para verano (NUR_{verano} y $NUR_{verano-DIA}$).	58
4.3.4.3	Modelos de estimación de la tasa de absorción de nitrato para otoño ($NUR_{otoño}$ y $NUR_{otoño-DIA}$).	62
4.3.4.4	Modelos de estimación de la tasa de absorción de nitrato para invierno ($NUR_{invierno}$ y $NUR_{invierno-DIA}$).	65
4.3.4.5	Modelos de estimación de la tasa de absorción de nitrato en primavera ($NUR_{primavera}$ y $NUR_{primavera-DIA}$).	69
4.4.	DISCUSIÓN	73
4.4.1	Caracteres fisiológicos de la absorción hídrica y de nitrato en rosal.....	73
4.4.1.1	Absorción hídrica.	73
4.4.1.2	Absorción de nitrato.....	76
4.4.2	Modelos de estimación de la tasa horaria de absorción de nitrato en función de la tasa de absorción hídrica, la radiación, la temperatura y el déficit de presión de vapor.	81
4.4.3	Validación de los modelos obtenidos.	82
4.5.	CONCLUSIONES.....	85
5.	ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN ESTACIONAL DEL REPARTO DE BIOMASA, NITRÓGENO TOTAL Y CARBOHIDRATOS NO ESTRUCTURALES, EN PLANTAS MADURAS DE ROSA EN PRODUCCIÓN CONTÍNUA.	87

5.1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS.....	87
5.2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	93
5.2.1 Muestreo de las plantas.....	93
5.2.2 Determinaciones analíticas.....	93
5.2.3 Análisis estadístico.....	94
5.3. RESULTADOS.....	95
5.3.1 Variación estacional del reparto de biomasa entre las raíces, el pulmón y los tallos florales.....	95
5.3.2 Variación estacional del reparto de nitrógeno y carbohidratos no estructurales entre las raíces, el pulmón y los tallos florales.....	97
5.4. DISCUSIÓN.....	104
5.4.1 Relaciones fuente-sumidero desde la perspectiva del reparto de biomasa y las concentraciones de nitrógeno y de carbohidratos no estructurales.....	106
5.4.1.1 Verano.....	106
5.4.1.2 Otoño.....	106
5.4.1.3 Invierno.....	107
5.4.1.4 Primavera.....	107
5.4.2 La parte radicular. Las raíces como sumideros.....	108
5.4.3 La parte aérea. Fuente y sumidero de asimilados.....	109
5.5. CONCLUSIONES.....	110
5.5.1 Relativas al comportamiento de la raíz.....	110
5.5.2 Relativas al comportamiento de la parte aérea.....	110
5.5.3 Conclusión final.....	110
 6. CARACTERIZACIÓN ESTACIONAL DE LA BIOMASA Y DE LA CALIDAD DEL TALLO FLORAL EN UN CULTIVO CONTINUO DE ROSAS PARA FLOR CORTADA. ESTIMACIÓN DE LA MISMA A PARTIR DE VARIABLES CLIMÁTICAS.....	 113
6.1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS.....	113
6.2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	120
6.2.1 Medidas de variables climáticas.....	120
6.2.2 Medidas de biomasa, crecimiento y desarrollo.....	121
6.2.3 Medidas de concentración de nitrógeno.....	121
6.2.4 Análisis estadístico.....	122
6.3. RESULTADOS.....	124

6.3.1	Características estacionales de las condiciones climáticas del cultivo.	124
6.3.1.1	Radiación fotosintéticamente activa recibida por la planta.	124
6.3.1.2	Temperatura del aire y del entorno radicular y déficit de la presión de vapor del aire.	124
6.3.2	Tasa mensual de producción de tallos florales.	126
6.3.2.1	Número de tallos florales por unidad de superficie de cultivo e índice de área foliar del tallo floral.....	126
6.3.2.2	Biomasa seca de los tallos florales cosechados.....	126
6.3.3	Modelos de estimación de la cosecha en función de factores climáticos.	127
6.3.3.1	Modelos de estimación de la cosecha en función de la radiación fotosintéticamente activa.	127
6.3.3.2	Modelos de estimación de la cosecha en función de la integral térmica	129
6.3.3.3	Modelos de estimación de la cosecha en función de la integral de radiación y la integral térmica.	130
6.3.4	Caracteres cualitativos de los tallos florales cosechados.	134
6.3.4.1	Reparto de la biomasa seca del tallo floral entre el tallo, las hojas, el pedúnculo y el botón floral y caracteres cualitativos del tallo floral fresco.....	134
6.3.4.2	Área foliar específica, relación entre biomasa fresca y biomasa seca del tallo floral y concentración de nitrógeno total en las hojas.....	135
6.4.	DISCUSIÓN	140
6.4.1	Modelos de estimación de la cosecha en función de la radiación incidente fotosintéticamente activa.	140
6.4.2	Modelos de estimación de la cosecha en función de la temperatura.....	149
6.4.3	Modelos de estimación de la cosecha en función de la temperatura y de la radiación fotosintéticamente activa interceptada.	151
6.5.	CONCLUSIONES.....	155
6.5.1	De tipo agronómico.....	155
6.5.2	De tipo fisiológico	156

7. FLUJOS DE AGUA, DE MINERALES Y DE ASIMILADOS Y SU REPARTO EN EL CICLO DE DESARROLLO Y CRECIMIENTO DEL TALLO FLORAL DE ROSA.	159
7.1. INTRODUCCIÓN, OBJETIVOS y PLANTEAMIENTO METODOLÓGICO.	159
7.1.1 Introducción.	159
7.1.1.1 El equilibrio funcional y la gestión de los recursos propios y adquiridos.	159
7.1.1.2 El equilibrio entre los metabolismos carbonado y nitrogenado. La relación C/N	159
7.1.1.3 Las estrategias adaptativas de la planta para la adquisición de recursos	160
7.1.1.4 Las eficiencias de uso de los recursos para el crecimiento. La competencia por, los asimilados entre los órganos en crecimiento y los de acumulación de reserva.	161
7.1.1.5 La relaciones entre los órganos fuente y órganos sumidero de asimilados.	164
7.1.1.6 Nuestro caso. El rosal.	165
7.1.2 Objetivos.	167
7.1.3 Planteamiento metodológico.	168
7.2. MATERIAL Y MÉTODOS.	171
7.2.1 Manejo del sistema hidropónico.	171
7.2.2 Diseño experimental y muestreos.	171
7.2.3 Mediciones y determinaciones analíticas.	172
7.2.3.1 Medidas climáticas	172
7.2.3.2 Medidas de crecimiento.	173
7.2.3.3 Determinaciones analíticas	174
7.2.3.4 Medidas de absorción mineral	175
7.2.4 Cálculos y parámetros empleados en los resultados.	175
7.2.4.1 Relación entre nitrógeno demandado por el crecimiento y nitrógeno absorbido.	175
7.2.4.2 Determinación de las características morfogénicas foliares	177
7.2.4.3 Determinación de las tasas diarias de absorción hídrica por unidad de área foliar.	177
7.2.4.4 Determinación de la absorción diaria de agua (ADAR _{H₂O}) y de nitrato (ADAR _{N-NO₃}) por la raíz	177
7.2.4.5 Deducción de la concentración de nitrato en mmol.L ⁻¹ en el apoplasto de la raíz.	177

7.2.5	Análisis estadístico.....	178
7.3.	RESULTADOS.....	181
7.3.1	Biomasa y área foliar.....	181
7.3.1.1	Comparación de la biomasa de la planta, y de su reparto, en los tres estados del ciclo de desarrollo del tallo floral en los dos ciclos estudiados.	181
7.3.1.2	Área foliar	182
7.3.2	Concentración de nitrógeno, azúcares solubles y almidón en las raíces, pulmón y tallos florales en las tres fases de desarrollo del tallo floral en primavera y verano.....	184
7.3.2.1	Concentración de nitrógeno.....	184
7.3.2.2	Concentración de azúcares solubles.....	186
7.3.2.3	Concentración de almidón.....	187
7.3.3	Comparación de las fases de crecimiento de los ciclos de desarrollo del tallo floral en ambas estaciones.....	188
7.3.3.1	Reparto del incremento de biomasa en el conjunto de los tres compartimientos.	188
7.3.3.2	Crecimiento relativo diario y variaciones relativas diarias de nitrógeno, de azúcares solubles y de almidón.....	190
7.3.3.3	Las relaciones entre las variaciones de biomasa y las variaciones de contenido de nitrógeno total, de azúcares solubles y de almidón.	195
7.3.4	Las tasas diarias de absorción hídrica.....	199
7.3.5	Caracteres morfogenéticos foliares.	200
7.3.6	Las absorciones de nitrógeno, fósforo, potasio, calcio y magnesio.	202
7.3.7	Relación entre N demandado por el crecimiento y N absorbido.	204
7.3.8	Diferencias entre nitrógeno absorbido y variación de contenido de N en el conjunto de los tres compartimientos.	204
7.3.9	Actividad diaria de absorción radicular hídrica y de nitrato . . .	205
7.4.	DISCUSIÓN	207
7.4.1	Primera fase de desarrollo de primavera. De la poda basal al estado de botón visible.....	209
7.4.1.1	Del crecimiento de la planta	209
7.4.1.2	Del contenido y la demanda de nitrógeno y de carbohidratos no estructurales	209
7.4.1.3	De las eficiencias de absorción mineral y de absorción hídrica	211

7.4.1.4	Resumen de la primera fase de desarrollo floral en primavera.	212
7.4.2	Segunda fase de desarrollo de primavera. Del estado de botón visible al punto de recolección	213
7.4.2.1	Del crecimiento de la planta	213
7.4.2.2	Del contenido y la demanda de nitrógeno y de carbohidratos no estructurales.....	213
7.4.2.3	De las eficiencias de absorción mineral y de absorción hídrica	215
7.4.2.4	Resumen de la segunda fase de desarrollo en primavera.	216
7.4.3	Primera fase de desarrollo de verano. De la poda basal al estado de botón visible	217
7.4.3.1	Del crecimiento de la planta	217
7.4.3.2	Del contenido y demanda de nitrógeno y de carbohidratos no estructurales.....	218
7.4.3.3	De las eficiencias de absorción mineral y de absorción hídrica	219
7.4.3.4	Resumen de la primera fase de desarrollo en verano.	220
7.4.4	Segunda fase de desarrollo de verano. Del estado de botón visible al punto de recolección.....	221
7.4.4.1	Del crecimiento de la planta	221
7.4.4.2	Del contenido y demanda de nitrógeno y de carbohidratos no estructurales.....	221
7.4.4.3	De las eficiencias de absorción mineral y de absorción hídrica	222
7.4.4.4	Resumen de la segunda fase de desarrollo en verano.	224
7.4.5	Comparación entre ciclos.....	224
7.5.	CONCLUSIONES.....	227
8.	CONCLUSIONES GENERALES.....	229
9.	BIBLIOGRAFÍA.....	231
10.	APÉNDICES.....	263

Índice de Figuras

Figura 3.1 "Pulmón" joven.	12
Figura 3.2 Detalle arqueado de tallo de poco grosor.....	13
Figura 3.3 Tallos arqueados. Detalle de la zona del doblado.....	13
Figura 3.4 Plantación de rosas de 2 años de edad en el sistema en perlita.	14
Figura 3.5 Croquis de distribución de los sistemas hidropónicos 1 y 2 en el invernadero.	15
Figura 3.6. Esquema del sistema hidropónico puro recirculante (Sistema 2).	17
Figura 3.7 Interfaz de control del sistema.	22
Figura 3.8. Esquema del sistema de control distribuido.	23
Figura 4.1 Relación entre las tasas horarias de absorción de nitrato, medidas en diferentes horas de días de verano y las calculadas aplicando el modelo de verano (NUR_{verano}).....	58
Figura 4.2 Evolución de las tasas diarias de absorción de nitrato (NUR) a lo largo de dos días independientes de verano. Validación de los modelos NURanual y NURverano.....	60
Figura 4.3 Relación entre las tasas horarias de absorción de nitrato, medidas en diferentes horas de días de otoño y las calculadas aplicando el modelo de otoño ($NUR_{\text{otoño}}$).	62
Figura 4.4 Evolución de las tasas diarias de absorción de nitrato (NUR) a lo largo de dos días independientes de otoño. Validación de los modelos NURanual y NURotoño.	64
Figura 4.5 Relación entre las tasas horarias de absorción de nitrato, medidas en diferentes horas de días de invierno y las calculadas aplicando el modelo de invierno (NUR_{invierno}).....	66
Figura 4.6 Evolución de las tasas diarias de absorción de nitrato (NUR) a lo largo de dos días independientes de invierno. Validación de los modelos NURanual y NURinvierno.....	67
Figura 4.7 Relación entre las tasas horarias de absorción de nitrato, medidas en diferentes horas de días de primavera y las calculadas aplicando el modelo de primavera ($NUR_{\text{primavera}}$).	69
Figura 4.8 Evolución de las tasas diarias de absorción de nitrato (NUR) a lo largo de dos días independientes de primavera. Validación de los modelos NURanual y NURprimavera.....	71
Figura 5.1 Compartimientos de la planta de rosa considerados en el estudio.	92

Figura 5.2	Variación estacional del reparto relativo de la biomasa seca entre raíces, pulmón y tallos florales en rosal.	96
Figura 5.3	Variación estacional del reparto relativo del nitrógeno entre raíces, pulmón y tallos florales en rosal.	100
Figura 5.4	Variación estacional del reparto relativo de los azúcares solubles entre raíces, pulmón y tallos florales en rosal.	101
Figura 5.5	Variación estacional del reparto relativo del almidón entre raíces, pulmón y tallos florales en rosal.	102
Figura 5.6	Variación estacional del reparto relativo de los carbohidratos no estructurales totales entre raíces, pulmón y tallos florales en rosal.	103
Figura 6.1	Acumulación diaria de cosecha, de radiación fotosintéticamente activa y de unidades térmicas, en periodos representativos de las cuatro estaciones, en cultivo de rosa en invernadero.	125
Figura 6.2	Modelo anual de estimación de la cosecha acumulada de tallos de flor (BN) y la radiación PAR absorbida, en cultivo de rosa en invernadero.	127
Figura 6.3	Modelo anual de estimación de la cosecha acumulada de tallos de flor (BN) y la integral térmica (CD), en cultivo de rosa en invernadero.	129
Figura 6.4	Caracterización estacional del reparto de la biomasa seca del tallo floral de rosa, en distintos órganos: tallo, hojas, pedúnculo y botón floral.	133
Figura 6.5	La correlación entre las variaciones del área foliar específica y la correspondiente al ratio biomasa fresca/biomasa seca de los tallos florales.	135
Figura 6.6	Variación estacional del Área Foliar Específica de los tallos florales de rosa cultivada en invernadero.	136
Figura 6.7	Diferencias estacionales de la concentración de nitrógeno total en las hojas del tallo floral de rosa en invernadero.	136
Figura 6.8	Correlación entre las variaciones estacionales del diámetro del botón floral de rosa y la longitud de los mismos.	137
Figura 6.9	Variaciones estacionales del volumen del botón floral de rosa. ..	137
Figura 6.10	Relación entre el Área Foliar Específica y el contenido de nitrógeno foliar, en tallos florales de rosa en cultivo hidropónico.	138
Figura 6.11	Relaciones del volumen del botón floral de rosa con la radiación fotosintéticamente activa en invernadero.	139

Figura 6.12 Relaciones de la eficiencia de uso de la radiación fotosintéticamente activa, en cultivo de rosa en invernadero hidropónico.	143
Figura 6.13 Relaciones de la integral diaria de radiación fotosintéticamente activa incidente por unidad de superficie de cultivo, con el Área Foliar Específica y con el contenido de N foliar, en tallos florales de rosa en invernadero hidropónico.	146
Figura 7.1 Esquema del experimento de estudio del desarrollo del tallo floral.	170
Figura 7.2 Relaciones entre las biomásas de la parte radicular y la parte aérea fotosintética, en cada estado de desarrollo de cada ciclo estudiado.	182
Figura 7.3 Relación entre la variación de contenido de nitrógeno y el crecimiento.	196
Figura 7.4 Relación entre la variación de contenido de azúcares solubles y el crecimiento.	196
Figura 7.5 Relación entre la variación de contenido de almidón y el crecimiento.	197
Figura 7.6 Absorción relativa de nutrientes.	202

Índice de Tablas

Tabla 4.1 Medias y máximas estacionales de las variables climáticas.....	42
Tabla 4.2 Tasas medias horarias de absorción hídrica (<i>WUR</i>) y de nitrato (<i>NUR</i>), correspondientes a horas diurnas (día) o nocturnas (noche), de ciclos de 24 horas representativos de cada estación.....	45
Tabla 4.3 Absorción de agua, absorción de nitrato y concentración de absorción de nitrato por ciclo completo de 24 horas, durante los periodos diurno y nocturno.	47
Tabla 4.4 Biomasa seca total de los tres compartimientos, biomasa de la raíz , relación entre la biomasa seca radicular y la biomasa seca aérea fotosintética, índices de área foliar y contenido medio de nitrógeno total en las hojas de los tallos florales	49
Tabla 4.5 Variación estacional de los flujos radicales de absorción hídrica y de nitrato en los periodos diurnos y nocturnos.	51
Tabla 4.6 Variación estacional de la tasas horarias de absorción hídrica por unidad de superficie foliar durante los periodos diurnos.	52
Tabla 4.7 Modelo de estimación de la tasa horaria de absorción de nitrato de rosal para cualquier época del año (<i>NUR_{anual}</i>).	53
Tabla 4.8 Modelos estacionales de estimación de la tasa horaria de absorción de nitrato (<i>NUR</i>) de rosal para cualquier hora del ciclo diario de 24 horas.	56
Tabla 4.9 Modelos de estimación estacional de la tasa horaria de absorción de nitrato (<i>NUR</i>) de rosal para cualquier hora del periodo diurno del ciclo de 24 horas.	57
Tabla 5.1 Reparto de la biomasa seca entre raíces, pulmón y tallos florales en rosal en producción continua a lo largo del año.....	95
Tabla 5.2 Concentración de nitrógeno (N), azúcares solubles (AZ) y, almidón (AL) en los distintos órganos.....	97
Tabla 5.3 Contenido absoluto de nitrógeno (N), azúcares solubles (AZ) y almidón (AL) y su reparto en los distintos órganos.	99
Tabla 6.1 Condiciones climáticas medidas en el invernadero durante el cultivo hidropónico de rosa.	123
Tabla 6.2 Producción mensual de tallos florales de rosal cultivado en invernadero en hidroponía.	126
Tabla 6.3 Índice de área foliar de los tallos florales (LAI) y coeficiente de absorción de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) de las hojas de los tallos florales de rosa en cada estación.....	126

Tabla 6.4 Modelos de estimación de la cosecha de rosa en invernadero, en función de la radiación absorbida para cada estación y modelo general de aplicación para todo el año.	128
Tabla 7.1 Datos climáticos durante el ciclo de desarrollo del tallo floral en primavera y en verano en cultivo de rosal en invernadero.....	179
Tabla 7.2 Biomasa total y reparto de la biomasa en rosal en los estados inicial, de botón visible y en el punto de recolección en primavera y verano.	180
Tabla 7.3 Área foliar por planta e índice de área foliar para cada estado de desarrollo en primavera y en verano.	183
Tabla 7.4 Concentración de nitrógeno, azúcares solubles y almidón en raíces, pulmón y tallos florales de rosal en primavera y en verano.	184
Tabla 7.5 Efecto del estado de desarrollo y de la parte de la planta en la concentración de nitrógeno total en rosal en primavera y en verano.	185
Tabla 7.6 Efecto del estado de desarrollo y de la parte de la planta en la concentración de azúcares solubles, en rosal en primavera y en verano.	186
Tabla 7.7 Efecto de la estación y del estado de desarrollo del rosal en la concentración de almidón en raíces, pulmón y tallos florales. .	188
Tabla 7.8 Incremento del peso seco en las distintas partes de la planta en cada fase del ciclo de desarrollo del tallo floral de rosal en primavera y en verano.....	189
Tabla 7.9 Crecimiento relativo diario e incremento relativo diario del contenido de nitrógeno, de azúcares solubles, de almidón y de carbohidratos no estructurales, en cada fase del ciclo de desarrollo del tallo floral del rosal en primavera y en verano, considerando el conjunto de los tres compartimientos (raíz + pulmón + tallos florales).	192
Tabla 7.10 Crecimiento relativo diario e incremento relativo diario del contenido de nitrógeno, de azúcares solubles y de almidón en las distintas partes de la planta, en cada fase del ciclo de desarrollo del tallo floral del rosal en primavera y en verano. .	193
Tabla 7.11 Crecimiento relativo diario e incremento relativo diario del contenido de nitrógeno, de azúcares solubles, de almidón y de carbohidratos no estructurales, durante el ciclo de desarrollo del tallo floral en primavera y en verano. Comparación estacional en las raíces, en el pulmón, en los tallos florales y en los tres compartimientos.....	194

Tabla 7.12 Tasas diarias de absorción hídrica y mineral por planta en cada fase del ciclo de desarrollo del tallo floral de rosal en primavera y en verano.	198
Tabla 7.13 Absorción hídrica diaria relativa y tasa diaria de absorción hídrica por unidad de área foliar, en cada fase del ciclo de desarrollo del tallo floral de rosal en primavera y en verano....	199
Tabla 7.14 Variables relacionadas con la morfología de la hoja en cada fase del ciclo de desarrollo del tallo floral de rosal en primavera y en verano.	200
Tabla 7.15 Absorción diaria relativa de nutrientes minerales en cada fase del ciclo de desarrollo del tallo floral de rosal en primavera y en verano.	201
Tabla 7.16 Coeficientes de determinación de las relaciones lineales entre la absorción diaria relativa de nitrato y las absorciones diarias relativas de potasio, calcio, magnesio y fosfato.	201
Tabla 7.17 Comparación entre la absorción diaria relativa de nitrógeno y la demanda de nitrógeno en rosal, en cada fase del ciclo de desarrollo del tallo floral en primavera y en verano.	203
Tabla 7.18 Comparación entre la actividad radicular de absorción hídrica y de absorción nítrica, en cada fase del ciclo de desarrollo del tallo floral de rosal en primavera y en verano.	206
Tabla 10.1. Nomenclatura del reparto absoluto de biomasa y de las concentraciones de nitrógeno total y de carbohidratos no estructurales totales.	264
Tabla 10.2 Determinación de los contenidos absolutos de nitrógeno total y de carbohidratos no estructurales totales.	265
Tabla 10.3 Determinación del crecimiento absoluto y de las variaciones de contenido absoluto de nitrógeno total y de carbohidratos no estructurales totales.	266
Tabla 10.4 Determinación del crecimiento relativo y de las Variaciones Relativas de Contenido de nitrógeno total y de carbohidratos no estructurales totales para cada fase de crecimiento.....	267
Tabla 10.5 Determinación del Crecimiento Relativo Diario y de las Variaciones Relativas de contenido Diarias de nitrógeno total y de carbohidratos no estructurales.....	268
Tabla 10.6 Determinación de las Absorciones absolutas de agua y de minerales para cada fase de crecimiento del tallo floral.	269
Tabla 10.7 Absorción Relativa Diaria para cada fase de crecimiento del tallo floral.	270

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL.

1.1. Justificación del trabajo

La tecnología del cultivo en invernadero ha avanzado con rapidez y eficacia los últimos 30 años, pero el progreso que se observa en las técnicas del control climático, con instalaciones dotadas con sensores fiables, baratos y de uso fácil, así como de programas capaces de optimizar el aprovechamiento de los diversos equipos de climatización y conseguir la mayor economía, no son de ningún modo comparables con la evolución mucho más limitada, de las capacidades de control del riego y la fertilización, atribuible sin duda a su menor repercusión en los costes de producción, a diferencia del caso de los costes de la energía. Por este motivo ha sido una práctica agrícola normal el aporte en exceso de agua y abonos para asegurar que en ningún momento pudieran ser limitantes. En la actualidad este modo de actuar ya no va a continuar siendo una práctica normal, porque es incompatible con la preocupación general por el medio ambiente (Kläring, 2001), porque el uso en exceso de recursos limitantes, como lo es el agua, no es admisible, y porque el coste de los fertilizantes ha empezado a ser considerable.

El hecho de ser el cultivo hidropónico un sistema carente en la práctica de poder amortiguador (baja retención de agua y de abonos), le hace muy sensible a los cambios ambientales. Debido a ello, y a la limitación de volumen disponible para el sistema radicular, a lo que se une la heterogeneidad debida al sistema de riego localizado, el manejo de la fertirrigación se basa en un aporte en exceso, es habitual aplicar hasta un 50% más de agua y abonos, que se evacuan como lixiviados con consecuencias negativas sobre el medio ambiente y sobre la eficiencia del aprovechamiento tanto del agua como de los fertilizantes.

Por estos motivos, la racionalización de la fertirrigación, ajustando los aportes de agua y fertilizantes a las necesidades reales de los cultivos, es vital para aumentar la eficiencia de estos sistemas y disminuir el consumo energético. Ante la ejecución de los acuerdos firmados en el Protocolo de Montreal, que afectan al uso del bromuro de metilo, se prevén aumentos de la superficie de cultivo sin suelo y, por razones de protección medioambiental, será necesario, por no decir imprescindible, reutilizar los lixiviados. En los sistemas de cultivo sin suelo, la recirculación puede reducir en gran medida la

contaminación pero presenta dificultades técnicas que no están resueltas. La investigación de los sistemas de cultivo sin suelo cerrados como alternativa a los abiertos, se ha convertido en una prioridad en todos los países que usan esta técnica de cultivo, ya que el uso de sistemas cerrados aumentará la eficiencia del uso del agua y los abonos, además de evitar dañar el medio ambiente.

Diferentes investigadores (González, 1995; Jeannequin, 1993; Cid et al., 2001; Marcellis et al. 2000) informan de vertidos notables, del orden de más de 700 kg/ha de nitrógeno en cultivos de tomate, pepino y de rosas, unidos a otros nutrientes minerales.

En España es un problema el contenido de nitratos en aguas subterráneas en muchas regiones y este problema se agudiza en las zonas de agricultura intensiva, como es el caso de la Comunidad Valenciana (ITGME, 1998), donde un porcentaje importante de la población puede verse afectada por aguas con contenidos de nitratos superiores a 50 mg.L⁻¹. En estas zonas vulnerables, las autoridades recomiendan la aplicación de medidas para reducir este problema (Ramos et al., 2002) y los investigadores (Ramos y Gómez de Barreda, 1991; Ramos et al., 1989) llaman la atención sobre la desproporción entre las necesidades de los cultivos y las aportaciones de N por los agricultores.

1.2. Situación actual y alternativas.

Los cultivos sin suelo en invernadero son sistemas de muy alta eficiencia en el aprovechamiento de los insumos (energía, agua, fertilizantes, etc.). Sin embargo, a pesar de las mejoras tecnológicas desarrolladas en los últimos años, la estrategia general de los cultivos sin suelo se basa en suministrar solución nutritiva en exceso y en riegos de muy alta frecuencia, debido al reducido volumen de sustrato por planta y a sus escasas capacidades de retención hídrica e iónica. En el caso de los sistemas abiertos, el lixiviado que sigue a cada riego es desechado al medio ambiente. Con este modo de actuar se rompe una de las principales premisas para la agricultura del siglo XXI: producir mucho y bien, en poco espacio y de modo sostenible, garantizando el mínimo impacto ambiental.

Por lo tanto, para racionalizar el uso de los abonos y del agua, es necesario, por un lado, ajustar y sincronizar el suministro y la demanda,

evitando que se produzcan problemas de deficiencias de nutrientes e hídricas o de exceso de sales y, por otro lado, evitar el vertido de lixiviados preparando técnicas que permitan el manejo reciclado de las soluciones nutritivas. Parte de los problemas que presenta la recirculación de la solución nutritiva, se agravan por la utilización de altas concentraciones de fertilizantes, que conducen a que la salinidad de la solución se incremente más rápidamente en menor tiempo de uso y la solución tenga que ser desechada.

Hasta el momento, la recirculación de la solución nutritiva consiste en restituir al circuito de fertirrigación los lixiviados, o la adición suplementaria de solución nutritiva al sistema, de forma que se mantenga un circuito cerrado. En estos sistemas la corrección se limita al pH y conductividad eléctrica y no a la composición iónica, por lo tanto existe una desviación respecto a la composición originaria de la solución nutritiva. El control de la solución es imperfecto en todos estos casos porque no se puede controlar la CE del drenaje saliente y ello conduce, normalmente, a que no se pueda evitar el desechar una parte del mismo. Savvas (2002) sugiere tener en cuenta tanto la CE del drenaje como su volumen en cada riego.

Los informes de diferentes trabajos sobre la problemática de la recirculación de la solución nutritiva son variados. Desde la ausencia de efectos negativos, a la pérdida de vigor de las plantas (Tsujita y Roberts, 1995). El menor vigor o crecimiento se atribuye a causas diversas, cambios en el balance de minerales y en sus concentraciones, aumento de la concentración de los macronutrientes. Incluso en el caso, frecuente, en que el agua contiene iones no esenciales para las plantas, especialmente en el caso del sodio y el cloro, estos iones se van a acumular y cuando se acerquen a los límites no tolerables por el cultivo, habrá que desechar una parte del drenaje. Esto significa lógicamente una reducción de eficacia de la recirculación, pero aún en estos casos es posible conseguir una economía de agua y de abonos y disminución del daño ambiental nada despreciables, como muestran resultados de trabajos en este sentido (Bar-Yosef et al, 2001a, 2001b).

Por lo tanto los métodos de mejora de la reutilización de la solución nutritiva, pasan por el esfuerzo de cuantificar las mínimas concentraciones de fertilizantes necesarias para el cultivo, sin que disminuya el rendimiento y la calidad.

Se considera que la base de cualquier intento de controlar el suministro de agua y el de nutrientes a los cultivos, es tener la capacidad de predecir la absorción mineral por las plantas.

A pesar de las dificultades de predicción en intervalos cortos, según de Kreij et al. (1999) y Sonneveld (1999, 2000), es posible obtener datos fiables de las tasas de absorción instantáneas y medias, que pueden ser la base de algoritmos para controlar la inyección de nutrientes de acuerdo con la composición estimada del drenaje. Pero la medida en tiempo real de las concentraciones iónicas del drenaje, desde una escala comercial, técnicamente no es posible, y ni siquiera a una escala experimental de campo, debido a la falta de sensores de iones específicos fiables, estables y robustos (van Os et al. 2002). Una vía alternativa para determinar las proporciones de inyección de los abonos al recircular el drenaje, es hacerlo sobre la base de datos experimentales y el desarrollo de modelos capaces de predecir la absorción mineral o la concentración iónica de la solución del drenaje. Pero la información disponible sobre modelos aplicables a los cultivos hidropónicos cerrados es muy limitada (Le Bot et al, 1998; Silberbush y Ben-Asher 2001; Pardossi et al 2005; Martínez et al., 2004).

En este trabajo se plantea la idea del manejo óptimo de una solución nutritiva de concentración mínima, sobre la base del conocimiento preciso del consumo, obtenido a través de las cinéticas de absorción. De este modo la reutilización no está guiada por criterios de pH y CE, sino por la composición iónica definida por el consumo de las plantas y de acuerdo con criterios racionales de cultivo.

Para ello es necesario conocer bien la dinámica de la absorción de nutrientes por la planta. Sólo recientemente se ha abordado el estudio de la absorción de nitrato en intervalos de tiempo cortos y hay muy poca información al respecto (Brun y Chazelle, 1996; Adamowicz y Le Bot, 1999). Últimamente se han hecho aportaciones sobre este asunto (Roca et al., 2003; Martínez et al., 2003) y se necesita conocer con detalle la evolución de la absorción mineral y su relación con las variables que la afectan. Al observar la absorción en un ciclo de 24 horas, se aprecian variaciones que tienen un máximo durante el día y valores menores por la noche (Le Bot y Kirkby, 1992; Delhon et al.,1995; Andriolo et al., 1996). La absorción del ión nitrato se ha asociado normalmente a la del agua, con la que en intervalos de tiempo

largos guarda buena correlación. Si se quiere llegar a manejar la fertilización juntamente con el riego en intervalos cortos de tiempo, lo cual significará una estimable mejora en el cultivo sin suelo, es preciso prever la evolución que han de seguir por separado las demandas de agua y de minerales por parte de la planta y, asimismo, la influencia que la mayor o menor tasa de crecimiento tiene sobre la demanda. Por consiguiente, disponer de modelos predictivos que hagan posible estimar anticipadamente la demanda de agua y la de minerales, en función de parámetros medibles, es de alto interés, y si además éstos se obtienen específicamente para cada estación, dispondremos de una información privilegiada para ajustar el manejo de la recirculación de la solución nutritiva (CAPÍTULO 4).

Además, la información existente sobre las relaciones entre la alimentación mineral y la formación de reservas carbonadas en especies de interés hortícola y ornamental, así como entre los productos de la asimilación y la absorción mineral, es limitada y, sin embargo, es necesaria para avanzar en las posibilidades de controlar el manejo del sistema de cultivo (CAPÍTULO 5 y CAPÍTULO 7). La absorción mineral, y en especial la de nitrato, consume energía y por ello depende del metabolismo de la planta (Marschner, 1995). Los procesos metabólicos que regulan la absorción de nitrato coordinan a su vez la producción de biomasa (Glass et al., 2000; Touraine, 2000). En el estudio, debe considerarse a la planta completa ya que las respuestas de la misma a los cambios que se producen en su entorno – entre las que se encuentran la absorción mineral y el crecimiento –, son el producto de un complejo de procesos coordinados entre la parte radicular y la parte aérea (Bassirirad, 2000; Farrar y Jones, 2000). Considerando que las proporciones entre los diversos carbohidratos no estructurales indican el reparto del carbono, su distribución en las partes de la planta puede reflejar los flujos de carbono tal y como son afectados por la demanda del N (Druege et al., 2004).

En este trabajo se ha empleado la rosa como especie modelo.

El rosal bajo invernadero, produce rosas sin interrupción a lo largo de todo el año, sin embargo, la capacidad de regular las variables del clima para ajustarlas a los requerimientos óptimos de la planta es limitada. Una de las consecuencias de esto es la obtención de cosechas de menor calidad en ciertos periodos del año. El manejo adecuado del cultivo de rosas para flor cortada en invernadero, implica tener en cuenta el conocimiento de las

relaciones entre las condiciones de cultivo y la capacidad de producción de tallos florales de calidad. En el CAPÍTULO 6 se realiza una comparación estacional y un análisis cualitativo de la cosecha y su relación con parámetros ambientales directamente relacionados con la tasa de crecimiento y la producción, que son fácilmente medibles y, en parte, manipulables, la radiación fotosintéticamente activa interceptada y el tiempo térmico.

OBJETIVOS GENERALES Y ESTRUCTURA DE LA TESIS.

2. OBJETIVOS GENERALES Y ESTRUCTURA DE LA TESIS.

La mejora y la optimización del manejo de los cultivos hidropónicos recirculantes, particularizada para el rosal de flor cortada, constituye el Objetivo Principal de esta Tesis Doctoral, poniendo el acento en conseguir un uso más eficiente del agua y los fertilizantes y un mayor control de los vertidos de nitratos al medio ambiente, sin sacrificar por ello, ni la calidad ni el rendimiento de tallos florales a lo largo del año. Este Objetivo Principal se disgrega en varios Objetivos Específicos a lo largo del desarrollo del trabajo.

El contenido de los CAPÍTULOS 4, 5 y 6 se refiere a un cultivo maduro de rosa de producción de tallos florales a lo largo de tres años, bajo condiciones productivas comerciales en invernadero. La finalidad de los objetivos es obtener respuestas al nivel de la población global de plantas en el invernadero, lo cual permite conseguir parámetros y modelos directamente integrables en sistemas de ayuda a la decisión, tanto en la gestión del manejo del invernadero (clima, fertirrigación) como del cultivo.

En el estudio de las absorciones de agua y de nitrato (CAPITULO 4), los objetivos son:

1. Comparar los patrones de variación de las demandas de agua y de nitrógeno ($N-NO_3^-$) a lo largo de ciclos de 24 horas representativos del ciclo anual,
2. Estudiar las razones fisiológicas que determinan una respuesta de absorción y su relación, tanto con factores metabólicos inherentes a la planta, como con factores del ambiente circundante a la misma, en la parte aérea y asimismo en la radicular,

y, desde esta base de conocimiento,

3. Obtener y Validar modelos empíricos de estimación de la tasa horaria de absorción de nitrato, en función de parámetros como la tasa de absorción hídrica, la temperatura, el déficit de presión de vapor y la radiación, que son fácilmente medibles o estimables.

En el CAPÍTULO 5 se analiza la variación estacional de los repartos de biomasa, carbohidratos no estructurales totales y nitrógeno en plantas de rosa de producción en continuo a lo largo del año, con el objeto de:

- 4.** Establecer la variación estacional de la relación fuente-sumidero de recursos nitrogenados y carbonados en la planta y relacionar el uso de los recursos propios con las respuestas estacionales de absorción hídrica y mineral obtenidas en el CAPÍTULO 4.
- 5.** Proponer cambios en el manejo de la planta a lo largo del año, bajo las condiciones del ambiente de cultivo objeto del estudio, haciendo especial énfasis en la frecuencia del arqueado de tallos, con la finalidad de optimizar la adquisición de recursos (agua, minerales, luz, CO₂) y el uso de los propios (minerales, en especial nitrógeno y carbohidratos no estructurales).

En el CAPÍTULO 6 se caracteriza estacionalmente la biomasa y la calidad del tallo floral, bajo condiciones óptimas de disponibilidad hídrica y mineral con el objeto de:

- 6.** Desarrollar modelos de estimación de la cosecha de rosas en función de la radiación fotosintéticamente activa y la temperatura del aire, factores ambientales fácilmente medibles que influyen directamente en la producción de biomasa.
- 7.** Caracterizar estacionalmente las respuestas morfogénicas de las hojas de los tallos florales y del botón floral y sus relaciones con la radiación fotosintéticamente activa interceptada y la integral térmica.
- 8.** Proponer cambios en el manejo del ambiente aéreo de la planta (clima del invernadero) que permitan mejorar la calidad de los tallos florales cosechados.

El desarrollo del CAPÍTULO 7 se ha llevado a cabo a partir de plantas maduras de rosa de producción continua, en las que, a diferencia de lo practicado en el resto de los capítulos, se aplica una poda de los tallos florales en crecimiento para establecer un estado inicial, a partir del cual se realiza el estudio. Debe tenerse en cuenta, que esta poda basal es una práctica normal en el cultivo comercial, cuando se trata de concentrar la producción en fechas determinadas, justificadas por elevados precios de la flor en el mercado. En nuestro caso, lo que se pretende es abundar en el conocimiento de las

respuestas fisiológicas de la planta del rosal bajo dos condiciones climáticas diferenciadas, durante el ciclo de desarrollo del tallo de flor.

El Objetivo general del CAPÍTULO 7 es

- 9.** Relacionar las respuestas de la planta a lo largo del ciclo de desarrollo del tallo floral, en cuanto a la adquisición y captación de recursos (luz, CO_2 , agua, minerales : NO_3^- , PO_4H , K^+ , Ca^{2+} y Mg^{2+}) y al crecimiento, con la gestión de los recursos propios, bajo dos condiciones climáticas en dos épocas del año altamente productivas

y, sobre la base de estas respuestas,

- 10.** Proponer mejoras en el manejo de la planta, principalmente en lo referente al manejo de la renovación anual del "pulmón".

3. MATERIAL Y MÉTODOS GENERAL.

3.1. El invernadero y su equipamiento.

El trabajo se ha llevado a cabo en un invernadero de policarbonato con ventilación cenital, provisto de sistema de control automático de clima (calefacción convectiva del aire, mínima 14°C y del sustrato, apertura y cierre de ventanas y sistema de nebulización de alta presión, boquillas de 3 l/h a 90 bares) y, de fertirrigación localizada.

Desde el final de la primavera hasta el inicio de otoño el invernadero se sombrea colocando, sobre la cubierta y paredes exteriores, una malla de sombreado de rafia aluminizada entretejida, del 40% de sombreado (índice comercial), 57-59 g.m⁻² de peso y 4,5x6 mm de tamaño de orificios.

En el interior del invernadero se dispone de dos sistemas recirculantes de cultivo hidropónico diferenciados, en los que se cultivan y manejan plantas de la misma edad en plena producción.

En el sistema 1 se utiliza perlita como sustrato, es el que ocupa la mayor superficie del invernadero y es la modalidad de cultivo sin suelo más utilizada por los productores. El sistema 2 es hidropónico puro con 30 plantas de la misma edad, que dispone de su propio sistema de aportación y reparto de la solución nutritiva, el aporte es continuo y la recirculación es completa.

3.2. Cultivo y manejo de las plantas.

La especie cultivada es *Rosa x hybrida* de 2 años de edad, en producción continua a lo largo del año por la técnica hidropónica.

Para el manejo de la planta se ha seguido la técnica del arqueado de tallos o "pulmón", consistente en doblar a unos cuatro dedos de su base, por debajo de la horizontal y sin romperlo, todo tallo de características no comerciales, con el botón ya visible. En este estado de desarrollo los tejidos son flexibles por lo que, aunque se produzca alguna rotura de tejidos en la zona externa del doblado, el tallo mantiene su actividad, en particular los flujos de savia del xilema y asimismo del floema hacia la parte basal de la planta a donde deben conducirse los asimilados para nutrir los nuevos tallos en crecimiento. Estos tallos doblados o arqueados requieren ciertas labores de

mantenimiento, que consisten en primer lugar, en la eliminación del botón a los pocos días del doblado, cuando tiene el tamaño aproximado de un guisante y la eliminación de las yemas que surjan en las axilas de las hojas, aún cuando la inhibición de la dominancia apical que provoca el doblado impedirá estas brotaciones. De este modo, el flujo de asimilados se dirige hacia la parte basal de la planta. A medida que avanza el cultivo, la biomasa del pulmón va incrementándose, las capas inferiores, más antiguas, reciben menos luz y las hojas envejecen y su rendimiento disminuye, al tiempo que pueden constituir focos de enfermedades, por lo que desde el final de la primavera hasta el principio del verano, se realiza su renovación por medio de una poda intensa que lo reduce a la mínima expresión, cortándolo a unos 20 cm de su base. A partir de ese momento se vuelve a doblar tallos hasta conseguir un "nuevo pulmón" antes de la llegada del otoño.



Figura 3.1 "Pulmón" joven.



Figura 3.2 Detalle arqueado de tallo de poco grosor.



Figura 3.3 Tallos arqueados. Detalle de la zona del doblado.

No hay distinción de criterios entre los sistemas en cuanto al manejo de las plantas (doblado de tallos, seguimiento y medición de los tallos florales). Las condiciones climáticas a las que están sometidas las plantas son idénticas en ambos sistemas al encontrarse en el mismo invernadero. También en ambos sistemas se renueva la solución nutritiva semanalmente, para evitar problemas de desajustes en su composición mineral, asegurándose con ello que la concentración de nutrientes en el entorno radicular sea siempre la adecuada.

Sistema 1. Cultivo hidropónico en perlita.

Disposición y distribución de las plantas

El cultivo se hace siguiendo exactamente el modelo del cultivo comercial, en canaletas de polipropileno celular de 35 x 25 cm que se rellenan de perlita de granulometría A13 (3 a 5 mm), que resulta en unos 6 litros de sustrato por planta. Los lixiviados salen directamente a la altura de cada planta por salida transversal y retornan al depósito de solución nutritiva. Cada canaleta tiene 2 líneas de plantas, con separación entre plantas de 10 cm que da lugar a una densidad de 7 plantas/m².



Figura 3.4 Plantación de rosas de 2 años de edad en el sistema en perlita.

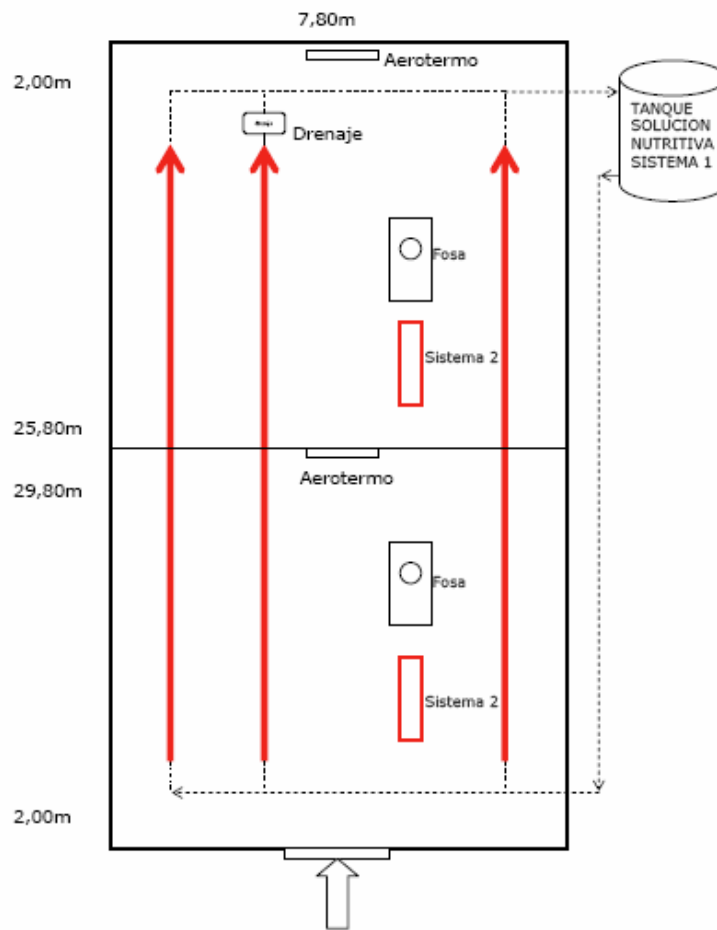


Figura 3.5 Croquis de distribución de los sistemas hidropónicos 1 y 2 en el invernadero.

La fertirrigación

A cada línea de plantación va asociada una tubería de riego con goteros autocompensantes de $2 \text{ L}\cdot\text{h}^{-1}$. La gestión del riego está comandada desde el sistema de control y, la señal u orden de riego es la dotación de riego, que se determina en base a estimaciones de la demanda hídrica de la planta realizadas por el sistema de control con las medidas de radiación solar externa (G), el déficit de saturación (DPV) y la media mensual del índice de

área foliar de la planta (LAI), variables que se registran en el sistema de control y son componentes principales del modelo simplificado basado en el de Penman-Monteith (1973) (Stanghellini, 1987, Boulard y Jemaa, 1993, Baille et al., 1994a, Medrano, 1999, Suay et al 2003).

$$E = A*[1 - e^{-k*LAI}]*G + B* LAI *DPV$$

en el que:

E = tasa de transpiración ($\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$)

G = radiación solar exterior, (W m^{-2})

DPV = déficit de presión de vapor del aire (kPa)

k = coeficiente de extinción de la radiación solar

A,B = parámetros de la ecuación (A adimensional, B $\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1} \text{kPa}^{-1}$)

LAI = índice de área foliar

La pendiente de las canaletas permite que los lixiviados sean recogidos y canalizados al tanque de solución nutritiva, del que se bombean los aportes. Se trata pues de un sistema recirculante.

La solución nutritiva

Cada lunes se renueva la solución nutritiva cuya composición inicial a concentración máxima, es la siguiente (mmol L^{-1}): NO_3^- 13.3; H_2PO_4^- 1.5; SO_4^{2-} 1.0; NH_4^+ 0.9; K^+ 4.9; Ca^{2+} 4.5; Mg^{2+} 1.0; pH 5.5-6,5; EC 1.9 dS/m. Según la época del año la concentración iónica total de la solución puede variar, disminuyendo en las estaciones más cálidas y secas con el fin de facilitar la hidratación de la planta. La concentración mínima es la empleada en periodos de la primavera y el verano, con unos 5 mmol.L^{-1} de nitrato y las proporciones correspondientes del resto de los iones.

Sistema 2. Hidropónico puro recirculante.

Disposición y distribución de las plantas

Este sistema se encuentra situado en la zona central del invernadero. Dispone de su propio depósito y sistema de suministro de solución nutritiva (Figura 3.6). Consiste en una modificación del sistema conocido por sus siglas en inglés, NFT, *nutrient film technique*, en el que las raíces de las plantas se bañan en el flujo continuo de solución nutritiva, que fluye con un grosor de pocos milímetros por el lecho de una canaleta de polipropileno celular y, para

evitar gradientes de nutrientes, el efluente sale de inmediato de la canaleta en sentido transversal hacia el tanque de solución nutritiva. La separación entre líneas y entre plantas es del mismo orden que en el Sistema 1, resultando en 7 plantas.m², con un total de 30 plantas en el sistema. En este sistema se realizan medidas continuas de transpiración, por medio de una balanza de precisión que registra cada 15 segundos el peso de solución que hay en el sistema.

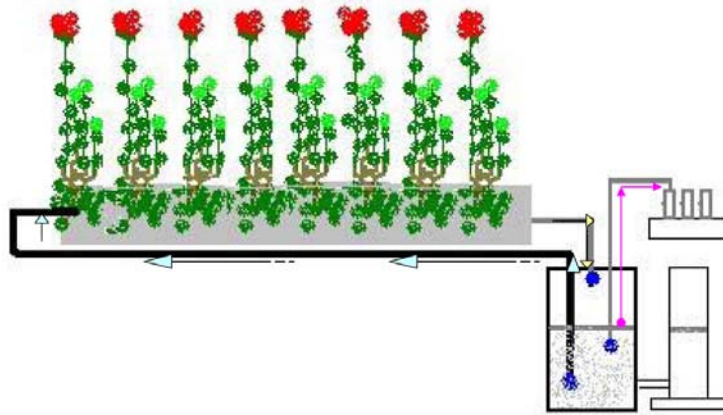


Figura 3.6. Esquema del sistema hidropónico puro recirculante (Sistema 2).

La solución nutritiva

Al igual que en el sistema de perlita, cada lunes se renueva la solución nutritiva, cuya composición es idéntica.

3.3. Determinaciones en la solución nutritiva.

En el Sistema 2 se realizan las medidas de absorción hídrica y nutritiva.

El volumen de agua y nutrientes contenido en el sistema.

El volumen de la solución nutritiva (V en L) contenido en el sistema es conocido a través de la relación entre las medidas de la balanza. Para ello, previamente al inicio del trabajo se ha determinado la relación entre los volúmenes de solución nutritiva del sistema y los pesos correspondientes

registrados por la balanza, a través de la relación D/d entre los diámetros de los tanques cilíndricos que contienen la solución, el tanque principal (D = 66,6 cm) y el tanque accesorio (d = 19,6 cm) situado sobre la balanza (ver Figura 3.6).

Y, a partir de esta conversión, se determina el *agua absorbida en un intervalo de tiempo t* en el sistema ($\Delta V (t)$):

$$\Delta V (t) = \Delta P_g (t) / \rho = \Delta P_p (t) / \rho (1 + D^2/d^2) = \Delta P_p (t) (1 + 66,62/19,62) = 12,55 * \Delta P_p (t)$$

siendo,

ΔV diferencia de volúmenes = agua absorbida (cm³)

ΔP_g diferencia de pesos = peso del agua absorbida (g)

ΔP_p diferencia de pesos medidos por la balanza (g)

D diámetro del depósito grande de solución nutritiva (cm)

d diámetro del depósito pequeño sobre la balanza (cm)

ρ densidad del agua (g/cm³)

Para conocer la absorción de un ión en un intervalo de tiempo t, es necesario medir su concentración iónica en la solución nutritiva en los tiempos inicial y final del intervalo. Para ello se han recogido muestras de solución nutritiva en cada instante - bien manualmente, cuando el intervalo de tiempo es diario, o bien mediante muestreador automático cuando el intervalo es horario - en las que se han determinado las concentraciones (Ci_{ión}) de iones específicos [NO₃⁻], [H₂PO₄⁻], [K⁺], [Ca²⁺] y [Mg²⁺] en mmol.L⁻¹. El volumen (V en L) del sistema en cada instante en que se toma muestra, es conocido a través de los registros en la balanza, y la absorción de iones específicos en el sistema durante el intervalo se determina a partir de la relación:

$$(\Delta \text{ión})_{n-n+1} = (V_n * \text{Ci}_{ión_n} - V_{n+1} * \text{Ci}_{ión_{n+1}}) , \text{ en la que,}$$

V_n y V_{n+1} (en L) : volúmenes del sistema en los instantes n y n+1,
Ci_{ión_n} y Ci_{ión_{n+1}} (en mmol.L⁻¹): concentraciones del ión en los instantes n y n+1

La concentración de nutrientes en el sistema.

La determinación de la concentración de nitrato (N-NO_3^-) se realiza por espectrofotometría UV-visible, siguiendo el método descrito por Vercambre y Adamowicz (1996), en el que la cuantificación, a través de un espectrofotómetro de doble haz (Uvikon XS, Bio-Tek, USA), resulta, por la ley de Beer, de la integración de las absorbancias a $\lambda = 201, 206, 214$ y 221 nm, divididas por el sumatorio de los coeficientes de extinción de cada una de las λ utilizadas.

La determinación de H_2PO_4^- se realiza por colorimetría a través de un analizador FIAstar 5000 (Foss Analytical, Höganäs, Sweden), según el método descrito por Ruzicka y Hansen (1981). La muestra que contiene ortofosfato reacciona con el molibdato de amonio para formar ácido molibdofosfórico, el cual es posteriormente reducido a fosfomolibdeno (azul) a través de clorato estañoso en medio ácido (sulfúrico). La intensidad del color azul del compuesto se mide a 720 nm.

Las determinaciones de K^+ , Ca^{2+} y Mg^{2+} se miden por espectrofotometría atómica de emisión (K^+ , $\lambda = 766,5$ nm) o absorción (Ca^{2+} , $\lambda = 422,7$ nm; y Mg^{2+} , $\lambda = 285,2$ nm) utilizando un espectrofotómetro Perkin Elmer AAnalyst 200, utilizando llama aire-acetileno.

3.4. Determinaciones en la planta.

Biomasa y área foliar.

Se determina el peso fresco en gramos mediante balanza y se mide el área foliar del pulmón y de los tallos florales mediante un medidor LICOR-3100. Si no se realizan determinaciones de carbohidratos no estructurales, el peso seco en gramos se obtiene tras permanecer la muestra vegetal a 70°C durante 72 horas. En caso de determinaciones posteriores de carbohidratos no estructurales, coincidentes con las de nitrógeno total, la materia fresca se congela para ser liofilizada posteriormente (Telstar Lioalfa-6-AV-30 de 6 litros de capacidad de condensador). Este proceso dura 72 horas. A continuación se realiza el pesaje (peso seco en gramos), se muele hasta el grado de polvo y se conserva sellada para la determinación analítica.

Determinación de nitrógeno total.

El contenido de nitrógeno total en un órgano concreto, se determina por el método semimicro Kjeldhal (Bremmer, 1965) a través de un analizador semi-automático (Tekator). la muestra seca y en polvo (500 mg), junto con un catalizador (5g de K_2SO_4 + 0,005 g de selenio), se somete a digestión ácida (10 mL de H_2SO_4 concentrado) durante 30 minutos a 420°C. Una vez enfriada se añaden 50 mL de agua destilada y se alcaliniza el digesto diluido con 60 mL de NaOH al 40%, esto último se destila en corriente de vapor durante 5 minutos para obtener amoníaco, el cual se recoge en 25mL de indicador-ácido bórico y se valora con H_2SO_4 0,05N de factor conocido. El punto final de valoración se detecta al virar la solución de verde a morado-rojizo. La concentración se expresa en mg de N por 100 mg de peso seco de material vegetal.

Determinación de azúcares solubles totales y almidón.

Se ha aplicado un método basado en el descrito por McCready et al (1950).

Obtención de los extractos acuosos.

Consiste en un proceso previo de extracción de la muestra vegetal seca, 100 mg en grado de polvo, del material no estructural contenido en la misma, a través de 15 mL de etanol al 80% previamente calentado y mantenido durante 10 minutos en baño a 100°C. Tras la extracción se procede a la separación por centrifugación (4500 rpm) de las fracciones líquida y sólida. De la fracción líquida (fracción azúcares solubles) se procede a obtener el extracto acuoso, del que se obtendrán alícuotas para determinar los equivalentes de glucosa que corresponden a los azúcares solubles totales contenidos en la muestra. Para ello se elimina el etanol mediante evaporador rotatorio en baño a 50°C, el extracto seco obtenido se diluye con 100 mL de agua destilada y se filtra (papel Whatman nº 2) obteniendo así el extracto acuoso registrado como azúcares solubles. De la fracción sólida debe obtenerse el extracto acuoso de almidón, también para determinar del mismo los equivalentes de glucosa. Para la purificación, se le añade al precipitado 20 mL de ácido perclórico al 35%, se somete a agitación durante 10 minutos y se deja reposar durante 24 horas a temperatura ambiente, posteriormente se afora con agua destilada hasta 100 mL y se filtra (papel Whatman nº 2) para obtener el extracto-almidón del que se obtienen las alícuotas para proceder a determinar los equivalentes de glucosa.

Determinación de equivalentes de glucosa. Método antrona-sulfúrico.

De cada extracto acuoso se colocan alícuotas (2,5 mL) en tubos Pirex de rosca en baño de hielo, a los que se les introduce con bureta 5 mL del reactivo antrona (0,4 g de antrona en 200 mL de ácido sulfúrico al 96%) , y tras agitar enérgicamente, se abre el tapón un cuarto de rosca para permitir la salida de gases, luego se cierra y se cataliza la reacción antrona-glucosa mediante baño a 100 °C durante 10 minutos, inmediatamente después se colocan los tubos en baño de agua fría, y se mide por espectrofotometría (Uvikon) la absorbancia a 620 nm, utilizando glucosa como patrón (curva de 0 a 100 µg de glucosa). Los resultados se han expresado como mg-equivalentes de glucosa por cada 100 mg de materia seca. En el caso del almidón, el valor así obtenido se ha multiplicado por 0,9 para compensar la pérdida de agua en la formación de los enlaces.

3.5. Medida de variables integradas en el sistema de control.

Por medio de un equipo automático de adquisición de datos conectado a sensores, se registran, con frecuencia de 15 segundos, las variables climáticas necesarias del exterior y del interior del invernadero:

- la radiación solar global se ha medido con piranómetro Delta-T modelo GS1, sensibilidad $\pm 0,5\%$, salida en mV, rango de 0 a 2 kw.m^{-2}
- la radiación PAR se ha medido con radiómetro LICOR modelo LI190 en el rango de 0 a 2000 micromoles.m⁻².s⁻¹, adaptado para salida a 4-20mA
- las temperaturas del aire, del sustrato y de las soluciones nutritivas, se han medido con sondas Pt-100 de clase A, y sensibilidad $\pm 0,2^\circ\text{C}$
- la humedad relativa se ha medido con sensores capacitivos THR-370/CM de Desin Instruments con salida a 4-20 mA, error máximo $\pm 2\%$
- el consumo de agua por el cultivo se ha medido con balanzas Sartorius modelo FB34EDE-P de capacidad de pesada 8/16/35kg, reproducibilidad 0,1/0,2/0,5g, protección IP65 y salida RS485 con registro cada 5 segundos.

Cálculo del déficit de presión de vapor de agua en el aire (DPV)

La presión máxima de vapor, es la presión del vapor de agua si la masa de aire estuviera completamente saturada de vapor de agua

$$e_s = 6.108 \cdot \exp\left(\frac{17.27 \cdot T_s}{T_s + 237.3}\right)$$

La humedad relativa, **HR**, se mide con el sensor de humedad

$$HR = 100 \cdot e / e_s ; e = HR \cdot e_s / 100$$

El déficit de presión de vapor, DPV, es la diferencia entre la presión de vapor de saturación e_s y la presión de vapor e del momento, se mide en mb o kPa.

$$DPV = (e_s - e)$$

T_s: Temperatura ambiente o temperatura del termómetro seco, °C, medida con sonda Pt-100 de clase A.

HR: Humedad relativa, %, medida con sensor capacitivo.

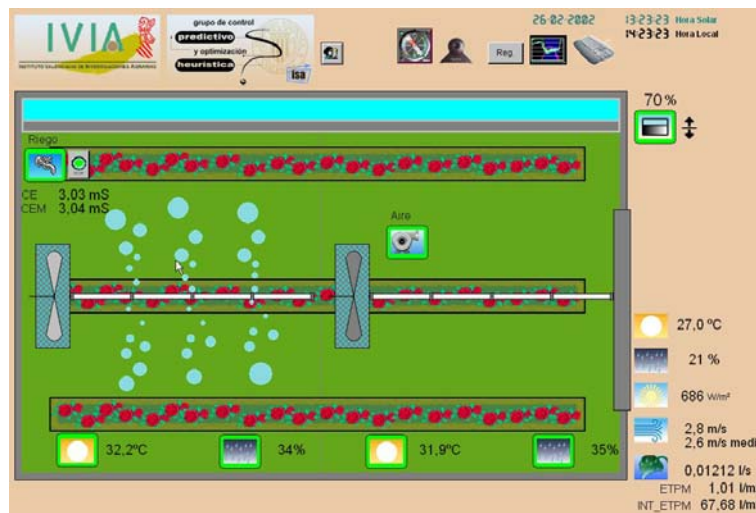


Figura 3.7 Interfaz de control del sistema.

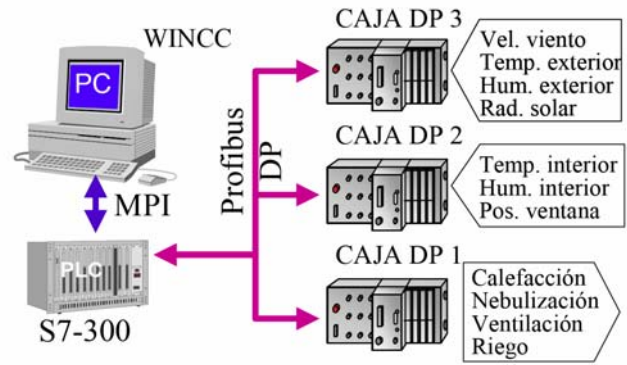


Figura 3.8. Esquema del sistema de control distribuido.

SEGUIMIENTO DE LA ABSORCIÓN HÍDRICA Y DE LA ABSORCIÓN DE NITRATO A LO LARGO DEL CICLO ANUAL DE PRODUCCIÓN DE ROSAS. MODELOS EMPÍRICOS DE ABSORCIÓN HORARIA DE NITRATO PARA EL AÑO COMPLETO Y PARA CADA ESTACIÓN.

4. SEGUIMIENTO DE LA ABSORCIÓN HÍDRICA Y DE LA ABSORCIÓN DE NITRATO A LO LARGO DEL CICLO ANUAL DE PRODUCCIÓN DE ROSAS. MODELOS EMPÍRICOS DE ABSORCIÓN HORARIA DE NITRATO PARA EL AÑO COMPLETO Y PARA CADA ESTACIÓN.

4.1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

En el grupo de los cultivos protegidos se encuentran distintos niveles de tecnificación, desde los invernaderos mas simples, desprovistos de equipamientos, hasta los dotados de control automático del clima, con diversos grados de complejidad, así como de equipos de riego y fertirriego de muy diferentes posibilidades de automatización, con los que se pueden obtener mayores rendimientos al optimizar más fácilmente los factores de producción. Dentro del subgrupo de los invernaderos tecnificados, se encuentran aquellos que han incorporado la técnica de cultivo sin suelo. Por una parte el cultivo protegido y por otra el cultivo sin suelo, son técnicas que contribuyen, ambas en conjunto, a un grado muy alto de eficiencia en el uso del agua (Stanghellini et al., 2003). En cultivo de pimiento se observan economías de agua superiores al 75% entre invernadero y aire libre (Pérez et al., 2002). La suma de ambas herramientas, invernadero y cultivo sin suelo, incrementa la inversión del empresario, pero con un balance final positivo como demuestran los análisis económicos (Caballero y de Miguel, 2002; Stanghellini et al, 2003). El soporte radicular del cultivo hidropónico es un sustrato inerte de escaso volumen y baja retención de agua, que requiere un manejo óptimo del riego y de los nutrientes minerales. Es un sistema de cultivo muy sensible a las variaciones climáticas, que dan lugar a altibajos en la demanda evapotranspiratoria que puede dar como resultado carencias de agua. Por ello, y para asegurar un suministro suficiente y una distribución homogénea, los cultivadores que usan esta técnica utilizan un criterio de manejo basado en suministros en exceso de agua y nutrientes, en sistemas con drenaje libre, con pérdidas de entre un 30% a un 50% de los lixiviados. Las consecuencias de esta situación son, por una parte la baja eficiencia en el uso del agua y los abonos, y por otra el deterioro ambiental de la zona geográfica afectada.

En la práctica habitual del cultivo protegido, entre el que se encuentra el cultivo sin suelo, se refieren aportes de fertilizantes minerales en

cantidades de 2 a 10 veces superiores a las demandas reales de las plantas para un crecimiento óptimo (Nelson, 1998). Las recomendaciones tradicionales de nitrógeno llegan hasta los 7000-9000 kg.ha⁻¹ (White, 1987). Marcelis *et al.* (2000) estiman que en el área mediterránea, en sistemas hidropónicos abiertos, se pierde una media por año y hectárea de 300-350 kg N, 125-300 kg P y 3000-3500 m³ de agua. De modo más específico, González Real (1994) y Jeannequin (1993) evalúan en 700 kg el nitrógeno por hectárea y año que se puede evacuar tanto de un cultivo de rosas como de un cultivo de tomate. Estas cifras coinciden con las encontradas por Cid *et al.* (2001), donde se midieron vertidos de 700 Kg de N, casi 300 de P y 700 de K por hectárea y año para un cultivo de rosas en sistema abierto.

La Directiva Marco del Agua (UE, 2002), obliga a los países miembros a supervisar los niveles de contaminación de las aguas (NO₃⁻, fitosanitarios,...), y a informar de ellos a la Comisión Europea con el objeto de minimizar las influencias antropogénicas en las aguas superficiales y freáticas. Esta Directiva establece unos límites máximos de contenido en contaminantes en el agua que se vierte al ambiente, y en concreto, el contenido de nitrógeno ha de ser menor de 15 mg.L⁻¹. El hecho de que el drenaje de los sistemas hidropónicos se considera dentro de vertidos urbanos e industriales, obliga a un tratamiento previo que supone un coste añadido, lo cual ha obligado a extender la reconversión de los cultivos sin suelo abiertos, hacia sistemas cerrados, que ya se había iniciado, tanto por razones legislativas europeas (UE, 1991) – que obligan a las nacionales y autonómicas -, como económicas (Siddiqi *et al.*, 1998; van Os, 1999).

Entre las ventajas más destacadas del cultivo sin suelo, se encuentra la de que permite aportar con exactitud y manejar con precisión los aportes, que, junto con el conocimiento de los consumos, posibilita conseguir un elevado grado de eficiencia en el uso del agua y los minerales al poder planificar las estrategias de control que sean necesarias, tanto para los objetivos particulares del horticultor como para los objetivos generales de la protección ambiental. Un sistema de cultivo bien supervisado y controlado hace posible que el productor esté perfectamente informado de que se mantiene dentro de límites aceptables, o de que existe alguna posible desviación del sistema que deba ser corregida de inmediato. Este tipo de sistema ofrece además, la posibilidad de recuperar y reutilizar al completo los efluentes de agua y minerales disueltos. Las tasas de absorción mineral no

son constantes y, además su variabilidad no es, por el momento, predecible con suficiente precisión. Podría decirse que disponemos de la tecnología que permite dosificar los aportes hídricos y minerales que demandan las plantas pero carecemos de conocimientos suficientemente precisos de esas necesidades para poder aprovechar eficazmente la tecnología.

El manejo actual de la recirculación de la solución nutritiva, consiste en restituir, al circuito de fertirrigación, los lixiviados originados como consecuencia de las dotaciones de riego excedentarias, que exige el cultivo hidropónico (Jensen y Collins, 1985). Se han usado y se utilizan en la práctica del cultivo comercial y a nivel experimental, diversas técnicas para el manejo de los sistemas cerrados. Por ejemplo, se mezcla el drenaje con agua y se hace la inyección de abonos en una proporción que se ajusta en función de una consigna de conductividad eléctrica (CE) (de Kreij et al. 1999), con lo que se puede mantener una CE constante en la solución de riego. También se inyectan abonos en el agua a dosis fijas y se mezcla la solución obtenida con el drenaje en función de una CE consigna en la solución final (Sonneveld, 2000). El control de la solución es imperfecto en todos estos casos, en primer lugar porque no se conoce la composición del drenaje y en segundo lugar porque no se puede controlar la CE del drenaje saliente y ello conduce normalmente a que no se pueda evitar el desechar una parte del mismo. Raviv et al. (1998) utilizaron recirculación de la solución durante dos años en un cultivo de rosas, sin que hubiera efectos negativos ni en la producción ni en la calidad y con la reducción de un 40% en el uso de minerales. Van Os (1999) refirió reducciones de aportes hídricos del 29% en rosa, el 21% en pepino y del 15% en crisantemo y, de minerales del 48%, 34% y 15%, respectivamente, en cultivos sin suelo cerrados con respecto a los abiertos. Pero en ninguno de los casos expuestos anteriormente es posible un mínimo control de la composición mineral de la solución.

A pesar de las dificultades para la predicción en intervalos cortos, es posible obtener datos fiables de las tasas de absorción instantáneas, que sirvan de base de algoritmos para controlar la inyección de nutrientes y reajustar la solución nutritiva de acuerdo con la composición estimada del drenaje (Martínez et al 2003, 2004; Roca et al 2003, 2008).

Dada la complejidad de los sistemas de producción hortícola en invernadero, por el elevado número de variables y factores que intervienen,

es cada vez más necesario disponer de herramientas de control, que ayuden al productor en la toma de decisiones, tratando de integrar la información sobre el sistema y sintetizar las opciones posibles. A este respecto y en particular cuando el objetivo es permitir la aplicabilidad, es esencial el uso de modelos simples basados en los factores físicos, fisiológicos y agronómicos que mayor peso tienen en la respuesta del cultivo (Brun y Morisot, 1996; Kläring y Cierpinski, 1998; Le Bot et al., 1998; Pardossi et al., 2004).

Gary et al., (1998), indican que, por sus características particulares, los cultivos sin suelo en invernadero, se han considerado como herramientas de laboratorio para estudiar y modelizar procesos fisiológicos, dado que los ambientes radiculares y aéreos tienen un grado de control considerable y son por ello un medio apropiado para estudiar efectos ambientales en la fisiología del cultivo, que faciliten la obtención de modelos descriptivos, que permiten generar y transferir conocimiento, por un lado y, por otro, ser suficientemente sencillos para ser aplicados.

Se considera que la base de cualquier intento de controlar el suministro de agua y el de nutrientes a los cultivos, es tener la capacidad de predecir la absorción por las plantas.

Antecedentes. -

El estado hídrico de la planta se relaciona con el balance entre el flujo de transpiración y el flujo de absorción de agua (Kramer, 1983) y le influyen, tanto los factores que afectan al movimiento estomático asociados al flujo de transpiración, cuyo control se asigna al vapor de agua en la capa límite foliar (Aphalo y Jarvis, 1993; Meinzar et al., 1997), como los factores que afectan a la capacidad de absorción de la planta. La absorción de agua está en mayor grado controlada por la transpiración, pero también por el volumen y caracteres radiculares y los factores ambientales, como son la disponibilidad y tipología de la solución radicular, el nivel de aireación y la temperatura del entorno radicular (Raviv y Lieth, 2008). En los cultivos sin suelo la absorción hídrica responde a la demanda de la transpiración y los desfases que puedan producirse se atribuyen más a los factores ambientales (luz, temperatura y humedad del aire), que inciden sobre la parte aérea y a la temperatura radicular, que afecta a las raíces, que al efecto limitante de la solución radicular, dado el alto nivel de control que se ejerce sobre ella (control de pH

y de conductividad eléctrica, y de disponibilidad hídrica). En los cultivos protegidos en zonas de inviernos templados, tanto la capacidad de ventilación del invernadero en verano, como el empleo de los equipos de calefacción en invierno, provocan situaciones variables en la demanda evaporativa que afectan directamente al flujo de transpiración. Tal y como indicó Seginer (1994), ante estas situaciones, el dosel del cultivo, interviene significativamente en las condiciones climáticas (temperatura y humedad ambiental) en el interior del invernadero, refrigerando el ambiente a través del flujo de transpiración (flujo de calor latente de la hoja, que depende principalmente de las conductancias estomática foliar y aerodinámica de la capa límite, que determina el gradiente de presión de vapor entre la cavidad subestomática y la interfase hoja/aire).

La estimación del flujo de transpiración a través de parámetros climáticos y fisiológicos de la planta, se ha mostrado efectiva, sobre todo, por los modelos basados en la ecuación de Penman-Monteith (Monteith, 1973; Stanghellini, 1987; Monteith y Unsworth, 1990), que estima el flujo de transpiración como la combinación de un término radiante y un término advectivo, que requieren conocer la radiación neta y el déficit de saturación en el entorno de la hoja, la conductancia estomática y la conductancia aerodinámica de la capa límite, que en invernadero tiene especial relevancia. Una simplificación de esta fórmula basada en las dos variables, radiación solar incidente y déficit de saturación del aire, junto con algunos parámetros dependientes del estado de desarrollo y del comportamiento fisiológico del cultivo, permiten aproximaciones útiles para el manejo del riego y del clima del invernadero. Existen modelos disponibles de estimación de la transpiración del cultivo, principalmente basados en la ecuación de Penman-Monteith (Jolliet y Bailey, 1992; Bailey y col., 1993; Boulard y Jemaa, 1993; Baille y col., 1994a, 1994b; Lorenzo y col., 1998; Medrano, 1999; Suay y col., 2002), con diferentes grados de aplicabilidad en diversos cultivos de hortalizas y ornamentales en invernadero.

Dicho esto, parece interesante, desde un punto de vista práctico, conocer las relaciones entre las tasas netas de absorción mineral y las hídricas.

Según Kläring (2001), la estimación de la demanda de nutrientes por la planta, puede plantearse, desde tres conceptos diferentes: la cantidad de

agua y nutrientes se prevé, según las condiciones climáticas o el estado de desarrollo de la planta (concepto cuantitativo), según la concentración de la solución nutritiva en el entorno radicular, con valores óptimos marcados por la experiencia (concepto de concentración de la solución nutritiva) o, por último, según los contenidos de agua y nutrientes en los tejidos de la planta (*speaking plant concept*).

El planteamiento según el *concepto cuantitativo* supone que se aporten la cantidad de agua y nutrientes que se prevé que van a ser absorbidos por la planta bajo unas condiciones determinadas. Existen referencias (Klaring, 1997) de estimación de la demanda de nitrato diaria en cultivo de pimiento, mediante el modelo de fotosíntesis neta descrito por Heissner (1996, citado por Klaring, 2001): Suponiendo que se mantiene una concentración de nutrientes constante en la planta, la demanda de nitrato (tasa diaria neta de absorción de nitrato), se correlaciona con las condiciones climáticas. Las relaciones obtenidas se utilizan como consigna para generar la respuesta del sistema de control ordenando la cantidad de nutrientes que se debe aportar. Ingestad y Agren, 1995 estiman la demanda en función del estado de crecimiento. En este caso se asocia una tasa de absorción para cada estado de crecimiento, considerando que es constante para cada uno de ellos. El problema es que, en las condiciones reales de cultivo, con variaciones ambientales importantes, este prerrequisito no se sostiene, Schacht y Schenk (1994, citado por Schenk, 1998) deducen la absorción de nutrientes a partir de modelos de crecimiento y comprueban semanalmente el contenido de N en savia en pepino. Honjo y Takakura, 1991 presentan una estrategia de control de la absorción hídrica y nutritiva basada en *redes neuronales*, en las que consideran como variables de entrada la radiación solar, la temperatura del aire en el interior del invernadero, la temperatura de la solución nutritiva y la concentración de CO₂, mientras que las variables de salida del modelo son los aportes de agua y de nutrientes. El agricultor maneja el cultivo bajo criterios basados en su experiencia y el registro de sus acciones permite a las *redes neuronales* "aprender" para, en un paso posterior, obtener una estrategia de manejo.

El segundo planteamiento se realiza desde el *concepto de concentración* de la solución nutritiva en el entorno radicular. En este planteamiento se establece un intervalo de concentración de la solución nutritiva en el entorno radicular basado en la experiencia. Este es el concepto

que se usa en el cultivo sin suelo con drenaje libre, pero su aplicación en sistema cerrado resulta complicada dada la variabilidad de la tasa de absorción de los distintos nutrientes, con lo que, a menudo, la estimación se determina a través de la combinación del concepto cuantitativo con el de concentración. Las medidas de variación de la concentración de nutrientes en la solución nutritiva en el entorno radicular, dan una información muy directa y precisa de la demanda real de la planta (Voogt, 1993). Sin embargo, cuando el objetivo es el control, es difícil el empleo de la concentración en el entorno radicular dada la heterogeneidad de condiciones que se pueden encontrar, que hacen difícil una extrapolación de resultados (De Rijk y Schrevens, 1998; De Toudonnet et al, 2001). La solución de aplicar sensores de iones específicos funcionando en línea cuya información permita el ajuste de la composición de la solución nutritiva ha sido estudiada (Kläring, 2001) pero todavía no hay sensores suficientemente fiables y robustos para funcionar bajo condiciones de campo tan inestables como las de invernadero.

El tercer planteamiento para la estimación de la demanda es el basado en el *speaking plant concept*, en el que las demandas se deducen en función de las variaciones temporales de los contenidos de agua y nutrientes en los tejidos de la planta (Pret, 1997).

La información de la que se dispone sobre la absorción de nutrientes por las raíces del rosal es muy escasa. Las condiciones del medio ambiente parece que son las que determinan su absorción, y éstas sufren fuertes variaciones a lo largo del año.

Le Bot et al (1998) consideran que es la disponibilidad de fotoasimilados en la raíz la que determina una mayor tasa de absorción de nitrato. En rosal se observan, en intervalos cortos, relaciones entre la absorción de nitrato y la radiación solar durante el día y entre la absorción de nitrato y la temperatura de la raíz durante la noche o en condiciones de baja radiación solar (Brun y Chazelle 1996). Cárdenas-Navarro et al (1999a) apuntan a la concentración de nitrato y al contenido de oxígeno en el entorno radicular como factores que pueden afectar a este proceso de absorción. Estos mismos autores (Cárdenas-Navarro et al 1999b) observan una correlación positiva entre el contenido de agua y la concentración de nitrato en la planta. Gislérod y Adams (1983) y también Hatch *et al.*, (1986) demuestran una elevada relación entre radiación solar y absorción de nutrientes y crecimiento.

La relación entre la tasa fotosintética y la radiación (McCree, 1972; Salisbury y Ross, 1992), llevó a Mankin y Fynn (1996) a elaborar un modelo basado en la modificación de la ecuación de Michaelis-Menten utilizando la radiación PAR interceptada como variable independiente. Malagoli et al. (2004) basan la absorción de nitrato en la concentración de nitrato en el entorno radicular y la biomasa de la raíz, incorporando, como variables auxiliares, la temperatura y la PAR. Kläring et al. (1997) estiman la absorción mineral combinando modelos empíricos de fotosíntesis neta y de transpiración basados en variables climáticas (Kläring y Schwarz, 1999) bajo el concepto de *concentración global de nutrientes* en la solución nutritiva.

Las cinéticas de absorción de agua y de nutrientes dependen del estado del crecimiento y desarrollo de las plantas y de las condiciones climáticas y, por lo tanto, no son constantes a lo largo del ciclo de cultivo. Se observan cambios en la absorción con la edad de la planta (Swaidner y Freiji, 1996; Edwards y Barber, 1976b; Willits, 1992), con la radiación recibida (Raman, 1995; Hallmark y Huffaker, 1978; Barber y Cushman, 1981), con la temperatura (Lycklama, 1963; Van de Honert y Hooymans, 1955; Cumbus y Nye 1982) y, con la tasa de crecimiento (Edwards y Barber, 1976b; Warncker y Barber, 1974; Lim, 1990).

El movimiento de los iones desde el exterior de las raíces hasta el xilema supone que deban atravesar varias capas de plasmalema. Este movimiento es altamente sensible a los cambios de temperatura de la raíz (Bassirad et al, 1993), a la concentración de oxígeno en la solución radicular (Epstein, 1972), a inhibidores metabólicos (Glass y Siddiqi, 1995), y a la luz y/o disponibilidad de carbohidratos (Rufty et al., 1984; Glass, 1989; Raper et al., 1991), todo ello sugiere que el sistema de absorción es energético-dependiente. La absorción de nitrato por transporte activo, es controlada en la interfase raíz-membrana celular con la solución nutritiva en el entorno radicular. Este proceso ocurre en contra de gradiente electroquímico y la energía necesaria la aporta la hidrólisis de ATP catalizada por una ATPasa específica de la membrana. El ATP proviene de la oxidación de carbohidratos procedentes de los órganos fotosintéticos (Glass, 1989; Wheeler et al. 1989; Miller y Cramer, 2004). Esta relación bioquímica entre las funciones del tallo y la raíz, según Glass (1989) está influida y coordinada por la luz.

Los transportadores son básicamente proteínas de membrana que son específicas para el ión que transportan, manteniendo una correspondencia transportador-ión similar a la de enzima-sustrato. Esta analogía llevó a Epstein a sugerir que el transporte a través de la membrana de las células de las raíces a través de un transportador específico puede describirse siguiendo el modelo desarrollado para explicar la cinética enzimática por Michaelis-Menten. Para el caso del NO_3^- se han identificado tres tipos de transportadores que operan a distintas concentraciones de nitrato en la solución radicular en un rango de 0-1mM. Dos de ellos – de alta afinidad (HATS) -, uno constitutivo y otro inducible, operan a muy bajas concentraciones de nitrato, de entre 0-200 μM y son saturables (Glass y Siddiqi, 1995; von Wiren et al., 1997), mientras que el tercer tipo – de baja afinidad (LATS) -, no muestra saturación y su contribución en la absorción neta es muy significativa cuando las concentraciones de nitrato son relativamente elevadas (Crawford y Glass, 1998). Sin embargo, en plantas leñosas, Adam et al (2003) mostraron que LATS funcionaba con un flujo de absorción constante independientemente de la concentración de nitrato cuando ésta era superior a 1mM y , siguiendo a Imsande y Touraine (1994) razonaron que las diferencias del flujo de absorción radicular cuando los niveles de concentración de nitrógeno no son limitantes en la solución radicular, responden más a las diferencias de demanda de nitrógeno por la planta que a variaciones de concentración del nutriente en la misma.

Recientemente, en cultivo sin suelo de rosas con arqueado de tallos, se han determinado parámetros cinéticos de absorción para NO_3^- , NH_4^+ , K^+ y PO_4^{3-} y su relación con el contenido interno de NO_3^- , PO_4^{3-} y K (Mattson et al., 2006; Mattson y Lieth, 2008). A pesar de someter a las plantas a privación de hasta 20 días de cada uno de los macros a estudiar, por lo que se refiere al NO_3^- , no consiguieron relacionar las variaciones del flujo radicular de absorción de nitrato (entre 1-2 $\mu\text{moles de NO}_3^- \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) con las variaciones de concentración de nitrato en la solución radicular y lo achacaron a la elevada disponibilidad de nitrógeno en la planta.

La *radiación solar* es la energía que determina el crecimiento a través de la proporción interceptada por el follaje y la eficacia de su transformación en biomasa (Barneix, 1990) y por lo tanto también determina en buena parte la absorción mineral. En el caso del nitrato su absorción por las raíces es inducible por la concentración externa de NO_3^- si se parte de concentraciones

menores a 1mM y regulada por los productos de la asimilación del nitrógeno y por factores ambientales externos, siendo el principal de ellos, la luz (Forde y Clarkson 1999). La luz afecta a la absorción del nitrato funcionando, en primer lugar en la activación de la fotosíntesis y el crecimiento, en segundo lugar generando las señales de activación de los transportadores, en tercer lugar regulando la actividad de la nitrato reductasa. Tras la asimilación de nitrato, los aminoácidos se traslocan a los distintos sumideros de la planta. Según Cooper y Clarkson (1989), los aminoácidos suponen una gran proporción del nitrógeno total de la planta y afirman que la concentración por la que circulan en ambos sentidos entre la parte aérea y la parte radicular, puede determinar las señales de regulación de la absorción de nitrógeno. Sin embargo, Miller y Cramer (2004), explicaron que la principal señal de regulación de la absorción de nitrato es la concentración de nitrato, bien en las raíces o en las hojas, antes de ser reducido, que integra el resultado de la interacción de múltiples factores como la luz, el metabolismo del carbono, la regulación del pH intracelular, los ritmos circadianos, y el flujo de iones y de asimilados que se dan tanto a nivel celular como a nivel de planta completa, y que en su conjunto determinan la demanda de nitrógeno. En la hoja, la estrecha conexión entre la asimilación de nitrato y el metabolismo primario del carbono, puede regular la demanda de nitrógeno, de modo que un déficit de nitrato, o de nitrógeno, en la hoja puede conducir a una ralentización del proceso fotosintético. Bien sea a través de los aminoácidos en circulación, o de la concentración de nitrato en la parte radicular o aérea, es la demanda de nitrógeno de la planta la que regula en última instancia la absorción de nitrógeno. El incremento de la absorción del nitrato en función del incremento de la radiación pasa por incrementar la velocidad de la fotosíntesis que induce una mayor demanda de nitrógeno y al mismo tiempo provee a la planta de energía y esqueletos carbonados necesarios para el desarrollo (Cedergreen y Madsen 2003).

La relación entre tasa fotosintética y la radiación (McCree, 1972; Salisbury y Ross, 1992), llevó a Mankin y Fynn (1996) a elaborar un modelo de estimación de demanda de nitrato, basado en la modificación de la ecuación de Michaelis-Menten utilizando la radiación PAR interceptada como variable independiente. Parten de la base de que la concentración de nutrientes en la solución nutritiva no es limitante y definen que la absorción de un nutriente (A_n) se corresponde con la demanda (D_n) del mismo con un factor de corrección (X_n) que se sumaría cuando se tratase de un consumo de

lujo y se restaría cuando las plantas recurrieran a sus reservas para afrontar la demanda. Además X_n variaría según el tipo de nutriente, el estado de desarrollo del cultivo, la especie, etc. Mankin y Fynn, apoyándose en Ingestad y Lund (1986), Glass y Siddiqi (1985) y, Clements et al (1978), dicen que, en una situación de equilibrio (con X_n despreciable ó constante), cuando se produce un incremento de la tasa de crecimiento relativo (RGR), se produce un incremento de demanda (D_n), y se emiten una serie de señales hacia la raíz que determinan un aumento de la absorción (A_n). Estas señales pueden incitar el crecimiento radicular para aumentar la superficie de absorción o bien modificar el sistema de transporte y absorción para aumentar la capacidad de absorción. Previamente (Mankin y Fynn, 1994), diseñaron un modelo de estimación de la demanda nutritiva en función de dos parámetros que afectan al crecimiento, la radiación, como densidad del flujo de fotones fotosintético (PPFD), y la temperatura del aire, y estudiaron sus efectos en la absorción de N, P, K, Ca y Mg. Sin embargo, posteriormente (Mankin y Fynn, 1996), realizando medidas de tasas de absorción en periodos de tiempo corto, pusieron de manifiesto que el concepto de demanda para la estimación de la absorción de nutrientes, tal y como lo habían definido se cumplía para periodos largos de tiempo (varios días), pero no en periodos cortos (ciclos de 24 horas). Esto tiene una fuerte repercusión en los cultivos protegidos y, especialmente en los cultivos sin suelo, en los que la frecuencia elevada de fertirrigación es condición indispensable.

El aumento de la *temperatura radicular* tiene un efecto positivo sobre la absorción de nitrato. La literatura indica correlaciones positivas entre absorción de nitrato y temperatura radicular, como mostraron en tomate bajo condiciones de sombreado (Adams,1989). En rosal, Roca et al. (2003) verificaron esta correlación en un amplio rango de temperaturas habituales en condiciones reales de cultivo de rosa y, Brun y Chazelle (1996), también en rosa, asociaron la tasa de absorción de nitrato durante los periodos nocturnos a la temperatura de la solución radicular.

El efecto que tiene la temperatura radicular sobre el crecimiento y la morfología de la raíz es muy fuerte (Gill y Jackson, 2000; Pregitzer, 2000) y también lo es, sobre la respiración radicular, que es un proceso termosensible y motor del transporte iónico a través de la raíz (Atkin, 2000). La absorción de nutrientes es uno de los procesos de mayor demanda energética en las raíces (Van der Werf et al., 1988). Así la respiración en la raíz podría explicar

parcialmente los cambios en la absorción de nutrientes asociados a los cambios de la temperatura radicular. Varios autores asocian el aumento de la absorción de nutrientes con el aumento de la tasa de respiración radicular si otros factores como la luz y la sequía no limitan la actividad fisiológica de la planta (Oertli, 1996; Burton et al., 1998; Lawrence y Holaday, 2000). Glass (1989) midió el Q_{10} para la absorción de K^+ , PO_4H^- y NH_4^+ , que fue de entre 2 y 3, y que se correspondía con valores similares para la respiración radicular. Sin embargo hay otros procesos metabólicos en la raíz que requieren energía, como son el crecimiento y el mantenimiento de la raíz.

Glass y Siddiqi (1985) vieron que cuando la concentración de la solución nutritiva y la temperatura radicular cambiaban gradualmente en un amplio rango de concentraciones y de temperaturas, la tasa de absorción de nutrientes se mantenía casi constante. Estudios anteriores muestran que, por encima de un umbral, para un amplio rango de concentraciones de diferentes nutrientes en la solución nutritiva, la absorción de los mismos es independiente de la concentración en el entorno radicular (Breteler y Nissen, 1982; Nissen, 1974; Epstein 1973). Ingestad y Agren (1988) indican que, ante estas situaciones, las plantas pueden encontrar el equilibrio de forma natural entre los mecanismos utilizados para la absorción de nutrientes y su transporte y, la fotosíntesis. Bassirad et al., (1993) observan que las variaciones de la capacidad de absorción de nitrato bajo diferentes temperaturas radiculares se corresponden con variaciones de contenido de nitrógeno total en la planta, con lo que deducen que si el aporte de nitrógeno está asegurado y el contenido de nitrógeno en la planta es adecuado, la temperatura radicular no afecta la capacidad de absorción de nitrato. Clarkson (1998) refuerza este planteamiento, sugiriendo además que los cambios que se observen en la capacidad de absorción de nitrato y que se correlacionen positivamente con cambios en la temperatura radicular corresponden más a cambios en la demanda de nitrógeno por la raíz que a un proceso adaptativo de los sistemas de transporte y absorción. Según esto, el grado en que la temperatura radicular pueda modificar la capacidad de absorción de la raíz estaría determinado en su mayor parte por el grado en que se verían afectados el crecimiento y la relación parte radicular:parte aérea, de modo que si el cambio de temperatura radicular da lugar a un incremento de la superficie absorbente radicular relativa a la parte aérea, se reducirá el flujo radicular de absorción y, si por el contrario, un cambio de temperatura radicular da lugar a un incremento relativo de la parte aérea frente a la

radicular, se incrementaría el flujo radicular de absorción. En definitiva, la cinética de la tasa de absorción de nutrientes por la raíz y su peso en relación a la demanda de nutrientes de toda la planta deben estudiarse simultáneamente a otros factores que los compensan y que llevan a respuestas homeostáticas en lo que respecta a la cinética de absorción (Bassirirad, 2000).

La absorción del ión nitrato se ha asociado normalmente a la del agua, con la que en intervalos de tiempo largos guarda buena correlación, pero esto no sucede cuando se intenta asociar las dos absorciones en intervalos de tiempo cortos a lo largo de 24 horas (Le Bot y Kirkby, 1992; Cabrera et al, 1995a; Delhon et al, 1995a; Andriolo et al, 1996). Estos autores observan variaciones que tienen un máximo durante el día y valores menores durante la noche. Además, si hablamos de un cultivo maduro de producción en continuo esta asincronía sufre variaciones a lo largo del año.

Se ha demostrado que las variaciones de concentración de nitrato en la savia xilemática se regulan en los periodos diurnos (Rufty et al 1984; Siebrecht et al 2003). Herdel et al (2003) muestran en *Ricinus* que las tasas de absorción de nutrientes durante el día triplican a las de la noche. Delhon et al (1995) muestran que en plantas de soja sometidas a exposición lumínica continua desaparecen las variaciones de traslocación día/noche del nitrato desde las raíces hacia las hojas. Schurr (1998) también ve resultados parecidos e interpreta que la disminución del flujo de transpiración durante la noche provoca que el efecto de dilución del agua sobre los nutrientes disminuya en la savia del xilema. Herdel et al (2003) detectan aumentos de la concentración de nutrientes en la savia del xilema en momentos del día en los que el flujo de transpiración es elevado, por lo que indican que ese aumento de concentración debe responder a otros factores distintos al flujo de transpiración.

Guo et al (2003) sugieren una relación entre la tasa de absorción de nitrato y la funcionalidad estomática, basándose en que los transportadores LATS de nitrato, se expresan por genes tipo NRT1 y que este tipo de genes se encuentran en cantidad considerable en las células guarda estomáticas. A partir de *mutantes sin expresión génica de NRT1 muestran descenso tanto de apertura estomática como de tasa de transpiración*. Ono et al. (2000) indican que la expresión de los transportadores de NO_3^- , tanto de alta afinidad como

de baja, se regula durante las horas de luz revirtiendo la máxima tasa de absorción de nitrato al final del periodo de luz.

Silberbush y Lieth (2004) elaboran modelos de absorción de NO_3^- y K^+ a lo largo del ciclo de desarrollo del tallo floral, a partir de una poda inicial de tallos que simula una producción programada para una fecha concreta, de modo que el único sumidero en la planta corresponde a los tallos de flor.

En el estudio de la absorción de agua y de la absorción de nitrato en el cultivo de rosal para flor cortada se plantearon los siguientes OBJETIVOS:

- comparar los patrones de variación de las demandas de agua y de nitrógeno (N-NO_3^-) a lo largo de ciclos de 24 horas representativos del ciclo anual,

- estudiar las razones fisiológicas que resultan en una respuesta de absorción determinada y su relación tanto con factores metabólicos inherentes a la planta como con factores del ambiente circundante a la planta, tanto en la parte aérea como en la radicular,

y, desde esta base de conocimiento,

- obtener y validar modelos empíricos de estimación de la tasa horaria de absorción de nitrato en función de parámetros como la tasa de absorción hídrica, la temperatura, el déficit de presión de vapor y la radiación, que son fácilmente medibles o estimables.

Todo ello con la finalidad de optimizar la gestión del agua y los nutrientes minerales según la demanda de las plantas, con vistas a aplicarlos al manejo del cultivo hidropónico del rosal para flor cortada en condiciones agronómicas reales y con una concentración de nutrientes no limitante.

4.2. MATERIAL Y MÉTODOS.

4.2.1 Material

El trabajo se realiza con un cultivo de rosas, de la variedad Dallas, en producción continua en invernadero, tal como se describe en el capítulo "Material y métodos general". El cultivo se hace en el sistema hidropónico cerrado con perlita como sustrato, y, además, para el presente trabajo se dispone de una unidad independiente de 30 rosales en un sistema hidropónico puro y recirculante, ambos descrito en "Material y Métodos general". En este sistema la solución nutritiva se mantiene a una temperatura mínima de 19-20°C. La unidad está provista de una balanza de precisión, que permite obtener el balance hídrico de las 30 plantas cada 15 segundos y de un sistema automático de recogida de muestras de la solución nutritiva a intervalos de una hora. Se dispone asimismo de una serie de sensores de radiación interior y exterior, de temperatura del aire interior y exterior, de temperatura del sustrato y de la solución nutritiva, y de humedad del aire, cuyos datos se registran cada 15 segundos y cuyas características se explican en el capítulo "Material y métodos general".

El cultivo se hace en una solución nutritiva de uso habitual en el cultivo comercial de rosas, cuya concentración varía según la estación del año para adaptarla a las condiciones climáticas y facilitar la nutrición hídrica de las plantas. Las concentraciones varían desde la más alta en invierno: (mmol L⁻¹: NO₃⁻ 13,3; H₂PO₄⁻ 1,5; SO₄²⁻ 1,0; NH₄⁺ 0,9; K⁺ 4,9; Ca²⁺ 4,5; Mg²⁺ 1,0; pH 5,5-6,5; EC 1,9 dS/m), hasta la más baja en primavera y verano: (mmol L⁻¹: NO₃⁻ 8,6; H₂PO₄⁻ 1,3; SO₄²⁻ 0,5; NH₄⁺ 0,6; K⁺ 3,3; Ca²⁺ 3,0; Mg²⁺ 0,5; pH 5,5-6,5; EC 1,1 dS/m).

A lo largo del año, se recogen muestras horarias de la solución nutritiva (10 mL) para la determinación de la concentración de NO₃⁻ y se mide la variación horaria del volumen de la solución mediante la balanza de precisión. Durante las horas de muestreo la solución se cambia por otra de equilibrio iónico similar (pH 5,5-6,5; CE 0,5dS/m) pero de concentración reducida en un 75%, consiguiéndose con ello un nivel de concentración en las raíces comprendido entre 3,3 y 2,2 mmol/l de nitrato. Este nivel de concentración está dentro del intervalo óptimo de absorción radicular. Esto se hace con el fin de asegurar la mayor precisión en las medidas analíticas. En

ambos casos se completa la solución con 0.025 g L^{-1} de un complejo de microelementos quelatados. El agua que se usa para la preparación de las soluciones se trata previamente por ósmosis inversa y columnas desmineralizadoras. La concentración de nitrato se determina por espectrofotometría UV según el método descrito por Vercambre y Adamowicz (1996). La tasa neta de absorción hídrica entre los instantes 1 y 2 (TH), se calcula mediante

$$TH = (V_1 - V_2) / 30 \text{ en L. h}^{-1} \cdot \text{p}^{-1}$$

y, la tasa neta de absorción de nitrato (TN) mediante

$$TN = [(V_1 C_1 - V_2 C_2) / \Delta t] / 30 \text{ en mmol. h}^{-1} \cdot \text{p}^{-1},$$

siendo V_1 y V_2 , y C_1 y C_2 los volúmenes de agua y las concentraciones de NO_3^- en los instantes 1 y 2, respectivamente.

Como se ha dicho, se registran las medidas horarias de los siguientes parámetros: déficit de presión de vapor (DPV en kPa), temperatura del aire interior (T_{aire} en $^{\circ}\text{C}$), temperatura de la solución (T_{sol} en $^{\circ}\text{C}$) y radiación solar incidente (G) en el interior del invernadero, tanto en registros instantáneos como las integrales de 4, 8 y 12 horas anteriores a la toma de muestra (G_{int} , G_{int4h} , G_{int8h} y G_{int12h} en W.m^{-2}).

Los muestreos horarios del ciclo de 24 horas tomados a lo largo del ciclo anual se hacen en la parte central de cada una de las estaciones del año.

4.2.2 Métodos

Se realiza un análisis de regresión lineal múltiple con selección de variables *stepwise* (Draper y Smith, 1998), en el que se considera como variable dependiente la tasa neta de absorción de nitrato (TN) y como variables regresoras, tanto la tasa neta de absorción hídrica (TH) como los diferentes parámetros climáticos antes citados. En este tipo de análisis se determina, en primer lugar, la regresión lineal simple más significativa con cada una de las variables regresoras. Posteriormente, se van incluyendo o eliminando en el modelo el resto de las variables regresoras. Para ello se utiliza el resultado del análisis de la varianza que se realiza en cada paso y una probabilidad fija de entrada en el modelo ($p < 0,01$) y otra de salida ($p < 0,01$).

Este análisis se aplica por separado a cada una de las estaciones y asimismo al conjunto de los datos de todo el año.

Para la validación de estos modelos, se han empleado datos independientes de dos ciclos de 24 horas en cada una de las estaciones.

Por medio de muestreo periódico de plantas en el sistema en perlita, de la misma edad y sometidas a los mismos manejos y condiciones climáticas al encontrarse en el mismo invernadero, se conocen las variaciones estacionales del reparto de la biomasa correspondiente a raíces, pulmón y tallos florales y, a partir del área foliar, tanto del pulmón como de los tallos florales, se determinan los correspondientes LAI (ver epígrafe 5.2 y FIGURA 5.1).

Tabla 4.1 Medias y máximas estacionales de las variables climáticas.

estación			Gin ¹ (w.m ⁻²)	Taire ¹ (°C)	Traíz ¹ (°C)	DPV ¹ (kPa)
Verano	día	Media	241±23 c	28,8±2,4 a	27,7± 2,6 a	1,75±0,45 a
		max	401,6	32,3	31,4	2,47
	noche	Media	-	22,16±2,7 c	24,01±2,0 b	0,69±0,34 d
		max	-	26,8	28,13	1,21
Otoño	día	Media	353±27 b	27,3± 4,4 ab	26,5± 4.6 a	1,78±0,32 a
		max	493,1	32,5	31,04	1,98
	noche	Media	-	19,49±1,8 cd	20,55±2,7 c	0,53±0,18 e
		max	-	24,0	26,8	0,92
Invierno	día	Media	255±23 c	21,0± 2,4 c	21,6± 2,2 c	0,87±0,30 c
		max	488,4	24,9	24,8	1,52
	noche	Media	-	14,32±2,9 e	16,60±2,6 d	0,47±0,20 f
		max	-	18,0	22,1	0,81
Primavera	día	Media	409±22 a	25,8±3,8 b	27,77±4,1 a	1,31±0,43 b
		max	730	33,1	31,5	2,11
	noche	Media	-	17,4 ± 2,5 d	21,05±2,7 c	0,37±0,14 g
		max	-	24,21	26,7	0,58

¹ radiación solar incidente sobre la planta (Gin en w.m⁻²), temperatura (Taire en °C) y déficit de presión de vapor (DPV en kPa) del aire dentro del invernadero, y temperatura del entorno radicular (Traíz en °C). Medias diarias correspondientes a los periodos de día y de noche de cada estación. Letras iguales en cada columna indican que los valores no son estadísticamente diferentes (test de Tukey HSD ($\alpha=0,01$)).

4.3. RESULTADOS

4.3.1 Variables Climáticas. Comparación entre estaciones.

4.3.1.1 Radiación global incidente sobre la planta.

La radiación global incidente (Gin) sobre la planta, tanto la referida a la media de las máximas diarias como a la media de las horas diurnas de cada estación, es significativamente mayor en primavera, seguida del otoño, mientras que la de invierno y verano son menores, siendo las medias diarias de estas dos últimas iguales entre sí.

El bajo nivel de radiación incidente sobre la planta en verano es consecuencia directa de la colocación de la malla de sombreado sobre la cubierta exterior del invernadero.

4.3.1.2 Temperatura del aire.

Como es de esperar, a lo largo de todo el año, la temperatura diurna media es significativamente superior a la nocturna, siendo significativamente superiores la de verano y otoño, seguida con cerca de 3°C menos por la de primavera y por último, y con un salto térmico similar, la de invierno.

La temperatura nocturna media muestra un patrón similar, siendo las superiores en verano y otoño, seguidas por las de primavera y finalmente las de invierno. Con un salto térmico entre la temperatura del periodo diurno y el nocturno de entre 6 y 8°C durante todo el año.

4.3.1.3 Temperatura del entorno radicular.

Al igual que en la temperatura del aire, la temperatura diurna media es superior a la nocturna, aunque, a diferencia del aire, los saltos térmicos día/noche son menores, oscilando entre 4 y 6°C.

En verano, otoño y primavera las temperaturas medias en el entorno radicular durante el periodo diurno son del mismo orden y, claramente diferenciadas de las del invierno con medias hasta 10°C inferiores.

Durante la noche son significativamente superiores las temperaturas radicales correspondientes a verano y otoño, iguales entre sí, seguidas con casi 3°C menos por las de primavera y, finalmente, con medias nocturnas en torno a 5°C menos que en primavera, las de invierno.

4.3.1.4 Déficit de presión de vapor del aire.

En verano y en otoño se dan los valores más elevados de las medias horarias de déficit de presión de vapor en periodo diurno. Les sigue la primavera, en la que, aun cuando se dan máximos del mismo orden que en otoño (2,11 kPa), su menor duración da lugar a medias significativamente inferiores (1,31 kPa).

Durante la noche, las medias de otoño, invierno y primavera son similares y significativamente inferiores a las medias nocturnas del verano (max de 1,21 kPa).

4.3.2 Absorción hídrica y absorción de nitrato. Comparación entre estaciones.

4.3.2.1 Tasas medias horarias de absorción hídrica y de nitrato, correspondientes a los periodos diurno y nocturno, de ciclos de 24 horas de cada estación

Tabla 4.2 Tasas medias horarias de absorción hídrica (*WUR*) y de nitrato (*NUR*), correspondientes a horas diurnas (día) o nocturnas (noche), de ciclos de 24 horas representativos de cada estación.

estación		<i>WUR</i>		<i>NUR</i>	
Verano	día	0,050±0,003	ab	0,110±0,006	a
	noche	0,007±0,003	d	0,029±0,006	e
Otoño	día	0,045±0,004	b	0,090±0,012	b
	noche	0,008±0,001	d	0,036±0,009	d
Invierno	día	0,033±0,003	c	0,080±0,006	c
	noche	0,008±0,002	d	0,042±0,003	d
Primavera	día	0,057±0,003	a	0,112±0,008	a
	noche	0,008±0,002	d	0,070±0,005	c

WUR en $L\ h^{-1}\ p^{-1}$ y *NUR* en $mmol\ NO_3^{-}\ h^{-1}\ p^{-1}$. Los datos experimentales se analizaron mediante técnicas ANOVA. Los valores de la misma columna seguidos de letras iguales no son estadísticamente diferentes a $p < 0,0001$ según el test de Tukey HSD.

4.3.2.1.1 Tasa horaria de absorción hídrica por planta.

Se observa un patrón claramente diferenciado entre la absorción hídrica del periodo diurno y la absorción hídrica del periodo nocturno que se mantiene a lo largo de todo el año. No hay diferencia significativa entre las tasas medias de los periodos nocturnos de las cuatro estaciones. Se absorbe entre 4 y 7 veces más agua durante las horas de luz que durante las de oscuridad.

Durante los periodos diurnos, las tasas correspondientes a verano y primavera, iguales entre sí ($\sim 53 \text{ mL.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$), son superiores a las de invierno en un 61%.

4.3.2.1.2 Tasa horaria de absorción de nitrato por planta.

La comparación de la tasa horaria de absorción de nitrato del periodo diurno muestra un patrón estacional similar al de la absorción hídrica, con las medias horarias superiores a lo largo del año, e iguales entre sí, en verano y primavera ($\sim 111 \text{ } \mu\text{moles.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$), que superan a las de invierno en un 38,8%.

Sin embargo, el patrón de variación de la tasa de absorción de nitrato durante la noche muestra diferencias estacionales. En primavera, las tasas de absorción son significativamente superiores a las de verano, ocupando una situación intermedia, las de otoño e invierno, significativamente iguales entre sí. Durante la noche, en primavera la planta absorbe en una hora un 141% más nitrato que en verano.

Tabla 4.3 Absorción de agua, absorción de nitrato y concentración de absorción de nitrato por ciclo completo de 24 horas, durante los periodos diurno y nocturno.

	WU^{24h}	$WU^{día}$	WU^{noche}	$WU^{día}/WU^{noche}$	NU^{24h}	$NU^{día}$	NU^{noche}	$NU^{día}/NU^{noche}$	$CAN^{día}$	CAN^{noche}
Verano	0,792	0,725	0,066	11	1,871	1,595	0,276	6	2,20	4,18
Otoño	0,729	0,653	0,076	9	1,647	1,305	0,342	7	2,00	4,51
Invierno	0,442	0,330	0,112	3	1,388	0,800	0,588	1,4	2,42	5,25
Primavera	0,841	0,755	0,086	9	2,237	1,484	0,753	2	1,97	8,76

Absorción hídrica: WU^{24h} , $WU^{día}$ y WU^{noche} en $L.p^{-1}$

Absorción de nitrato: NU^{24h} , $NU^{día}$ y NU^{noche} en $mmol NO_3^-$

Concentración de absorción de nitrato: $CAN^{día}$ y CAN^{noche} en $mmol NO_3^- . L^{-1}$

absorción de agua (WU^{24h}) y de nitrato (NU^{24h}) por planta y ciclo completo de 24 horas; absorción de agua ($WU^{día}$) y de nitrato ($NU^{día}$) por planta durante el periodo diurno del ciclo completo de 24 horas; absorción de agua (WU^{noche}) y de nitrato (NU^{noche}) por planta durante el periodo nocturno del ciclo completo de 24 horas; $CAN^{día}$ y CAN^{noche} corresponden a la relación entre el nitrato y el agua absorbidos durante los periodos diurnos y nocturnos, respectivamente.

4.3.2.2 Reparto de la absorción hídrica y de nitrato durante el ciclo de 24 horas, entre el periodo diurno y el periodo nocturno.

4.3.2.2.1 Absorción hídrica.

Del total de agua absorbida (WU en Tabla 4.3) en el ciclo completo de 24 horas, la mayor parte se absorbe durante el periodo diurno. Esto sucede así todo el año, pero mientras en verano, otoño y primavera es entorno a 10 veces mayor durante el periodo diurno que durante el nocturno, en invierno, la diferencia entre el día y la noche es más reducida, absorbiendo en el periodo diurno 3 veces más que en el nocturno.

4.3.2.2.2 Absorción de nitrato.

Del total de nitrato absorbido (NU en Tabla 4.3) en el ciclo completo de 24 horas, es mayor la proporción del periodo diurno. Las mayores proporciones en este periodo frente al nocturno, 6,5 veces superiores, corresponden al otoño y al verano, frente a la primavera y el invierno, en las que la absorción de nitrato durante el día duplica a la de la noche.

4.3.2.2.3 Concentración de absorción de nitrato.

Como consecuencia de la gran diferencia entre la proporción de absorción hídrica diurna respecto a la nocturna, las concentraciones de absorción de nitrato (CAN en Tabla 4.3) durante las horas del día son inferiores a las de la noche, y son en torno a 2,2 mM. Interesa destacar las CAN de los periodos nocturnos de primavera e invierno, en que la considerable cuantía del nitrato absorbido durante la noche resulta en CAN que oscila entre 5,25 mM en invierno y 8,76 mM en primavera.

Tabla 4.4 Biomasa seca total de los tres compartimientos, biomasa de la raíz , relación entre la biomasa seca radicular y la biomasa seca aérea fotosintética, índices de área foliar y contenido medio de nitrógeno total en las hojas de los tallos florales .

estación	g_{TOT}^1	$g_{RAÍZ}^1$	R/A^2	LAI_{total}^3	% LAI_{flor}^4	LAI_{flor}^5	% N^6
Verano	135,46 d	43,575 a	0,47 a	2,635	57,8	1,523	2,56
Otoño	242,42 b	47,750 a	0,25 b	2,617	34,4	0,900	3,54
Invierno	183,07 c	18,565 b	0,10 c	2,832	20,9	0,592	3,20
Primavera	279,54 a	20,690 b	0,07 c	2,968	40,4	1,199	2,22

¹Biomasa seca total de los tres compartimientos (g_{TOT}) y biomasa de la raíz ($g_{RAÍZ}$) en gramos de materia seca por planta.

²Relación entre la biomasa seca radicular y la biomasa seca aérea fotosintética (R/A).

³ LAI_{total} en $m^2 \cdot m^{-2}$: índice de área foliar del pulmón y de los tallos florales.

⁴% LAI_{flor} : porcentaje del LAI_{total} correspondiente a las hojas de los tallos florales.

⁵ LAI_{flor} : índice de área foliar de los tallos florales.

⁶% N : contenido medio de nitrógeno total en las hojas de los tallos florales en mg Ntot/100 mg de materia seca.

Los datos experimentales se analizaron mediante técnicas ANOVA. Los valores de la misma columna seguidos de letras iguales no son estadísticamente diferentes a $p < 0,0001$ según el test de Tukey HSD. (n=4).

4.3.3 Eficiencias de absorción hídrica y de nitrato por planta y día en cultivo continuo de rosa en invernadero.

4.3.3.1 Características estacionales del rosal en invernadero. Biomasa seca total y de la raíz e índice de área foliar.

El tamaño medio de las plantas varía a lo largo del año, tanto por la variación estacional de la tasa de crecimiento como por las prácticas culturales que se realizan habitualmente, como es el caso de la "poda de renovación". La "poda de renovación" consiste en el corte de los tallos arqueados al final de la primavera dando lugar a una considerable disminución de la biomasa total de la planta en verano (Tabla 4.4). La elevada tasa de crecimiento en verano se refleja en que más del 50% del área foliar total de la planta correspondía a los tallos florales en esta estación. La conformación del nuevo "pulmón" a partir del doblado de tallos florales se intensifica a lo largo del verano, aumentando con ello la biomasa total de la planta y reduciéndose la proporción de área foliar correspondiente a los tallos florales. Posteriormente, la reducción de la tasa de crecimiento y, con ella, la de la producción de tallos florales y, por tanto, la de la proporción del área foliar total de la planta correspondiente a los mismos, resulta en una disminución de la biomasa media de la planta en invierno en la que la mayor proporción de área foliar de la misma corresponde a los tallos arqueados. En primavera, se incrementa la tasa de crecimiento, y, como en este periodo habitualmente aumenta también la frecuencia del arqueado de tallos, la biomasa total media de las plantas en primavera resulta la más elevada del año. Al final de la primavera, se cierra el ciclo con la eliminación de los tallos arqueados que han quedado cubiertos por el doblado realizado entre el invierno y la primavera, volviendo a la situación inicial de verano.

La biomasa media de las raíces, en cambio, muestra un patrón diferente al de la parte aérea de la planta. De la biomasa total de la planta, la mayor proporción de raíces corresponde al verano, seguido del otoño y finalmente, y similares entre ellas, el invierno y la primavera. El patrón de variación estacional del índice de área foliar es inverso al de la raíz.

4.3.3.2 Variación estacional del flujo radicular de absorción hídrica y del flujo radicular de absorción de nitrato, durante los periodos diurno y nocturno. Capacidad radicular de absorción hídrica y capacidad radicular de absorción de nitrato

Tabla 4.5 Variación estacional de los flujos radiculares de absorción hídrica y de nitrato en los periodos diurnos y nocturnos.

estación		WF ¹		WFmax ¹		NF ²		NFmax ²
Verano	día	258±15	c	555,71		0,362±0,031	c	1,048
	noche	36±15	f			0,095±0,033	e	
Otoño	día	212±19	d	414,06		0,286±0,057	d	0,758
	noche	38±5	f			0,115±0,042	e	
Invierno	día	400±36	b	663,96		0,660±0,073	b	1,638
	noche	97±24	e			0,347±0,036	cd	
Primavera	día	621±33	a	920,75		0,821±0,087	a	1,763
	noche	87±22	e			0,513±0,054	b	

¹Flujos radiculares de absorción hídrica (en $\mu\text{L}\cdot\text{g}_{\text{FWraíz}}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$; **WF** : medios y **WFmax**: máximos)

²Flujos radiculares de absorción de nitrato (en $\mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{g}_{\text{FWraíz}}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$; **NF**: medios y **NFmax**: máximos).

Los datos experimentales se analizaron mediante técnicas ANOVA. Los valores de la misma columna seguidos de letras iguales no son estadísticamente diferentes a $p < 0,0001$ según el test de Tukey HSD.). (n=4).

La primavera es la estación del año en la que las raíces muestran mayores flujos de absorción hídrica (WF) y de nitrato (NF) por unidad de biomasa fresca de raíz, seguidos, por orden decreciente por el invierno, el verano, siendo los menores flujos medios en otoño. En verano y en otoño, la diferencia entre el flujo medio y el máximo indica que las raíces pueden responder ante picos de demanda hídrica doblando el flujo de agua y, casi triplicando, el flujo de nitrato. Las diferencias entre flujos medios y máximos en primavera y en invierno, son de menor orden.

4.3.3.3 Variación estacional de las tasas horarias de absorción diurna de agua por unidad de área foliar.

Tabla 4.6 Variación estacional de la tasas horarias de absorción hídrica por unidad de superficie foliar durante los periodos diurnos.

<u>estación</u>	<u>medias</u>	<u>máximas</u>
Verano	13,28 a	28,60
Otoño	11,64 b	22,73
Invierno	10,20 c	16,93
<u>Primavera</u>	<u>12,72 a</u>	<u>18,86</u>

tasas medias y máximas horarias de absorción hídrica por unidad de superficie foliar en $\mu\text{L cm}^{-2} \text{h}^{-1}$.

Los datos experimentales se analizaron mediante técnicas ANOVA. Los valores de la misma columna seguidos de letras iguales no son estadísticamente diferentes a $p < 0,0001$ según el test de Tukey HSD. ($n=4$).

Verano y primavera muestran un flujo de transpiración diurno similar ($\sim 13 \mu\text{L cm}^{-2} \text{h}^{-1}$) y superior al de otoño ($11,64 \mu\text{L cm}^{-2} \text{h}^{-1}$) y al de invierno, que es el menor del año ($10,20 \mu\text{L cm}^{-2} \text{h}^{-1}$).

Tabla 4.7 Modelo de estimación de la tasa horaria de absorción de nitrato de rosal para cualquier época del año (NUR_{anual}).

		NUR_{anual}^1
$NUR =$		$0,0384 + 1,278*WUR$
p^2	a	<0,0001
	b	<0,0001
	Model ³	<0,0001
σ^4	σ_a	0,0022
	σ_b	0,0762
	σ_{model}	0,0271
	n	249
	r^2	0,53

¹Se ha aplicado análisis de regresión múltiple con selección de variables *stepwise* para el periodo de 24 horas. Variable dependiente: tasa horaria de absorción de nitrato (NUR en $\text{mmol NO}_3^- \text{ p}^{-1} \text{ h}^{-1}$); variables regresoras en los modelos: tasa horaria de absorción hídrica (WUR en $\text{L p}^{-1} \text{ h}^{-1}$), temperatura del aire (T_{aire} en $^{\circ}\text{C}$), temperatura de la raíz ($T_{raíz}$ en $^{\circ}\text{C}$), déficit de presión de vapor (DPV en kPa), integral de radiación (G_{in} en w m^{-2}), integral de radiación de las cuatro horas previas al muestreo (G_{in4} en w m^{-2}).

²valor-p de los coeficientes **a** y **b**.

³ valor-p del modelo.

⁴errores estándar (σ) y coeficientes de determinación finales.

4.3.4 Modelos de estimación de la tasa horaria de absorción de nitrato

4.3.4.1 Modelo anual de estimación de la tasa de absorción de nitrato (NUR_{anual})

La tasa horaria de absorción hídrica (WUR), multiplicada por 1,278 mmol.L⁻¹ ($p < 0,0001$), es la variable seleccionada por el análisis de regresión para la estimación de NUR_{anual} (Tabla 4.7).

La relación obtenida indica que al menos 38,4 $\mu\text{moles.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$ de nitrato absorbido no se ven representados por la expresión ($p < 0,0001$), ello supone cerca del 33% de la tasa horaria de absorción de nitrato durante los periodos diurnos de verano, otoño y primavera y, casi la totalidad de las tasas horarias de absorción de nitrato durante los periodos nocturnos de verano, otoño e invierno.

El coeficiente de determinación indica que el modelo representa sólo el 53% de la tasa de absorción de nitrato medida.

Para la validación del modelo anual se ha regresado el NUR_{medido} (y) con el NUR estimado a través de NUR_{anual} (x) en dos días diferentes de cada estación. Se han obtenido coeficientes de determinación superiores a 0,70 en las cuatro estaciones, al menos para uno de los dos días. En todos los casos, el coeficiente independiente **a** (en mmol.p⁻¹.h⁻¹) de todas las rectas obtenidas ($NUR_{medido} = a + b NUR_{anual}$), que indica la cantidad de NUR_{medido} no estimable a través de NUR_{anual} , ha sido significativo ($p < 0,1$).

Estación a estación se observa que:

en dos días de verano muy diferenciados en radiación incidente (Figura 4.2; $r^2 = 0,71$ y $0,77$; **a** (en mmol.p⁻¹.h⁻¹) = -0,0215 y -0,0236; **b** = 1,12 y 1,31, con y sin sombreado respectivamente) el NUR_{medido} no estimable a través de NUR_{anual} supone un 25% del NUR del periodo diurno y casi el 100% del nocturno, y corrige la sobrestimación del NUR_{medido} ,

en un día de otoño con elevada radiación ($13,02 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$) y temperaturas en torno a 27°C (Figura 4.4; $r^2 = 0,88$; a (en $\text{mmol.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$) = $+ 0,004$; $b = 1,01$) la estimación es buena, aunque en este caso no se han incorporado las NUR nocturnas,

sólo en uno de los días de invierno considerados la representatividad es aceptable (Figura 4.6; $r^2 = 0,72$; a (en $\text{mmol.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$) = $- 0,063$; $b = 2,07$). Para ese día a es superior a la NUR media del periodo nocturno y el 80% de la NUR diurna (NUR en Tabla 4.2, en $\text{mmol.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$, $0,042$ y $0,080$ en los periodos nocturno y diurno de invierno, respectivamente),

en dos días de primavera también con diferentes niveles de radiación recibida (Figura 4.8; $r^2 = 0,83$ y $0,85$; a (en $\text{mmol.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$) = $+ 0,0065$ y $+ 0,004$; $b = 0,87$ y $1,01$, para $6,39$ y $16,72 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ de radiación recibida, respectivamente), e incluyendo los periodos diurno y nocturno, el coeficiente a sólo supone el 7% del NUR medio del periodo nocturno y el 4% del diurno, con lo que el modelo NURanual podría considerarse útil para estimar la tasa de absorción de nitrato en primavera.

Tabla 4.8 Modelos estacionales de estimación de la tasa horaria de absorción de nitrato (NUR) de rosal para cualquier hora del ciclo diario de 24 horas.

	NUR verano¹	NUR otoño¹	NUR invierno¹	NUR primavera¹
NUR =	-0,0840+1,49 WUR+0,0042 Traíz	-0,035+0,698 WUR+0,0037 Taire	0,048+3,7*10⁻⁵Gin4	0,0440+0,062 DPV
p ² a	0,1980	0,0173	<0,0001	<0,0001
b	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
c	0,033	<0,0001	-	-
Model ³	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
σ ⁴ σ _a	0,045	0,010	0,0032	0,005
σ _b	0,023	0,162	0,0000059	0,006
σ _c	0,002	0,0006	-	
σ _{model}	0,024	0,016	0,023	0,022
n	61	61	65	62
r ²	0,70	0,76	0,40	0,60
	[WUR (0,69) → Traíz (0,01)]	[Taire (0,67) → WUR (0,09)]		

¹Se ha aplicado análisis de regresión múltiple *stepwise* para el periodo de 24 horas. Variable dependiente: tasa horaria de absorción de nitrato (**NUR** en mmol NO₃⁻ p⁻¹ h⁻¹); variables regresoras en los modelos: tasa horaria de absorción hídrica (**WUR** en L p⁻¹ h⁻¹), temperatura del aire (Taire en °C), temperatura de la raíz (Traíz en °C), déficit de presión de vapor (DPV en kPa), integral de radiación (Gin en w m⁻²), integral de radiación de las cuatro horas previas al muestreo (Gin4 en w m⁻²).

²valor-p de los coeficientes **a**, **b** y **c**.

³ valor-p del modelo.

⁴errores estándar (σ) y coeficientes de determinación finales.

Tabla 4.9 Modelos de estimación estacional de la tasa horaria de absorción de nitrato (NUR) de rosal para cualquier hora del periodo diurno del ciclo de 24 horas.

	NUR Verano-DIA¹	NUR Otoño-DIA¹	NUR Invierno-DIA¹	NUR Primavera-DIA¹
NUR =	0,028 + 1,65 WUR	-0,049 + 0,0053Traíz	0,041 + 4,09*10⁻⁵ Gin4	0,052+ 0,98 WUR
p ² a	0,1205	0,089	<0,0001	<0,0001
b	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Model ³	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
σ ⁴ σ _a	0,017	0,025	0,014	0,010
σ _b	0,329	0,00092	0,000013	0,140
σ _c	-			
σ _{model}	0,035	0,017	0,021	0,017
n	40	39	45	42
r ²	0,60	0,71	0,40	0,78

¹Se ha aplicado análisis de regresión múltiple *stepwise* para el periodo de 24 horas. Variable dependiente: tasa horaria de absorción de nitrato (**NUR** en mmol NO₃⁻ p⁻¹ h⁻¹); variables regresoras en los modelos: tasa horaria de absorción hídrica (WUR en L p⁻¹ h⁻¹), temperatura del aire (Taire en °C), temperatura de la raíz (Traíz en °C), déficit de presión de vapor (DPV en kPa), integral de radiación (Gin en w m⁻²), integral de radiación de las cuatro horas previas al muestreo (Gin4 en w m⁻²).

²valor-p de los coeficientes **a**, **b** y **c**.

³ valor-p del modelo.

⁴errores estándar (σ) y coeficientes de determinación finales.

4.3.4.2 Modelos de estimación de la tasa de absorción de nitrato para verano (NUR_{verano} y $NUR_{\text{verano-DIA}}$).

4.3.4.2.1 Modelo de estimación para el ciclo de 24 horas en verano (NUR_{verano})

La tasa de absorción hídrica (WUR en $L.p^{-1}.h^{-1}$), multiplicada por 1,49 $mmol.L^{-1}$ ($p < 0,0001$) junto con la temperatura radicular (Traíz en $^{\circ}C$) multiplicada por 0,0042 $mmol.(^{\circ}C)^{-1}$ ($p = 0,033$), son las variables seleccionadas por el análisis de regresión para la estimación de NUR_{verano} (Tabla 4.8). El coeficiente de determinación del modelo de estimación de NUR_{verano} obtenido es 70% (Tabla 4.8 ; Figura 4.1).

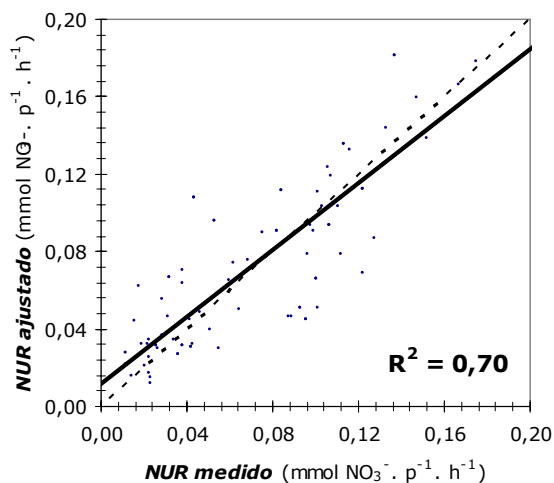


Figura 4.1 Relación entre las tasas horarias de absorción de nitrato, medidas en diferentes horas de días de verano y las calculadas aplicando el modelo de verano (NUR_{verano}).

NUR_{medido} : tasas horarias de absorción de nitrato medidas en diferentes horas de días de verano

NUR_{ajustado} : tasas horarias de absorción de nitrato calculadas a partir del modelo de verano (NUR_{verano}) aplicando las variables regresoras WUR y Traíz. $NUR_{\text{verano}} = -0,084 + 1,49WUR + 0,0042Traíz$; WUR: tasa horaria de absorción hídrica (en $L.p^{-1}.h^{-1}$) y Traíz (en $^{\circ}C$) en el momento del muestreo. (NUR_{medido} , NUR_{ajustado} y NUR_{verano} , en $mmolNO_3^{-1}.p^{-1}.h^{-1}$).

Dado que el nivel de significación del coeficiente independiente es bajo ($p=0,198$), se hace pasar el modelo por el origen, obteniendo esta relación:

$$\mathbf{NUR}_{\text{verano}} = \mathbf{1.71 WUR} + \mathbf{0.0009 Traíz} \quad (p_{WUR} \text{ y } p_{\text{Traíz}} < 0,0001; r^2=0,89)$$

El peso de cada una de las variables en el modelo, podemos estimarlo a partir de las temperaturas radiculares medias (Tabla 4.1) y de las WUR medias (Tabla 4.2).

Y así, para el periodo diurno, siendo $Traíz = 27,7^{\circ}\text{C}$ y $WUR = 0,050 \text{ L.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$, obtenemos:

$$NUR = [1,71(\text{mmol.L}^{-1}) * 0,050(\text{L.p}^{-1}.\text{h}^{-1})] + [0,0009(\text{mmol.}^{\circ}\text{C}^{-1}) * 27,7(^{\circ}\text{C})] = 0,1104 \text{ mmol.p}^{-1}.\text{h}^{-1}.$$

De los $0,1104 \text{ mmol.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$ el 77% se ha estimado a través de **WUR** y el 23% a través de **Traíz**.

Y para el ciclo nocturno, siendo $Traíz = 24,01^{\circ}\text{C}$ y $WUR = 0,007 \text{ L.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$, obtenemos:

$$NUR = [1,71(\text{mmol.L}^{-1}) * 0,007(\text{L.p}^{-1}.\text{h}^{-1})] + [0,0009(\text{mmol.}^{\circ}\text{C}^{-1}) * 24,01(^{\circ}\text{C})] = 0,0336 \text{ mmol.p}^{-1}.\text{h}^{-1}.$$

De los $0,0336 \text{ mmol.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$ el 36% se ha estimado a través de WUR y el 64% a través de Traíz.

Para la validación del modelo de verano (Figura 4.5) se ha regresado el **NUR_{medido}** (y) con el NUR estimado a través de **NUR_{verano}** (x) en dos días diferentes de esta estación. En uno de ellos se ha eliminado el sombreado ($18,7 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$) para comprobar la adaptabilidad del modelo de estimación a la situación para la que no se hubiera empleado malla de sombreado en verano.

Los coeficientes de determinación han resultado del mismo orden y superiores a 0,70, pero en ambos casos el coeficiente independiente **a** de las rectas obtenidas es significativo, aunque la proporción no representada por

Validación de los modelos **NUR_{anual}** y **NUR_{verano}**, señalados en las TABLAS 1.3. y 1.4., respectivamente. (Se indican los caracteres climáticos de cada uno de los días integral diaria de radiación global incidente sobre la planta (G_{in24} en $MJ.m^{-2}$); medias diarias de las temperaturas del aire (T_{aire} en $^{\circ}C$) y de las raíces (T_{raiz} en $^{\circ}C$) y, máximas diarias del déficit de presión de vapor (DPV_{max} en kPa); y absorción absoluta de agua (WU en $L.p^{-1}.h^{-1}$) y de nitrato (NU en $mmol.NO_3^{-}.p^{-1}.h^{-1}$) durante los periodos diurno y nocturno de cada uno de los ciclos considerados) (**NUR**, **NUR_{anual}** y **NUR_{verano}** en $mmol.NO_3^{-}.p^{-1}.h^{-1}$).

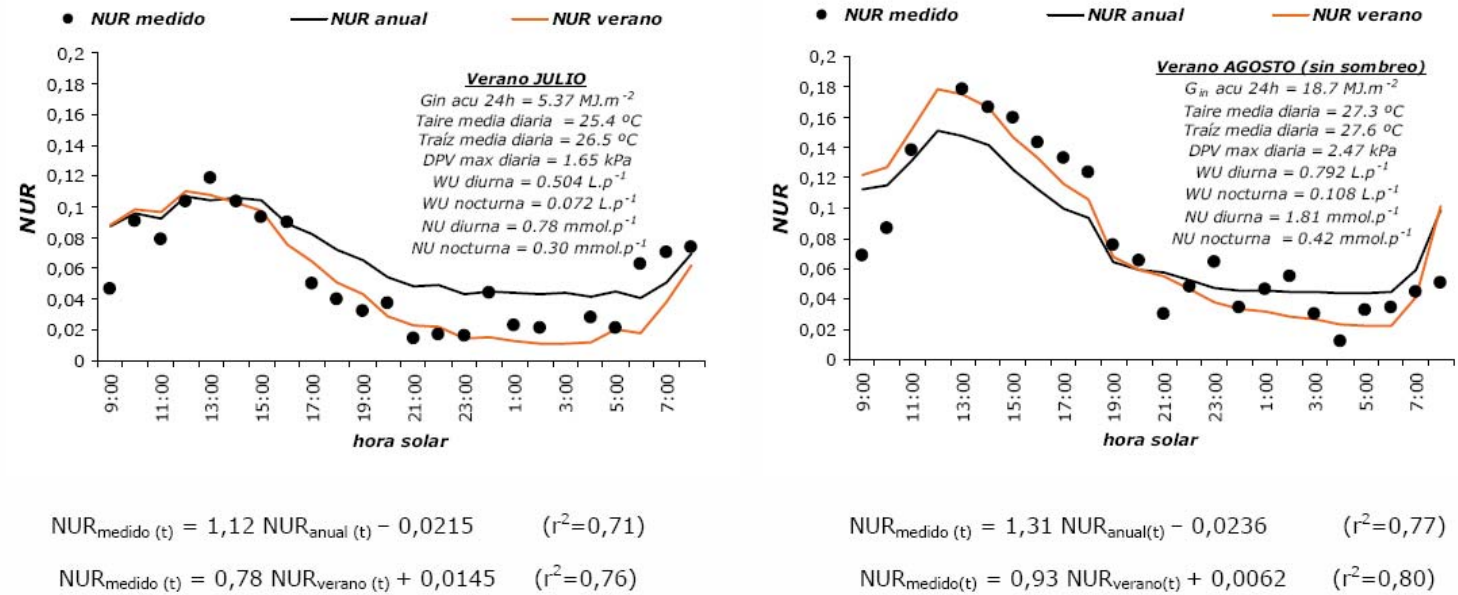


Figura 4.2 Evolución de las tasas diarias de absorción de nitrato (NUR) a lo largo de dos días independientes de verano. Validación de los modelos **NUR_{anual}** y **NUR_{verano}**.

NUR_{verano}, que este coeficiente refleja, supone una proporción del **NUR_{medido}** pequeña, tal y como se desprende de la Tabla 4.2 , con lo que se considera, en términos de interpretación del modelo, que este modelo prácticamente pasa por el origen.

4.3.4.2.2 Modelo de estimación para el periodo diurno en verano (*NUR_{verano-DIA}*).

El modelo para las tasas de absorción durante las horas del día muestra un patrón similar al de la tasa de absorción hídrica ($r^2 = 0,60$; $p_{\text{modelo}} < 0,0001$ en Tabla 4.9).

Dado que el nivel de significación del coeficiente independiente es bajo ($p = 0,1205$), se hace pasar el modelo por el origen, obteniendo la siguiente relación:

$$\mathbf{NUR_{Verano-DIA} = 2.19 WUR} \quad (p_{\text{modelo}} < 0,0001; r^2 = 0.80)$$

En el modelo la relación NUR:WUR es de 2,19. Este valor es del mismo orden que el valor de CAN día medido para verano (2,20) (Tabla 4.3) lo que corrobora la proximidad del modelo a los datos reales.

4.3.4.3 Modelos de estimación de la tasa de absorción de nitrato para otoño ($NUR_{otoño}$ y $NUR_{otoño-DIA}$).

4.3.4.3.1 Modelo de estimación para el ciclo de 24 horas en otoño ($NUR_{otoño}$).

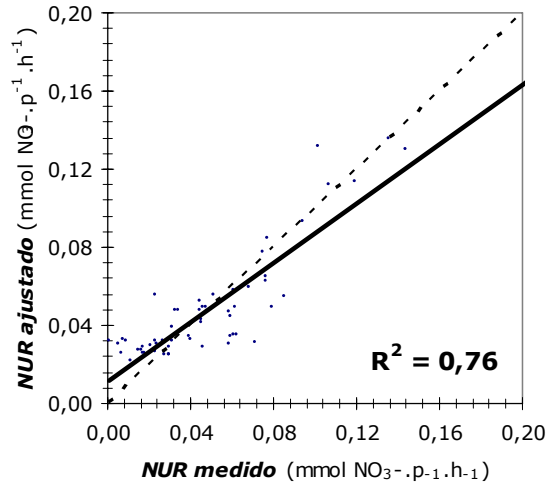


Figura 4.3 Relación entre las tasas horarias de absorción de nitrato, medidas en diferentes horas de días de otoño y las calculadas aplicando el modelo de otoño ($NUR_{otoño}$).

NUR_{medido} : tasas horarias de absorción de nitrato medidas en diferentes horas de días de otoño.

$NUR_{ajustado}$: tasas horarias de absorción de nitrato calculadas a partir del modelo de otoño ($NUR_{otoño}$) aplicando los valores de las variables regresoras WUR y Taire que corresponden al momento del muestreo. $NUR_{otoño} = -0,035 + 0,698WUR + 0,0037Taire$; WUR: tasa horaria de absorción hídrica en $L.p^{-1}.h^{-1}$; Taire: temperatura del aire en el momento del muestreo en $^{\circ}C$. (NUR_{medido} , $NUR_{ajustado}$ y $NUR_{otoño}$, en $mmolNO_3^{-}.p^{-1}.h^{-1}$).

La tasa de absorción hídrica (WUR en $L.p^{-1}.h^{-1}$), multiplicada por 0,698 $mmol.L^{-1}$ ($p < 0,0001$) junto con la temperatura del aire (Taire en $^{\circ}C$) multiplicada por 0,0037 $mmol.(^{\circ}C)^{-1}$ ($p < 0,0001$), son las variables seleccionadas por el análisis de regresión para la estimación de $NUR_{otoño}$ (Tabla 4.8). El coeficiente de determinación del modelo de estimación de NUR obtenido es 76% (Tabla 4.8 ; Figura 4.3). Aunque el coeficiente independiente

a es significativo ($p=0,0173$), es bajo, y permite asumir la intersección con el origen obteniéndose esta relación:

$$\mathbf{NUR}_{\text{otoño}} = \mathbf{1,045 WUR} + \mathbf{0,002 Traíz} \quad (p_{WUR} \text{ y } p_{Traíz} < 0,0001; r^2=0,89)$$

Y así, para el periodo diurno, siendo los valores medios de $Traíz = 26,5^{\circ}\text{C}$ y $WUR = 0,045 \text{ L.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$ (Tabla 4.1 y Tabla 4.2), obtenemos:

$$NUR = [1,045(\text{mmol.L}^{-1}) * 0,045(\text{L.p}^{-1}.\text{h}^{-1})] + [0,0020(\text{mmol.}^{\circ}\text{C}^{-1}) * 26,5(^{\circ}\text{C})] = 0,100 \text{ mmol.p}^{-1}.\text{h}^{-1}.$$

De los $0,100 \text{ mmol.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$ el 47% se han estimado a través de **WUR** y el 53% a través de **Traíz**.

Y para el ciclo nocturno, siendo $Traíz = 20,55^{\circ}\text{C}$ y $WUR = 0,008 \text{ L.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$ (Tabla 4.1 y Tabla 4.2), obtenemos:

$$NUR = [1,045(\text{mmol.L}^{-1}) * 0,008(\text{L.p}^{-1}.\text{h}^{-1})] + [0,0020(\text{mmol.}^{\circ}\text{C}^{-1}) * 20,55(^{\circ}\text{C})] = 0,0495 \text{ mmol.p}^{-1}.\text{h}^{-1}.$$

De los $0,0495 \text{ mmol.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$ sólo el 17% se ha estimado a través de **WUR** mientras que el 83% se estima a través de **Traíz**.

Para la validación del modelo de otoño (Figura 4.6) se ha regresado el **NUR_{medido}** (y) con el NUR estimado a través de **NUR_{otoño}** (x) en dos días diferentes de esta estación en cuanto a radiación recibida ($4,04$ y $13,02 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ respectivamente) y en cuanto a temperatura media (≈ 18 y 27°C , en noviembre y octubre respectivamente) (Figura 4.6). El modelo **NUR_{otoño}** sólo se valida en octubre ($r^2 = 0,95$).

Validación de los modelos **NUR_{anual}** y **NUR_{otoño}**, señalados en las TABLAS 1.6. y 1.7., respectivamente. (Se indican los caracteres climáticos de cada uno de los días: integral diaria de radiación global incidente sobre la planta (Gin24 en MJ.m⁻²); medias diarias de las temperaturas del aire (Taire en °C) y de las raíces (Traíz en °C) y, máximas diarias del déficit de presión de vapor (DPV max en kPa); y absorción absoluta de agua (WU en L.p⁻¹.h⁻¹) y de nitrato (NU en mmol NO₃⁻.p⁻¹.h⁻¹) durante los periodos diurno y nocturno de cada uno de los ciclos considerados) (**NUR**, **NUR_{anual}** y **NUR_{verano}** en mmol NO₃⁻.p⁻¹.h⁻¹).

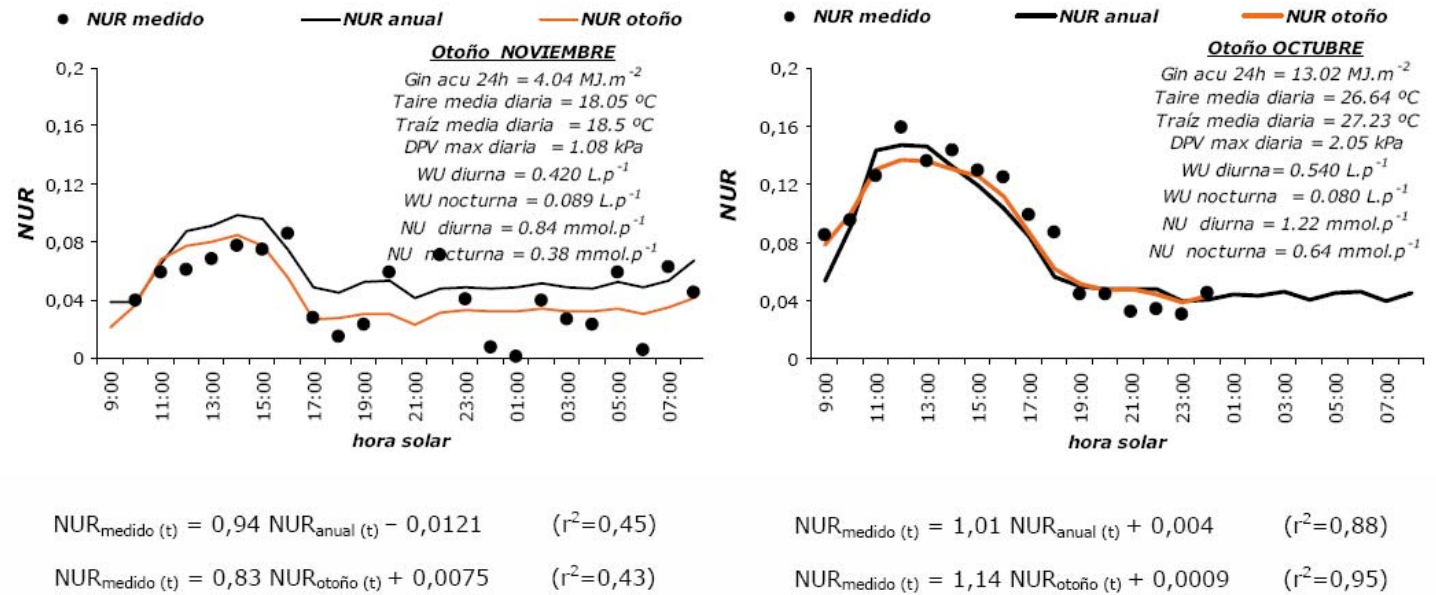


Figura 4.4 Evolución de las tasas diarias de absorción de nitrato (NUR) a lo largo de dos días independientes de otoño. Validación de los modelos **NUR_{anual}** y **NUR_{otoño}**.

4.3.4.3.2 Modelo de estimación de la absorción de nitrato para el periodo diurno en otoño ($NUR_{\text{otoño-DIA}}$).

El análisis de regresión para $NUR_{\text{otoño-DIA}}$ selecciona la variable temperatura radicular (Tabla 4.9, , $p_{\text{modelo}} < 0,0001$; $r^2 = 0,71$). El bajo nivel de significación del coeficiente independiente permite obtener la siguiente relación con intersección en el origen:

$$NUR_{\text{otoño-DIA}} = 0.0035 \text{ Traíz} \quad (p_{\text{Traíz}} < 0,0001; r^2 = 0,95)$$

4.3.4.4 Modelos de estimación de la tasa de absorción de nitrato para invierno (NUR_{invierno} y $NUR_{\text{invierno-DIA}}$).

4.3.4.4.1 Modelo de estimación para el ciclo de 24 horas en invierno (NUR_{invierno}).

La variable seleccionada por el análisis de regresión es la integral de la radiación incidente sobre la planta acumulada en las cuatro horas previas a la medición de la absorción (**Gin4**). Sin embargo $0,048 \text{ mmol.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$ no quedan explicados por ninguna variable regresora considerada ($p < 0,0001$). Este valor es similar al de NUR media nocturna y supone casi el 50% de la NUR media diurna (Tabla 4.3). Con todo, la representatividad del modelo es muy baja ($r^2 = 0,40$, Figura 4.5) y representa sólo a cerca del 25% de los NUR medidos.

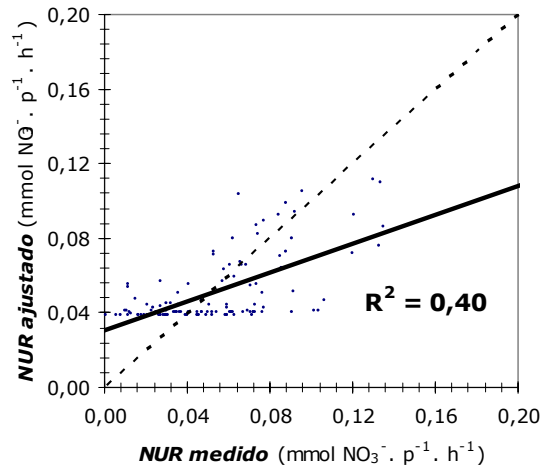


Figura 4.5 Relación entre las tasas horarias de absorción de nitrato, medidas en diferentes horas de días de invierno y las calculadas aplicando el modelo de invierno ($NUR_{invierno}$).

NUR_{medido} : tasas horarias de absorción de nitrato medidas en diferentes horas de días de invierno.

$NUR_{ajustado}$: tasas horarias de absorción de nitrato calculadas a partir del modelo de invierno ($NUR_{invierno}$) aplicando los valores de la variable regresora, $Gin4$, integral de la radiación global incidente sobre la planta en las cuatro horas anteriores al muestreo en $w.m^{-2}$. ($NUR_{invierno} = 0,048 + 10^{-5} * 3,7Gin4$). (NUR_{medido} , $NUR_{ajustado}$ y $NUR_{invierno}$, en $mmolNO_3^-.p^{-1}.h^{-1}$).

Validación de los modelos **NUR_{anual}** y **NUR_{invierno}**, señalados en las TABLAS 1.6. y 1.7., respectivamente. (Se indican los caracteres climáticos de cada uno de los días: integral diaria de radiación global incidente sobre la planta (Gin₂₄ en MJ.m⁻²); medias diarias de las temperaturas del aire (Taire en °C) y de las raíces (Traiz en °C) y, máximas diarias del déficit de presión de vapor (DPV max en kPa); y absorción absoluta de agua (WU en L.p⁻¹.h⁻¹) y de nitrato (NU en mmol NO₃⁻.p⁻¹.h⁻¹) durante los periodos diurno y nocturno de cada uno de los ciclos considerados) (**NUR**, **NUR_{anual}** y **NUR_{verano}** en mmol NO₃⁻.p⁻¹.h⁻¹).

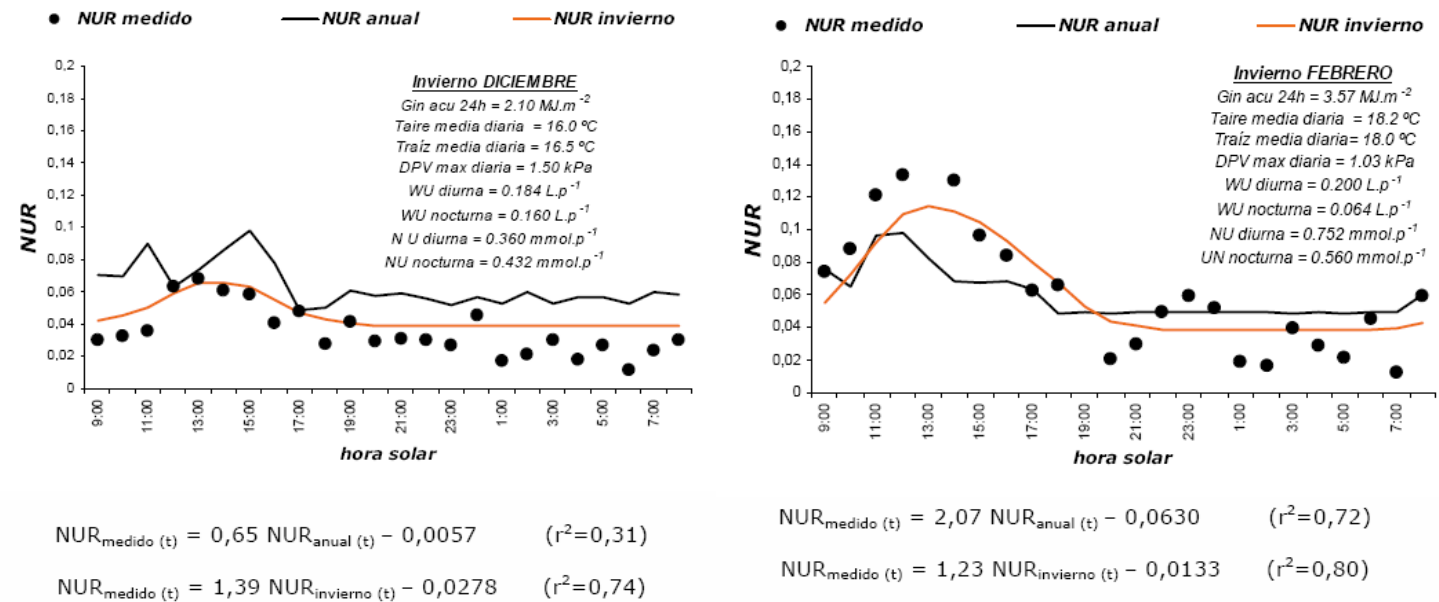


Figura 4.6 Evolución de las tasas diarias de absorción de nitrato (NUR) a lo largo de dos días independientes de invierno. Validación de los modelos NUR_{anual} y NUR_{invierno}.

La aplicación del modelo a dos días independientes de invierno (Figura 4.7) muestra un ajuste considerable ($r^2=0,80$) sólo para el día en que la radiación incidente fue de $3,57 \text{ MJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, Pese a todo, para ese día, subestima en un 23% el **NUR_{medido}** (Figura 4.7 Febrero).

4.3.4.4.2 Modelo de estimación para el periodo diurno en invierno ($NUR_{\text{invierno-DIA}}$)

Si se considera sólo la NUR diurna, se mantiene la representatividad del modelo obtenido (Tabla 4.9, $r^2=0,40$), también con $Gin4$ como variable seleccionada por el análisis de regresión, aunque aumenta el coeficiente que multiplica a $Gin4$ de $3,7\cdot 10^{-5}$ a $4,09\cdot 10^{-5}$. Sin embargo, el coeficiente independiente es significativo ($0,041 \text{ mmol}\cdot\text{p}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$) y supone casi el 50% de la NUR horaria media diurna de invierno.

4.3.4.5 Modelos de estimación de la tasa de absorción de nitrato en primavera ($NUR_{primavera}$ y $NUR_{primavera-DIA}$).

4.3.4.5.1 Modelo de estimación para el ciclo de 24 horas ($NUR_{primavera}$).

El déficit de presión de vapor del aire (en kPa) es la variable seleccionada por el análisis de regresión (**Tabla 4.8**), sin embargo $0,0440 \text{ mmol.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$ no se ven explicados por las variables de entrada consideradas. Ello supone el 70% del NUR nocturno y el 43,75% del diurno, además, la representatividad del modelo es baja ($r^2=0,60$, en **Tabla 4.8** y **Figura 4.7**).

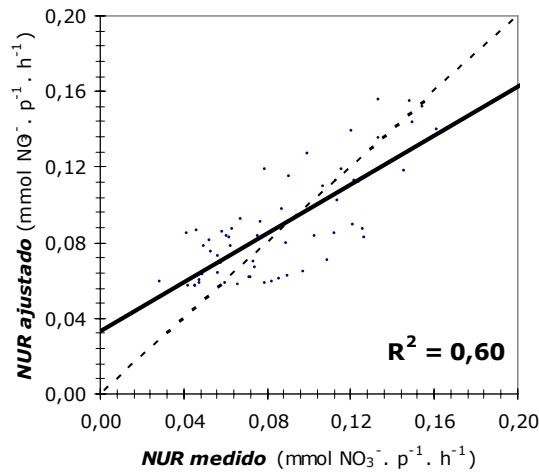


Figura 4.7 Relación entre las tasas horarias de absorción de nitrato, medidas en diferentes horas de días de primavera y las calculadas aplicando el modelo de primavera ($NUR_{primavera}$).

NUR_{medido} : tasas horarias de absorción de nitrato medidas en diferentes horas de días de primavera;

$NUR_{ajustado}$: tasas horarias de absorción de nitrato calculadas a partir del modelo de primavera los valores de la variable regresora, DPV en kPa, en el momento del muestreo. ($NUR_{primavera} = 0,044 + 0,062 * DPV$). (NUR_{medido} , $NUR_{ajustado}$ y $NUR_{primavera}$, en $\text{mmolNO}_3^-. \text{p}^{-1}.\text{h}^{-1}$).

Para la validación del modelo de primavera (Figura 4.8) se ha regresado el NUR_{medido} (y) con el NUR estimado a través de $NUR_{primavera}$ (x)

en dos días de esta estación, en abril y en junio. Aunque los niveles de ajuste son aceptables ($r^2 = 0,84$ y $0,74$, en abril y en junio, respectivamente), en abril, con menor radiación recibida ($6,39 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$) y menor DPV ($1,40 \text{ kPa}$) que en junio, la estimación mejora.

Validación de los modelos NUR_{anual} y $NUR_{primavera}$, señalados en la Tabla 1.4. (Se indican los caracteres climáticos de cada uno de los días: integral diaria de radiación global incidente sobre la planta (G_{in24} en $MJ.m^{-1}$); medias diarias de las temperaturas del aire (T_{aire} en $^{\circ}C$) y de las raíces (T_{raiz} en $^{\circ}C$) y, máximas diarias del déficit de presión de vapor (DPV_{max} en kPa); y absorción absoluta de agua (WU en $L.p^{-1}.h^{-1}$) y de nitrato (NU en $mmol NO_3^- .p^{-1}.h^{-1}$) durante los periodos diurno y nocturno de cada uno de los ciclos considerados) (NUR , NUR_{anual} y NUR_{verano} en $mmol NO_3^- .p^{-1}.h^{-1}$).

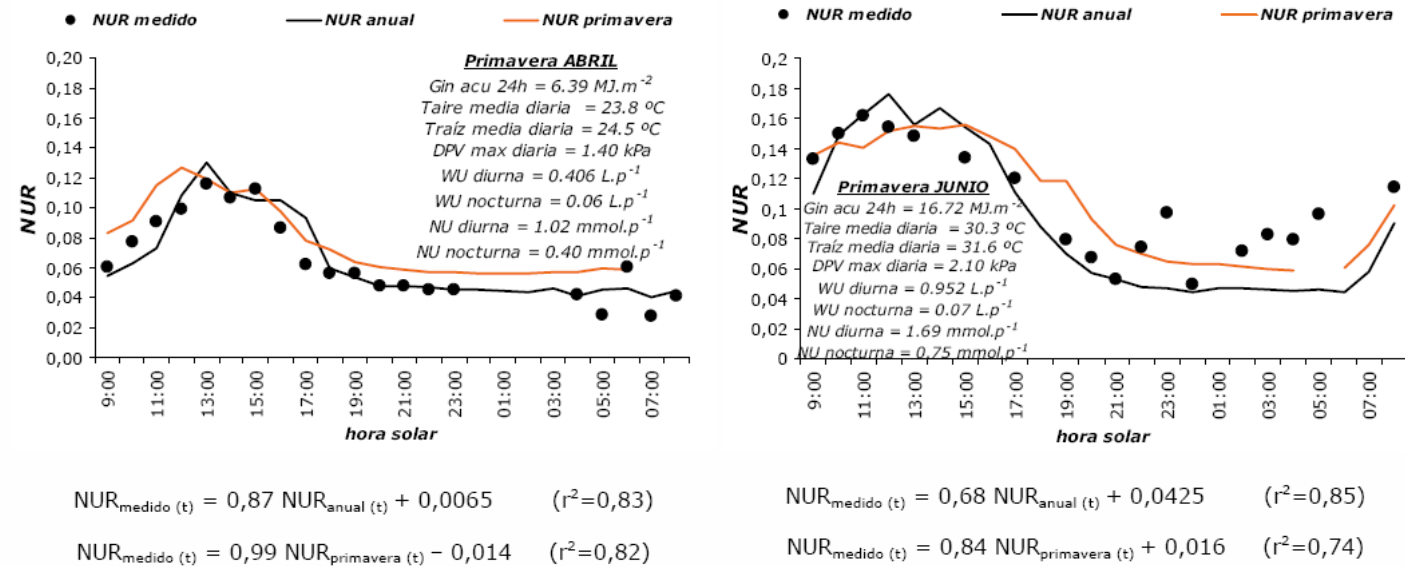


Figura 4.8 Evolución de las tasas diarias de absorción de nitrato (NUR) a lo largo de dos días independientes de primavera. Validación de los modelos NUR_{anual} y $NUR_{primavera}$.

4.3.4.5.2 Modelo de estimación de la absorción de nitrato para el periodo diurno de primavera ($NUR_{primavera-DIA}$).

Al considerar el NUR del periodo diurno, es la WUR la que permaneció como variable regresora y, aunque la representatividad del modelo mejora (**Tabla 4.9** , $r^2=0,78$) respecto al ciclo de 24 horas, el alto nivel de significación del coeficiente independiente ($p<0,0001$) indica que $0,052 \text{ mmol.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$ no pueden expresarse en función de las variables regresoras consideradas y ello supone más del 50% de la tasa de absorción de nitrato diurna media en primavera y un 75% de la nocturna (**Tabla 4.2**).

4.4. DISCUSIÓN

4.4.1 Caracteres fisiológicos de la absorción hídrica y de nitrato en rosal.

Desde la perspectiva de optimización de los sistemas de fertirrigación de los cultivos sin suelo (agua más nutrientes disueltos en ella), nos interesa conocer las relaciones entre las tasas netas de absorción mineral y las de absorción hídrica en frecuencias lo más cortas posible.

En principio, los patrones de variación de las tasas horarias de absorción hídrica (WUR) y de nitrato (NUR) durante el periodo diurno, por ser similares a lo largo del año, permiten plantearse la estimación de NUR en función de WUR (Tabla 4.2). Sin embargo durante la noche los patrones de variación son muy diferentes. Al comparar día frente a noche (Tabla 4.3), de noche se absorbe más nitrato que agua proporcionalmente, por lo que resulta difícil asociar una relación empírica de estimación de NUR en función de WUR que se ajuste a condiciones que afecten directa o indirectamente al proceso de absorción.

Al comparar estaciones, las mayores WUR y NUR (Tabla 4.2) corresponden a verano y primavera, seguidas del otoño y finalmente del invierno. A excepción del verano, el resto del año, las variaciones de WUR y NUR muestran un patrón de variación similar al mostrado por el LAI de los tallos florales (Tabla 4.4. LAI_{flor}) y, asimismo ocurre con la tasa de absorción por unidad de área foliar del total de las hojas de la planta (Tabla 4.6).

4.4.1.1 Absorción hídrica.

Medrano et al (2005) vieron en pepino que a mayores niveles de radiación durante el día ($\cong 15 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$) menor es la proporción de la transpiración total del ciclo de 24 horas correspondiente al periodo nocturno, mientras que con menores niveles de radiación ($\cong 7 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$) la transpiración nocturna llega a suponer un 20% de la diurna. Según De Graaf (1985), este efecto nocturno puede ser superior en invernaderos con calefacción. En nuestro caso en invierno la proporción de absorción hídrica durante la noche supone el 33% del total absorbido en el ciclo de 24 horas (Tabla 4.3), mientras que en la primavera, con mayores niveles de radiación,

la absorción nocturna es un 11% del total del día. En verano sin embargo, la proporción de absorción nocturna es menor a pesar de que los niveles de radiación incidente sobre la planta (Gin) son los menores del año por lo que se deduce que debe haber otros factores relacionados con la radiación exterior que limiten o regulen la absorción, como pueden ser la temperatura y el déficit de presión de vapor.

Por su similitud en cuanto a los bajos niveles de radiación incidente sobre la planta, al comparar *verano con invierno*, tanto las mayores tasas de absorción hídrica (Tabla 4.2), como los mayores flujos de transpiración diurna (Tabla 4.6) en verano deben asociarse a niveles de DPV durante las horas del día cuyos valores medios en verano duplican a los de invierno (Tabla 4.1). En la Tabla 4.6 se indican las tasas horarias máximas de absorción hídrica por unidad de superficie foliar, y las de verano ($28,60 \mu\text{L h}^{-1} \text{cm}^{-2}$) multiplican por 1,68 a las de invierno ($16,93 \mu\text{L h}^{-1} \text{cm}^{-2}$), y a su vez el DPV máximo en verano multiplica por 1,62 al DPV de invierno. Sin embargo, al comparar las tasas medias horarias la diferencia es de menor orden, siendo en verano sólo un 30% superior a la de invierno ($13,28 \mu\text{L h}^{-1} \text{cm}^{-2}$ y $10,20 \mu\text{L h}^{-1} \text{cm}^{-2}$ en verano e invierno, respectivamente). Fuchs et al., (2006) muestran en cultivo sin suelo de rosa, correlación positiva entre flujo de transpiración por unidad de área foliar y los niveles de radiación global en el exterior del invernadero (Gext). Y, para Gext de entre 200 y 300 W m^{-2} – equivalentes a las de invierno en nuestro estudio –, indican flujos de transpiración por unidad de superficie foliar de entre 10 y 15 $\mu\text{L h}^{-1} \text{cm}^{-2}$. La tasa media de verano es de $13,28 \mu\text{L h}^{-1} \text{cm}^{-2}$, siguiendo a estos autores, debería corresponderse con niveles de radiación exterior similares a los de invierno, lo cual es irreal. Si atendemos a la absorción hídrica por planta y día ($0,792 \text{L.p}^{-1}.\text{d}^{-1}$ en Tabla 4.3), y multiplicamos por el índice de área foliar ($\text{LAI}= 2,635 \text{m}^2 \text{m}^{-2}$ en Tabla 4.4), se obtiene una tasa de transpiración diaria en verano de $2,06 \text{L.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ ligeramente inferior, pero del mismo orden a la mostrada por estos autores en invernadero dotado de cooling system ($\sim 2,3 \text{L.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$). Es decir, a escala horaria el flujo es de menor entidad, pero la mayor duración del fotoperiodo permite compensar estas diferencias durante las horas centrales del día, cuando los niveles térmicos y de DPV son más elevados. La temperatura del aire en invierno es casi 8°C inferior a la de verano, y en verano los niveles térmicos pueden llegar a ser limitantes ($28,8^\circ\text{C}$ como media diaria y máximas de hasta $32,3^\circ\text{C}$ (Tabla 4.1).

En *otoño*, el DPV y la temperatura media diaria del aire son similares a las condiciones de verano durante el periodo diurno, pero los niveles de radiación incidente son casi un 50% superiores. A pesar de ello las tasas medias horarias de absorción hídrica por unidad de superficie foliar durante el periodo diurno son un 12% inferiores a las del verano (Tabla 4.6), los flujos medios radiculares de absorción un 8% inferiores (Tabla 4.5) y la absorción hídrica por planta y día un 9% (Tabla 4.3).

Primavera es la estación que más diferencias ambientales muestra de todo el año. Los niveles de radiación incidente son los más elevados, superando en un 40% a los de verano e invierno. Las temperaturas medias diarias del aire ocupan un lugar intermedio entre verano-otoño e invierno, al igual que el DPV. La planta dispone del mayor índice de área foliar (Tabla 4.4) correspondiendo el 40,4% de las hojas a los tallos florales ($\sim 2,114 \text{ m}^2.\text{m}^{-2}$) – biomasa cosechable, con mayor exposición a la radiación incidente y sumidero principal de la parte aérea -. Comparte con el verano las máximas tasas horarias de absorción por unidad de superficie foliar durante los periodos diurnos ($\sim 13 \mu\text{L h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$), cuyo $\text{LAI}_{\text{total}}$ es inferior, sin embargo la mayor carga evapotranspiratoria recae sobre las hojas de los tallos florales (57,8% : $1,670 \text{ m}^2.\text{m}^{-2}$). Cuanto mayor es el LAI mayor es el efecto del DPV sobre el flujo de transpiración al del cultivo (Medrano et al., 2005), y más se reduce la eficiencia de uso del agua – WUE – (Sanchez-Guerrero 1998).

Los mayores valores medios de DPV durante las horas del día se dan en *otoño* (1,78 kPa) y en *verano* (1,75 kPa), pero los máximos diarios son superiores en *verano* (2,47 kPa frente a 1,98 kPa en *otoño*, TABLA 4.1). También son superiores en *otoño* y *verano* los DPV durante los periodos nocturnos, en mayor medida en *verano*. Liu et al., (2006) observan en rosas cómo se reduce el potencial hídrico foliar paralelamente al DPV, y asocia el aumento del flujo de transpiración a este efecto. No obstante, según señalan Liu et al. (2007), el rosal tiene una clara capacidad de adaptación para mantener su intercambio transpiratorio ante diferentes condiciones de DPV, compensando los incrementos de DPV con reducciones de la superficie foliar y aumentos del flujo de savia por unidad de área foliar.

La interdependencia de los metabolismos radicular y aéreo sugiere que los cambios de los ratios entre parte radicular y parte aérea, tienen como objetivo mantener un equilibrio entre las funciones de absorción y transporte

de las raíces y el suministro a las mismas desde la parte aérea de carbohidratos y compuestos orgánicos. La menor proporción de raíces corresponde al *invierno* y a la *primavera*, mientras que en *otoño* se destina 2,5 veces más biomasa a las raíces y, en *verano*, casi 5 veces más que en invierno y primavera (Tabla 4.4; relación biomasa radicular/biomasa aérea (R/A): 0,47; 0,25; 0,10; 0,07 en verano, otoño, invierno y primavera, respectivamente). Esto puede ser consecuencia de que, en verano y en otoño la capacidad funcional de la raíz haya sido insuficiente para atender la alta demanda hídrica de la parte aérea, mientras que en invierno y primavera la situación sería la inversa, las raíces existentes son capaces de satisfacer sin limitación los niveles de demanda hídrica y/o mineral (Tabla 4.5). Los mayores niveles térmicos en el entorno radicular se dan en verano, pero también en otoño, aunque en esta estación durante los periodos nocturnos, la temperatura baja considerablemente (Tabla 4.1). La absorción se realiza a través de las raíces y el factor ambiental principal que le afecta en cultivo sin suelo es la temperatura. Según Pregitzer (2000) la tasa de crecimiento radicular es estimulada por la temperatura. Esto es lo que se sugiere que ocurre en estas estaciones frente al invierno y la primavera. Un aumento de la proporción de raíces, revierte en menores flujos radiculares de absorción (WF en $\mu L \cdot g_{FWraíz}^{-1} \cdot h^{-1}$ en Tabla 4.5). Los menores durante el periodo diurno se dan en otoño y en menor grado en verano, con respecto a los de invierno y, en mayor grado, a los de primavera.

4.4.1.2 Absorción de nitrato.

Tanto si nos referimos a la absorción hídrica como a la de nitrato, las tasas horarias son superiores durante el periodo diurno a lo largo de todo el año, pero mientras las hídricas nocturnas son estables, se observan diferencias estacionales para las de nitrato durante la noche (Tabla 4.2). Ello supone que durante las horas del día, la concentración de absorción de nitrato es del orden de $2,14 \pm 0,22$ mM a lo largo de todo el año (Tabla 4.3) mientras que las CAN correspondientes a las horas nocturnas, aunque variables entre estaciones, siempre son superiores a las diurnas, con las menores correspondientes al verano y el otoño (4,14 y 4,5 mM, respectivamente), seguidas por las de invierno (5,25 mM) y finalmente, por las mas altas, en primavera de 8,75 mM.

Entre los factores externos que influyen directa o indirectamente en los procesos de absorción destacan, además de la temperatura del entorno de las raíces, la composición de la solución nutritiva (Clarkson, 1985; Le Bot et al., 1998). Pero la concentración de la solución radicular no es limitante en este estudio, por lo que el control y la regulación de la absorción debe ser determinada por otros factores, como la temperatura y la luz y/o sus efectos sobre las tasas de asimilación en la parte aérea, y también el contenido de N en la planta. Se considera que la densidad de transportadores en la membrana de las células epidérmicas y corticales de las raíces va a depender de los factores arriba citados. Se sabe que los transportadores de alta afinidad son muy sensibles a inhibidores metabólicos (Siddiqi y Glass, 1990).

Adam et al., (2003) observan correlaciones positivas entre el aumento de la capacidad de absorción de nitrato de las raíces y el incremento de la temperatura de las mismas en un rango entre 14°C a 34°C en *Acer rubrum*. Más específicamente, en cultivo de rosas con arqueado de tallos, se ve correlación positiva entre aumento de NUR e incremento de temperatura radicular en el amplio rango de temperaturas a lo largo de todo el año (Roca et al., 2003). Para temperaturas inferiores a 14°C, Clarkson y Warner (1979) demuestran la disminución de la capacidad de absorción de nitrato como consecuencia del cambio de fluidez de los ácidos grasos del plasmalema. En nuestro estudio, la consigna de calefacción (14°C) impide temperaturas inferiores a este nivel (Tabla 4.1), además los flujos radiculares medios de absorción de nitrato durante la noche en invierno son considerables (NF: $0,347 \mu\text{mol NO}_3^- \text{g}_{\text{FWraíz}}^{-1} \text{h}^{-1}$ en Tabla 4.5) por lo que, al menos los flujos medios, no revelan un efecto sobre las raíces debido a bajas temperaturas para mínimas por encima de 14°C (Traíz en °C: $16,60 \pm 2,6$ durante las noches de invierno, en Tabla 4.1).

En verano, y en menor grado en otoño, al igual que se ha visto para la absorción hídrica, durante los periodos diurnos, los flujos radiculares medios de absorción de nitrato (NF en Tabla 4.5) son claramente inferiores a los de invierno y primavera. Las diferencias estacionales siguen un patrón muy similar al de las mostradas en la absorción hídrica en los periodos diurnos (WF y NF de los periodos diurnos en Tabla 4.5) – cuando se absorben las mayores proporciones de agua –, en verano y en otoño son de entre 2 a 3 veces inferiores a los correspondientes de invierno y de primavera). Sin embargo, durante los periodos nocturnos, los flujos radiculares de absorción de nitrato

(NF) en invierno, y en mayor grado los de primavera, son iguales o superiores a los flujos radiculares de absorción de nitrato diurnos de verano y otoño. Un mayor flujo radicular de absorción por unidad de raíz, se asocia a la mayor densidad de transportadores en la membrana de las células epidérmicas de las raíces (Smith, 2002), que pueden ser inducidos por metabolitos, por lo que los flujos de absorción de nitrato durante las noches de invierno y primavera, deben responder a una elevada densidad de transportadores que les permiten, tanto alcanzar elevados flujos radiculares de absorción de nitrato durante los periodos diurnos, como considerables niveles por la noche, del orden de los alcanzados durante el día en verano y otoño. A lo largo de todo el año se muestra la flexibilidad de las raíces para responder a picos de elevada demanda hídrica y de nitrato, aumentando el flujo radicular de absorción entre dos y tres veces el de la media horaria obtenida en cada estación (WFmax y NFmax en Tabla 4.5). Estos picos de absorción ocurren a partir de las 12:00 (hora solar) y pueden asociarse tanto a un efecto de la radiación acumulada en las horas previas al proceso de absorción como a un elevado flujo de transpiración. El patrón de variación estacional de los flujos máximos de absorción de nitrato es semejante al de los flujos medios.

A nivel foliar, la estrecha conexión entre la asimilación de nitrato y el metabolismo primario del carbono y viceversa, puede regular la demanda de nitrógeno, de modo que un déficit de nitrato, o de nitrógeno, en la hoja puede conllevar un amortiguamiento del proceso fotosintético (Imsande y Touraine, 1994, Tischner, 2000). En la Tabla 4.4 se aportan las concentraciones medias de nitrógeno en las hojas de los tallos florales en cada estación. Los menores niveles corresponden a la primavera y al verano, cuando las proporciones del LAI correspondientes a los tallos florales – que constituyen la cosecha - son superiores. A mayor tasa de crecimiento menores concentraciones de nitrógeno – efecto de dilución –, lo que debe revertir en mayor demanda de nitrógeno. En verano, la tasa de crecimiento (representada por el %LAIflor) debe ser superior a la de primavera, sin embargo la concentración de nitrógeno en las hojas de los tallos de flor es superior a la de primavera, aquí el efecto de dilución no es tan patente. Se ha comentado anteriormente la posibilidad de que la WUE en verano sea inferior a la de primavera debido a la mayor proporción de hojas de la planta, pertenecientes a los tallos florales, más jóvenes y más expuestas al estrés ambiental. Menor WUE por mayor DPV, mayor superficie evaporativa en las hojas más activas en los tallos florales y, menores niveles de radiación incidente, deben conducir a una

disminución del metabolismo carbonado en verano y provocar acumulación de nitrógeno en las hojas .

Durante los periodos diurnos de primavera y verano, tanto las WUR como las NUR son del mismo orden. Se ha visto también que, por lo que respecta al flujo de agua, las tasas expresadas por unidad de superficie foliar son del mismo orden en ambas estaciones. Las cantidades de nitrato absorbido en ambas estaciones son comparables, por lo que cabe esperar una disponibilidad de nitrógeno similar en ambas. Si la tasa de crecimiento es mayor en verano, la concentración de nitrógeno debería ser menor a la primavera; el hecho de que sea mayor puede estar implicando, o bien un desajuste entre los metabolismos carbonado y nitrogenado, o bien una reducción de la retranslocación de asimilados nitrogenados hacia la parte radicular. Brewitz et al., (1996) muestran, al comparar plantas de tomate sometidas a baja humedad del aire con un control a humedad elevada, que mientras el nitrato absorbido es traslocado hacia la parte aérea en ambos tratamientos, el 71% del N en la hoja del tratamiento control es retranslocado hacia las raíces, pero no ven este efecto en el tratamiento con baja humedad del aire.

Según Kim y Lieth (2003), la tasa fotosintética en rosa no cambia en un rango de temperatura ambiente entre 20°C y 30°C. En este trabajo la temperatura media en verano es de 28,8°C, aunque se registran máximas hasta de 32,3 °C (Tabla 4.1).

A excepción del invierno – con 21,6 °C de temperatura media diaria - el resto del año las plantas se encuentran dentro del rango de temperatura ambiente para el que la tasa fotosintética no parece verse alterada (Kim y Lieth, 2003).

El incremento de la absorción del nitrato en función del incremento de la radiación, pasa por incrementar la velocidad de la fotosíntesis que induce una mayor demanda de nitrógeno y, al mismo tiempo, provee a la planta de energía y esqueletos carbonados necesarios para el desarrollo (Cedergreen y Madsen 2003). Jiao y Grodzinski (1998), en rosas, sólo ven una reducción de la tasa fotosintética del 90% a 35°C con respecto a la medida a 25°C, cuando de 15°C a 25°C se mantiene estable, mientras que, aumentos de radiación PAR de 500 a 1000 $\mu\text{moles}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, sólo representan incrementos de la tasa

fotosintética de un 10%, frente a un flujo de traslocación de asimilados del 50%, además de encontrar una fuerte correlación positiva entre tasa de traslocación y tasa de asimilación neta. Esto tiene mucho interés para nuestro estudio de las variaciones de tasas de absorción de nitrato a lo largo del año, siendo el nivel de radiación incidente uno de los principales factores que afectan al crecimiento y a la variación estacional.

Los niveles medios de radiación incidente en primavera y en otoño, son superiores a los de verano en un 70% y un 46%, respectivamente, por lo que, siguiendo a Jiao y Grodzinski (1998), estas condiciones pueden implicar aumentos de tasas de asimilación neta y de tasas de traslocación de asimilados nitrogenados en proporción similar con respecto a las de verano. En consecuencia, la concentración de nitrato en la hoja debe disminuir a causa de su asimilación y, esto desencadenar señales de absorción de nitrato a las raíces (Cedergeen y Madsen, 2003).

Mientras los niveles de temperatura durante el día son similares en verano, primavera y otoño, durante la noche, descienden considerablemente en primavera y otoño (Tabla 4.1). Sin embargo, las NUR de los periodos nocturnos de primavera, superan a los de verano y otoño.

Comparativamente, las tasas de crecimiento en verano y primavera - en términos de proporción de LAI de los tallos florales -, son similares (Tabla 4.4). Las temperaturas medias de los periodos nocturnos en verano, son en torno a 5°C superiores a las de primavera (Tabla 4.1). Y esta exposición a temperaturas elevadas puede revertir en mayores tasas de respiración, tanto en la hoja como en las raíces. En las hojas, la mayor tasa de respiración (y pérdida de carbono) junto con la menor tasa de asimilación del nitrato (y aumento de la concentración de nitrato), debe conducir a una disminución de la relación C/N (Atkin, 2000). De hecho, las concentraciones de nitrógeno en las hojas de los tallos florales en verano son superiores a las de primavera. En las raíces, un aumento de la tasa de respiración libera ATP y carbohidratos de reserva, pudiendo favorecer tanto la activación de la absorción de nitrato como el crecimiento de las raíces. En verano, la proporción de la biomasa total de la planta destinada a las raíces, es la más elevada del año (0,47 en Tabla 4.4) y, aunque los flujos radiculares de absorción de nitrato son bajos, el mayor volumen radicular resulta en la mayor tasa de absorción por unidad de biomasa total de la planta.

4.4.2 Modelos de estimación de la tasa horaria de absorción de nitrato en función de la tasa de absorción hídrica, la radiación, la temperatura y el déficit de presión de vapor.

Con el objetivo de aumentar la eficiencia de manejo del sistema de fertirrigación, se han determinado modelos de estimación de la absorción de nitrato a escala horaria y por planta.

Tanto si nos referimos a la absorción hídrica como a la de nitrato, las tasas horarias son superiores durante el periodo diurno a lo largo de todo el año, pero mientras que las hídricas nocturnas son estables, se observan diferencias estacionales para las de nitrato durante la noche (Tabla 4.2).

Esta falta de correlación entre la absorción hídrica y de nitrato durante las horas nocturnas, se pone en parte de manifiesto por el alto nivel de significación del coeficiente independiente en el modelo de absorción anual (Tabla 4.7) y, por el valor del mismo ($0,0384 \text{ mmol.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$), que viene a representar casi la totalidad del nitrato absorbido durante las horas nocturnas de verano, otoño e invierno, y el 55% del absorbido en una hora nocturna en primavera. Aún con esto, la baja representatividad del modelo ($r^2 = 0,53$) se debe a la diversidad de condiciones ambientales que se dan, tanto a nivel estacional como dentro de cada estación, en las condiciones normales de cultivo.

Al obtener los modelos específicos de cada estación, se mejora su nivel de representatividad, sobre todo en *verano* y en *otoño* (Tabla 4.8 , $r^2 = 0,70$ y $0,76$ en verano y otoño, respectivamente), en las que permanece WUR como variable estimativa de NUR pero, en ambos casos, se incorpora una variable térmica, que al interseccionar con el origen resulta ser la temperatura del entorno radicular, del mismo orden en verano y en otoño en las horas del día ($\sim 28^\circ\text{C}$ en Tabla 4.1; Tabla 4.9 y apartados 4.3.4.2.1; 4.3.4.2.2; 4.3.4.3.1. y 4.3.4.3.2.).

Es importante destacar la posibilidad que ofrece el desarrollo de modelos con intersección en el origen. Nos está mostrando que, al menos el 70% y el 71% de los NUR estudiados en verano y otoño, respectivamente, pueden ser estimados, además de por la tasas de absorción hídrica por factores externos circundantes a la planta. La Tabla 4.3 . muestra que, en

estas dos estaciones, la proporción de absorción de nitrato del total del ciclo de 24 horas que se realiza durante las horas de día, es entre 3 y 5 veces superior a las mostradas en invierno y primavera, lo cual implica una mayor similitud con sus correspondientes dinámicas de absorción hídrica, y que WUR sea variable estimativa de NUR en verano y en otoño. Sin embargo, tal y como se ha deducido en el apartado 4.3.4.3.1, la temperatura radicular tiene mayor peso en la estimación de NUR en otoño que en verano, y en los modelos de estimación de NUR para las horas del día de cada una de estas estaciones, la variable estimativa de NUR seleccionada en otoño es Traíz frente a WUR en verano.

El modelo de estimación de NUR en *primavera*, por una parte, es menos representativo (Tabla 4.8 : $r^2 = 0,60$) y, por otra, el alto nivel de significación del coeficiente independiente aconseja no buscar la relación con intersección en el origen, siendo la cuantía del mismo ($0,0440 \text{ mmol.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$) una importante proporción que podría asociarse a factores intrínsecos de la planta. Pero una considerable proporción de NUR se asocia al DPV. Pero en el modelo obtenido para las horas diurnas de primavera (Tabla 4.9: ($r^2=0,78$), el DPV es sustituido por WUR, manteniéndose el nivel de NUR independiente de las variables regresoras de entrada en el análisis en un orden similar al del modelo de primavera de 24 horas.

Del mismo modo que en primavera, el modelo obtenido en *invierno* informa de una importante cuantía de NUR independiente de las variables regresoras ($0,048 \text{ mmol.p}^{-1}.\text{h}^{-1}$ en Tabla 4.8), que en esta estación equivalen a los niveles de NUR nocturnos y más del 50% de los NUR diurnos, por lo que, sólo una pequeña proporción es estimable a partir de la integral de radiación recibida en las cuatro horas previas a la absorción de nitrato. Con todo, el nivel de representatividad del modelo de NUR es muy bajo ($r^2=0,40$), al igual que ocurre en el modelo de estimación de las horas diurnas (Tabla 4.9).

4.4.3 Validación de los modelos obtenidos.

En *verano*, los dos ciclos empleados en la validación se diferencian básicamente en los niveles de radiación recibida por la planta: Por una parte VeranoJULIO representa un ciclo de 24 horas – tipo de las condiciones reales de cultivo con bajos niveles de radiación ($5,37 \text{ MJ.m}^{-2}$) debido al uso de malla de sombreo y, por otra parte VeranoAGOSTO con $18,7 \text{ MJ.m}^{-2}$ representa a las

condiciones sin malla de sombreado. Sin embargo, los niveles de temperatura son de orden similar. En ambos ciclos, tanto si se estima NUR a través del modelo anual (NURanual) – a través de WUR –, como a través del modelo obtenido para el verano (NURverano) – a través de WUR y de Traíz –, los niveles de correlación son del mismo orden, ligeramente superiores los que corresponden al ajuste del modelo específico de verano. Pero al observar las dinámicas (Figura 4.5), el acoplamiento entre NURmedido y NURverano es más ajustado durante las horas del día que el que muestra NURanual. Esta mejor capacidad de ajuste de NURverano, por una parte mejora los niveles de representatividad indicados por los coeficientes de correlación (r^2 : 0,76 y 0,80, en *VeranoJULIO* y *VeranoAGOSTO* (sin sombreado), respectivamente) y, por otra, refuerza la importancia de estas dos variables en la absorción del nitrato descartando la variable de radiación.

Sin embargo, en *otoño*, para los niveles de radiación y de temperatura de los dos ciclos que lo representan - (*OtoñoOCTUBRE*, con $13,02 \text{ MJ.m}^{-2}$ y en torno a 27°C y, *OtoñoNOVIEMBRE*, con $4,04 \text{ MJ.m}^{-2}$ y 18°C), el comportamiento del modelo es bueno en el de octubre, con condiciones de la primera mitad del otoño, pero no lo es en el de noviembre, cuyas condiciones climáticas son más propias del invierno.

En *invierno*, los dos ciclos representativos se diferencian en la radiación acumulada en las 24 horas previas al muestreo. El modelo específico NURinvierno, es capaz de representar las NUR medidas (Figura 4.7.), la variable estimativa es Gin4, sin embargo el bajo nivel de representación del modelo NURanual en *InviernoDICIEMBRE*, informa de la baja incidencia de la WUR en la NUR bajo estas condiciones y de la inutilidad del modelo. En *InviernoFEBRERO*, mejora el ajuste de NURanual y el de NURinvierno es bueno. Cabe esperar una respuesta de NUR a la WUR al aumentar la radiación y la temperatura y, por ello mejora el ajuste de NURanual.

En *primavera*, aunque los ciclos para la validación muestran niveles de radiación acumulada en las 24 horas previas al muestreo y de temperatura muy diferenciados, tanto el modelo NURanual como NURprimavera, muestran respuestas similares. La variable estimativa en NURanual es la WUR y, en NURprimavera es el DPV. Sin embargo, tal y como se ve en la FIGURA 4.8. durante los periodos diurnos el acople de NURanual es más ajustado que el de NURprimavera para *PrimaveraJUNIO*, pero la considerable absorción de nitrato

nocturna es en parte predecible por NURprimavera a través del DPV. En general, podría decirse que el modelo NURanual podría ser útil en esta estación.

4.5. CONCLUSIONES

- i. Las diferencias entre las absorciones hídras diurna y nocturna pueden ser notables según las estaciones. En invierno llega la fracción nocturna a una tercera parte de la total de 24 horas. En primavera supera el 10%.
- ii. Las diferencias estacionales de las tasas de absorción hídrica dan máximos en primavera, seguidos del verano. Las de verano son un 30% más altas que las de invierno, a pesar del uso del sombreado y de la nebulización.
- iii. Hay diferencias estacionales en las tasas de absorción de nitrato. En verano son inferiores al invierno y a la primavera durante las horas diurnas.
- iv. Se observa un paralelismo del flujo de absorción de nitrato y del de absorción hídrica en periodo diurno.
- v. De noche los flujos medios de absorción de nitrato en invierno y en primavera son iguales o mayores a los diurnos de verano y otoño.
- vi. En verano la proporción de biomasa de raíces de la planta es la más alta del año. Como consecuencia de esto, aunque los flujos de absorción de nitrato son bajos, la tasa de absorción de nitrato por unidad de biomasa total de la planta es la más alta.
- vii. Las tasas de absorción hídrica nocturna son estables a lo largo del año.
- viii. Las tasas nocturnas de absorción de nitrato son variables según las estaciones.
- ix. Los modelos obtenidos de absorción de nitrato para verano y otoño tienen un buen nivel de ajuste. Las variables seleccionadas, WUR y Traíz son de fácil estimación y medida. En primavera se obtiene un buen ajuste para las horas del día con la variable WUR y un ajuste menor con el DPV. En invierno los niveles de ajuste son bajos.
- x. La validación de los modelos indica:

- que en verano hay un buen comportamiento tanto del modelo anual como del estacional, incluso en ambas condiciones, con y sin malla de sombreado,
 - que en otoño el comportamiento del modelo estacional es bueno en las condiciones de la primera mitad del otoño, pero no en la segunda mitad, en la que las condiciones climáticas son propias del invierno, sobre todo por lo referente al bajo nivel de radiación solar usado en la validación,
 - que en invierno hay un buen comportamiento del modelo estacional basado en la integral de la radiación solar,
 - y que en primavera los dos modelos, anual y estacional, dan una respuesta similar aunque con mejor comportamiento del anual.
- xi. Los modelos obtenidos indican la posibilidad de una útil estimación de la absorción de nitrato por el cultivo, a partir de variables que se pueden estimar o medir con facilidad, empleando sensores que, corrientemente, se usan en los invernaderos comerciales. Estos resultados abren un camino interesante con vistas a avanzar en el control automático de la nutrición de los cultivos sin suelo.

ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN ESTACIONAL DEL REPARTO DE BIOMASA, NITRÓGENO TOTAL Y CARBOHIDRATOS NO ESTRUCTURALES, EN PLANTAS MADURAS DE ROSA EN PRODUCCIÓN CONTÍNUA.

5. ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN ESTACIONAL DEL REPARTO DE BIOMASA, NITRÓGENO TOTAL Y CARBOHIDRATOS NO ESTRUCTURALES, EN PLANTAS MADURAS DE ROSA EN PRODUCCIÓN CONTÍNUA.

5.1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS.

Los principales procesos para la captación de recursos (fotosíntesis y absorción hídrica y mineral) están interrelacionados y ocurren en órganos de la planta alejados entre sí, por lo que es lógico que existan mecanismos de coordinación entre la parte radicular y la parte aérea. A nivel fisiológico, la absorción de nitrato y su asimilación en las raíces es inducida por la presencia de NO_3^- en el entorno radicular e inhibido por la presencia de metabolitos nitrogenados que proceden de la parte aérea. Si las raíces detectan NO_3^- inducen la expansión foliar (McDonald y Davies 1996; Walch-Liu et al. 2001) pero si el NO_3^- se acumula en las hojas se reduce el crecimiento de las raíces (Scheible et al. 1997). Estas relaciones permiten decir a algunos autores que la absorción de nitrógeno está regulada por la demanda de nitrógeno de la planta (Imsande y Touraine 1994) y, Forde y Clarkson (1999) recopilan abundantes citas refiriendo a los aminoácidos transportados desde la parte aérea a la radicular como los reguladores principales de la absorción de nitrógeno. Pero a su vez, este flujo xilemático debe coordinarse con el de los fotoasimilados, con lo que Paul y Foyer (2001) indican que lo que la planta regula es la relación entre el metabolismo del carbono y el metabolismo del nitrógeno.

El nitrógeno se encuentra entre los elementos más abundantes en la planta junto al carbono, hidrógeno y oxígeno, y es el elemento mineral que se halla en mayor proporción en la planta (Marschner, 1986). Hermans et al (2007) dicen que la capacidad de las plantas para mantener el equilibrio entre los metabolismos carbonado y nitrogenado mediante el ajuste de las biomásas radicular y aérea, está modulado por los contenidos de nitrógeno y fósforo en la planta, debido a su implicación directa en procesos del metabolismo primario. Estos autores se basan en estudios que mostraron correlaciones positivas de las deficiencias de nitrógeno y de fósforo con la acumulación de carbohidratos en las hojas, con mayores niveles de carbohidratos en la raíz y con un incremento de la relación entre las biomásas

radicular y aérea (Remans et al., 2006; Paul y Driscoll, 1997; Scheible et al 1997; Linkhor et al 2002; Vance et al 2003).

Los carbohidratos están involucrados en muchos procesos relacionados con el crecimiento. Los carbohidratos estructurales son necesarios para la formación y el mantenimiento de los tejidos y los no estructurales son suministradores bien de energía (p.e. a través de la respiración) o bien de esqueletos carbonados para la formación de otros compuestos. Las fluctuaciones estacionales de carbohidratos no estructurales se relacionan con periodos de crecimiento y reproducción pero también pueden responder a condiciones de estrés (Cruz y Moreno, 2001). El carbono no estructural es almacenado tanto en forma insoluble (almidón) como soluble (Chapin et al 1990). El almidón es la fracción de carbohidratos no estructurales asociada a las reservas de carbono en la planta (Kozlowski, 1992), y la sacarosa es la forma en que se transportan carbohidratos en rosa (Evans y Reid 1988). Ambas fracciones, soluble e insoluble, son muy dinámicas pero sus tasas de recuperación varían ampliamente entre especies y también dependen de las condiciones de cultivo (Farrar 1989; Noguchi et al 2001). Por ejemplo, Galtier et al., (1993) mostraron en hojas de tomate, que la relación entre el contenido de almidón y el de azúcares solubles era un buen indicador de la capacidad de exportación de asimilados carbonados y, además vieron correlación positiva entre este ratio y el descenso del contenido de nitrógeno en la hoja. Muchas plantas leñosas acumulan reservas en exceso, superando las necesidades de carbono para la rebrotación (Van der Heyden y Stock 1995) y se argumenta que este exceso serviría para hacer frente a posibles condiciones de estrés (Bloom et al. 1985; Chapin et al. 1990). Las plantas con capacidad de rebrotar acumulan más reservas (almidón) en las raíces que otras especies sin esta capacidad (Bell y Ojeda 1999). El patrón general de reparto de carbohidratos en plantas leñosas es consecuencia del transporte de los mismos hacia la parte aérea en los periodos de brotación y hacia las raíces en los periodos de latencia (Friend et al, 1994). Mattson et al (2007) observaron un patrón similar en plantas de rosa cultivadas en invernadero para producciones programadas para fechas particulares de elevada demanda, para las que se crea un estado inicial de crecimiento de los tallos florales que alcanzarán el punto de recolección en las fechas señaladas mediante la ruptura de la dominancia apical, por arqueado o por eliminación de los tallos florales.

Las ganancias de carbono en la planta mediante la fotosíntesis y su reparto entre crecimiento, mantenimiento y reservas se correlacionan positivamente con los niveles de radiación PAR acumulada (Veneklaas y Poorter 1998). Los niveles de radiación recibida influyen sobre diversos aspectos de la fisiología del rosal: sobre la propia actividad fotosintética (Azcón-Bieto et al, 2008), sobre la fuerza de sumidero de los tallos florales (Mor y Halevy, 1980), sobre la cantidad de asimilados suministrados (Van Labeke et al, 2000; Roca et al, 2005) y, sobre la cantidad y calidad de la cosecha (Bougoul et al, 2000).

El rosal es una planta leñosa, plurianual y de hoja perenne, esto supone que, si bien su metabolismo puede ralentizarse durante el periodo invernal, nunca se produce una detención del mismo. Cuando el rosal se cultiva para flor cortada, se obtiene mediante técnicas de poda y de cosecha, una floración continuada a lo largo del año (Kool *et al.*, 1997; Zieslin *et al.*, 1975) y aunque la floración del rosal no se relaciona con el fotoperiodo, la producción de biomasa está directamente relacionada con la cantidad de luz interceptada por unidad de área (Nell y Rasmussen, 1979; Flore y Lakso 1989).

El rosal, además de ser una planta leñosa con capacidad de acumular reservas presenta como característica el que en la producción comercial en continuo a lo largo de todo el año haya una eliminación constante de partes muy activas fotosintéticamente. Esto ha provocado que se investigaran, por una parte los efectos de la edad de la hoja en la fotosíntesis (Bozarth et al., 1982; Sood y Nagar, 2003), y por otra la producción de rosas en relación con la arquitectura de la planta (Kool et al., 1997). De esta manera se desarrolló la técnica del arqueado de tallos (van Labeke y Dambre, 2000) que es el sistema de manejo de la planta que utilizan los productores y que se ha utilizado en esta tesis. La arquitectura de la planta marca unos órganos con unas funciones muy concretas:

el rosal se desarrolla en cultivo sin suelo, lo cual implica una limitación de desarrollo de sus **raíces**, pero también la disponibilidad de agua y minerales bajo condiciones no limitantes,

dispone de un órgano con importante masa foliar, el "**pulmón**", formado mediante la práctica del arqueado de tallos de diámetro

no comercial, que se concibió con el objeto de maximizar la captación de la radiación fotosintéticamente activa y, con ello, la capacidad de generación de asimilados, obligándole a ser fuente principal de asimilados de la planta, dirigiendo la traslocación de los mismos hacia otras partes de la planta,

y de una parte con una constante y elevada tasa de crecimiento, formada por los **tallos florales** en distintos estados de desarrollo, que emergen de la parte basal y que, en función de su edad, se comportarán bien como sumideros estrictos, bien como intermedios o bien como fuente, aunque esta última situación coincide con la recolección y, por ello, en un modelo de producción comercial se puede considerar que el conjunto de este órgano constituye el sumidero principal de la planta,

la producción y recolección es continuada a lo largo del año. Ello implica la reducción de los tallos en el momento de la recolección, lo que reduce en este punto la demanda de nitrógeno y de carbono y también la capacidad de generar reservas carbonadas (Zieslin et al 1975) y, conlleva que los crecimientos vegetativo y reproductivo ocurran simultáneamente en la planta.

La coexistencia de los crecimientos vegetativo y reproductivo implica, como se ha visto en otras especies, que haya competencia entre ambos por los nutrientes de la planta (Ho, Grange y Shaw 1989; Wardlaw 1990; Farrar 1993). En nuestro caso el dinamismo entre las relaciones fuente-sumidero se agudiza con las repetidas intervenciones sobre la planta, tanto a través de prácticas culturales (arqueado de tallos), como con la constante eliminación de partes muy activas fotosintéticamente (tallos florales cosechables).

Los fotoasimilados obtenidos por un órgano fuente particular dependen tanto de la capacidad generativa de fotoasimilados por los órganos fuente como de la competitividad de las fuerzas de sumidero entre distintos órganos (Kozlowski, 1992; Marcelis, 1996; Minchin y Thorpe, 1996; Hellmann et al., 2000). El reparto de asimilados del carbono y del nitrógeno entre órganos individuales depende de la capacidad de producirlos en los órganos fotosintéticos, de la capacidad de suministrarlos y de la capacidad de acumularlos en formas de reserva (Layne y Flore 1995) y estas capacidades

están reguladas en su mayor parte por los factores ambientales, tanto del ambiente radicular (disponibilidad de agua y nutrientes, oxígeno, temperatura) como del aéreo (niveles de radiación incidente, concentración de CO₂, temperatura, déficit de presión de vapor) (Ho et al 1989; DeJong y Grossman 1992; Farrar 1993; Grossman y DeJong 1995 a).

La capacidad de los órganos sumidero para utilizar asimilados es conocida como demanda de sumidero o fuerza de sumidero, y se define como el producto entre el tamaño del órgano y su actividad (Warren Wilson 1972). Este autor indicó que una de las formas para medir la fuerza de sumidero de un órgano concreto es evaluar su incremento de biomasa seca. Según Marcelis (1996), el reparto de biomasa en la planta es el resultado final de los flujos de asimilados desde los órganos fuente hasta los órganos sumidero y la regulación de esos flujos recae principalmente en los propios sumideros.

En plantas leñosas la poda es ampliamente utilizada para dar forma a la planta, limitando el crecimiento vegetativo y favoreciendo el reproductivo, para lo cual se apoya en gran parte en la removilización de sus reservas carbonadas y nitrogenadas (Loescher et al 1990). Así, la poda de renovación de pulmón al final de la primavera modifica la estructura de la planta, la relación entre las biomásas radicular y aérea y las relaciones fuente-sumidero.

Los **OBJETIVOS** que se plantearon en este estudio fueron:

- *determinar*, en un cultivo maduro de rosas de producción en continuo de tallos florales en cultivo sin suelo, las variaciones estacionales de los repartos entre las raíces (órgano de captación hídrica y mineral) y la parte aérea fotosintética (pulmón y tallos florales) de biomasa, nitrógeno y carbohidratos no estructurales totales - tanto de reserva (almidón) como solubles y traslocables (azúcares) - y, a partir de los mismos,
- *discutir* las variaciones estacionales de las relaciones fuente-sumidero, de cuyo balance se obtienen las respuestas de absorción hídrica y mineral y, de crecimiento,
- *evaluar* el manejo actual de la planta y,

- *proponer*, en su caso, modificaciones en el manejo de la planta que permitan optimizar el uso de sus recursos nitrogenados y carbonados.

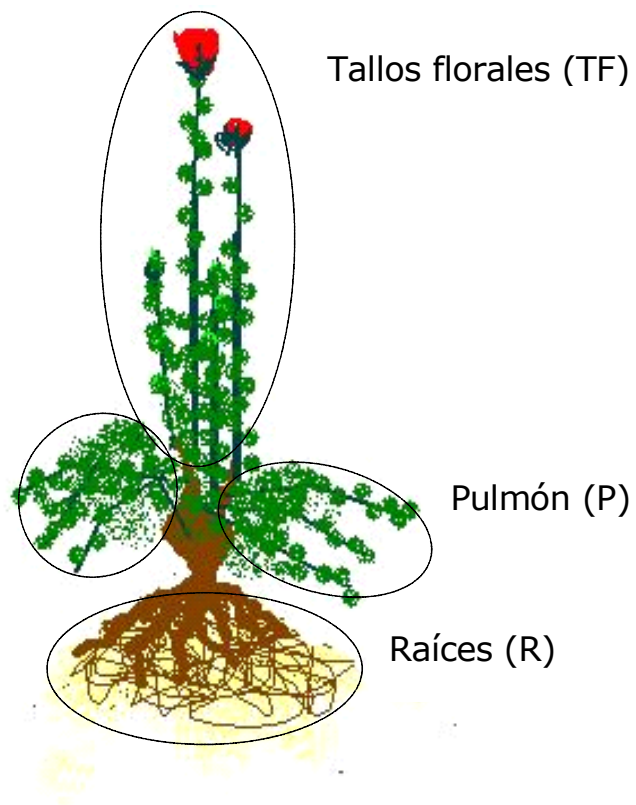


Figura 5.1 Compartimientos de la planta de rosa considerados en el estudio.

5.2. MATERIAL Y MÉTODOS.

La metodología general del cultivo se explica en el CAPÍTULO 3. MATERIAL Y MÉTODOS GENERAL.

5.2.1 Muestreo de las plantas.

El muestreo de las plantas. Para el estudio del contenido en nitrógeno, azúcares solubles y almidón y la relación fuente-sumidero de raíces, pulmón y tallos florales en rosal, durante el mes central de cada estación (verano: julio; otoño: noviembre; invierno: enero; primavera: abril), se muestrean 4 plantas completas seleccionadas al azar de la población de plantas del invernadero cultivadas en el sistema en perlita que dispongan al menos de un tallo floral con botón de 1 cm de diámetro. Durante el proceso de muestreo se ha procurado evitar roturas del sistema radicular.

El reparto de la biomasa de la planta. Para estudiar las variaciones estacionales del *reparto de la biomasa de la planta correspondiente a raíces, pulmón y tallos florales*, de cada planta muestreada en cada estación (n=4), se separan las raíces, el pulmón y los tallos florales cualquiera que sea su estado de desarrollo (ver ¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.), y se obtiene, el peso fresco y, tras el liofilizado, la biomasa seca.

5.2.2 Determinaciones analíticas.

Las concentraciones de nitrógeno total y de carbohidratos no estructurales (azúcares solubles y almidón) en cada uno de los compartimentos considerados. A partir de la biomasa seca de cada compartimento de cada planta, se han determinado, la concentración de nitrógeno total, azúcares solubles y almidón utilizando las técnicas analíticas señaladas en el CAPÍTULO 3.

Los contenidos absolutos de nitrógeno total y de carbohidratos no estructurales (azúcares solubles, almidón y totales) en raíces, pulmón y tallos florales. Reparto relativo de los mismos. Se obtienen multiplicando a las concentraciones determinadas en cada compartimento, la biomasa seca correspondiente de cada uno de ellos. Los carbohidratos no estructurales

totales resultan de multiplicar la suma de las concentraciones de azúcares solubles y almidón de un compartimento de una planta concreta por su biomasa seca correspondiente.

5.2.3 Análisis estadístico

Para la comparación estacional de la biomasa seca - tanto del conjunto de los tres compartimentos, como de cada compartimento por separado -, y de las concentraciones de nitrógeno, azúcares solubles y almidón para cada uno de los compartimentos por separado, se utiliza el análisis de la varianza (ANOVA) y si $p < 0,0001$, se ha procedido a la separación de medias siguiendo el test de Tukey HSD al 99%, utilizando STATGRAPHICS PLUS v.5.1.

5.3. RESULTADOS

5.3.1 Variación estacional del reparto de biomasa entre las raíces, el pulmón y los tallos florales.

En la Tabla 5.1 se indican las biomásas medias secas de las plantas en cada estación, refiriendo las correspondientes a raíces, al pulmón y a los tallos florales, y también la suma de los tres órganos, indicadas en la Tabla 5.1 como TOTAL, siendo las mayores y similares entre sí las de otoño y primavera y las menores, y también similares entre sí, las de verano y las de invierno. Atendiendo a la biomasa destinada a las raíces, las correspondientes a verano y otoño son cerca de un 43% superiores de las de invierno y la primavera. Todas las estaciones se diferencian en cuanto a la biomasa destinada al pulmón y también a la de los tallos florales en crecimiento. Las mayores biomásas de la parte aérea fotosintética se dan en primavera, les sigue el otoño y después invierno, y en estas tres estaciones es mayor la proporción destinada al pulmón que a los tallos florales. En verano, nos encontramos con la menor biomasa de la parte aérea fotosintética, debido al escaso pulmón.

Tabla 5.1 Reparto de la biomasa seca entre raíces, pulmón y tallos florales en rosal en producción continua a lo largo del año.

	TOTAL ^z	RAÍCES	PULMÓN	TALLOS FLORALES
Verano	102,71 ± 4,86 b	43,58 ± 2,09 a	20,19 ± 4,63 d	38,94 ± 4,47 c
Otoño	221,93 ± 5,86 a	47,75 ± 3,50 a	113,22 ± 6,44 b	60,96 ± 3,47 b
Invierno	129,28 ± 4,46 b	18,57 ± 1,16 b	83,03 ± 2,87 c	27,68 ± 0,96 d
Primavera	244,05 ± 8,23 a	20,69 ± 1,10 b	145,18 ± 9,32 a	78,18 ± 5,02 a

^zTOTAL corresponde a la suma de RAÍCES, PULMÓN y TALLOS FLORALES.

Los valores son en gramos de biomasa seca por planta.

Se ha aplicado ANOVA ($p < 0,0001$). Para la separación de medias se ha aplicado el test de Tukey HSD al 99%. Letras iguales en cada columna indican que no hay diferencia significativa.

El reparto relativo de la biomasa seca entre los tres órganos se indica en la Figura 5.2 , en la que destaca el reparto diferenciado en verano frente al resto del año, sobre todo por la escasa proporción destinada al pulmón junto con la mayor proporción destinada a las raíces. De la Figura 5.2 se desprende la relación entre las biomazas secas radicular y aérea fotosintética. En verano, la proporción de raíces supera el 40%, frente al 20% de otoño, el 12% de invierno y menos del 10% en primavera.

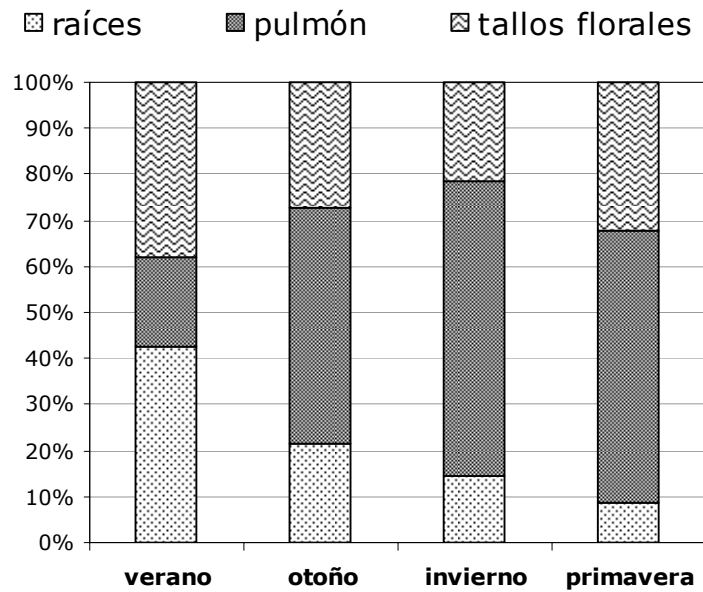


Figura 5.2 Variación estacional del reparto relativo de la biomasa seca entre raíces, pulmón y tallos florales en rosal.

(Se ha dado el valor 100 a la suma de las medias de las biomazas secas de raíces, pulmón y tallos florales reflejadas en laTabla 5.1).

5.3.2 Variación estacional del reparto de nitrógeno y carbohidratos no estructurales entre las raíces, el pulmón y los tallos florales.

Las concentraciones de nitrógeno y de carbohidratos no estructurales (azúcares solubles y almidón), determinados en cada órgano, se señalan en la Tabla 5.2 .)

Tabla 5.2 Concentración de nitrógeno (N), azúcares solubles (AZ) y, almidón (AL) en los distintos órganos.

		RAÍCES	PULMÓN	TALLOS FLORALES
N^z	Verano	2,36 ± 0,02 a	1,75 ± 0,02 b	1,52 ± 0,02 c
	Otoño	2,20 ± 0,01 b	1,69 ± 0,03 c	2,32 ± 0,02 a
	Invierno	2,18 ± 0,02 b	1,90 ± 0,01 a	2,23 ± 0,02 b
	Primavera	2,20 ± 0,01 b	1,62 ± 0,02 d	1,36 ± 0,02 d
AZ	Verano	2,97 ± 0,02 c	3,64 ± 0,03 d	7,87 ± 0,02 a
	Otoño	2,58 ± 0,04 d	6,51 ± 0,09 c	7,34 ± 0,07 b
	Invierno	4,19 ± 0,01 a	6,73 ± 0,08 b	7,81 ± 0,08 a
	Primavera	3,28 ± 0,03 b	8,38 ± 0,14 a	6,98 ± 0,07 c
AL	Verano	4,35 ± 0,05 c	4,37 ± 0,02 c	3,56 ± 0,02 c
	Otoño	3,85 ± 0,05 d	4,22 ± 0,04 d	3,45 ± 0,02 d
	Invierno	16,19 ± 0,25 a	6,20 ± 0,03 a	5,53 ± 0,04 a
	Primavera	6,61 ± 0,13 b	5,74 ± 0,04 b	3,77 ± 0,04 b

^zN en mg N/100 mg de biomasa seca; AZ y AL en mg-eqGlu/100 mg de biomasa seca. Se ha aplicado ANOVA (p<0,0001) para los valores cuyas medias se reflejan dentro de cada cuadro. Para la separación de medias se ha aplicado el test de Tukey HSD al 99%. Letras iguales en cada cuadro indican que no hay diferencia significativa.

De las comparaciones estacionales de las mismas para cada órgano se desprende:

Para la concentración de nitrógeno,

En las *raíces*, se distingue el verano con la mayor concentración de nitrógeno con respecto a las del resto del año, que son similares. En el *pulmón*, la mayor concentración se observa en invierno, le sigue el verano y

las menores se dan en primavera. En los *tallos florales*, se distingue el otoño con la mayor concentración y la primavera con la menor.

Para la concentración de azúcares solubles,

En las *raíces*, la mayor concentración de azúcares solubles se da en invierno y, las menores en otoño. En el *pulmón*, las mayores concentraciones se dan en primavera que superan en más de 2 veces a las menores del año que se dan en verano. En los *tallos florales*, el verano y el invierno comparten las mayores concentraciones a lo largo del año, siendo las menores en primavera.

Para la concentración de almidón,

En las *raíces*, es el invierno el que muestra las mayores concentraciones, que superan entre 2 y 5 veces a las determinadas en primavera, verano y otoño. En el *pulmón*, también es en invierno cuando las concentraciones son las mayores del año, las menores se encuentran en otoño y cerca de ellas las del verano. En los *tallos florales*, sigue el invierno con los mayores niveles que superan a los del resto del año entre un 40% y un 60%.

Tabla 5.3 Contenido absoluto de nitrógeno (N), azúcares solubles (AZ) y almidón (AL) y su reparto en los distintos órganos.

		RAÍCES	PULMÓN	TALLOS FLORALES
N	Verano	1,029 ± 0,05	0,353 ± 0,078	0,591 ± 0,077
	Otoño	1,053 ± 0,08	1,914 ± 0,140	1,414 ± 0,079
	Invierno	0,405 ± 0,023	1,581 ± 0,063	0,616 ± 0,013
	Primavera	0,456 ± 0,025	2,356 ± 0,155	1,066 ± 0,079
AZ	Verano	1,295 ± 0,072	0,734 ± 0,169	3,063 ± 0,602
	Otoño	1,234 ± 0,107	7,369 ± 0,510	4,473 ± 0,342
	Invierno	0,779 ± 0,049	5,589 ± 0,241	2,160 ± 0,253
	Primavera	0,679 ± 0,042	12,160 ± 0,809	5,455 ± 0,298
AL	Verano	1,898 ± 0,111	0,882 ± 0,207	1,386 ± 0,167
	Otoño	1,841 ± 0,156	4,781 ± 0,317	2,106 ± 1,149
	Invierno	3,008 ± 0,233	5,150 ± 0,159	1,529 ± 0,041
	Primavera	1,369 ± 0,097	8,336 ± 0,540	2,947 ± 0,217
CNE	Verano	3,192 ± 0,184	1,617 ± 0,376	4,449 ± 0,525
	Otoño	3,074 ± 0,263	12,150 ± 0,827	6,579 ± 0,383
	Invierno	3,786 ± 0,283	10,740 ± 0,396	3,689 ± 0,096
	Primavera	2,048 ± 0,139	20,496 ± 1,346	8,402 ± 0,611

N en g N.p⁻¹; AZ, AL y CNE en g-eqGlu . p⁻¹. CNE: carbohidratos no estructurales.

Dado que las plantas difieren estacionalmente en cuanto a su tamaño medio, se determinan los contenidos absolutos de nitrógeno, azúcares solubles y almidón (Tabla 5.3) a partir de las concentraciones medias indicadas en la Tabla 5.2 multiplicándolas por las biomásas secas de la Tabla 5.1 . A partir de estos valores, se deduce el reparto relativo de cada uno de los nutrientes entre los 3 órganos (Figura 5.3, Figura 5.4 , Figura 5.5 y Figura 5.6)

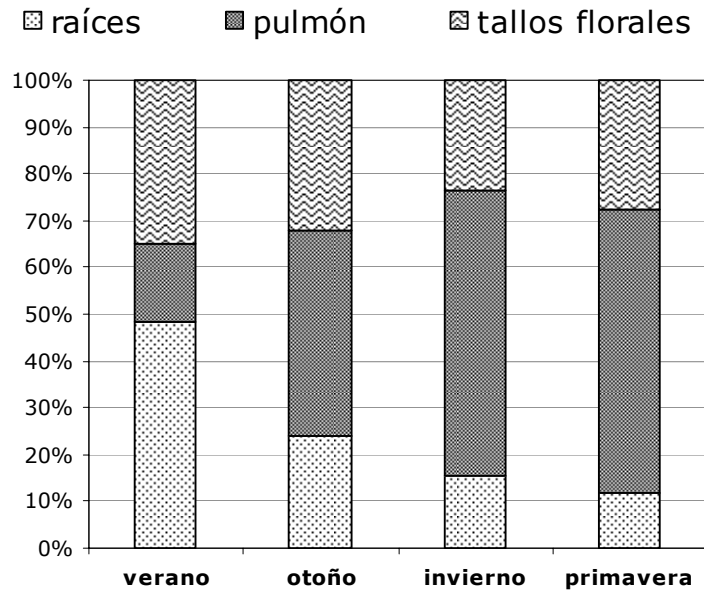


Figura 5.3 Variación estacional del reparto relativo del nitrógeno entre raíces, pulmón y tallos florales en rosal.

(Se ha dado el valor 100 a la suma de las medias del contenido absoluto de nitrógeno – N- de raíces, pulmón y tallos florales reflejadas en la Tabla 5.1).

La Figura 5.3 se refiere al *reparto porcentual del contenido absoluto de nitrógeno*, el patrón es similar al de la biomasa. En verano, casi el 50% del contenido total de N se encuentra en las raíces y, en la parte aérea son sumideros principales los tallos florales con más del 30% del total. Sin embargo, el resto del año, la mayor proporción de nitrógeno se encuentra en la parte aérea, con ligeras variaciones. Dentro de la parte aérea la mayor proporción se encuentra en el pulmón, aunque en otoño es menos patente.

La Figura 5.4 se refiere al *reparto porcentual del contenido absoluto de azúcares solubles*, y aquí el patrón se diferencia del mostrado en el nitrógeno y en la biomasa. Sin embargo, al igual que en los anteriores, el verano se distingue claramente del resto del año, tanto por la mayor cantidad destinada a las raíces, como, porque dentro de la parte aérea, es en los tallos florales donde hay más cantidad. A lo largo del resto del año, los patrones son similares con pequeñas variaciones.

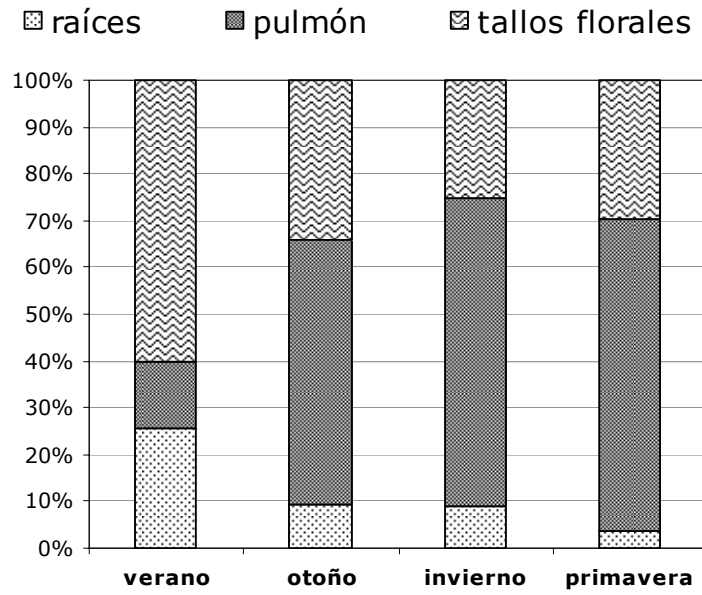


Figura 5.4 Variación estacional del reparto relativo de los azúcares solubles entre raíces, pulmón y tallos florales en rosal.

(Se ha dado el valor 100 a la suma de las medias del contenido absoluto de azúcares solubles -AZ- de raíces, pulmón y tallos florales reflejadas en la Tabla 5.1).

La Figura 5.5 hace referencia al *reparto porcentual del contenido absoluto de almidón*. El patrón de reparto en verano, es similar al mostrado en la biomasa y el nitrógeno, con una muy considerable proporción destinada a las raíces, y en la parte aérea, siguen mostrándose los tallos florales como preferentes. Por contra, mientras en los casos anteriores el patrón de reparto el resto del año era similar, aquí se muestran diferencias de mayor escala. En otoño y primavera, el patrón de reparto de almidón es similar, aunque en otoño las raíces acumulan más almidón en detrimento del pulmón como ocurre en primavera. Pero en invierno, es mayor la proporción destinada a las raíces a costa de reducir tanto el almidón destinado al pulmón como a los tallos florales.

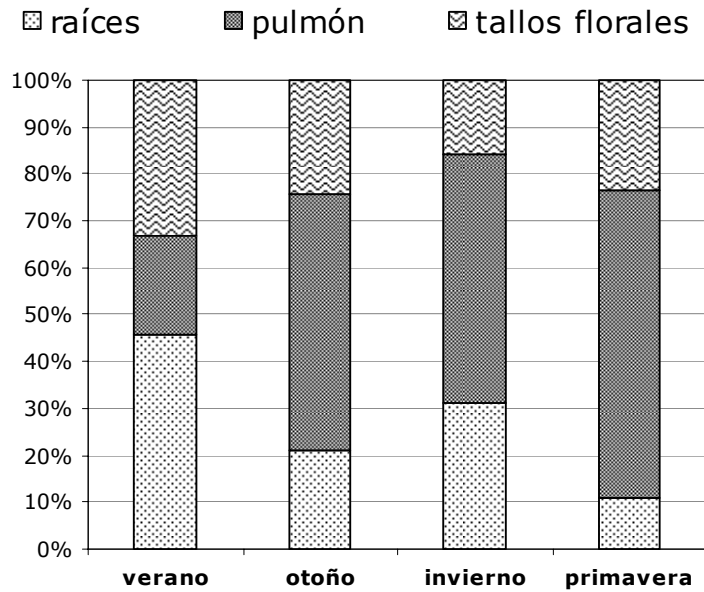


Figura 5.5 Variación estacional del reparto relativo del almidón entre raíces, pulmón y tallos florales en rosal.

(Se ha dado el valor 100 a la suma de las medias del contenido absoluto de almidón – AL- de raíces, pulmón y tallos florales reflejadas en la Tabla 5.1).

Mientras que la Figura 5.6 . hace referencia al *reparto porcentual de los carbohidratos no estructurales* que engloba a los azúcares solubles y al almidón. Al tratarlos conjuntamente, el patrón de reparto es muy similar al mostrado por la biomasa y el nitrógeno, con diferencias entre ellas en cuanto al reparto dentro de la parte aérea.

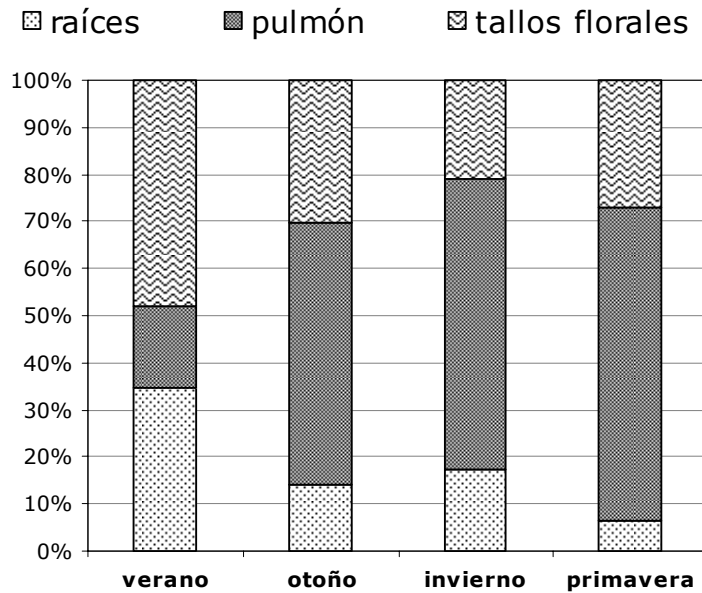


Figura 5.6 Variación estacional del reparto relativo de los carbohidratos no estructurales totales entre raíces, pulmón y tallos florales en rosal.

(Se ha dado el valor 100 a la suma de las medias del contenido absoluto de carbohidratos no estructurales -CNE- de raíces, pulmón y tallos florales reflejadas en la Tabla 5.1).

5.4. DISCUSIÓN

El reparto del carbono y del nitrógeno entre órganos individuales depende de la capacidad de producir asimilados en los órganos fotosintéticos, de la capacidad de suministrarlos a otros órganos y de la capacidad de acumularlos en formas de reserva (Layne y Flore 1995) y estas capacidades están reguladas en su mayor parte por los factores ambientales, tanto del ambiente radicular (disponibilidad de agua y nutrientes, oxígeno, temperatura) como del aéreo (niveles de radiación incidente, concentración de CO₂, temperatura, déficit de presión de vapor) (Ho et al 1989; DeJong y Grossman 1992; Farrar 1993; Grossman y DeJong 1995 a). Además, la planta tiende a mantener un equilibrio entre las funciones de la raíz (captación de agua y minerales y su transporte) y las funciones de la parte aérea (captación de luz y CO₂, transformación de la energía lumínica en energía química para la producción de asimilados nitrogenados y carbonados y su transporte), y una de las estrategias de la planta es el reparto diferencial entre órganos de esos asimilados con objeto de optimizar sus funciones (Browner, 1983).

Se pretende entender cómo afectan los factores del cultivo a la demanda mineral, en concreto a la de nitrógeno, y cómo gestiona la planta sus recursos propios (carbonados y nitrogenados) para dar la respuesta de una absorción y crecimiento determinados.

En las condiciones de crecimiento del rosal en nuestro estudio, cabe esperar que las variaciones estacionales, referidas al reparto diferencial entre la parte radicular y la parte aérea, se deban por un lado a las diferencias estacionales de los *parámetros ambientales* (los valores ambientales registrados en nuestro experimento se muestran en la Tabla 4.1), cuya incidencia sobre la planta resulta en *tasas de crecimiento* y de recolección de tallos florales determinadas (en el CAPÍTULO 6 se aporta esta información, aquí se anticipa y así, de mayor a menor tasa tenemos esta secuencia: (verano = primavera) > otoño > invierno) y, por otro lado, a la *poda de renovación del pulmón* que se realiza al final de la primavera.

La coexistencia de los crecimientos vegetativo – en la parte radicular y en la aérea - y reproductivo – en la parte aérea -, implica que haya competencia entre ambos por los nutrientes de la planta (Ho, Grange y Shaw 1989; Wardlaw 1990; Farrar 1993) cuyo dinamismo se agudiza con la

intervención sobre la planta tanto a través de prácticas culturales como la poda, la conformación de la arquitectura de la planta, su mantenimiento con el arqueado de tallos, como con la constante eliminación de partes muy activas fotosintéticamente como son los tallos florales cosechables que impiden llegar al estado que cierra su ciclo como es el de fructificación.

La capacidad de los órganos sumideros para utilizar los asimilados es conocida como demanda de sumidero o fuerza de sumidero, y se define como el producto entre el tamaño del órgano y su actividad. Una de las formas para medir el efecto sumidero de un órgano concreto es evaluar su incremento de biomasa seca.

Las fuentes de asimilados se encuentran en la parte aérea y, en nuestro caso, se encuentran en el pulmón y en los tallos florales. La conformación de la planta ha sido diseñada para que el **pulmón** sea fuente principal de asimilados, y de sus hojas maduras se ha demostrado su capacidad para mantener elevadas tasas fotosintéticas (Bozarth *et al.*, 1982; Sood y Nagar, 2003; Lieth y Pasian, 1990). Aunque en el compartimento **tallos florales** se encuentran los tallos en distintos estados de crecimiento, se sabe que cuando alcanzan el estado de botón visible, sus hojas adquieren la madurez funcional y los asimilados generados por las mismas son fuente principal para el propio tallo floral y, sólo cuando el tallo alcanza el punto de recolección, deja de ser sumidero principal y pasa a ser fuente de asimilados de otros sumideros (Gutierrez *et al*; Cabrera *et al* ; Kool *et al*). Pero, dado que cuando los tallos adquieren este estado de madurez son recolectados, cabe considerar que este compartimento debe comportarse como sumidero de asimilados, en mayor o menor grado en función del número de tallos que coexisten en la planta en un momento determinado y de su estado de desarrollo. Las **raíces**, por su parte, son fuente de agua y minerales y sumidero de asimilados. A este respecto, pueden entrar en competición con los tallos, especialmente cuando éstos aún no producen asimilados. Además, el hecho de que los asimilados en las raíces, no sólo sean necesarios para el crecimiento sino también para la absorción mineral repercutirá en la relación de éstas con la parte aérea.

Considerando la biomasa del conjunto de los tres compartimentos (Tabla 5.1), las menores biomásas se dan en verano y en invierno – los niveles de radiación incidente sobre la planta en verano e invierno son

similares (TABLA 4.1.) - y, los mayores en primavera y en otoño. Las rosas tienen un metabolismo tipo C3 y la producción de biomasa está directamente relacionada con la cantidad de luz interceptada por unidad de área (Flore y Lakso 1989).

5.4.1 Relaciones fuente-sumidero desde la perspectiva del reparto de biomasa y las concentraciones de nitrógeno y de carbohidratos no estructurales.

5.4.1.1 Verano

En verano cerca del 42 % de la biomasa total destinada a las **raíces**, las muestra como potentes sumideros (Figura 5.2). La escasa biomasa de **pulmón**, se corresponde con su menor actividad en comparación con el resto del año, la concentración de nitrógeno es elevada (1,75% en Tabla 5.2.), ligeramente inferior a la de invierno, propia de tejidos con baja tasa de crecimiento , lo cual se asocia a su vez, con las bajas concentraciones de carbohidratos no estructurales (Tabla 5.2 , contenido en azúcares solubles y almidón: 3,64% y 4,37%, respectivamente). Por contra, los **tallos florales**, con el 40% de la biomasa, es la mayor fracción de la parte aérea, por lo que se le exige conjuntamente la función de fuente y sumidero de asimilados. Los tallos crecen, hay un efecto de dilución del nitrógeno, muestran menor concentración de nitrógeno (1,52%) al compararlo con otoño (2,32%) e invierno (2,23%). La elevada concentración de azúcares solubles, indica un flujo de los mismos muy activo.

5.4.1.2 Otoño

La fuerza de sumidero de las **raíces** se reduce a la mitad con respecto al verano y, la mayor biomasa (50%) está destinada al pulmón, fuente principal de asimilados. Los principales sumideros son las raíces y los **tallos florales**. La concentración de nitrógeno en las raíces (2,20%) se reduce con respecto al verano, mientras que aumentan la de los tallos florales (2,32%). El **pulmón** reestablecido, ha crecido y el efecto de dilución del nitrógeno se hace patente (1,69%). El aumento de la actividad metabólica del pulmón queda representado por el aumento de la concentración de azúcares solubles con respecto al verano (Tabla 5.2 , contenido en azúcares solubles: 3,64% y 6,51%, en verano y otoño respectivamente).

5.4.1.3 Invierno

Se mantiene la concentración de nitrógeno (2,18%) en las **raíces** aun cuando estas representan sólo un 12% de la biomasa de los tres compartimentos (Figura 5.2). La mayor actividad de las mismas es la acumulación de reservas carbonadas fundamentalmente como almidón (16,19%), aunque también en forma soluble, la concentración de azúcares solubles es la más elevada del año (4,19%). La actividad del **pulmón** puede relacionarse más con la acumulación de reservas carbonadas (muestra las mayores concentraciones de almidón del año en este compartimento, 6,20% y una concentración considerable de azúcares solubles, 6,73%) que con el crecimiento, dada la concentración de nitrógeno (1,90%), la más elevada del año. Los **tallos florales** muestran un patrón de concentraciones similar al pulmón, con las concentraciones de carbohidratos no estructurales más elevadas del año (7,81% y 5,53% de azúcares solubles y almidón, respectivamente; Tabla 5.2).

5.4.1.4 Primavera

Muestra la mayor proporción de biomasa destinada a la parte aérea fotosintética, y en ella, aumenta la proporción destinada a los tallos florales al compararla con invierno, a costa de la reducción del pulmón (Figura 5.2). Aun cuando la biomasa de las **raíces** es escasa, la concentración de nitrógeno (2,20%) es del mismo orden que en invierno (2,18%) y en otoño (2,20%). Puede decirse que en la parte aérea es donde se muestra la mayor actividad. En el **pulmón** nos encontramos con la menor concentración de nitrógeno del año (1,62%), la mayor concentración de azúcares solubles del año (8,38%) y una elevada concentración de almidón (5,74%), sin embargo ésta se ha reducido con respecto al invierno, lo que puede indicar una reducción de las reservas carbonadas. En los **tallos florales** nos encontramos con la menor concentración de nitrógeno del año (1,36%), pero se reducen las concentraciones de carbohidratos no estructurales, tanto azúcares solubles (de 7,81% en invierno a 6,98% en primavera) como almidón (de 5,53% en invierno a 3,77% en primavera), y esta situación es la propia de un órgano con elevada tasa de crecimiento y demanda de carbono para sus tejidos.

Se sabe que el reparto de nitrógeno en la planta atiende las demandas del crecimiento de sus distintos órganos , de hecho, la distribución

del nitrógeno entre los tres compartimentos (Figura 5.3) muestra un patrón muy similar al mostrado por la biomasa seca (Figura 5.2) y, también es similar el de los carbohidratos no estructurales totales (Figura 5.6), sin embargo el uso que hace de los mismos entre crecimiento y acumulación de reserva es estacionalmente diferenciado.

5.4.2 La parte radicular. Las raíces como sumideros.

La proporción de biomasa destinada a las raíces muestra diferencias entre estaciones y, con ello fuerzas de sumidero diferenciadas. En la Figura 5.2 similar al patrón de nitrógeno y de carbohidratos no estructurales, muestra que en verano las raíces suponen un 42%, en otoño un 21%, en invierno un 14% y en primavera un 9% de la biomasa total de los tres compartimentos, y las fuerzas de sumidero de asimilados carbonados muestran diferencias estacionales similares (Figura 5.6), aunque la gestión de los mismos entre formas solubles (azúcares) o insolubles (almidón) es diferente. De la Figura 5.5 se desprende que mientras en verano, otoño y primavera la proporción de almidón destinada a las raíces (\cong 45%, 20% y 10%, respectivamente) sigue el patrón mostrado por sus correspondientes repartos de biomasa y de nitrógeno, en invierno ésta es el doble a las mostradas en la biomasa y el nitrógeno, lo que indica que en esta estación, el flujo de asimilados carbonados prioriza la acumulación de reservas frente al crecimiento. Respecto a la proporción de azúcares solubles en las raíces (Figura 5.4), destaca el verano con un 22%, frente a la primavera con un 5%, encontrándose el otoño y el invierno en una situación intermedia (10%). El patrón de distribución de nitrógeno (Figura 5.3) es similar al de la biomasa, pero en verano la proporción en las raíces es superior (\cong 50% frente al 42% de la biomasa) y este desajuste no se observa el resto del año. En general, el nitrógeno se adquiere a través de las raíces y debe ser traslocado hacia la parte aérea dónde se asimila, la acumulación de nitrógeno en las raíces debe estar en forma de asimilados (aminoácidos, principalmente) traslocados desde la parte aérea dadas las limitaciones de acumulación en forma iónica. Según Imsande y Touraine (1994), la tasa de absorción de nitrato está regulada por la concentración de asimilados nitrogenados en las raíces, y en verano estos resultados indican que los niveles son los más elevados del año.

5.4.3 La parte aérea. Fuente y sumidero de asimilados.

El patrón de distribución de la biomasa hacia el *pulmón* es inverso al de las raíces. En verano sólo dispone del 20% de la biomasa, en otoño del 50% y en invierno (70%) y primavera (60%), de la mayor proporción. Tal y como se ha explicado anteriormente, la escasa biomasa de pulmón en verano es debida a que este órgano se encuentra en periodo de renovación por lo que la mayor carga de generación de asimilados recae sobre los tallos florales. De hecho en la Figura 5.4 . queda patente que cerca del 60% de los azúcares solubles se encuentran en este compartimento. Pero el resto del año, es en el pulmón donde se encuentra el mayor contenido de carbohidratos no estructurales, repartidos tanto en forma soluble (Figura 5.4) como insoluble (Figura 5.5), y de nitrógeno (Figura 5.3). En los *tallos florales* cabe destacar que el reparto de carbohidratos no estructurales totales prioriza las formas solubles a las insolubles en otoño, invierno y primavera (Figura 5.4 y Figura 5.5).

Las plantas son capaces de detectar cambios en el ambiente y adaptar la distribución de carbohidratos para sobrevivir y completar su ciclo vital (Pollock y Farrar, 1996). Hemos visto los efectos de la poda de renovación de pulmón al final de la primavera en la modificación de la estructura de la planta, de la relación entre la parte radicular y aérea y de las relaciones fuente-sumidero, efectos que se ponen de manifiesto en verano. La posterior recuperación del pulmón se manifiesta en otoño con un patrón de distribución tanto de biomasa como de asimilados carbonados y nitrogenados que se mantiene hasta la primavera, justo antes de la nueva poda de renovación para el siguiente ciclo anual. En esta recuperación rápida del pulmón tiene un papel notable la raíz, con su alta proporción de biomasa en verano, y sus altos niveles de asimilados carbonados y de nitrógeno. En este Capítulo, no se refiere la tasa de recolección de tallos florales, pero el hecho de que, al menos desde otoño hasta primavera el patrón de distribución de recursos se mantenga entre los tres compartimentos, nos informa de la capacidad de la planta para adoptar estrategias que le permiten optimizar sus recursos, por lo que, las variaciones en el crecimiento bajo estas condiciones de cultivo en el periodo otoño-primavera vendrían determinadas fundamentalmente por los factores ambientales externos y, particularmente, por la radiación recibida por la planta.

5.5. CONCLUSIONES.

5.5.1 Relativas al comportamiento de la raíz

- i. La proporción de la biomasa total de los tres compartimentos que corresponde a la raíz varía con la estación: verano (42%), otoño (21%), invierno (14%), primavera (9%).
- ii. La fuerza de sumidero de asimilados carbonados de cada parte de la planta está directamente relacionada con la proporción de biomasa asociada a esa parte en cada estación.
- iii. La acumulación de reservas carbonadas en la raíz en invierno está priorizada frente al crecimiento.
- iv. El reparto relativo de azúcares solubles hacia la raíz decrece desde el verano a la primavera siguiente: verano (22%), otoño e invierno (10%), primavera (5%).
- v. El contenido de nitrógeno en la raíz está directamente relacionado con la proporción de biomasa de la misma. El más elevado se da en verano.

5.5.2 Relativas al comportamiento de la parte aérea

- vi. La proporción de biomasa que corresponde al pulmón, sigue un patrón inverso a la raíz: verano (20%), otoño (50%), invierno (70%) y primavera (60%).
- vii. La baja biomasa del pulmón en verano se atribuye a su renovación, por lo que en esta época la mayor producción de biomasa corresponde a los tallos de flor. Con la excepción del verano, el resto del año, el pulmón contiene las mayores proporciones de carbohidratos no estructurales y de nitrógeno.
- viii. En los tallos de flor la proporción de carbohidratos no estructurales es mayoritariamente en forma soluble en las estaciones de otoño, invierno y primavera.

5.5.3 Conclusión final.

- ix. El rosal tiene una alta capacidad fisiológica de adaptación a las diferentes condiciones ambientales y a la intervención humana a través

de las prácticas de cultivo. Como ejemplo, al cambio que provoca la poda drástica de renovación del pulmón al final de la primavera, responde con un crecimiento vegetativo intenso, que le permite recuperar la biomasa del pulmón durante el verano. Esta respuesta viene facilitada por las raíces, con su alta proporción de biomasa, de asimilados carbonados y de nitrógeno en dicha estación.

CARACTERIZACIÓN ESTACIONAL DE LA BIOMASA Y DE LA CALIDAD DEL TALLO FLORAL, EN UN CULTIVO CONTÍNUO DE ROSAS PARA FLOR CORTADA. ESTIMACIÓN DE LA MISMA A PARTIR DE VARIABLES CLIMÁTICAS.

6. CARACTERIZACIÓN ESTACIONAL DE LA BIOMASA Y DE LA CALIDAD DEL TALLO FLORAL EN UN CULTIVO CONTINUO DE ROSAS PARA FLOR CORTADA. ESTIMACIÓN DE LA MISMA A PARTIR DE VARIABLES CLIMÁTICAS.

6.1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS.

El rosal produce rosas continuamente a lo largo de todo el año bajo invernadero, sin embargo, la capacidad de regular las variables del clima para ajustarlas a los requerimientos óptimos de la planta es limitada. Una de las consecuencias de esto es la obtención de cosechas de menor calidad en ciertos periodos del año.

El manejo adecuado del cultivo de rosas para flor cortada en invernadero implica tener en cuenta el conocimiento de las relaciones entre las condiciones de cultivo y la capacidad de producción de las plantas. Los modelos de estimación del crecimiento son herramientas esenciales para el manejo del clima del invernadero, ya que las consignas de control se generan a partir del balance entre los beneficios resultantes de la producción comercial obtenida y los costes necesarios para la producción (Gary et al., 1998).

La mayor parte de los modelos de estimación de biomasa se basan en la relación entre la acumulación de la misma y la radiación interceptada - Eficiencia de Uso de la Radiación (EUR, $g MJ^{-1}$) (Monteith, 1977)-. Este parámetro de eficiencia tiene fundamentos fisiológicos:

- La base del crecimiento de las plantas es la LUZ, que es la fuente energética principal de la fotosíntesis. La acumulación de biomasa seca de la planta depende del carbono total fijado en la fotosíntesis y de la fracción de ese carbono que se ha convertido en materia seca (Norman y Arkebauer, 1991) y, si se considera que la planta no está sometida a ningún tipo de estrés biótico o abiótico, la acumulación de biomasa seca depende de la cantidad de radiación absorbida (Kiniry et al, 1989; Monteith, 1977; Sinclair y Muchow, 1999).

En climas templados, la biomasa seca total de un cultivo está estrechamente relacionada con la cantidad de radiación fotosintéticamente activa absorbida por la planta (APAR) cuando otros factores no son limitantes

(agua, nutrientes, temperatura..) (Justes et al., 2000). Por ello debe esperarse que un incremento de la luz recibida revierta en un incremento similar de la cosecha. Sin embargo, el efecto relativo del incremento de la luz sobre el incremento del crecimiento es más directo cuando se parte de condiciones de luz limitantes (Marcelis et al., 2006), con lo que en condiciones de saturación lumínica, una merma de producción debe asignarse a otros factores.

Aún cuando los sistemas de producción más avanzados sean capaces de asegurar un aporte hídrico y mineral en el entorno radicular, el nivel de control de otros factores de producción puede resultar más problemático. Hay periodos del cultivo que se desarrollan en condiciones térmicas supraóptimas, con temperaturas medias elevadas, sobre todo en áreas de clima mediterráneo desde el final de la primavera hasta mediados del otoño. Es conocido sobradamente que la temperatura tiene un impacto especial en la estimación de la biomasa al regular el crecimiento y el desarrollo, controlando, con ello, la duración del ciclo (Ritchie & Ne Smith, 1991).

En la hoja, un cambio en la temperatura resulta en una alteración del balance entre fotosíntesis y respiración, que repercute en la asimilación neta. Se considera que en un rango de temperaturas existe una proporcionalidad entre el cambio del balance de los dos procesos y la temperatura (Q_{10} : cuando la temperatura se incrementa 10°C hay un incremento proporcional de la actividad respiratoria). Por otra parte, la sensibilidad del proceso fotosintético a la temperatura difiere del de la respiración, con el resultado de que el balance entre ambos procesos puede verse alterado (Dewar et al 1999; Loveys et al 2002; Atkin et al 2000; Gifford 2003).

Lambers et al. 1998 definen la aclimatación como la capacidad de la planta para realizar ajustes que le permitan su crecimiento bajo unas nuevas condiciones ambientales, y, según Loveys et al. (2002), bajo condiciones térmicas diferenciadas, esos ajustes resultan en el mantenimiento de las tasas fotosintética y respiratoria y, aunque el grado de aclimatación difiere entre especies, se produce en la mayoría de ellas. Bouma et al (1995) proponen considerar que los cambios en la capacidad fotosintética y respiratoria van emparejados al ser procesos interdependientes. Por una parte la tasa respiratoria depende de la provisión de sustratos fotosintéticos y, por otra, la

tasa fotosintética depende de la disponibilidad de ATP para la traslocación de los asimilados.

Teniendo en cuenta esto, y desde una perspectiva práctica de estimación de la biomasa, hay autores que proponen multiplicar la EUR por un factor de corrección dependiente de la temperatura (Brisson et al., 2003; Jones and Kiniry, 1986; Muchow et al., 1990).

Olesen y Bindi (2002) resaltan los efectos de la temperatura en la asignación de biomasa a la hoja - expansión del área foliar - y sugieren considerar este parámetro como integrador de los efectos de los dos factores climáticos. De hecho, en la literatura, los parámetros que informan de la asignación de biomasa a las hojas por unidad de área foliar son muy utilizados como medidas del estado funcional de las plantas (Lusk et al 2008; Westoby et al., 2002; Lee et al., 2005) y se utilizan, tanto el LMA (biomasa seca de la hoja por unidad de área foliar) como su inversa, el área foliar específica (SLA) que es la superficie foliar que comprende un gramo de biomasa seca de hoja. En general:

- las hojas desarrolladas a bajas temperaturas son gruesas, más densas - implica mayor LMA - pero también contienen más nitrógeno (Ryan, 1995; Tjoelker et al., 1999), además de tener mayores tasas fotosintéticas y de síntesis de enzimas asociados a la sacarosa, con respecto a las expuestas a altas temperaturas (Hurry et al., 2001).
- Mientras que bajos LMA (=altos SLA) son típicos de plantas herbáceas o también de perennes leñosas que se encuentran en periodos de crecimiento con ambientes favorables para el mismo (Westoby et al 2002; Reich et al. 2003).

La tasa fotosintética puede estimarse a partir del LMA. Varios autores explican que el incremento de esta tasa fotosintética se atribuye a un incremento de las células en empalizada y, a su vez, esta prioridad en el desarrollo de dichas células, se relaciona directamente con mayores cantidades de radiación PAR acumulada (Jurik 1986; Ellsworth & Reich 1992; Gould 1993; Niinemets *et al.* 1999).

Aunque las relaciones C/N expresadas por unidad de área foliar difieren entre especies, esta diferencia se reduce cuando se contrastan especies afines desde un punto de vista funcional, como es el caso de los árboles de hoja caduca mostrado por Reich *et al.* (1998). Estos autores razonan que éste puede ser un índice adecuado para evaluar el efecto de diversas condiciones ambientales en la fisiología de una especie concreta. Ellsworth y Reich (1992), también subrayan la importancia de considerar el índice C/N debido al hecho de que el enzima fotosintético RuBPCarboxilasa contiene grandes cantidades de nitrógeno.

En cultivos protegidos, hay modelos de estimación de biomasa que utilizan caracteres morfogenéticos como variables de entrada (Fisher et al. 1998; Lieth, 1999; Penning de Vries et al., 1989), con los que elaboran sistemas de ayuda a la gestión del clima para incrementar la producción.

Hopper et al (1994) construyeron un modelo de estimación del desarrollo del tallo floral de rosa (ROSESIM) a partir de las correlaciones con la temperatura del aire. El modelo expresa la tasa de crecimiento de un ciclo completo del tallo floral para niveles de radiación PAR constantes pero diferentes regímenes de temperatura día/noche.

Mientras que en el caso de las hortalizas, los modelos de estimación tienen como objetivo incrementar la biomasa, la cosecha o el número de frutos, en el caso de la producción de flores y plantas ornamentales, tanto la morfología como la geometría, son aspectos cualitativos de importancia (Prusinkiewicz et al 1998), que en pocos casos se contemplan.

Kool (1996) desarrolló un modelo prediciendo la producción en número y tipo de tallos florales de rosa en el segundo año, a partir del tamaño de los obtenidos durante el año anterior.

Morisot (1996) desarrolló el modelo "PP Rose" que predice la biomasa y algunos parámetros de calidad de la rosa basándose en la energía interceptada por el dosel del cultivo.

Estos modelos son empíricos, la utilidad práctica para los que han sido diseñados requiere que sean muy sencillos.

Con el fin de ayudar a obtener más información sobre las respuestas fisiológicas de la planta ante un entorno concreto, que se traducen en una producción determinada, se han desarrollado modelos mecanísticos de estimación del crecimiento, cuyas componentes principales son la proporción de luz interceptada por el dosel vegetal y las tasas fotosintética y respiratoria de la hoja (Marcelis y Gijzen, 1998; Spitters et al., 1989). Ejemplos de ellos son TOMGRO que estima la biomasa del tomate (Jones et al., 1993) y HORTISIM, que con una estructura similar gestiona la producción y el manejo del clima en cultivos en invernadero (Gijzen et al, 1998).

También se han estudiado y desarrollado estos tipos de modelos para estimar la producción continua de tallos florales en cultivos de rosa. En la mayoría de ellos son fundamentales la temperatura media diaria y la radiación incidente como variables de entrada:

- Lieth y Pasion desarrollaron un modelo de estimación de la fotosíntesis foliar (Lieth y Pasion, 1990), otro modelo que estima el aumento de peso del tallo (Lieth y Pasion, 1991) y, otro que estima el desarrollo del tallo floral (Lieth y Pasion, 1993) considerando como variables de entrada la radiación PAR, la temperatura foliar y la edad de la hoja.
- Kool y de Koning (1996) aplicaron un modelo mecanístico-fotosintético general (ALSIM) para estimar la producción de biomasa seca de dos cultivos de rosas.
- Posteriormente, Dayan et al (2004), tomando como base los modelos fotosintéticos-mecanísticos, como los anteriores –TOMGRO; HORTISIM-, desarrollaron un modelo específico, y muy complejo –ROSGRO- , para cultivos continuos de rosas para flor cortada con arqueado de tallos y para las condiciones propias en las que se cultiva en Israel. Tienen en cuenta, las prácticas culturales del sistema de cultivo con la técnica del pulmón y estiman – a partir de un submodelo de estimación de la tasa fotosintética - tanto la producción de biomasa seca total de la planta, como el reparto de la misma en diferentes órganos con potencial productivo, los cuales deben interactuar con los tallos florales en el reparto de los asimilados.

- Difiere de los modelos desarrollados anteriormente en la consideración de que las condiciones ambientales son variables a lo largo del periodo de cultivo.
- Estiman la fotosíntesis como la relación entre la radiación PAR y el área foliar al inicio de cada tramo de estimación de la producción, de modo que a partir de ese momento todo el incremento que se produzca se destinará a biomasa estructural (biomasa seca) cuya distribución espacial también estima.

OBJETIVOS

1. Desarrollar modelos estacionales empíricos de estimación de la cosecha de rosas en función de la radiación fotosintéticamente activa y la temperatura del aire, que son parámetros fácilmente medibles y, en parte, manipulables en invernadero.
2. Analizar las diferencias estacionales de calidad de los tallos florales cosechados, en especial las referidas al área foliar específica, y sus posibles relaciones con las condiciones térmicas y de radiación del periodo de desarrollo floral, y al tamaño del botón floral.
3. Proponer cambios en el manejo del sistema de cultivo que permitan mejorar la calidad de los tallos florales cosechados.

6.2. MATERIAL Y MÉTODOS

6.2.1 Medidas de variables climáticas

A lo largo de un mes representativo de cada estación (julio para verano; noviembre para otoño; enero para invierno; abril para primavera) se toman medidas de radiación fotosintéticamente activa PAR ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$), temperatura del aire ($^{\circ}\text{C}$), déficit de presión de vapor DPV (kPa) y temperatura radicular ($^{\circ}\text{C}$) con un equipo automático de adquisición de datos conectado a sensores, descrito en el capítulo 3 "Material y métodos general".

Para cada mes representativo de cada estación se calculan:

- las integrales de la radiación fotosintéticamente activa:
 - integrales medias diarias de radiación fotosintéticamente activa por unidad de superficie de cultivo: **PARd** ($\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$)
 $= \Sigma \text{PAR incidente a lo largo del día } (\text{w}\cdot\text{m}^{-2})$.
 - integrales mensuales totales de radiación fotosintéticamente activa por unidad de superficie de cultivo: **PARm** (en $\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mes}^{-1}$) = ΣPARd (30 días)
 - radiación fotosintéticamente activa acumulada a lo largo de n días del mes por unidad de superficie de cultivo: **PAR** (en $\text{MJ acumulados}\cdot\text{m}^{-2}$) = ΣPARd_n
 - radiación fotosintéticamente activa acumulada a lo largo de n días del mes por unidad de superficie foliar: **PAR_{hojas}** (en $\text{MJ acumulados}\cdot\text{m}^{-2}$) = **PAR/LAI**.
- las unidades térmicas para esos mismos periodos:
 - unidades térmicas diarias: **CDd** ($^{\circ}\text{Cd}$) = temperatura media diaria – Cero Vegetativo (7°C)
 - unidades térmicas mensuales (30 días): **CDm** ($^{\circ}\text{Cd}$) = ΣCDd

- acumulación de unidades térmicas a lo largo del mes: **CD**
(°Cd) = $\sum CDd$

6.2.2 Medidas de biomasa, crecimiento y desarrollo

Se cosechan todos los tallos florales en el estado de recolección comercial, cuando el botón floral tiene aproximadamente forma cilíndrica.

En el laboratorio se toman las medidas siguientes en cada tallo floral:

- Peso fresco (g)
- Peso seco (g) a las 72 h a 80°C
- Peso seco (g) de hojas
- Longitud del tallo (cm)
- Número de hojas
- Área foliar total (cm²)
- Diámetros (en mm) del tallo floral en su base y del botón floral.
- Longitud del botón floral (mm)

A lo largo de cada mes representativo de cada estación se calcula la cosecha media diaria, expresada por unidad de superficie de cultivo, tanto en biomasa seca (**BNd** en g.m⁻²), como en número de tallos, así como la acumulación de biomasa seca a lo largo del mes (**BN** en g.m⁻²), y la cosecha media mensual (**BNm**) así como la superficie evaporativa media mensual correspondiente al tallo floral, que constituye el índice de área foliar medio de los tallos florales (**LAI** en m².m⁻²). Además, se ha determinado el área foliar específica (SLA en cm² de hoja por gramo de biomasa seca foliar), representativa de cada estación.

6.2.3 Medidas de concentración de nitrógeno

Las hojas de los tallos florales en los que se hacen las medidas de crecimiento (epígrafe 6.2.2), se secan en estufa, se determina su peso seco, se muelen hasta el grado de polvo y se conservan selladas hasta la determinación analítica de los contenidos de nitrógeno total por el método Kjeldhal descrito por Bremmer (1965).

6.2.4 Análisis estadístico

Tanto la producción floral como las características de los tallos florales producidos se comparan entre estaciones mediante análisis de la varianza utilizando el criterio de Tukey (HSD al 99%) para la separación de medias.

Además, para la obtención de los modelos estimativos del incremento de biomasa floral por área de cultivo (BN), se realiza, en cada estación, análisis de regresión múltiple con selección de variables *stepwise* (Draper y Smith, 1998), siendo BN la variable dependiente y, tanto la integral de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) como la integral térmica (CD), las variables regresoras correspondientes. En este tipo de análisis se determina la regresión lineal simple más significativa con cada una de las variables regresoras. Posteriormente, se van incluyendo o eliminando en el modelo el resto de las variables regresoras. Para ello se utiliza el resultado del análisis de la varianza que se realiza en cada paso y una probabilidad fija de entrada en el modelo ($p < 0,01$) y otra de salida ($p < 0,01$).

Tabla 6.1 Condiciones climáticas medidas en el invernadero durante el cultivo hidropónico de rosa.

	Verano <i>julio</i>	Otoño <i>noviembre</i>	Invierno <i>enero</i>	Primavera <i>abril</i>
Radiación fotosintéticamente activa				
Integral mensual (MJ.m ⁻² .mes ⁻¹)	109,89	80,88	84,64	191,83
Integral diaria media (PARd) (MJ.m ⁻² .d ⁻¹)	3,663	2,696	2,821	6,394
Radiación global				
<i>Intensidad de radiación máxima</i>				
medias diarias (exterior) (w.m ⁻²)	1085	607	594	993
medias diarias (interior) (w.m ⁻²)	481	565	522	926
Fotoperiodo (h)	14h32m	10h19m	10h00m	13h12m
Temperatura del aire				
Media diaria (°C)	23,29	17,64	16,94	19,55
Integral térmica diaria (CDd) (°C-día)	16,3	10,6	9,9	12,6
Integral térmica mensual (°C-día)	488,6	319,2	298,2	376,6
Media de las máximas diarias (°C)	32,3	23,8	23,1	26,9
Media de las mínimas diarias (°C)	17,6	14,0	13,2	15,0
Salto térmico diario ambiente aéreo(°C)	14,7	9,8	9,9	11,9
Temperatura radicular				
Media diaria (°C)	26,51	21,00	20,98	23,17
Media de las máximas diarias (°C)	32,48	25,69	24,8	27,39
Media de las mínimas diarias (°C)	19,1	15,2	14,0	16,7
Salto térmico diario ambiente radicular (°C)	13,38	10,49	10,80	10,69
Déficit de la presión de vapor del aire				
Media de las máximas diarias (kPa)	2,47	2,02	1,51	1,89
Media de las mínimas diarias (kPa)	0,11	0,07	0,09	0,16

6.3. RESULTADOS

6.3.1 Características estacionales de las condiciones climáticas del cultivo.

Los caracteres climáticos se reflejan en la Tabla 6.1 .

6.3.1.1 Radiación fotosintéticamente activa recibida por la planta.

6.3.1.1.1 Radiación fotosintéticamente activa incidente.

Merece destacar el menor nivel de radiación interior en el invernadero durante los meses de verano, otoño e invierno con niveles máximos diarios de 481, 565 y 522 w.m^{-2} , respectivamente, respecto del de primavera que supera entre un 64% al de otoño y un 92% al de verano.

Los bajos niveles de radiación en verano se deben al empleo de la malla de sombreado, que supone una reducción de la radiación incidente del exterior del 56%, frente a reducciones entorno al 10% el resto del año, cuando no se sombrea la cubierta exterior.

6.3.1.1.2 Integral mensual de la radiación fotosintéticamente activa.

Considerando el fotoperiodo se han determinado las integrales mensuales (MJ.m^{-2}), y en verano, con los menores niveles de máximos diarios, resulta una integral mensual superior a las del otoño e invierno. En primavera la radiación acumulada multiplica por 1,75 la del verano.

6.3.1.2 Temperatura del aire y del entorno radicular y déficit de la presión de vapor del aire.

Las medias diarias de las temperaturas del aire y del entorno radicular, tanto las correspondientes a las máximas como a las mínimas, son superiores en verano, lo cual conduce tanto a la mayor integral térmica mensual (698,6 $^{\circ}\text{Cd}$) como a los mayores déficits de presión de vapor del aire (Tabla 6.1 , media de las máximas diarias: 2,47kPa).

Las integrales térmicas son de orden similar en otoño, invierno y primavera.

El salto térmico diario medio es del mismo orden en los ambientes aéreo y radicular, pero entre estaciones, se distingue el mayor salto térmico en verano, (14,7 °C y 13,4 °C en los ambientes aéreo y radicular, respectivamente), seguido por la primavera con 3°C menos y, después el otoño y el invierno, con saltos térmicos radiculares similares a la primavera pero 1°C inferiores en el ambiente aéreo.

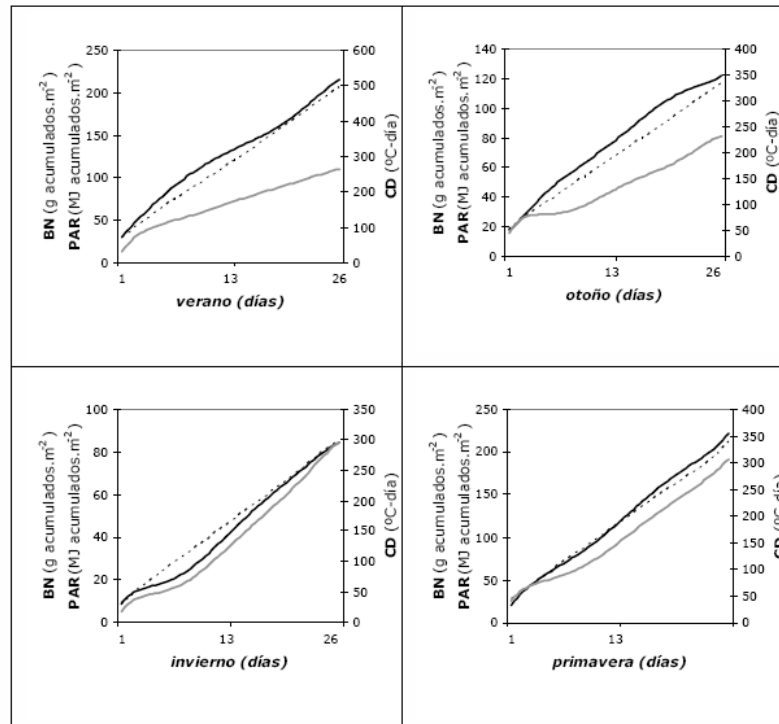


Figura 6.1 Acumulación diaria de cosecha, de radiación fotosintéticamente activa y de unidades térmicas, en periodos representativos de las cuatro estaciones, en cultivo de rosa en invernadero.

BN —, en gramos de biomasa seca de tallos acumulados.m⁻²
 PAR —, en MJ acumulados.m⁻²
 CD ... en °Cdía

6.3.2 Tasa mensual de producción de tallos florales.

6.3.2.1 Número de tallos florales por unidad de superficie de cultivo e índice de área foliar del tallo floral.

Las máximas cosechas mensuales se producen en verano y primavera, con 9 y 8 tallos.m⁻², respectivamente, seguidos por el otoño, con 6 tallos y, finalmente, el invierno con 4 tallos (Tabla 6.2). El índice de área foliar de los tallos florales varía por estaciones con el mismo orden de prioridad que el número de tallos (Tabla 6.3).

Tabla 6.2 Producción mensual de tallos florales de rosal cultivado en invernadero en hidroponía.

	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
Nº tallos. m ⁻²	8,526 a	5,616 b	3,528 c	8,365 a
Biomasa seca . m ⁻²	226,80 ab	141,47 c	96,32 d	248,50 a

Letras diferentes en cada columna indican diferencia significativa. Separación de medias por Tukey HSD (p<0,0001).

Tabla 6.3 Índice de área foliar de los tallos florales (LAI) y coeficiente de absorción de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) de las hojas de los tallos florales de rosa en cada estación.

	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
LAI de los tallos florales (m ² .m ⁻²)	1,465 a	0,890 c	0,603 d	1,224 ab
Coeficiente de absorción de la PAR (J.m ⁻² .s ⁻¹)	0,29	0,35	0,54	0,61

Letras diferentes en la fila de LAI indican diferencia significativa. Separación de medias por Tukey HSD (p<0,0001).

6.3.2.2 Biomasa seca de los tallos florales cosechados

Sin embargo, un mayor índice de área foliar en verano no implica una mayor biomasa seca. Considerando este parámetro, la primavera supera al

verano con 248,50 g de materia seca por m² de cultivo, frente a 226,80 en verano (Tabla 6.2).

6.3.3 Modelos de estimación de la cosecha en función de factores climáticos.

6.3.3.1 Modelos de estimación de la cosecha en función de la radiación fotosintéticamente activa.

El coeficiente de determinación de la relación de estimación de la biomasa seca en función de la radiación absorbida es de 0,83, muestra una eficiencia de la radiación 1,40 g.MJ⁻¹ (Tabla 6.4) y, en la Figura 6.2 se aprecia la pérdida de linealidad de esta función con la referida al verano, principalmente y, en menor grado, la de invierno.

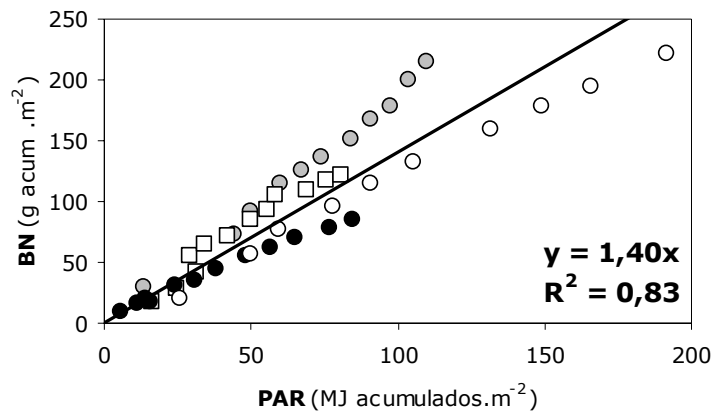


Figura 6.2 Modelo anual de estimación de la cosecha acumulada de tallos de flor (BN) y la radiación PAR absorbida, en cultivo de rosa en invernadero.

(LEYENDA; círculos: gris=verano, blanco=primavera, negro=invierno; □=otoño).

Tabla 6.4 Modelos de estimación de la cosecha de rosa en invernadero, en función de la radiación absorbida para cada estación y modelo general de aplicación para todo el año.

		r^2	EUR
<i>general</i>	$BN = 1,40 PAR$	0,78	1,40
<i>Verano</i>	$BN_v = 1,87 PAR$	0,99	1,87
<i>Otoño</i>	$BN_o = 1,62 PAR$	0,95	1,62
<i>Invierno</i>	$BN_i = 1,07 PAR$	0,98	1,07
<i>Primavera</i>	$BN_p = 1,19 PAR$	0,99	1,19

La cosecha acumulada a lo largo del mes representativo de cada estación es la variable dependiente (**BN** en $g.m^{-2}$) y la independiente la radiación absorbida (**PAR** en $MJ.m^{-2}$) a lo largo del mes. Los subíndices **v**, **o**, **i** y **p** corresponden a verano, otoño, invierno y primavera, respectivamente. Para cada uno de los modelos obtenidos se indican: el coeficiente de determinación y la eficiencia de uso de la radiación en la producción de cosecha (**EUR** en $g.MJ^{-1}$).

Las eficiencias de radiación obtenidas de los modelos específicos para cada estación son muy variables. Revelan que la eficiencia de radiación que debería representar a la tasa de producción mensual durante todo el año ($1,40 g.MJ^{-1}$), por un lado, subestima la de verano ($1,87 g.MJ^{-1}$) pero también la de otoño ($1,62 g.MJ^{-1}$), y, por otro lado, sobrestima la de invierno ($1,07 g.MJ^{-1}$) y, en menor grado, la de primavera ($1,19 g.MJ^{-1}$)

Se revelan diferencias estacionales en los coeficientes de absorción de PAR (Tabla 6.3). El mayor coeficiente corresponde a la primavera ($0,61 J.m^{-2}.s^{-1}$), que es cuando sobre la planta incide más radiación, le sigue el invierno ($0,54$) y después el otoño ($0,35$). En estas dos últimas estaciones, tanto los niveles de radiación incidente como la integral de las mismas son muy similares, por lo que la diferencia deberá asignarse a la mayor superficie fotosintética en otoño. El coeficiente de absorción de PAR en verano ($0,29$), es, con mucho, el menor del año y esto es así por la mayor superficie foliar expuesta.

6.3.3.2 Modelos de estimación de la cosecha en función de la integral térmica

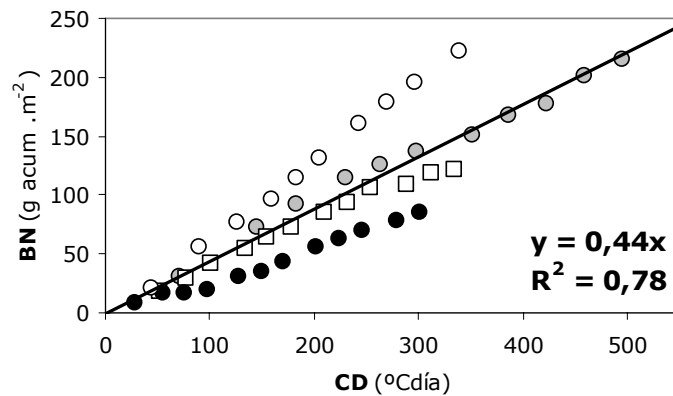


Figura 6.3 Modelo anual de estimación de la cosecha acumulada de tallos de flor (BN) y la integral térmica (CD), en cultivo de rosa en invernadero.

(LEYENDA; círculos: gris=verano, blanco=primavera, negro=invierno; □=otoño).

La expresión anual vierte una eficiencia térmica de producción de biomasa de 0,44 g por cada grado Celsius por encima de la temperatura base con un nivel de correlación de 0,78. Al comparar ésta con cada una de las obtenidas en cada estación se ve que la general es de un orden ligeramente superior a las obtenidas en verano (0,41) y en otoño (0,39), sin embargo, en un orden de magnitud superior, sobrestima la de invierno (0,27) mientras que subestima la de primavera (0,65).

Tabla 6.5 Modelos de estimación de la cosecha de rosa en invernadero, en función de la integral térmica para cada estación y modelo general de aplicación para todo el año.

		r^2	Eficiencia Térmica
general	$BN = 0,44 CD$	0,78	0,44
Verano	$BN_v = 0,41 CD$	0,99	0,41
Otoño	$BN_o = 0,39 CD$	0,98	0,39
Invierno	$BN_i = 0,27 CD$	0,98	0,27
Primavera	$BN_p = 0,65 CD$	0,99	0,65

La cosecha acumulada a lo largo del mes representativo de cada estación es la variable dependiente (BN en $g.m^{-2}$) y la independiente las unidades térmicas acumuladas (CD en $^{\circ}Cd$) a lo largo del mes. Los subíndices **v**, **o**, **i** y **p** corresponden a verano, otoño, invierno y primavera, respectivamente. Para cada uno de los modelos obtenidos se indican: el coeficiente de determinación y la eficiencia térmica en la producción de cosecha (en $g.(^{\circ}Cd)^{-1}.m^{-2}$).

6.3.3.3 Modelos de estimación de la cosecha en función de la integral de radiación y la integral térmica.

El análisis mediante regresión múltiple con selección de variables *stepwise* selecciona las variables en función de la capacidad de representar una de ellas a la otra, de tal modo que si el nivel de correlación entre ellas es elevado considera elegir sólo una, por el contrario, si no es así, no rechaza ninguna.

En el modelo anual (Tabla 6.6.) permanecen las dos variables de entrada, integral de radiación fotosintéticamente activa mensual acumulada a lo largo del mes (PAR) e integral térmica mensual (CD). Los coeficientes correspondientes son $0,80 g.MJ^{-1}$ y $0,21 g.^{\circ}Cd$, respectivamente.

Tabla 6.6 Modelo general de estimación de la cosecha de tallos de flor de rosa, en función de la radiación absorbida y de las unidades térmicas acumuladas en invernadero. Relaciones de ajuste del modelo en cada estación.

	r^2	BN_{real} vs $BN_{estimada}$
general	$BN = 0,80 PAR + 0,21 CD$	0,98
Verano		1,08
Otoño		0,96
Invierno		0,65
Primavera		1,02

Se ha aplicado análisis de regresión múltiple con selección de variables *stepwise*. La cosecha acumulada es la variable dependiente (**BN** en g de biomasa seca de tallos florales cosechados por m² de cultivo a lo largo del mes representativo de cada estación). Las variables regresoras de entrada han sido la radiación absorbida (**PAR** en MJ.m⁻²) y las unidades térmicas acumuladas (**CD** en °Cd) a lo largo del mes. Las probabilidades de las dos variables en el modelo final son menores de 0,0001. Error estándar: 1,61. BN_{real} vs $BN_{estimada}$ indica la relación entre los tallos florales cosechados y los estimados por el modelo.

Un buen ajuste del modelo es aquél en el que la relación entre la biomasa real y la estimada es la unidad. Esto ocurre en verano (1,08), otoño (0,96) y primavera (1,02), mientras que en invierno (0,65) el nivel de desajuste es del 35%.

Los coeficientes, de radiación y/o térmico, de los modelos para cada estación se revelan específicos para cada una de ellas y diferentes a los obtenidos en la expresión anual (Tabla 6.7).

En verano, invierno y primavera, permanecen las dos variables, mientras que en otoño el análisis ha rechazado la integral de radiación y es la integral térmica la que representa a ambas.

Los coeficientes de radiación y térmicos obtenidos en verano, invierno y primavera son diferentes. El coeficiente de radiación de verano casi triplica a los de invierno y primavera, similares entre sí.

El coeficiente térmico de primavera es igual que el obtenido en la expresión univariable de otoño, y es más del doble que los obtenidos en verano e invierno, que son similares entre sí.

Tabla 6.7 Modelos estacionales de estimación de la cosecha de tallos de flor de rosa, en función de la radiación absorbida y de las unidades térmicas acumuladas en invernadero.

		r^2	probabilidades	Coefficiente Radiación	Coefficiente Térmico
<i>Verano</i>	$BN_v = 1,18 PAR_v + 0,16 CD_v$	0,99	p(PAR):0,001 p(CD):0,025 Err.estand.:1,68	1,18	0,16
<i>Otoño</i>	$BN_o = 0,39 CD_o$	0,99	p(PAR):0,037 p(CD):0,004 Err.estand.:2,78		0,39
<i>Invierno</i>	$BN_i = 0,51 PAR_i + 0,14 CD_i$	0,99	p(PAR):0,0002 P(CD):0,0001 Err.estand.:0,78	0,51	0,14
<i>Primavera</i>	$BN_p = 0,47 PAR_p + 0,39 CD_p$	0,99	p(PAR):0,0042 p(CD):0,006 Err.estand.:1,32	0,47	0,39

Se ha aplicado análisis de regresión múltiple con selección de variables stepwise. La cosecha acumulada a lo largo del mes representativo de cada estación es la variable dependiente (**BN** en g.m⁻²). Las variables regresoras de entrada han sido la radiación absorbida (**PAR** en MJ.m⁻²) y las unidades térmicas acumuladas (**CD** en °Cd) a lo largo del mes. Los subíndices **v**, **o**, **i** y **p** corresponden a verano, otoño, invierno y primavera, respectivamente. Para cada uno de los modelos obtenidos se indican: el coeficiente de determinación, las probabilidades de las variables regresoras en los modelos finales, los correspondientes errores estándar y, se señalan, en su caso, los coeficientes de radiación (en g.MJ⁻¹) y térmicos (en g.(°Cd)⁻¹.m⁻²).

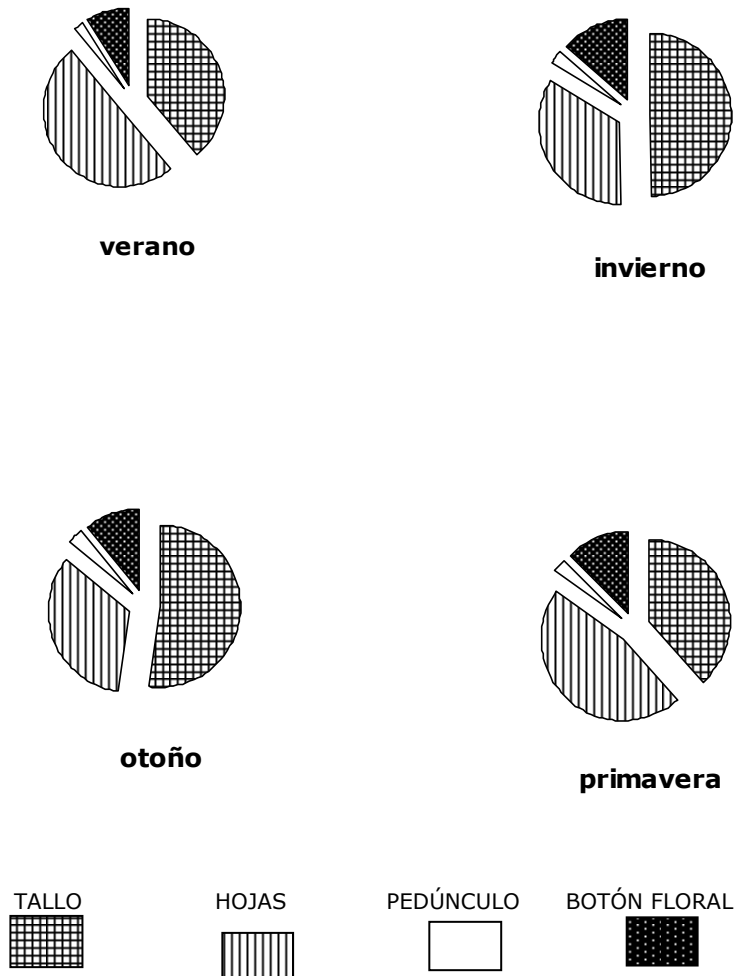


Figura 6.4 Caracterización estacional del reparto de la biomasa seca del tallo floral de rosa, en distintos órganos: tallo, hojas, pedúnculo y botón floral.

6.3.4 Caracteres cualitativos de los tallos florales cosechados.

6.3.4.1 Reparto de la biomasa seca del tallo floral entre el tallo, las hojas, el pedúnculo y el botón floral y caracteres cualitativos del tallo floral fresco.

Entre el 80% y el 90% de la biomasa seca se destina a los tallos y las hojas, seguidos de lejos por el botón floral (9%-14%), siendo la menor proporción para el pedúnculo (Figura 6.4).

En otoño e invierno, la proporción destinada a los tallos supera a la de las hojas, en estas estaciones se obtienen los tallos de mayor longitud. En primavera, con los tallos más cortos y por tanto menor número de hojas, es equitativo el reparto entre estos dos órganos, y, en verano, los tallos son más cortos que en otoño e invierno y disponen del mismo número de hojas lo que conduce a una mayor proporción de biomasa seca de las hojas frente al tallo.

Tabla 6.8 Caracteres cualitativos del tallo floral fresco de rosa, en cultivo hidropónico en invernadero.

	<i>Verano</i>	<i>Otoño</i>	<i>Invierno</i>	<i>Primavera</i>
Longitud del tallo (cm)	104,9 ± 6 b	116,8 ± 9 a	118,3 ± 10 a	91,9 ± 13 c
Diámetro tallo (mm)	8,1 ± 1 a	8,2 ± 1 a	8,2 ± 1 a	7,9 ± 1 a
Nº hojas por tallo	18,2 ± 2 b	18,2 ± 3 b	20,6 ± 3 a	15,9 ± 2 c
Área Foliar total tallo (cm ²)	1718 ± 297 a	1544 ± 275 ab	1710 ± 365 a	1463 ± 332 b
Área media por hoja (cm ²)	94,6 ± 14 a	84,9 ± 12 b	84,3 ± 11 b	91,6 ± 12 a

Letras diferentes en cada fila indican diferencia significativa. Separación de medias por Tukey HSD ($p < 0,0001$).

Hay diferencias en la tipología de las hojas (Tabla 6.8), las de verano y primavera tienen más superficie que las de otoño e invierno. Los botones florales más voluminosos son los de invierno, seguidos de los de primavera y, finalmente, y similares entre sí, los de otoño y verano.

6.3.4.2 Área foliar específica, relación entre biomasa fresca y biomasa seca del tallo floral y concentración de nitrógeno total en las hojas.

Hay una estrecha relación entre los parámetros área foliar específica y relación entre las biomasa fresca y seca de los tallos florales ($r^2=0,80$ en Figura 6.5).

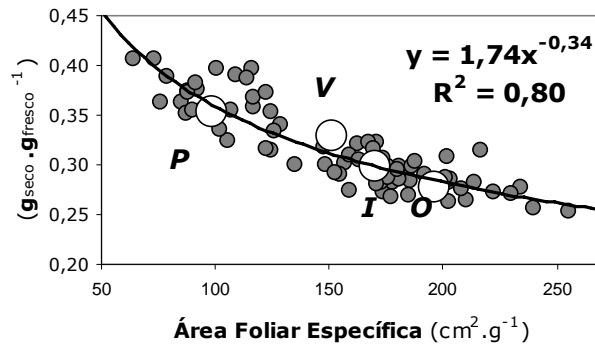


Figura 6.5 La correlación entre las variaciones del área foliar específica y la correspondiente al ratio biomasa fresca/biomasa seca de los tallos florales.

(V=verano; O=otoño; I=invierno; P=primavera). $p < 0,0001$.

En *otoño* e *invierno* el área foliar específica es mayor y concurre con la mayor proporción de biomasa fresca frente a seca de los tallos florales y también, con la mayor concentración de nitrógeno en hojas.

La menor relación entre la biomasa fresca y seca se da en *primavera* junto con la menor área foliar específica y la menor concentración de nitrógeno en hojas.

En *verano* se muestra una considerable variabilidad tanto del área foliar específica como de la relación entre la biomasa fresca y seca de los tallos florales. Los valores medios de ambos parámetros ocupan una situación intermedia respecto al resto del año y, asimismo ocurre con la concentración de nitrógeno en las hojas.

No se observa relación entre los parámetros descritos anteriormente para cada estación y los volúmenes correspondientes de botón floral. Los menores corresponden a verano y otoño, los mayores a invierno y ocupan una situación intermedia los de primavera.

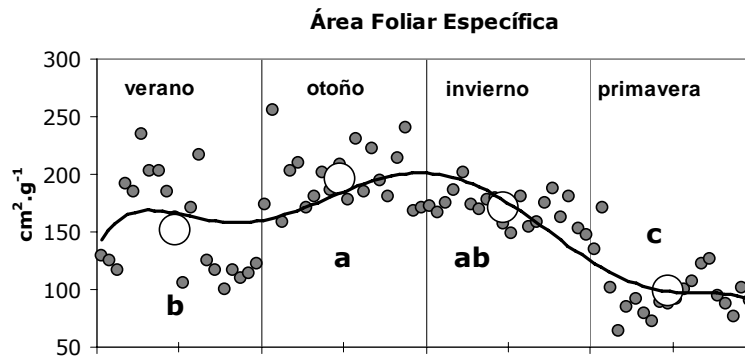


Figura 6.6 Variación estacional del Área Foliar Específica de los tallos florales de rosa cultivada en invernadero.

Separación de medias por Tukey HSD ($p < 0,0001$). Letras diferentes indican diferencia significativa.

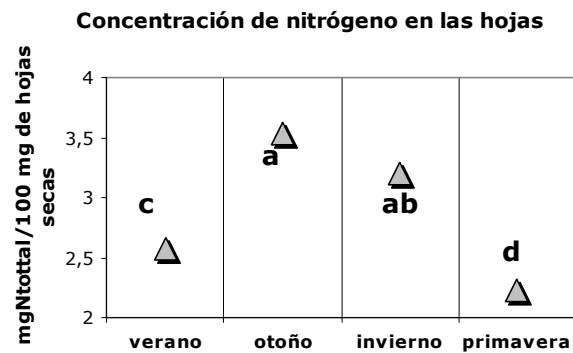


Figura 6.7 Diferencias estacionales de la concentración de nitrógeno total en las hojas del tallo floral de rosa en invernadero.

Separación de medias por Tukey HSD ($p < 0,0001$). Letras diferentes indican diferencia significativa.

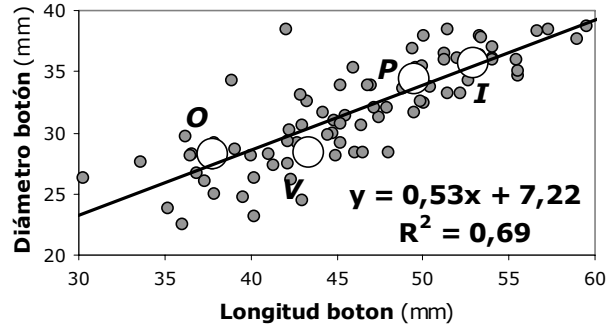


Figura 6.8 Correlación entre las variaciones estacionales del diámetro del botón floral de rosa y la longitud de los mismos.

(V=verano; O=otoño; I=invierno; P=primavera). $p < 0,0001$.

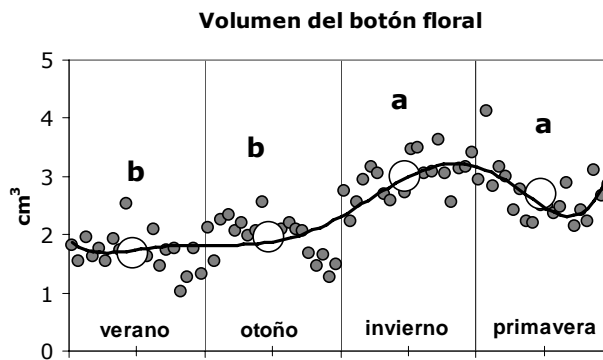


Figura 6.9 Variaciones estacionales del volumen del botón floral de rosa.

Separación de medias por Tukey HSD ($p < 0,0001$). Letras diferentes indican diferencia significativa.

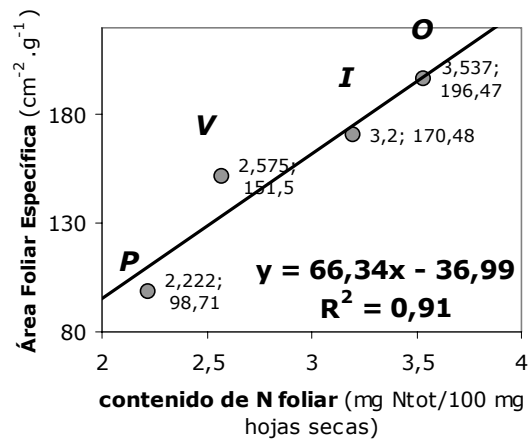
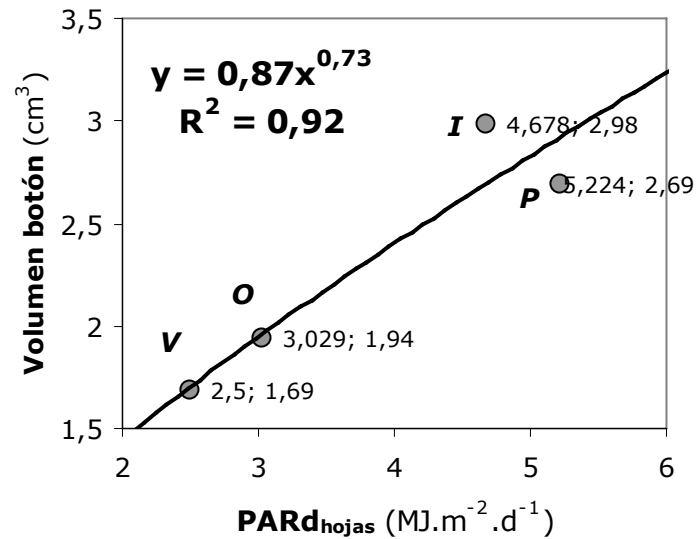


Figura 6.10 Relación entre el Área Foliar Específica y el contenido de nitrógeno foliar, en tallos florales de rosa en cultivo hidropónico.

(V=verano; O=otoño; I=invierno; P=primavera). $p=0,05$.

a) Relación con la integral diaria de la radiación incidente fotosintéticamente activa por unidad de superficie foliar (**PARd_{hojas}** en MJ. m⁻².d⁻¹).
p = 0,04



b) Relación con la eficiencia de uso de la radiación fotosintéticamente activa (**EUR** en g.MJ⁻¹).
p = 0,005

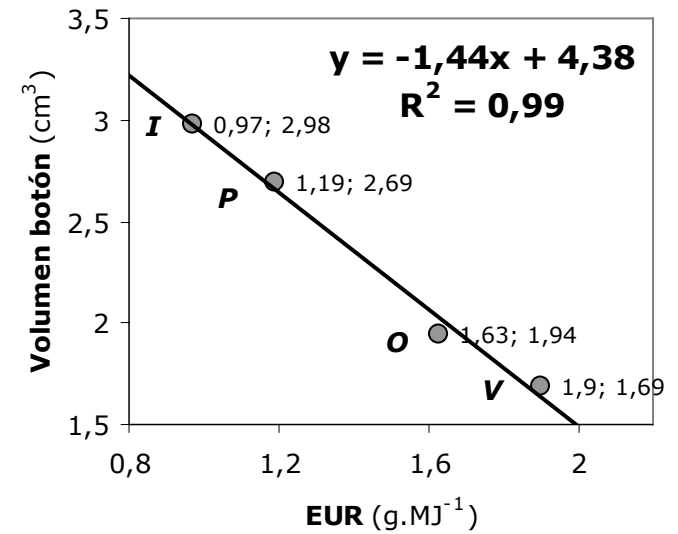


Figura 6.11 Relaciones del volumen del botón floral de rosa con la radiación fotosintéticamente activa en invernadero.

(V = verano; O = otoño; I = invierno; P = primavera)

6.4. DISCUSIÓN

Para desarrollar un modelo de crecimiento es necesario entender las respuestas en la producción de biomasa seca ante diversas condiciones ambientales, tales como la temperatura, la luz, la disponibilidad de agua y nutrientes, el fotoperiodo y las características del cultivo (Olesen y Grevsen, 1997).

En nuestro caso, la disponibilidad de agua y nutrientes en el entorno radicular está asegurada. Considerando que la estructura de la planta, a excepción de los tallos florales en crecimiento, es estable a lo largo del ciclo anual, las diferencias estacionales de producción de cosecha deben venir marcadas por los factores ambientales, principalmente la radiación incidente, pero también la temperatura.

6.4.1 Modelos de estimación de la cosecha en función de la radiación incidente fotosintéticamente activa.

Monteith (1977) mostró que en la mayoría de cultivos - de un total de 23 experimentados -, existe una colinealidad entre la cosecha producida y la radiación interceptada por el cultivo, con lo que propuso estimar la cosecha multiplicando a la integral de la radiación un coeficiente de conversión de la radiación en materia seca (ϵ), que Russell et al (1989) indican debe ser específico para cada fase de desarrollo de un cultivo.

$$\mathbf{BN}(t) = \epsilon * \mathbf{APAR}(t),$$

siendo $\mathbf{BN}(t)$ la cosecha a estimar en un tiempo t y,
 \mathbf{APAR} , la integral de la radiación fotosintéticamente activa incidente en el tiempo t

En nuestro caso, la cosecha corresponde a los tallos florales en el punto de recolección, que aunque suponen sólo una proporción de la parte aérea de la planta, constituyen el sumidero principal en la misma. Considerando que la proporción restante permanece estable y que el suministro de agua y nutrientes es óptimo, obtenemos las relaciones de estimación de la cosecha basadas en la \mathbf{PAR} incidente acumulada sobre los tallos florales (Tabla 6.4)

Del modelo de estimación de la cosecha (gramos de tallos florales por unidad de superficie de cultivo), que se extrae de todos los valores que representarían a las distintas exposiciones a la radiación que pueden darse a lo largo del ciclo anual bajo condiciones habituales de cultivo protegido, se deduce un coeficiente de conversión (ϵ) de $1,40 \text{ g.MJ}^{-1}$ ($\sim 0,30 \text{ g.mol}^{-1}$), con un nivel de ajuste del 83% y, es la producción correspondiente al verano la que se ve menos representada por este modelo (Figura 6.2).

De los modelos específicos para cada estación se extraen (**Tabla 6.4**) ϵ superiores al modelo anual en verano ($1,87 \text{ g.MJ}^{-1}$) y otoño ($1,62 \text{ g.MJ}^{-1}$), e inferiores en primavera ($1,19 \text{ g.MJ}^{-1}$) e invierno ($1,07 \text{ g.MJ}^{-1}$).

Si se considera la fracción de radiación que es interceptada por la planta que depende de la estructura de la misma y de la disposición de sus hojas, la estimación de la cosecha es más ajustada.

La fracción de intercepción de la radiación (f) puede calcularse a partir de la ley de Beer (Monsi y Saeki, 1953):

$$f = 1 - \exp(-k \cdot \text{LAI}),$$

considerando que **LAI** es el Índice de Área Foliar medio de los tallos florales en el punto de recolección y que **k** es el coeficiente de extinción de la radiación solar global - específico del cultivo en un estado de desarrollo concreto, en nuestro caso el tallo floral en el punto de recolección -, la estimación de la cosecha en un tiempo - **BN** (t) -, siendo **APAR** (t) la integral de radiación fotosintéticamente activa en un tiempo t , quedaría de este modo:

$$\text{BN} (t) = f * \epsilon * \text{APAR} (t)$$

Aunque en este trabajo no se han determinado los coeficientes de extinción que corresponderían a cada estación, pueden deducirse diferencias estacionales a partir de los valores medios de los LAI de los tallos florales y de la densidad de tallos por unidad de superficie de cultivo. Cuanto mayor es la densidad de tallos, también es mayor la proporción de hojas en sombra a medida que se desciende por el dosel, y esto implica que el coeficiente de extinción **k** sea mayor, lo que supone la reducción del coeficiente de absorción de la radiación por las hojas.

En la Tabla 6.3 se indican los LAI medios de los tallos florales y los coeficientes de absorción de la radiación potenciales para cada estación, en los que consideramos que k es constante.

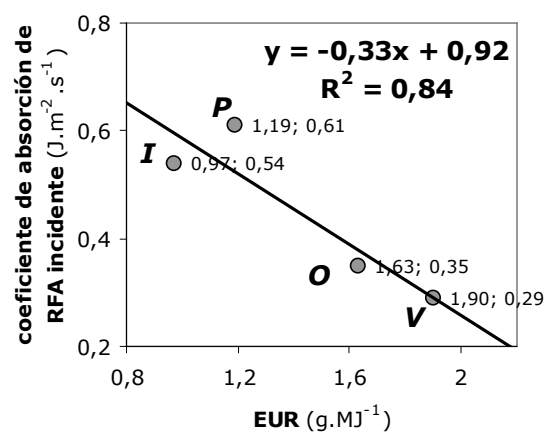
Sin embargo, los mayores LAI y las mayores densidades de tallos, ocurren en verano y primavera (LAI: 1,47 $m^2 \cdot m^{-2}$ y 1,22 $m^2 \cdot m^{-2}$ en verano y primavera, respectivamente), y los menores en invierno y en otoño. Gutiérrez (2002) estimó un k medio diario en los tallos florales de 0,63 para un LAI de los tallos florales de 1,7 $m^2 \cdot m^{-2}$.

El mayor coeficiente de extinción deberá ocurrir en verano, con la mayor densidad de tallos florales y el mayor índice de área foliar, siguiéndole de cerca la primavera y, más alejados, y por tanto con menores coeficientes de extinción, el otoño y finalmente el invierno. Ello conduce a que los coeficientes sean menores a los mostrados en la Tabla 6.3 en verano y primavera, mientras que los de otoño e invierno serán superiores. Y más aún, los coeficientes netos de primavera y de invierno pueden llegar a equilibrarse, los ya bajos coeficientes de verano ($0,29 J \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) se verán seriamente reducidos y, los de otoño se incrementarán.

La eficiencia de uso de la radiación (EUR) más elevada es la de verano, $1,87 g \cdot MJ^{-1}$, muy parecida a la definida por Gosse et al (1986) como constante en plantas C3 herbáceas ($1,93 g \cdot MJ^{-1}$), con lo que podría considerarse que el crecimiento de la planta completa dependiente de la radiación absorbida en esta estación se debe casi exclusivamente al crecimiento de los tallos florales.

Por otra parte, en cultivo de rosas se han asociado aumentos de eficiencia de la radiación a descensos en la radiación incidente (Lieth y Pasian, 1990; Gonzalez-Real, 1995). Sin embargo, como se aprecia en la Figura 6.12 a) al considerar las cuatro estaciones del ciclo anual, los aumentos de las EUR se correlacionan negativamente con los coeficientes de absorción potencial de la superficie foliar, con un considerable nivel de ajuste ($r^2=0,84$) pero no con las integrales diarias de radiación incidente ($r^2=0,04$), y el desajuste se debe principalmente al invierno - cuando éste no se considera, el ajuste de la EUR con la integral diaria de radiación es del 64% (ver en Figura 6.12 b))-.

a) Relación entre los coeficientes de absorción de la radiación incidente por unidad de superficie foliar y las eficiencias de uso de la radiación a lo largo del ciclo anual. (V=verano; O=otoño; I=invierno; P=primavera).
 $p = 0,09$



b) Relación entre la integral diaria de radiación fotosintéticamente activa por unidad de superficie de cultivo las eficiencias de uso de la radiación a lo largo del ciclo anual. La línea y ecuación y ajuste muestran la relación en la que se excluye el invierno. (V=verano; O=otoño; I=invierno; P=primavera). $p=0,4$

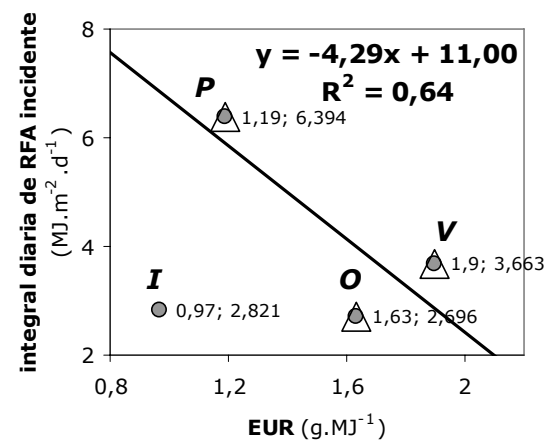


Figura 6.12 Relaciones de la eficiencia de uso de la radiación fotosintéticamente activa, en cultivo de rosa en invernadero hidropónico.

Varios autores (Cabrera et al, 1995; Kool et al, 1996) señalan que en condiciones de menor disponibilidad de luz, el rosal puede movilizar asimilados con el fin de favorecer el crecimiento. Asimismo Morisot (1996) y Gutiérrez (2002) obtienen, como en nuestro caso, mayor EUR en los meses con menor disponibilidad de luz. En épocas de alta radiación, la EUR puede disminuir porque la planta tiende a desviar asimilados hacia reservas que empleará posteriormente cuando la disponibilidad de luz sea baja. En consecuencia con lo dicho, Gonzalez-Real y Baille (2000), comprueban que la atribución de nitrógeno a las hojas durante el ciclo de crecimiento del tallo, es mayor cuando la planta dispone de menos luz. Es conocida la relación entre la cantidad de nitrógeno en la hoja y la producción de asimilados (Sinclair y Horie, 1989) ya que la capacidad de fotosíntesis neta de las hojas depende de la concentración de nitrógeno foliar (Reich et al 1998).

Los coeficientes de absorción se refieren a la superficie foliar por unidad de área de cultivo, con lo que caracteres morfogenéticos foliares, como el área foliar específica (SLA), pueden aportarnos información que ayude a explicar estas respuestas estacionales diferenciadas a la EUR.

Se han estudiado las respuestas morfológicas a cambios en la disponibilidad de luz.

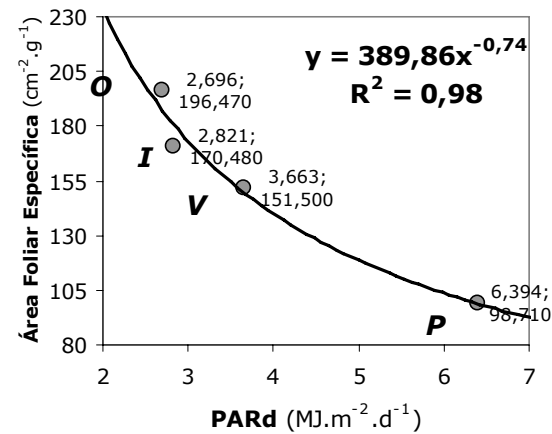
Se ha visto que con la reducción de los niveles de luminosidad se reducen el contenido de asimilados foliares (sacarosa y almidón), el grosor de la hoja fresca y el diámetro de los tallos, pero aumentan el área foliar específica (SLA) y la longitud de los tallos. Björkman (1981) y Evans (1996) interpretan estas respuestas como una priorización de la planta en el uso de sus recursos para captar más luz y producir asimilados aún cuando no vayan a ser directamente utilizados para el crecimiento. Además, tanto Morgan et al (1985) como también Percy (2000) dicen que el aumento del SLA mejora la eficiencia de uso de la luz y del CO₂.

Sin embargo los incrementos de la tasa fotosintética no tienen siempre que resultar en incrementos proporcionales de la cosecha, dependerá de si el reparto de asimilados carbonados se destina o no al crecimiento (Flore y Lakso 1989; Boonman et al., 2007; Lychnovenko et al, 2007)

En *otoño* e *invierno*, las integrales de luz incidente son las más bajas (Tabla 6.1), y esto coincide con fotoperiodos más cortos y con menores tasas de producción de tallos florales (Tabla 6.2), que parecen corresponderse con los tallos más largos (Tabla 6.8), lo que conlleva al reparto preferente de biomasa hacia al tallo frente a las hojas (Figura 6.4). Saraiva Grossi *et al* (2004) muestran en cultivos de rosa en maceta, cómo, a igualdad de integrales de radiación incidente pero con fotoperiodos diferenciados, los tratamientos de día corto resultaron en tallos florales más largos, mayor número de entrenudos y mayor área foliar total por tallo, y esto es lo que ocurre en invierno en nuestro caso. También coincide con otoño con la mayor área foliar específica (Figura 6.6) que junto con una alta concentración de nitrógeno en hoja (Figura 6.7) determina una mayor capacidad fotosintética neta (Coley et al. 1985; Coley, 1988; Reich et al. 1998) y una respuesta más flexible al aprovechamiento del nivel de luz disponible (Westloby, 1998) en condiciones de menor radiación (Wilson et al. 1999; Dahlgreen et al. 2006).

Lambers *et al* (1998) muestran cómo el aumento de la luminosidad se correlaciona positivamente con el aumento de la biomasa seca por unidad de área foliar (la inversa del área foliar específica, y, por tanto, el descenso del área foliar específica) y ésta con la tasa fotosintética. Varios autores atribuyen el incremento de esta tasa fotosintética a un incremento de las células en empalizada y, a su vez, el desarrollo de estas células, se relaciona directamente con mayores cantidades de radiación PAR acumulada (Jurik 1986; Ellsworth y Reich 1992; Gould 1993; Niinemets et al. 1999). Esto es lo que ocurre en *primavera*, que con radiación incidente más de dos veces superior a la de otoño e invierno, y fotoperiodo más largo, muestra valores menores de área foliar específica (Figura 6.6) y de concentración de nitrógeno foliar (Figura 6.7), los tallos florales son

a) Relación entre la integral diaria de la radiación incidente por unidad de superficie de cultivo PARd (y en $J.m^{-2}.s^{-1}$) y el Área Foliar Específica (x en $cm^2.g^{-1}$) a lo largo del ciclo anual. (V=verano; O=otoño; I=invierno; P=primavera). $p = 0,01$



b) Relación entre la integral diaria de la radiación incidente por unidad de superficie de cultivo PARd (y en $J.m^{-2}.s^{-1}$) y el contenido de nitrógeno foliar (V=verano; O=otoño; I=invierno; P=primavera). $p = 0,06$

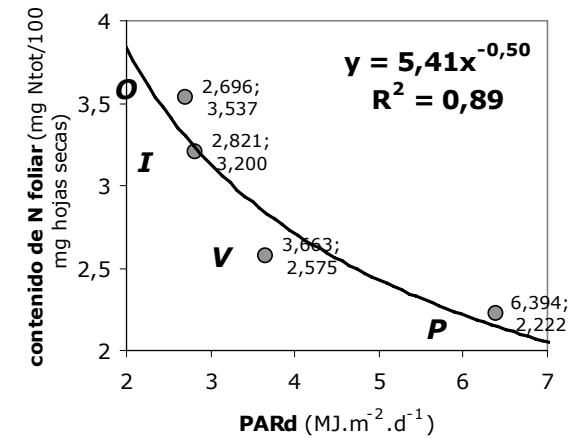


Figura 6.13 Relaciones de la integral diaria de radiación fotosintéticamente activa incidente por unidad de superficie de cultivo, con el Área Foliar Específica y con el contenido de N foliar, en tallos florales de rosa en invernadero hidropónico.

más cortos (Tabla 6.8) y es mayor el porcentaje de biomasa total del tallo floral en las hojas (Figura 6.5).

En *verano* los niveles de radiación incidente son bajos, aunque la mayor duración del fotoperiodo, conduce a integrales diarias de radiación incidente superiores a las de otoño e invierno (Tabla 6.1). El reparto de biomasa del tallo floral muestra prioridad hacia las hojas frente al tallo (Figura 6.4), y el valor medio del área foliar específica es del orden del de invierno, aunque con más dispersión de los valores individuales (Figura 6.6). Se ha sugerido que este aumento del SLA se debe a menores tasas de transpiración debidas a la mayor humedad ambiente (Givnish et al. 2004; Dahlgreen et al. 2006), pero en verano, sin embargo, nos encontramos con niveles de SLA equivalentes a los del invierno y baja humedad del aire (Tabla 6.1). Wright et al (2004) señalan, por un lado mayor capacidad fotosintética neta por unidad de biomasa en hojas con alto SLA y, por otro lado, mejor adaptación a baja disponibilidad de luz (Wilson et al 1999). Por lo tanto, estos aumentos del SLA en verano e invierno, podrían interpretarse como una adaptación de la planta para conseguir mayor área foliar para captar la radiación incidente en las condiciones de luz escasa del invierno y del verano, en esta estación debido a la malla de sombreo.

No obstante, a lo largo de todo el año hay una estrecha correlación negativa entre la integral diaria de radiación incidente y el área foliar específica ($r^2=0,98$ en iError! No se encuentra el origen de la referencia. **a**)) - que demuestra la capacidad del rosal para adoptar cambios morfogénéticos en las hojas para maximizar la captación de la luz -, pero también con el contenido de nitrógeno en las hojas ($r^2= 0,89$ en iError! No se encuentra el origen de la referencia. **b**)) - que revierte en una estrecha correlación positiva entre el área foliar específica y el contenido de nitrógeno en la hoja ($r^2=0,91$ en Figura 6.10), de modo que a mayor área foliar específica, mayor contenido de nitrógeno en la hoja y menor peso seco, y viceversa. En primavera se dan la menor área foliar específica, la menor concentración de nitrógeno en las hojas, tasas de producción de cosecha elevadas y por tanto elevados índices de área foliar (Tabla 6.2).

Sin embargo, en verano, con tasas de producción de cosecha y de índice de área foliar similares a la primavera (Tabla 6.2), las hojas muestran

áreas específicas (Figura 6.6) y contenidos de nitrógeno (Figura 6.7) superiores.

Si expresamos la integral diaria de radiación por unidad de superficie foliar de los tallos florales ($PAR_{d_{hojas}}$) en lugar de por unidad de superficie de cultivo, cuantificamos, *grosso modo*, la competitividad de las hojas por captar la radiación incidente, lo cual nos revela que los niveles más altos de radiación absorbida por unidad de área foliar, y similares entre sí, corresponden al invierno ($4,678 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{día}^{-1}$) y a la primavera ($5,224 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{día}^{-1}$), siendo los menores en verano ($2,500 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{día}^{-1}$). Y ello se correlaciona estrecha y positivamente ($r^2=0,92$ en Figura 6.11 a)) con botones florales más voluminosos y, por tanto, de mayor calidad. Y es que con contenidos de nitrógeno en la hoja no limitantes, a mayor radiación absorbida, mayor tasa fotosintética y de síntesis de asimilados transportables hacia los sumideros, siendo la máxima expresión de éstos, el botón floral ($r^2= 0,99$ en Figura 6.11 b)).

6.4.2 Modelos de estimación de la cosecha en función de la temperatura.

En la Figura 6.3 se observa que el modelo de estimación de la cosecha en función de la integral de la temperatura del aire por encima del cero vegetativo, muestra un ajuste similar al de la estimación en función de la radiación incidente ($r^2=0,78$). Sin embargo, las estaciones que se ven menos representadas en la estimación de su cosecha son la primavera y el invierno. La eficiencia térmica que se deduce es de $0,44 \text{ g.m}^{-2} \cdot (\text{°Cd})^{-1}$ ($0,063 \text{ g.p}^{-1} \cdot (\text{°C})^{-1}$).

De los modelos específicos para cada estación se obtienen las correspondientes eficiencias térmicas. Las de verano y otoño, aunque inferiores a $0,44 \text{ g.m}^{-2} \cdot (\text{°Cd})^{-1}$, ($0,41$ y $0,39$, respectivamente) se encuentran cercanas (Tabla 6.5). En la Figura 6.1 se observa que en estas dos estaciones la acumulación de cosecha sigue el patrón de la integral térmica. La eficiencia térmica de invierno es menor ($0,27 \text{ g.m}^{-2} \cdot (\text{°Cd})^{-1}$) y, por el contrario, la de primavera es superior ($0,65 \text{ g.m}^{-2} \cdot (\text{°Cd})^{-1}$).

En cultivo de rosas cv Dallas con tallos arqueados, Gutiérrez (2002) ha estudiado el ajuste de modelos de crecimiento del tallo floral en función de la integral térmica (restando el cero vegetativo 7°C), determinando en tres estaciones (verano, otoño y primavera) el coeficiente térmico $\text{g} \cdot (\text{°Cd})^{-1}$ que corresponde a la tasa máxima de crecimiento del tallo floral, que es mayor en primavera ($0,118 \text{ g.p}^{-1} \cdot (\text{°Cd})^{-1}$) ($=0,83 \text{ g.p}^{-1} \cdot \text{m}^{-2} \cdot (\text{°Cd})^{-1}$).

El registro de temperatura de otoño e invierno es similar y también la integral de la radiación incidente, pero la tasa de cosecha en otoño supera a la de invierno y ello debe asociarse a las condiciones ambientales previas a la cosecha de los tallos florales.

La temperatura regula el crecimiento y el desarrollo, y la duración del ciclo (Ritchie y Ne Smith, 1991). El ciclo de desarrollo del tallo sigue una función exponencial, produciéndose la mayor tasa de crecimiento en el estado de botón visible. Gutiérrez (2002) ha calculado los valores medios diarios de las unidades térmicas necesarias para la aparición de cada estado de desarrollo del tallo floral, y como media de las estaciones estudiadas, las unidades térmicas necesarias hasta el estado de botón visible son de 455 °Cd

y, para el ciclo completo un total de 733 °Cd. Esto supone que las unidades térmicas acumuladas desde el último corte de tallos hasta que el nuevo tallo alcanza el estado de botón visible suponen el 62% del total necesario para que alcance el punto de recolección. Cuanto antes se llega a 455 °Cd, más corta es la duración del ciclo de desarrollo del tallo floral.

Las menores integrales térmicas mensuales de otoño e invierno (en °Cd: 319,2 y 298,2, respectivamente), indican que la duración del ciclo de desarrollo del tallo floral es superior a un mes, pero, en parte, la mayor cosecha en otoño frente a invierno puede asociarse a que se han alcanzado antes los 455°Cd necesarios, por lo que las temperaturas medias en el mes anterior al considerado para cada estación, deberán haber sido superiores en otoño que en invierno.

En verano, la integral térmica mensual supone el 67% del total para completar el ciclo (488,6 °Cd) y, aunque los niveles de radiación son bajos debido al sombreado, la temperatura debe acelerar el uso de los asimilados para el desarrollo revirtiendo en la elevada densidad de tallos florales por unidad de superficie de cultivo.

Cuando la temperatura se incrementa 10°C hay un incremento proporcional de la tasa de respiración (Q_{10}). En rosas cv Samantha, Jiao et al (1991) han estimado el valor Q_{10} en un rango de temperaturas entre 15°C y 35°C en 1,9. La temperatura media del verano supera a la de otoño, invierno y primavera en 5,7°C, 6,4°C y 3,8°C, respectivamente, con lo que cabe esperar un patrón similar en el incremento de las tasas de respiración. A nivel foliar, un aumento de la temperatura discordante con los niveles de radiación incidente, debe resultar en una alteración inmediata del balance entre fotosíntesis y respiración (Dewar et al 1999; Hansen et al 2002; Loveys et al 2002; Atkin et al 2000; Gifford 2003). De modo similar, el botón floral es un sumidero muy activo de asimilados fotosintéticos (Mor y Halevy 1979; Jiao et al 1989), pero también es el órgano que se sitúa en la parte más alta del dosel. El hecho de que los botones no se encuentran sombreados por ninguna parte de su propia planta y que la capacidad de transpiración sea menor que la de las hojas implica que su temperatura debe ser superior y, consiguientemente, también la tasa de respiración, que puede resultar en una reducción de tamaño por menor disponibilidad de asimilados para su crecimiento (Jiao et al 1991).

6.4.3 Modelos de estimación de la cosecha en función de la temperatura y de la radiación fotosintéticamente activa interceptada.

Hay autores que proponen introducir en las expresiones de estimación de la cosecha basadas en la radiación interceptada, un factor de corrección dependiente de la temperatura (Brisson et al., 2003; Jones and Kiniry, 1986; Muchow et al., 1990).

Olesen y Grevsen (1997) han visto cómo, bajo un mismo nivel de radiación incidente el factor de conversión (EUR) aumenta al aumentar la integral térmica diaria. Dedujeron, por tanto, que bajo condiciones óptimas de disponibilidad de agua y nutrientes, el coeficiente ϵ depende de la temperatura además de la radiación incidente.

Procediendo del mismo modo, buscamos un modelo que contenga las dos variables pero aplicamos un proceso de selección de modo que permanezcan aquella/s que represente/n mejor la cosecha a estimar.

En la Tabla 6.6 se muestra el modelo obtenido para todo el año tras el proceso de selección de variables. Permanecen tanto las variables de radiación como las de temperatura, lo cual manifiesta la interrelación de las dos para estimar la cosecha. El coeficiente de radiación es $0,80 \text{ g.MJ}^{-1}$ y el térmico, $0,21 \text{ g.m}^{-2}.\text{(}^\circ\text{Cd)}^{-1}$

Sin embargo, en los modelos específicos para cada estación (Tabla 6.7), se observan diferencias en el peso de cada una de ellas en la estimación de la producción.

Verano se mantiene como la estación con mayor coeficiente de radiación, con 1.18 g.MJ^{-1} , y el bajo coeficiente térmico debe relacionarse con los mayores registros de temperatura en esta estación. El factor que condiciona fundamentalmente el crecimiento es la luz, ya que se ha reducido con el sombreado.

El análisis de regresión para otoño rechaza la componente de radiación y la estimación se basa en la temperatura alcanzando un coeficiente térmico considerable, $0,39 \text{ g.m}^{-2}.\text{(}^\circ\text{Cd)}^{-1}$, cercano al obtenido en la expresión

general de estimación de cosecha en función de las unidades térmicas acumuladas.

En el modelo de invierno se reduce el coeficiente de radiación e introduce la variable térmica, con un coeficiente térmico bajo, dado que los niveles limitantes de las temperaturas mínimas, tanto del aire como del ambiente radicular, están resueltos gracias a la calefacción.

En el modelo de primavera se reduce el coeficiente de radiación a un nivel similar al de invierno, pero el coeficiente térmico es tan elevado como el de otoño. En esta época las condiciones de luz son buenas y puede existir alguna limitación debida a temperaturas aún bajas.

Para valorar el peso real de cada una de las variables en los modelos estacionales en las que se encuentran las dos, hemos aplicado la función de estimación de la cosecha mensual utilizando los valores medios mensuales de integral de radiación y térmica representativos de cada estación que se indican en la Tabla 6.1 . En la siguiente tabla, se indica la fuerza de cada variable en la estimación de la cosecha:

	PAR	CD
Verano	64%	36%
Invierno	51%	49%
Primavera	38%	62%

En invierno y en verano es cuando las condiciones de luz son más limitantes y por ello el coeficiente de radiación es superior al térmico.

Los modelos de estimación de la cosecha obtenidos, son relaciones empíricas. Del análisis tanto cuantitativo como cualitativo de la cosecha obtenida a lo largo de cada estación pueden establecerse interpretaciones.

La mayor superficie evaporativa se da en verano y en primavera, y esto es así, tanto por la mayor producción de tallos (Tabla 6.2) como por una mayor proporción de biomasa del tallo floral en las hojas (Figura 6.4), además de que la superficie media de las hojas del tallo, que es similar entre estas dos estaciones es elevada, mayor que en otoño e invierno (Tabla 6.8). Todo parece indicar una priorización para maximizar la actividad de la hoja.

En primavera y en verano las tasas de crecimiento duplican, o casi, a las de invierno y otoño.

Por una parte, a mayor integral térmica menor será la duración del ciclo de desarrollo del tallo floral. En verano concurren, la mayor integral térmica del año – con lo que el ciclo de desarrollo del tallo floral será el más corto del año – con la menor integral de radiación por unidad de área foliar, la mitad de la de primavera –. Sin embargo, las tasas de producción de cosecha son del mismo orden en ambas estaciones, con lo que en el crecimiento en verano debe tener un peso considerable la tasa de consumo de reservas estimulada por las temperaturas elevadas, y esta tasa debe superar, o al menos equiparar, la síntesis de nuevos nutrientes dados los menores niveles de luz que inciden sobre la planta – con la consecuente disminución de la tasa de traslocación de nutrientes hacia sumideros como el botón floral. Los botones florales de esta estación son, junto con los de otoño, los menos voluminosos de todo el año (Figura 6.9).

El diámetro del botón floral se correlaciona linealmente con la longitud del mismo a lo largo de todo el año (Figura 6.8), debido a ello hemos considerado determinar el volumen del botón considerando a éste como un cilindro que es la forma más cercana a la del botón floral en el punto de recolección.

Jiao et al 1991 cuantificaron el reparto de las pérdidas de carbono en el tallo floral de rosas a 25°C. Casi el 50% de las pérdidas corresponden al botón floral, el 50% restante se reparte entre las hojas y el tallo. Puesto que la capacidad de aclimatación de las hojas a las variaciones de luz y temperatura es superior a la de los botones florales, bajo condiciones de elevada temperatura, el incremento de las tasas de respiración en ambos órganos debe por un lado disminuir la reserva de asimilados en las hojas y con ello la traslocación de los mismos hacia los botones florales, y por otro disminuir las reservas en los mismos botones florales por su propia respiración, lo cual conlleva a la reducción del tamaño del botón floral. Además, en verano, los bajos niveles de radiación incidente hacen necesaria la expansión o crecimiento en superficie de la hoja, convirtiendo a las hojas en sumideros competidores con los botones florales por los asimilados.

En primavera, tanto la temperatura como la radiación incidente, se encuentran dentro del rango óptimo, permitiendo al tallo floral generar recursos suficientes para repartir entre el crecimiento, la acumulación de reservas y el suministro a los sumideros.

El botón floral es un sumidero muy activo de asimilados fotosintéticos (Mor y Halevy 1979; Jiao et al 1989). El tamaño medio de los botones florales alcanzado en primavera es indicador de un buen suministro. Este razonamiento se ve apoyado también por los valores de área foliar específica. Los valores más bajos del año implican un buen nivel de reservas: las hojas son más gruesas, disponen de mayor proporción de materia seca frente al resto del año, y esto, junto con la baja concentración de nitrógeno, se asocia a una elevada actividad fotosintética.

Sin embargo en invierno y en otoño, la proporción de biomasa destinada al tallo es superior a la de las hojas, los tallos son más largos y las hojas son de menor superficie, lo que invita a interpretar que no hay una priorización en ampliar la captación de la luz incidente y sí la hay para incrementar las reservas hacia órganos con mayor capacidad para acumularlas, como los tallos.

En otoño esto tiene consecuencias negativas en la calidad de la cosecha obtenida. Se prioriza el flujo de asimilados carbonados hacia los reservorios en los tallos en detrimento del sumidero principal natural de los mismos, el botón floral. El tamaño medio de éste en esta estación es de los menores. La elevada concentración de nitrógeno en la hoja es concurrente con la baja actividad fotosintética y la elevada área foliar específica.

6.5. CONCLUSIONES

6.5.1 De tipo agronómico.

Suponiendo que no podemos modificar los niveles de radiación incidente se proponen cambios del manejo de la planta que permitan mejorar la calidad de los tallos florales que se cosechan.

En *primavera* concurren máximo número de tallos y mayor tamaño del botón floral comercial. Si consideramos esta calidad y cantidad de tallos florales como objetivo a alcanzar, con una integral diaria de radiación absorbida por unidad de área foliar de $5,22 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, se debería promover una superficie foliar de tallos florales, suficiente para alcanzar en cada estación una integral de radiación por unidad de área foliar en torno a este valor.

En *verano*, los niveles de radiación incidente son de unos $3,66 \text{ MJ. m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ por unidad de superficie de cultivo. Se precisa un LAI de unos 0,70 para captar el nivel de radiación por unidad de superficie foliar de la primavera ($5,22 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$), que equivale a una tasa media mensual de producción de tallo de flor de $4,08 \text{ tallos.m}^{-2}$.

En *otoño*, los niveles de radiación incidente son del orden de $2,7 \text{ MJ.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ por unidad de superficie de cultivo. Para captar el nivel típico de radiación por unidad de superficie foliar de la primavera se necesita un LAI del orden de 0,52, que equivale a una tasa media mensual de producción de tallos de flor de $3,26 \text{ tallos.m}^{-2}$.

En *invierno* la calidad del tallo floral se considera dentro del rango óptimo, por lo que no se proponen reajustes.

Por otra parte, conocidos los efectos de la temperatura alta sobre las tasas de transpiración y de respiración, y el poder limitado de los botones florales para refrigerarse a través de su propia transpiración, se hace necesario enfriar el aire del invernadero para que las flores alcancen mayor tamaño.

Para ello, considerando los niveles de temperatura de primavera como objetivo a alcanzar (Temperaturas medias diarias del aire y del entorno radicular en torno a 20°C y 23 °C, respectivamente),

- en verano, debería reducirse la temperatura media del aire en unos 4°C y la del entorno radicular en unos 3°C,
- en otoño deberían incrementarse en unos 2°C en los dos medios, aéreo y radicular,
- mientras que en invierno, los incrementos deberán de ser de unos 3°C, en la parte aérea y de unos 2°C en la radicular.

El enfriamiento en verano puede conseguirse en primer lugar mejorando la ventilación del invernadero optimizando su arquitectura y estructura, aumentando la altura de la nave de 4 a 6 metros, lo que permite mayores superficies de ventanas, tanto cenitales como laterales.

El enfriamiento adicional necesario se puede conseguir eficazmente con un sistema panel húmedo – ventiladores (“cooling”), si la inversión que requiere es viable económicamente.

El enfriamiento del aire será suficiente para reducir la temperatura del medio radicular.

Los incrementos de temperatura del aire y de la zona radicular señalados para el otoño y el invierno, son leves y técnicamente no plantean ninguna dificultad ya que los invernaderos de rosas deben proveerse de equipo de calefacción. El aumento de las consignas de calefacción implica un gasto adicional de combustible que deber ser asumible en la cuenta de resultados del productor.

Asimismo, son decisiones a nivel empresarial si conviene producir mayor número de tallos de menor calidad o viceversa.

6.5.2 De tipo fisiológico

Se ha mostrado la capacidad de adaptación de las hojas del rosal a las diferentes condiciones luminosas:

Con menor luz aumenta el área específica de la hoja, se reduce el grosor de la hoja tratando de mejorar la captación de luz y los niveles de concentración de nitrógeno foliar son más elevados.

Sin embargo, para la obtención de un tamaño de botón floral de alta calidad es necesario, maximizar la producción de asimilados foliares con una tasa de conversión de la radiación incidente en tallos florales de alrededor de 1g.MJ^{-1} , como se ha mostrado en primavera y en invierno.

FLUJOS DE AGUA, DE MINERALES Y DE ASIMILADOS Y SU
REPARTO EN EL CICLO DE DESARROLLO Y CRECIMIENTO DEL
TALLO FLORAL DE ROSA.

7. FLUJOS DE AGUA, DE MINERALES Y DE ASIMILADOS Y SU REPARTO EN EL CICLO DE DESARROLLO Y CRECIMIENTO DEL TALLO FLORAL DE ROSA.

7.1. INTRODUCCIÓN, OBJETIVOS y PLANTEAMIENTO METODOLÓGICO.

7.1.1 Introducción.

7.1.1.1 El equilibrio funcional y la gestión de los recursos propios y adquiridos

Si se pretende que los sistemas de cultivo se manejen desde una perspectiva de sostenibilidad – realizando un fino ajuste de los aportes de fertilización sin mermas de producción de calidad -, es necesario adaptar las prácticas culturales que se dirijan a la optimización del uso de las fuentes de nutrientes, tanto externas (ajustando las condiciones que permitan la absorción radicular y la composición de la solución fertilizante), como internas (el conocimiento de las causas que motivan la circulación de los nutrientes de las reservas, mediante prácticas culturales, la modulación de su uso, dirigiéndolo o bien para el crecimiento o hacia formas de reserva).

La planta tiende a mantener un equilibrio entre las funciones de la parte radicular (captación de agua y minerales) y las funciones de la parte aérea (captación de luz, transformación en energía química para la producción de asimilados nitrogenados y carbonados). El conjunto de los procesos funcionales además de estar directa o indirectamente influidos por las condiciones ambientales del medio (temperatura de aire y de las raíces, intensidad de la luz, disponibilidad de agua y elementos minerales) también dependen de la capacidad de la planta para desarrollar estrategias adaptativas a las condiciones del medio circundante (Lawlor, 2002).

7.1.1.2 El equilibrio entre los metabolismos carbonado y nitrogenado. La relación C/N

La adquisición de nutrientes, su transporte en la planta desde las raíces hacia otros órganos y la incorporación a componentes orgánicos, supone el principal coste de carbono en la planta (Chapin et al 1987; Farrar y Jones 2000). A su vez, la asimilación del carbono requiere nutrientes, pero

especialmente nitrógeno en cantidades significativas. Según Chapin et al (1987), las plantas C3 invierten aproximadamente el 75% de su nitrógeno en los cloroplastos y la mayor parte del mismo es utilizado en la fotosíntesis. Del nitrógeno total en los cloroplastos, una tercera parte es usado por la Rubisco, la enzima principal en la fijación del CO₂. Como resultado de todo esto, la capacidad fotosintética (la tasa máxima de asimilación del C) está correlacionada positivamente de manera significativa con la [N] en la hoja (Field y Mooney 1986; Evans 1989). Lambers y Poorter (1992) y también Fitter (1997), basándose en esta estrecha relación, definen la eficiencia fotosintética del uso del nitrógeno (PNUE) como la tasa fotosintética por unidad de N foliar y observan cómo se mantiene estable hasta alcanzar un nivel de [N] en la hoja, que por encima del cual (nivel crítico), desciende. La fotosíntesis no se incrementa, incluso puede descender si la disponibilidad de otros factores necesarios se ve mermada (luz, agua y anhídrido carbónico).

7.1.1.3 Las estrategias adaptativas de la planta para la adquisición de recursos

Las respuestas adaptativas a los cambios ambientales como el déficit hídrico o la reducción de la luminosidad han sido, son y están siendo muy estudiadas a escala foliar, tanto a corto plazo (días) como a largo plazo (estacionales). Thorpe y Minchin (1996) y, también Roberts y Oparka (2003) recopilan referencias que apoyan que los cambios morfológicos como consecuencia de situaciones cambiantes de disponibilidad hídrica se destinan a asegurar el mantenimiento e integridad de las membranas, la turgencia y el intercambio de solutos, todo lo cual es imprescindible para permitir el transporte de asimilados. Entre ellas destaca la referencia de Bowman y Roberts (1985) que muestran que la planta responde ante situaciones de déficit hídrico manteniendo la integridad foliar, tanto funcional, con variaciones de potencial osmótico, como estructural, dándole más flexibilidad al tejido foliar. Niinemets (2001), en un estudio muy amplio, con numerosas especies y diversidad de condiciones ambientales, concluye que la flexibilidad del tejido es el nivel de adaptación a condiciones de estrés hídrico más global, y está negativamente correlacionada con la densidad de la biomasa foliar (relación entre las biomásas foliares seca y fresca). Han sido estudiadas las respuestas morfológicas a cambios en la disponibilidad de luz. Tanto Björkman (1981) como Evans (1996) mostraron que la reducción de los niveles de luminosidad condujeron a reducir los niveles de asimilados foliares (sacarosa

y almidón), a aumentar el área foliar específica (SLA), a reducir el grosor de la hoja fresca y el diámetro de los tallos y, a aumentar la altura de los mismos. Estas respuestas las interpretaron como una priorización de la planta en el uso de sus recursos para realizar cambios morfológicos foliares para captar más luz. Lambers et al (1998) vieron cómo el aumento de la luminosidad se correlaciona positivamente con el aumento de la biomasa seca por unidad de área foliar (la inversa del área foliar específica). La constatación de que el aumento del área foliar específica conlleva una reducción de la tasa fotosintética por unidad de área foliar, conduce a varios autores (Evans y Poorter (2001); Kozuka et al (2005)) a proponer que las respuestas morfológicas foliares a cambios ambientales se regulan a nivel de actividades de enzimas fotosintéticos.

Boonman et al (2007) y también Lychtovenko et al (2007) inciden en la importancia de interpretar estos resultados a nivel de planta completa ya que un mayor reparto de la biomasa de la planta completa destinada a una mayor disponibilidad de superficie foliar (un incremento del LAI) puede compensar el descenso de la capacidad fotosintética por unidad de área foliar.

7.1.1.4 Las eficiencias de uso de los recursos para el crecimiento. La competencia por, los asimilados entre los órganos en crecimiento y los de acumulación de reserva.

Si extendemos la relación foliar entre los metabolismos carbonado y nitrogenado al nivel de planta completa, nos encontramos con que la literatura nos indica:

1) que la relación entre la concentración de nitrógeno en la planta y el crecimiento de la misma, puede diferir entre especies, dependiendo, entre otros factores, de la fracción que se destine a la maquinaria fotosintética frente a otras partes de la planta, como raíces y tallos (Ingstad, 1979);

2) que las eficiencias de uso de los nutrientes carbonados y nitrogenados para el crecimiento de la planta dependen de la proporción de los mismos que se destinan a otras funciones, como el aumento de soporte de la planta y su defensa, la reproducción y, también, el aumento de los niveles de reserva de los mismos (Chapin et al.,1990);

3) que el reparto del crecimiento favorecerá (invirtiendo más C) a los órganos que detecten los factores de crecimiento más limitantes, p. e. hacia la biomasa radicular si hay limitaciones hídricas o minerales, o hacia la biomasa foliar si hay limitaciones lumínicas (Bloom et al 1985);

4) que los cambios en los niveles de irradiancia, del fotoperiodo y de los aportes de CO₂, agua y nutrientes pueden afectar el reparto de biomasa (Andrews et al 2001; Raven et al 2005).

5) que los compuestos nitrogenados y carbonados se acumulan en cantidades considerables en las plantas leñosas, asegurando el mantenimiento de sus funciones metabólicas que le permiten la supervivencia año tras año (Titus y Kang 1982, Dickson 1989).

6) que es importante considerar la naturaleza química de los compuestos carbonados en la reserva, a mayor proporción de almidón sobre los de azúcares solubles del total de CNT, mayor será el nivel energético. (Charpentier et al 2001)

7) que en plantas leñosas, aunque la acumulación de reservas compite directamente con el crecimiento por los recursos carbonados y nitrogenados, éstos se acumulan porque su provisión excede la demanda de los mismos para el crecimiento y otras funciones (Berendse et al., 2007).

8) que en plantas leñosas, las principales fuentes de nitrógeno que contribuyen al desarrollo vegetativo y reproductivo son, la absorción de nitrógeno, que realizan las raíces, y la circulación y uso del nitrógeno interno de reserva (Millard 1996). Este autor resalta que la removilización del nitrógeno interno es una estrategia desarrollada por las plantas plurianuales para afrontar desajustes entre N absorbido por las raíces y demandas del mismo por los tejidos en crecimiento.

9) que la removilización de nutrientes de las reservas puede constituir una proporción importante en el aporte requerido para el crecimiento tanto vegetativo como reproductivo (Nambiar y Fife 1991, Sanchez et al 1992).

10) que la removilización de recursos no está restringida a los órganos senescentes, y en especies de hoja perenne puede ocurrir incluso a lo largo del desarrollo del tallo (Millard y Proe, 1993).

11) que utilizando la removilización, una planta puede abordar el crecimiento cuando hay un desfase con la absorción de nutrientes (Millard y Proe 1991).

12) que para el caso del N, que es el elemento que más limita el crecimiento de la planta, se ha demostrado en un amplio rango de especies leñosas, que el crecimiento inicial en una estación dada está soportado por la removilización interna seguido después por una absorción radicular tardía (Muñoz et al 1993, Tagliavini et al 1997, Malik y Timmer 1998).

13) que el uso del nitrógeno para el crecimiento puede regular la absorción radicular de nitrógeno (Marschner, 1995)

14) que en plantas leñosas se registran cambios periódicos de las relaciones C/N durante el transporte y que se relacionan con la disponibilidad de N en la planta (Hotch et al , 2003)

15) que en plantas leñosas, la cantidad de C acumulado en reserva se relaciona negativamente con la cantidad de N disponible (Guerin et al, 2007 en *Ligustrum*; Cheng y Fuchigami, 2002 en manzano).

Además de la cantidad de N demandado para un crecimiento óptimo, se requieren unas cantidades de otros nutrientes cuyas relaciones entre ellos deben mantenerse. La síntesis de compuestos orgánicos nitrogenados depende de iones, entre los que se encuentra el Mg^{2+} , para la formación de clorofila y para la activación de una serie de enzimas. Se requiere fosfato para la síntesis de ácidos nucleicos. La síntesis de proteínas depende de la concentración de K^+ en el citosol (Wyn Jones y Pollard 1983). El K^+ es importante durante el crecimiento y la elongación principalmente por su papel en el control osmótico además de actuar sinérgicamente con IAA y, en la propia fotosíntesis, por su papel en el control de la apertura y cierre de estomas (Cocucci y Dalla Rosa, 1980).

Esto implica que una mayor demanda de N debe conducir a una mayor demanda de otros nutrientes esenciales para que se produzca el crecimiento. El crecimiento de la planta y el contenido de nutrientes en las hojas muestran una variación estacional (Nelson et al 1970; Valentine y Allen 1990). Durante el crecimiento en primavera, tanto las reservas de N y de C en forma de ácidos orgánicos (Millard et al 1998, Malaguti et al 2001) como las

reservas minerales (P, K, Ca y Mg) (Dambrine et al 1995) se movilizan desde los órganos de reserva y se transportan hacia los sumideros.

7.1.1.5 La relaciones entre los órganos fuente y órganos sumidero de asimilados.

Gifford y Evans (1981) dicen que las tasas fotosintéticas netas por unidad de área foliar de los cultivares más modernos difieren escasamente de las determinadas en sus homólogos salvajes, de ahí que el progreso en la mejora de la productividad de los cultivos se ha basado en la regulación - a través de las prácticas culturales - del reparto de asimilados hacia los sumideros, vegetativos o reproductivos, más eficientes.

El reparto de asimilados y su transporte a largas distancias son procesos esenciales durante el crecimiento y producción del cultivo. En la planta hay diferentes sumideros fisiológicos, físicamente separados; tejidos meristemáticos (radiculares, de tallos en crecimiento y hojas en formación); reservas de órganos vegetativos (raíces y tallos) y, reservas de órganos generativos (frutos y semillas). En cualquiera de ellos puede producirse la descarga de asimilados desde el floema, posteriormente, los asimilados, o bien son metabolizados dando lugar a energía necesaria para el crecimiento, o bien se destinan a reservas en forma de almidón, azúcares solubles, aceite o proteínas.

Para estudiar el flujo de asimilados carbonados y nitrogenados hay que considerar a la planta entera ya que la planta autorregula su red de flujos que afectan directamente a las relaciones de los órganos fuente con los órganos sumidero (Farrar ,1992). Este autor indica que la Fuerza de Sumidero de un órgano concreto puede verse influida al menos por tres vías que hay que considerar y, así, el flujo fuente-sumidero puede aumentar, 1) por aumento de la relación fuente sumidero (por aumento de asimilados disponibles en la fuente), 2) por mejoras ambientales (aumento de temperatura; aporte óptimo de agua y nutrientes) o, 3) por exposición prolongada a elevada disponibilidad de azúcares que permita la expresión de genes regulados por los azúcares que implicará un incremento del flujo al sumidero.

La removilización de reservas puede determinarse bien por las diferencias netas de los pools de CNEsT o de N, o bien siguiendo el movimiento de C o N marcados. El problema con los elementos marcados es que tanto los carbohidratos (Farrar 1989) como las proteínas (Davies 1982) están movilizándose continuamente en los tejidos lo que dificulta la distinción entre la movilización constitutiva y la movilización debida al factor externo a estudiar (de Visser et al 1997). Cherbuy et al (2001) indican que muchos estudios de removilización utilizando C y/o N marcados, se han llevado a cabo bajo condiciones de ambiente controlado, con lo que es posible que otros procesos se vean implicados en la removilización en ambiente natural diferentes a los estudiados. Skinner et al (1999) recurren a la cuantificación de la *removilización aparente de reservas* como el balance neto de reservas en un órgano y tiempo determinados. Por otra parte, Escudero et al (1992) y también Pugnaire y Chapin (1993), indican que se ha de tener en cuenta que la biomasa de un tejido puede variar a lo largo del periodo de crecimiento como resultado tanto de un incremento de biomasa como de la disminución de reservas de un compuesto. Un descenso de la concentración de N, por ejemplo, puede deberse tanto a una disminución de contenido (fuente de N) como a un efecto de dilución seguido de un incremento del tamaño del compartimiento considerado, es por ello que proponen expresar las concentraciones relativas a un parámetro constante.

7.1.1.6 *Nuestro caso. El rosal.*

Una gran parte de la producción de rosas para flor cortada se realiza en invernaderos con cierto nivel de tecnificación, con herramientas que permiten ajustar en un grado considerable las condiciones del ambiente aéreo y también del radicular cuando se utilizan sistemas de cultivo sin suelo. Los estudios dirigidos a la optimización de estos recursos con la finalidad de obtención de cosechas de calidad y la minimización de los costes económicos y ambientales, son muy numerosos, pero su aplicabilidad va dirigida a las características de la mayoría de las especies que se cultivan utilizando esas estructuras, y que suelen ser plantas herbáceas en las que las respuestas de crecimiento se asocian muy estrechamente a los factores ambientales circundantes.

El rosal es una planta leñosa por lo que los asimilados producidos para aumentar los niveles de reserva constituyen una proporción importante de los

mismos. El manejo de la planta debe considerar este aspecto y eso ha llevado al desarrollo de técnicas de manejo de la planta como es el arqueado de tallos, también denominado "pulmón". Se basa en mantener una parte de biomasa foliar estable y fotosintéticamente activa en la planta, y para ello se arquean tallos en crecimiento de diámetros no comerciales con hojas maduras hasta obtener una masa foliar expuesta a la radiación incidente, la eliminación de las yemas axilares anula la dominancia de estos tallos con lo que los asimilados producidos por los mismos deben dirigirse obligatoriamente a la parte basal de la planta, dando soporte a los tallos florales emergentes y a las reservas de las partes leñosas que dan estructura a la planta.

El cultivo comercial de rosas para flor cortada es plurianual, con varios ciclos de producción de tallos a lo largo del año y, aún produciéndose bajo condiciones de ambiente controlado, las plantas se ven sometidas a variaciones estacionales de radiación, temperatura, fotoperiodo.. cuyos efectos en la obtención de cosecha y en la acumulación o uso de reservas, requieren ser más conocidos.

La programación de los "picos" de producción debería asociarse a una mejora de la programación y tipología de las prácticas de manejo de la planta que le faciliten optimizar el acopio de recursos, ya sean externos – a través de la actividad de absorción hídrica y mineral de las raíces – o internos, – haciendo uso de sus propios recursos nutritivos almacenados en la reserva y cuya acumulación se debe haber facilitado previamente a través de prácticas culturales. Una buena programación del manejo de la planta requiere un conocimiento previo por una parte, de cuándo hace acopio de recursos para reservas y, por otra parte, de cuándo hace uso de los mismos.

Se dispone de información acerca del flujo de nitrógeno y su reparto en relación con el crecimiento en plantas leñosas (Muñoz et al., 1993; Ran et al., 1994; Cabrera et al., 1995b; Roca et al., 2005). La sucesión de ciclos de crecimiento del tallo floral a lo largo del año afecta al transporte de los asimilados y otros recursos en la planta. Varios autores informan de estos aspectos en varias especies leñosas (Jordan y Habib, 1996; Jordan et al., 1998) y, aunque en menor grado, en plantas de rosa (Zieslin et al., 1975; Kool et al., 1996; Kool et al., 1997). Todos ellos muestran a la raíz como el órgano principal de reserva desde el invierno hasta el final del verano, el cual

se ve afectado por las prácticas de manejo de la planta llevadas a cabo a lo largo de la primavera y del verano.

Aunque en general, la absorción de nitrógeno en cultivos de rosa para flor cortada está asociada al desarrollo del tallo floral, varios autores describen la dependencia de una parte del desarrollo del tallo floral de los asimilados de reserva de otras partes de la planta. Cabrera et al (1995) muestran cómo las tasas máximas de absorción de nitrógeno no se corresponden con las tasas máximas de elongación del tallo (Cabrera et al 1995) y observan que durante la primera fase de desarrollo del tallo floral éste depende del suministro de otros órganos. Sin embargo, aunque este comportamiento se ha descrito por varios autores, en la mayor parte de los casos las condiciones del medio circundante son similares y se corresponden con las del inicio de la primavera.

Una práctica habitual en los cultivos protegidos del área mediterránea al final de la primavera, es la colocación de una malla de sombreo sobre la cubierta exterior del invernadero con la finalidad de amortiguar los incrementos de temperatura del aire en el interior del mismo, incluso disponiendo de sistema de nebulización. Esto conduce a una reducción considerable de la radiación incidente sobre la planta y, aunque se consigue bajar la temperatura, los niveles medios suelen ser elevados.

7.1.2 Objetivos.

A lo largo del ciclo de desarrollo del tallo floral y en dos épocas altamente productivas y bajo ambientes climáticos diferenciados, 1) final de invierno-principio de primavera y, 2) verano (con malla de sombreo), *estudiar* las respuestas de la planta en,

la absorción hídrica,

la absorción mineral, en especial de $N-NO_3^-$,

el crecimiento y su reparto,

la acumulación de reservas nitrogenadas y carbonadas y su reparto,

discutir la capacidad de la planta para desarrollar estrategias de adaptación al ambiente aéreo y radicular que permiten las respuestas registradas a través de distintos aspectos, como son:

- la prioridad que establece la planta para el destino de los recursos adquiridos (nitrógeno y C), tanto en la parte radicular como en la aérea fotosintética, bien hacia formas de reserva o bien hacia formas estructurales que se manifiestan con el crecimiento,
- la prioridad que establece la planta en utilizar los recursos nitrogenados y carbonados de reserva,
- la capacidad para adoptar cambios morfológicos en la hoja según las condiciones del ambiente aéreo,
- la capacidad para ajustar la actividad radicular en los procesos de absorción,

y, teniendo en cuenta las limitaciones de la infraestructura disponible para el cultivo, *proponer* correcciones de manejo del cultivo desde finales de invierno hasta el inicio del otoño,

- tanto en las prácticas de manejo de la planta
- como en las prácticas de manejo de su ambiente circundante (ambiente aéreo y radicular)

7.1.3 Planteamiento metodológico.

La *primera hipótesis* es que la demanda de recursos que se manifiesta a lo largo del ciclo de desarrollo estudiado se debe principalmente al crecimiento de los tallos florales (TF), y por ello éstos constituyen el sumidero principal, y que para ello se requiere tanto de la actividad en la absorción hídrica y mineral de las raíces (R), como de la actividad de síntesis de asimilados nitrogenados y carbonados de las hojas de los tallos arqueados o pulmón (P), las cuales son sintetizadoras activas durante todo el ciclo de desarrollo del tallo floral. Con lo que, desde una perspectiva de crecimiento del tallo floral (cosecha agronómica) se asume que la actividad fisiológica de la planta puede explicarse a través del estudio de estos tres compartimientos (3COMP).

La *segunda hipótesis* es que los flujos de asimilados entre estos tres compartimientos junto con las actividades metabólicas de los mismos desde el estado inicial (T_0) hasta el estado final, que es el del estado del tallo floral en punto de recolección (PR), tenderán a buscar el equilibrio según postula la teoría del equilibrio funcional.

Basándonos en Mor y Halevy (1979), la *tercera hipótesis* es que, los tallos florales, según el estado de desarrollo en que se encuentren, deberán comportarse, bien como sumidero estricto de asimilados carbonados y nitrogenados procedentes de otros órganos (desde el estado inicial (T_0) hasta el de botón visible (BV)), o bien compartiendo sus funciones como fuente de asimilados y sumideros de los mismos (desde el estado de botón visible (BV) hasta el de punto de recolección (PR)).

Se pretende comparar unas determinadas respuestas fisiológicas de la planta – el conjunto de las cuales deben apoyar la respuesta global de la planta tanto en la absorción hídrica y mineral como en el crecimiento – a lo largo del ciclo de desarrollo del tallo floral hasta su punto de cosecha, entre dos ciclos, de dos épocas no consecutivas y, bajo condiciones ambientales diferenciadas. Las respuestas obtenidas al final de cada fase de desarrollo, se han relativizado con respecto a un parámetro de crecimiento constante, que será uno u otro en función de la respuesta fisiológica objeto de estudio:

- o bien el conjunto de la biomasa de los tres compartimientos al final de cada fase de desarrollo del ciclo para comparar el crecimiento diario, la variación diaria de nitrógeno, azúcares solubles y almidón, y la absorción diaria de agua y minerales.
- o bien la superficie foliar total de la planta al final de cada fase de desarrollo para comparar los flujos de transpiración.
- o, la biomasa radicular al final de cada fase de desarrollo, para comparar la actividad radicular en las absorciones hídrica y de nitrato.

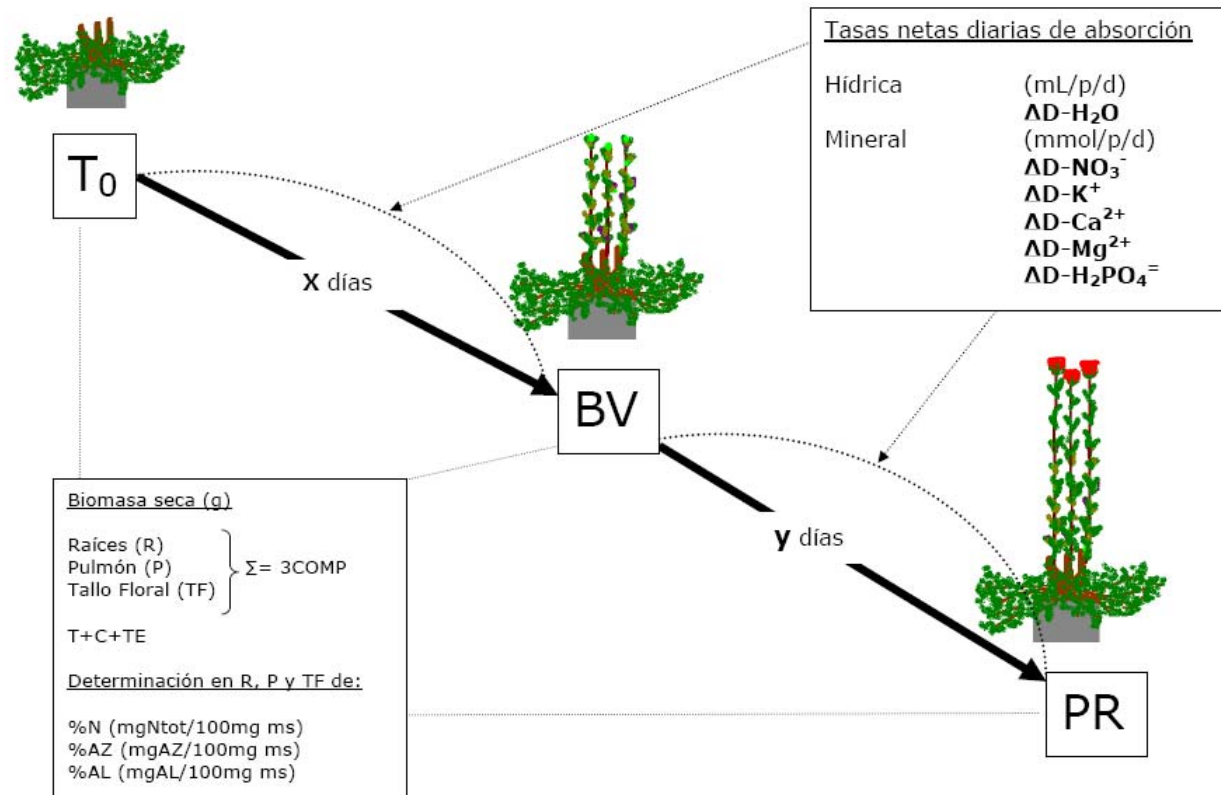


Figura 7.1 Esquema del experimento de estudio del desarrollo del tallo floral.

7.2. MATERIAL Y MÉTODOS.

7.2.1 Manejo del sistema hidropónico.

El estudio se realiza en los dos sistemas de cultivo descritos en el capítulo 3 "Material y métodos general".

Las plantas se manejan del mismo modo en los dos sistemas: doblado de tallos, seguimiento de la planta y medición de los tallos florales.

En ambos sistemas se renueva la solución nutritiva semanalmente, para evitar problemas de desajustes en su composición mineral, asegurándose con ello que la concentración de nutrientes en el entorno radicular se mantenga siempre entre límites controlados.

Los detalles sobre los sistemas de cultivo y el manejo de la fertirrigación pueden verse en el citado capítulo 3 "Material y métodos general".

7.2.2 Diseño experimental y muestreos.

Para hacer el seguimiento del ciclo de desarrollo del tallo floral se seleccionan 12 plantas en el sistema de perlita a las que se practica una poda a dos nudos de todos los tallos florales en crecimiento. Se delimitan tres estados de interés en el desarrollo del tallo floral: T0 en el momento de la poda cuando la zona de corte ya está seca, BV cuando el botón floral es visible y PR punto de recolección cuando el botón floral presenta ya las características de comercialización. Cuando las plantas se encuentran en cada estado, se muestrean cuatro plantas completas.

El estudio se lleva a cabo a lo largo de dos épocas diferenciadas del ciclo anual: experimento de primavera (marzo y abril) y, experimento de verano - con malla de sombreo - (julio).

Durante el experimento el manejo en el invernadero consiste en eliminar los brotes tiernos de las plantas del sistema de perlita y de las 30 plantas del sistema hidropónico puro.

7.2.3 Mediciones y determinaciones analíticas.

7.2.3.1 *Medidas climáticas*

Las condiciones climáticas a las que están sometidas las plantas son idénticas en ambos sistemas al encontrarse en el mismo invernadero.

De la base de datos que registra el equipo de adquisición de datos descrito en el capítulo 3 "Material y métodos general", se extraen las medidas climáticas a intervalos de 24 horas, de los periodos de tiempo estudiados, en ciclos semanales.

Los registros a utilizar corresponden a los sensores descritos anteriormente, de radiación global, temperatura del aire, temperatura de la solución nutritiva en el sistema 2, temperatura del sustrato en el sistema 1, y humedad relativa del aire.

Uso de los registros:

Radiación solar global medida a 2,50 m del suelo

- Máximo Diario ($W.m^{-2}$)
- Integral de Radiación Global Diaria (IRGD) ($MJ m^{-2} d^{-1}$)
- Integral de Radiación Global desde estado inicial (T0) a punto de botón visible (BV) ($MJ m^{-2}$) = Σ IRGD de los días desde T0 a BV.
- Integral de Radiación Global desde estado en punto de botón visible (BV) a estado tallo floral en punto de recolección (PR) ($MJ m^{-2}$) = Σ IRGD de los días desde BV a PR.

Temperatura del aire *medida a 1,50 m del suelo (°C)*

- Máxima del ciclo de 24 horas
- Mínima del ciclo de 24 horas
- Media del ciclo de 24 horas
- Desde T0 a BV
 - Media de las máximas diarias (°C)
 - Media de las mínimas diarias (°C)
- Desde BV a PR
 - Media de las máximas diarias (°C)
 - Media de las mínimas diarias (°C)

Integral térmica (°C-días)

Cero Vegetativo = 7°C (Pasion y Lieth, 1994, 1996; Gutiérrez, 2002; Steininger et al. 2002) variaciones entre 5,2 y 9,5°C según los autores y según los cultivares.

- Diaria = Temperatura del aire media del ciclo de 24 horas - Cero vegetativo
 - Desde T0 a BV = Σ Integral térmica Diaria de los días desde T0 a BV.

- Desde BV a PR = Σ Integral térmica Diaria de los días desde BV a PR.

Déficit de presión de vapor (**kPa**)

- Mínimo del ciclo de 24 horas
- Máximo del ciclo de 24 horas
- Desde T0 a BV
 - Media de las máximas diarias
 - Media de las mínimas diarias
- Desde BV a PR
 - Media de las máximas diarias
 - Media de las mínimas diarias

Temperatura de la solución nutritiva en el sistema hidropónico puro = Temperatura radicular (°C)

- Máxima del ciclo de 24 horas
- Mínima del ciclo de 24 horas
- Media del ciclo de 24 horas
- Desde T0 a BV
 - Media de las máximas diarias
 - Media de las mínimas diarias
- Desde BV a PR
 - Media de las máximas diarias
 - Media de las mínimas diarias

7.2.3.2 Medidas de crecimiento

Se definen tres estados de desarrollo del tallo floral en las plantas cultivadas en perlita:

- T0 dos días después de eliminar los tallos en crecimiento (corte de tallos a 2 nudos y supresión de los tallos pequeños)
- BV cuando se hace visible el botón floral en los tallos florales crecidos a partir de T0
- PR cuando los tallos florales crecidos desde T0 ya se encuentran en el punto de recolección

Las fases de desarrollo que se estudian serán de T0 a BV y de BV a PR.

Se muestrean 4 plantas completas del sistema-perlita que lleven tallos en estado de recolección, al comienzo y al final de cada época y se dividen en 4 compartimientos:

- (R) Raíces – finas y gruesas -,
- (P) Pulmón – tallos y hojas -,
- (TF) tallos florales – tallos, hojas y botones en su caso,,
- (T+C+TE) conjunto que comprende el tronco, la corona y los tallos de estructura

Se determina el peso fresco y se mide el área foliar del pulmón y de los tallos florales mediante un medidor LICOR-3100. Tras el troceado de cada uno de los compartimientos, se introduce el compartimento T+C+TE en estufa a 80°C durante 72 horas para determinar su peso seco en gramos. Las muestras correspondientes a los 3 compartimientos restantes, raíces, pulmón y tallos florales, se congelan para su posterior liofilización durante 72 horas (liofilizador Telstar Lioalfa-6-AV-30 de 6 litros de capacidad de condensador). Posteriormente se determinan los pesos secos correspondientes, se muelen hasta el grado de polvo y se conservan sellados para la determinación analítica.

7.2.3.3 Determinaciones analíticas

De las muestras de raíces, pulmón y tallos florales se realiza la determinación analítica de los contenidos de nitrógeno total – por el método Kjeldhal descrito por Bremmer (1965), y de azúcares solubles y almidón siguiendo el método basado en McCready et al. (1950). (véase Material y Métodos general, apartado 3.5. Determinación analítica de los contenidos de nitrógeno total, azúcares solubles y almidón en material vegetal).

7.2.3.3.1 Medidas de absorción hídrica y mineral.

Desde el estado inicial (T0) hasta que los tallos florales están en el punto de recolección (PR), se determinan las cinéticas de las tasas de absorción hídrica y mineral. Para estas medidas se utiliza el sistema hidropónico puro.

La balanza de precisión informa del volumen del sistema, lo cual nos permite obtener el balance hídrico cada 15 segundos, de las 30 plantas que contiene el sistema (ver Material y Métodos General, apartado 3.3 *El volumen de agua y nutrientes contenido en el sistema p XX*).

Las tasas netas diarias de absorción hídrica ($\Delta D-H_2O$ en mL/planta/día) se obtienen por diferencia de los volúmenes (en mL) del sistema entre los días 2 (V2) y 1 (V1), dividido por el número de plantas (30):

$$(V2 - V1)/30 \text{ mL/planta/día}$$

7.2.3.4 Medidas de absorción mineral

Estas medidas se hacen en el sistema hidropónico puro de 30 plantas.

Cada día de la semana, a las 9:00, se toman 40 mL de muestra de la solución nutritiva existente en el sistema. En estas muestras se determinan las concentraciones (Ci \acute{o} n) de [NO $_3^-$], [H $_2$ PO $_4^-$], [K $^+$], [Ca $^{2+}$] y [Mg $^{2+}$] en mmol.L $^{-1}$. Se conoce el volumen (V) del sistema en el instante de toma de la muestra, por los registros de la balanza.

Las tasas netas diarias de absorción de cada uno de los iones minerales, absorbidos individualmente en 24 horas (Δ D-ión) en mmoles/planta/día;- donde n corresponde, bien a NO $_3^-$ (Δ D-NO $_3^-$), a H $_2$ PO $_4^-$ (Δ D-H $_2$ PO $_4^-$), a K $^+$ (Δ D-K $^+$), a Ca $^{2+}$ (Δ D-Ca $^{2+}$) o a Mg $^{2+}$ (Δ D-Mg $^{2+}$), se calculan por diferencia entre dos muestras consecutivas de los días n y $n+1$ y vienen dadas por:

$$(\Delta\text{D-ión})_{n-n+1} = (V_n * \text{Ci}\acute{o}\text{n}_n - V_{n+1} * \text{Ci}\acute{o}\text{n}_{n+1})/30$$

7.2.4 **Cálculos y parámetros empleados en los resultados**

Las Tablas I, II, III, IV, V, VI Y VII (en APÉNDICES) explican la nomenclatura y los cálculos realizados en referencia al crecimiento, la absorción y el reparto de nutrientes y asimilados en las plantas.

7.2.4.1 Relación entre nitrógeno demandado por el crecimiento y nitrógeno absorbido

La demanda de nitrógeno debida al crecimiento está representada por VRDNT (incremento del nitrógeno total entre dos estados de desarrollo relativo a la unidad de masa). A mayor similitud entre ARDN-NO $_3$ (absorción de nitrógeno) y VRDNT, mayor es la respuesta de absorción de nitrógeno a la demanda del mismo debida al crecimiento.

Pueden darse tres situaciones:

1. Que ARDN-NO $_3$ sea igual o similar a VRDNT: la absorción de nitrógeno tendrá lugar en función de la demanda.
2. Que ARDN-NO $_3$ sea mayor que VRDNT: la absorción de nitrógeno puede responder a la demanda de nitrógeno para el crecimiento (VRDNT),

pero la diferencia ($ARDN-NO_3 - VRDnt$) se destinará a reservas de nitrógeno en la planta.

3. Que $ARDN-NO_3$ sea menor que $VRDnt$: lo que indicaría que al menos una parte del nitrógeno demandado por el crecimiento debe proceder de fuentes de reserva ajenas al conjunto de los tres compartimientos, es decir del conjunto de $T+C+TE$.

7.2.4.2 Determinación de las características morfogenéticas foliares

Área foliar específica (SLA: $\text{cm}^2_{\text{hoja}} \cdot \text{g}^{-1}_{\text{biomasa seca foliar}}$)

Contenido de materia seca en la hoja (LDMC: $\text{g}_{\text{biomasa seca foliar}} \cdot \text{g}^{-1}_{\text{biomasa fresca foliar}}$)

Grosor de la hoja seca (1/SLA: $\text{g}_{\text{biomasa seca foliar}} \cdot \text{cm}^{-2}_{\text{hoja}}$)

Grosor de la hoja fresca (LT: en μm), se determina a través del SLA y el LDMC según lo describen Vile et al. (2005).

siendo $LT = [(1/\rho_F) * (1/(SLA * LDMC))] * 10^{-6}$, en el que considera que la densidad foliar (ρ_F en $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$) es la unidad, con lo que las unidades de LT quedarán en $\text{cm} * 10^{-6} = \mu\text{m}$

7.2.4.3 Determinación de las tasas diarias de absorción hídrica por unidad de área foliar

Las tasas diarias de absorción hídrica por planta, en cada fase de desarrollo, se refieren al área foliar total de la planta al final de cada fase (en BV, para el periodo desde T0 hasta BV y, en PR, para el periodo desde BV hasta PR).

7.2.4.4 Determinación de la absorción diaria de agua ($ADAR_{H_2O}$) y de nitrato ($ADAR_{N-NO_3}$) por la raíz

Las tasas diarias de absorción hídrica y de nitrato por planta en cada fase de desarrollo, se refieren a la biomasa de la raíz al final de cada fase (biomasa de la raíz en BV, para el periodo desde T0 hasta BV y, biomasa de la raíz en PR, para el periodo desde BV hasta PR).

7.2.4.5 Deducción de la concentración de nitrato en $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ en el apoplasto de la raíz.

$$[\text{NO}_3^-] = (ADAR_{N-NO_3} / ADAR_{H_2O}) * 1000$$

siendo $[\text{NO}_3^-]$ en $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$

7.2.5 Análisis estadístico.

Se han utilizado técnicas de análisis de la varianza (ANOVA) de un sólo factor y de dos factores, tras la comprobación previa de la normalidad de la población de datos objeto de análisis (test de Shapiro). Para la separación de medias se ha aplicado el test de Tukey HSD al 99%. Para las relaciones entre parámetros se han aplicado regresiones lineales y parabólicas. La herramienta utilizada ha sido StatGraphics Plus v.5.1. para Windows (Statistical Graphics Corp 2005).

Tabla 7.1 Datos climáticos durante el ciclo de desarrollo del tallo floral en primavera y en verano en cultivo de rosal en invernadero.

Estación	Fase del desarrollo	Duración nº días	Gacum ^z	Gd	DPV		T aire		T raíz	
					max	min	max	min	max	min
Primavera	T0 a BV	30	499,20	16,64	1,9	0,24	25,9	13,3	22,35	20,0
	BV a PR	30	682,80	22,76	2,2	0,23	28,5	14,5	24,3	20,6
Verano	T0 a BV	23	416,99	18,13	2,5	0,22	32,3	18,6	27,4	23,0
	BV a PR	17	290,53	17,09	2,3	0,22	30,7	18,8	27,1	20,7

^z Gacum: integral de radiación global en el interior del invernadero en la fase de desarrollo del tallo floral indicada, en MJ, Gd: integral diaria de radiación media en cada fase de desarrollo del tallo floral, en MJ; DPV: déficit de presión de vapor en kPa, Taire: temperatura del aire en el interior del invernadero en °C, Traíz: temperatura de la solución nutritiva en el entorno de la raíz en °C, T0: poda basal, BV: botón visible y PR: punto de recolección.

Tabla 7.2 Biomasa total y reparto de la biomasa en rosal en los estados inicial, de botón visible y en el punto de recolección en primavera y verano.

A:Estación	B:Estado	C:Parte	v	v	v	v
Primavera	T0 ^z	R	15,1 ±0,4 f			
		P	29,8 ±0,5 d			
		TF	-			
		3COMP		44,8 ±1,0 b		
			T+C+TE		125,0 ±1,8 a	
			TOTAL			170,0 ±2,6 b
	BV	R	9,6 ±0,1 g			
		P	29,7 ±0,5 d			
		TF	9,2 ±0,4 g			
		3COMP		48,2 ±0,9 b		
			T+C+TE		130,4 ±5,1 a	
			TOTAL			178,6 ±6,0 b
PR	R	16,4 ±0,2 f				
	P	43,7 ±0,4 b				
	TF	16,0 ±1,3 f				
	3COMP		76,0 ±0,9 a			
		T+C+TE		121,7 ±5,4 a		
		TOTAL			197,8 ±6,2 a	
Verano	T0	R	17,0 ±0,2 f			
		P	38,6 ±0,6 c			
		TF	-			
		3COMP		55,6 ±0,8 c		
			T+C+TE		137,9 ±4,7 a	
			TOTAL			193,4 ±5,5 c
	BV	R	23,1 ±0,3 e			
		P	37,1 ±1,1 c			
		TF	19,0 ±0,4 ef			
		3COMP		79,2 ±1,8 b		
			T+C+TE		137,9 ±4,5 a	
			TOTAL			217,0 ±6,2 b
PR	R	29,0 ±0,4 d				
	P	36,8 ±1,6 c				
	TF	57,0 ±1,0 a				
	3COMP		122,9 ±2,7 a			
		T+C+TE		137,9 ±5,9 a		
		TOTAL			260,7 ±8,4 a	
A x B			ns	*	ns	*
Estación			Ver > Primav		Ver > Primav	
Estado			PR > (BV=T ₀)		PR = BV =T ₀	

^v en gramos de biomasa seca por planta.

^zT₀: poda basal, BV: botón visible y PR: punto de recolección. R: raíces, P: pulmón, TF: tallos florales, 3COMP: conjunto de raíces, pulmón y tallos florales y T+C+TE: conjunto de tronco, corona y tallos de estructura.

ANOVA de dos factores (factor A: estación; factor B: estado de desarrollo), si la interacción (A x B) no es significativa (ns), se realiza ANOVA de un solo factor, si el nivel de significación es del 99% se separan las medias(significativas con letras diferentes en cada columna (test Tukey HSD al 99%).

7.3. RESULTADOS.

7.3.1 Biomasa y área foliar

7.3.1.1 Comparación de la biomasa de la planta, y de su reparto, en los tres estados del ciclo de desarrollo del tallo floral en los dos ciclos estudiados.

En ambas estaciones (ver Tabla 7.2), la mayor biomasa total de la planta se da en el estado de punto de cosecha, suponiendo un incremento del 14,03% y del 25,82% desde el estado inicial hasta el de punto de cosecha en primavera y verano, respectivamente. Sin embargo, mientras en primavera se produce incremento significativo a partir del estado de botón visible, en verano, éste se produce desde el estado inicial de desarrollo.

Esta misma tendencia se observa, si atendemos a la biomasa referida solamente al conjunto de los tres compartimientos (3COMP = raíz más pulmón más tallos florales) aún cuando la biomasa referida al conjunto de tronco, corona y tallos de estructura (T+C+TE) supone alrededor del 70% de la biomasa total de la planta en el estado inicial de ambas estaciones. Esto es así debido a que la planta mantiene el nivel de biomasa en T+C+TE a lo largo del ciclo de desarrollo del tallo floral y, por tanto el incremento de biomasa en la planta se debe al del conjunto de los tres compartimientos.

El reparto de biomasa en el conjunto de los tres compartimientos en raíz (R), en pulmón (P) y en tallos florales (TF) difiere entre estaciones a lo largo del ciclo de desarrollo del tallo floral.

En el estado inicial, puede decirse - aún cuando la relación entre parte radicular y aérea es ligeramente superior en primavera (FIGURA 1) - que el reparto porcentual entre raíces y pulmón es similar en ambas estaciones, pero los valores absolutos son superiores en verano.

En el estado de botón visible (BV), es mayor el porcentaje de biomasa en el pulmón siendo menores, y similares entre ellas las biomásas de raíces y tallos florales en las dos estaciones. Sin embargo, mientras en primavera se triplica la biomasa de pulmón frente a la de raíces y tallos florales, en verano

sólo se duplica (ver FIGURA 1), lo que implica mayor biomasa global en el conjunto de los 3 compartimientos en verano en este estado de desarrollo.

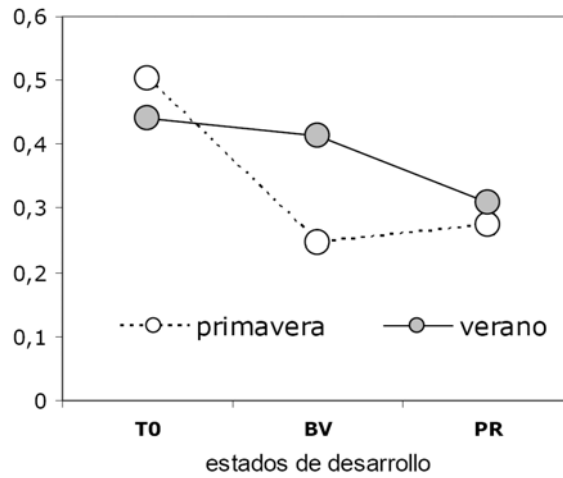


Figura 7.2 Relaciones entre las biomásas de la parte radicular y la parte aérea fotosintética, en cada estado de desarrollo de cada ciclo estudiado.

En el estado de punto de recolección (PR), aunque no hay diferencia estacional en las relaciones entre parte radicular y parte aérea, sí la hay en el reparto de la biomasa de la parte aérea. En primavera se incrementa la biomasa de los tres compartimientos, pero mientras que los incrementos de biomasa en raíces y en tallos florales son del orden del 70%, en pulmón son del 47%, pero se mantiene el reparto porcentual de biomasa entre los tres compartimientos (no hay diferencia significativa entre los ratios de las biomásas de la parte radicular y la aérea en los estados de BV y PR en primavera). En verano, el incremento de biomasa en los tres compartimientos se debe, casi exclusivamente, al de los tallos florales, con un incremento desde el estado de botón visible en torno al 300%, y la relación entre las biomásas de la parte radicular y la parte aérea se reduce significativamente.

7.3.1.2 Área foliar

El área foliar total por planta en el estado de botón visible es menor, - y significativamente iguales entre estaciones -, a la del estado de punto de

recolección, pero en este estado de desarrollo es significativamente superior la correspondiente a verano.

Tabla 7.3 Área foliar por planta e índice de área foliar para cada estado de desarrollo en primavera y en verano.

A: Estación	B: Estado de desarrollo	Área Foliar Total por planta ^w	LAI ^z
Primavera	T0^v	1654,93 ±220,37 d	1,16
	BV	2046,15 ±210,31 c	1,43
	PR	2275,47 ±233,88 b	1,70
Verano	T0	1803,91±222,16 cd	1,26
	BV	2259,32 ±119,41 b	1,58
	PR	6345,59 ±677,94 a	4,44
A x B		ns	
Estación			
Estado de desarrollo			

^zT0: poda basal, BV: botón visible y PR: punto de recolección.

^wÁrea foliar total por planta en cm².p⁻¹. ^zLAI: índice de área foliar en m².m⁻².

Tabla 7.4 Concentración de nitrógeno, azúcares solubles y almidón en raíces, pulmón y tallos florales de rosal en primavera y en verano.

			%Ntot	%AZ	%AL
Primavera	T0 ^z	R ^y	2,55 ±0,00	4,04 ±0,00	19,12 ±0,23
		P	2,66 ±0,02	10,18 ±0,33	5,24 ±0,04
		TF	-	-	-
	BV	R	2,13 ±0,01	3,43 ±0,02	17,243 ±0,32
		P	2,37 ±0,04	7,88 ±0,36	7,72 ±0,26
		TF	2,70 ±0,03	9,72 ±0,01	4,07 ±0,10
	PR	R	2,27 ±0,01	5,29 ±0,01	16,35 ±0,22
		P	2,53 ±0,04	8,59 ±0,22	7,58 ±0,12
		TF	2,63 ±0,02	9,98 ±0,07	4,66 ±0,07
Verano	T0	R	2,29 ±0,01	4,48 ±0,04	15,14 ±1,22
		P	2,33 ±0,05	7,80 ±0,15	6,50 ±0,29
		TF	-	-	-
	BV	R	2,17 ±0,03	3,59 ±0,01	8,04 ±0,12
		P	2,31 ±0,02	7,08 ±0,05	3,22 ±0,03
		TF	2,17 ±0,01	9,22 ±0,07	2,76 ±0,07
	PR	R	2,13 ±0,02	5,09 ±0,07	10,75 ±0,53
		P	2,23 ±0,03	8,06 ±0,07	4,86 ±0,05
		TF	2,13 ±0,01	6,26 ±0,15	4,09 ±0,05

^zT0: poda basal, BV: botón visible y PR: punto de recolección.

^yR: raíces, P: pulmón, TF: tallos florales.

Ntot:nitrógeno total; AZ: azúcares solubles; AL: almidón.

%Ntot en gNtot/100mg ms; %AZ y %AL en mgeq-Glu/100 mg ms.

7.3.2 Concentración de nitrógeno, azúcares solubles y almidón en las raíces, pulmón y tallos florales en las tres fases de desarrollo del tallo floral en primavera y verano.

7.3.2.1 Concentración de nitrógeno.

Aunque se aprecian en general mayores niveles en primavera que en verano (Tabla 7.4), no pueden compararse estadísticamente al no formar una distribución normal. La Tabla 7.5 indica la separación de medias estación por estación.

Tabla 7.5 Efecto del estado de desarrollo y de la parte de la planta en la concentración de nitrógeno total en rosal en primavera y en verano.

A:Estado	B:Parte	Primavera	Verano
T0^z	R^y	2,553 ±0,004 b	2,294 ±0,006 ab
	P	2,658 ±0,017 ab	2,329 ±0,046 a
	TF	-	-
BV	R	2,127 ±0,010 d	2,166 ±0,034 ab
	P	2,365 ±0,039 c	2,306 ±0,015 a
	TF	2,700 ±0,027 a	2,171 ±0,010 ab
PR	R	2,271 ±0,009 c	2,134 ±0,015 b
	P	2,528 ±0,037 b	2,233 ±0,027 ab
	TF	2,626 ±0,022 ab	2,132 ±0,013 b
A x B		ns	ns
Estado		[T ₀] > ([BV] = [PR])	[T ₀] > ([BV] = [PR])
Parte		[TF] > [P] > [R]	[P] > ([R] = [TF])

^zT0: poda basal, BV: botón visible y PR: punto de recolección.

^yR: raíces, P: pulmón, TF: tallos florales.

Letras diferentes en cada columna indican diferencia significativa. Separación de medias por Tukey HSD (p<0,0001).

La mayor concentración de nitrógeno se dan en el estado de desarrollo inicial en ambas estaciones, sin embargo en primavera es ligeramente superior en pulmón que en raíces, mientras que en verano ocurre a la inversa, lo que implica mayor proporción de nitrógeno en la parte aérea en primavera frente a verano.

En el estado de botón visible hay diferencias sustanciales entre las dos estaciones, mientras que en primavera hay un descenso muy significativo de las concentraciones en raíces y pulmón paralelas a las elevadas concentraciones detectadas en los tallos florales en desarrollo, en verano, los niveles determinados en raíces y pulmón son del mismo orden tanto de los determinados en el estado de desarrollo inicial en estos compartimientos, como los determinados en los tallos florales en desarrollo.

En el estado de punto de recolección en primavera, hay una ligera recuperación de los niveles en raíces y pulmón, manteniéndose elevados los niveles en los tallos florales. Por el contrario, en verano se mantiene en los tres compartimientos.

Atendiendo a la concentración de nitrógeno en cada estación y desde una perspectiva global del ciclo de desarrollo del tallo floral, podría decirse que las dos estaciones difieren en el orden de preferencia en el reparto entre los tres órganos. En primavera los tallos florales son prioritarios frente al pulmón y en último lugar, las raíces. Sin embargo, en verano, en primer lugar se sitúa el pulmón, seguido, a partes iguales, por las raíces y los tallos florales.

7.3.2.2 Concentración de azúcares solubles.

Tabla 7.6 Efecto del estado de desarrollo y de la parte de la planta en la concentración de azúcares solubles, en rosal en primavera y en verano.

A:Estado	B:Parte	Primavera	Verano
T0^z	R^y	4,040 ±0,004 d	4,479 ±0,035 f
	P	10,178 ±0,328 a	7,799 ±0,151 b
	TF	-	-
BV	R	3,432 ±0,020 d	3,588 ±0,008 g
	P	7,883 ±0,356 b	7,076 ±0,046 c
	TF	9,721 ±0,099 a	9,216 ±0,066 a
PR	R	5,287 ±0,013 c	5,094 ±0,073 e
	P	8,594 ±0,221 b	8,057 ±0,068 b
	TF	9,980 ±0,069 a	6,259 ±0,148 d
A x B		ns	ns
Estado		ns (7,389 ±2,635)	ns (6,446 ±1,852)
Parte		([TF] = [P]) > [R]	([TF] = [P]) > [R]

^zT0: poda basal, BV: botón visible y PR: punto de recolección.

^yR: raíces, P: pulmón, TF: tallos florales.

Letras diferentes en cada columna indican diferencia significativa. Separación de medias por Tukey HSD (p<0,0001).

Al igual que en las concentraciones de nitrógeno total, no pueden compararse estadísticamente las dos estaciones entre ellas al no formar una distribución normal. En el estado de desarrollo inicial, son muy superiores las concentraciones en pulmón frente a las de raíces en ambas estaciones, siendo las de pulmón de las más elevadas de las detectadas a lo largo de todo el ciclo de desarrollo del tallo floral, especialmente en primavera.

En el estado de botón visible, en ambas estaciones hay un descenso significativo de las concentraciones de pulmón paralelas a concentraciones muy elevadas en los tallos florales emergentes. Las raíces mantienen sus concentraciones en primavera mientras que se reducen en verano.

En el punto de recolección aumenta la concentración en las raíces en ambas estaciones, pero éstas difieren en el reparto en la parte aérea. Mientras en primavera se mantienen las concentraciones determinadas en el estado de botón visible tanto en pulmón como en los tallos florales, en verano, aumenta la concentración en el pulmón y disminuye en los tallos florales.

A nivel global, en ambas estaciones, no hay diferencia significativa de la concentración de azúcares solubles en las tres fases de desarrollo y, en ambas estaciones, se mantiene el orden de preferencia en el reparto de azúcares solubles.

7.3.2.3 Concentración de almidón.

La comparación de las dos estaciones en cuanto a la concentración de almidón en los compartimientos, es posible en raíces, por una parte, y en tallos florales, por otra.

La mayor concentración de almidón en raíces, se dan en el estado inicial en ambas estaciones, pero es superior la de primavera a la de verano. Las determinadas en el estado de botón visible son del mismo orden de los del estado de punto de recolección en ambas estaciones, pero sí hay diferencia entre primavera y verano, siendo significativamente superiores los del tallo floral en primavera.

Tabla 7.7 Efecto de la estación y del estado de desarrollo del rosal en la concentración de almidón en raíces, pulmón y tallos florales.

A:Estación	B:Estado	RAÍCES	PULMÓN	T FLORALES
Primavera	T0 ^z	19,122 ±0,234 a	5,243 ±0,044 b	
	BV	17,243 ±0,324 b	7,722 ±0,261 a	4,068 ±0,103 b
	PR	16,349 ±0,218 b	7,580 ±0,116 a	4,661 ±0,070 a
Verano	T0	15,135 ±1,220 a	6,491 ±0,289 a	
	BV	8,043 ±0,115 c	3,221 ±0,031 c	2,762 ±0,073 c
	PR	10,751 ±0,527 b	4,858 ±0,046 b	4,088 ±0,054 b
A x B		*	*	ns
Estación		-	-	Primav > Ver
Estado		-	-	[PR] > [BV]

^zT0: poda basal, BV: botón visible y PR: punto de recolección.

^yR: raíces, P: pulmón, TF: tallos florales.

Letras diferentes en cada columna indican diferencia significativa. Separación de medias por Tukey HSD ($p < 0,0001$).

Hay un aumento de la concentración de almidón desde el estado de botón visible hasta el de punto de recolección en ambas estaciones, siendo de mayor magnitud en verano en la parte aérea.

7.3.3 Comparación de las fases de crecimiento de los ciclos de desarrollo del tallo floral en ambas estaciones.

7.3.3.1 Reparto del incremento de biomasa en el conjunto de los tres compartimientos.

La comparación del crecimiento absoluto de la planta en las dos estaciones se plantea a través de la comparación de los crecimientos absolutos, en cada fase de desarrollo, de las raíces, los pulmones, los tallos florales y, del conjunto de los tres anteriores. La interacción significativa entre estaciones y fases de crecimiento en el reparto del crecimiento, nos impide comparar estadísticamente ese conjunto, sí nos es permitido realizar la comparación al considerar el conjunto de los 3 compartimientos, de modo que, estadísticamente es superior el crecimiento absoluto en verano y, en

ambas estaciones, la segunda fase de crecimiento tiene una tasa superior a la primera.

Tabla 7.8 Incremento del peso seco en las distintas partes de la planta en cada fase del ciclo de desarrollo del tallo floral de rosal en primavera y en verano.

A:Estación	B:Fase		Incremento de biomasa	
Primavera	T0 ^z a BV	R ^v	-5,46 ±0,40	
		P	-0,33 ±0,04	
		TF	9,18 ±0,37	
		3COMP		3,39 ±0,14 c
	BV a PR	R	6,76 ±0,25	
		P	13,97 ±0,81	
		TF	6,82 ±0,90	
		3COMP		27,54 ±0,39 b
	Verano	T0 a BV	R	6,08 ±0,16
P			-1,51 ±0,51	
TF			19,04 ±0,41	
		3COMP		23,60 ±1,00 b
BV a PR		R	5,91 ±0,33	
		P	-0,24 ±0,53	
		TF	38,00 ±0,61	
		3COMP		43,68 ±0,97 a
A x B			*	ns
Estación				Verano > Primavera
Fase				BV a PR > T ₀ a BV

^zT0: poda basal, BV: botón visible y PR: punto de recolección. R: raíces, P: pulmón, TF: tallos florales, 3COMP: 3 compartimentos (raíz+pulmón+tallos florales). Incremento de biomasa en g ms.p⁻¹.fase⁻¹

ANOVA de dos factores (factor A: Estación; Factor B: fase de desarrollo), si la interacción (A x B) no es significativa (ns), se realiza ANOVA de un solo factor, separación de medias por test Tukey HSD, p<0,0001. Letras diferentes en la misma columna indican diferencia significativa.

Por lo que respecta al reparto del crecimiento absoluto, durante la primera fase de crecimiento, mientras que en primavera sólo es positivo en

los tallos florales, en verano también hay crecimiento radicular. Por lo que respecta al pulmón, en ambas estaciones el crecimiento es prácticamente nulo.

En la segunda fase de crecimiento es positivo en los tres compartimientos en primavera, mientras que en verano sólo lo es para raíces y tallos florales.

Mientras que en verano el mayor crecimiento absoluto se observa en los tallos florales, en primavera la comparten pulmón y tallos florales.

7.3.3.2 Crecimiento relativo diario y variaciones relativas diarias de nitrógeno, de azúcares solubles y de almidón.

En la Tabla 7.9 se muestran las variaciones relativas considerando el conjunto de los tres compartimientos.

Las variaciones de contenido de nitrógeno total (VRDNt) en el conjunto de los tres compartimientos a lo largo de las dos fases de desarrollo muestran el mismo patrón que el crecimiento (CRD) de los mismos, siendo mayores en la segunda fase de desarrollo y, entre estaciones, en verano.

Aún cuando estadísticamente no pueden compararse las variaciones de contenido de carbohidratos no estructurales (azúcares solubles y almidón, VRDAz y VRDAI, respectivamente) entre estaciones, sí es común en las dos que las mayores variaciones se dan en la segunda fase de desarrollo. Las menores variaciones de azúcares solubles durante la primera fase de desarrollo son de mayor entidad en primavera. Por lo que respecta a las de almidón, mientras en primavera hay un aumento de almidón desde el estado inicial hasta el estado de botón visible, en verano hay una "pérdida" casi equivalente al aumento de azúcares solubles.

Del análisis estadístico por compartimento de las variaciones de azúcares solubles en cada estación (Tabla 7.10) se deduce que, durante la primera fase de desarrollo hay entre un "mantenimiento" del contenido de azúcares solubles en las raíces hasta una "pérdida" en el pulmón frente a un incremento de los mismos en los tallos florales de diferente entidad en las dos estaciones pero, mientras en primavera el incremento en tallos florales es del orden de la suma de las "pérdidas" en raíces y pulmón, en verano este

incremento quintuplica la suma de las variaciones en raíces y pulmón; y durante la segunda fase de desarrollo, mientras en primavera los incrementos en pulmón son un 200% superiores a los de las raíces y un 100% en los tallos florales, en verano los mayores incrementos se dan en los tallos florales, seguidos por las raíces (64% inferiores) y, finalmente por los del pulmón (81% inferiores).

Tabla 7.9 Crecimiento relativo diario e incremento relativo diario del contenido de nitrógeno, de azúcares solubles, de almidón y de carbohidratos no estructurales, en cada fase del ciclo de desarrollo del tallo floral del rosal en primavera y en verano, considerando el conjunto de los tres compartimientos (raíz + pulmón + tallos florales).

A:Estación	B:Fase	CRD	VRDnt	VRDAz	VRDAI	VRDne
Primavera	T0² a BV	6,23 ±0,40 c	120,15 ±7,10 c	84,68 ±15,44 b	643.05 ±31.80 b	727.72 ±17.91 b
	BV a PR	12,71 ±0,71 b	317,26 ±16,96 b	1192,01 ±81,18 a	1080.37 ±47.38 a	2272.38 ±128.08 a
Verano	T0 a BV	13,00 ±0,22 b	281,04 ±4,62 b	790,86 ±20,38 b	-821.49 ±22.75 b	-30.63 ±42.06 b
	BV a PR	21,00 ±0,61 a	453,23 ±12,78 a	1352,36 ±57,95 a	1763.0 ±43.9 a	3115.35 ±100.4 a
A x B		ns	ns	-	-	-
Estación		Ver > Primav	Ver > Primav	-	-	-
Fase		BV a PR > T ₀ a BV	BV a PR > T ₀ a BV	-	-	-

²T0: poda basal, BV: botón visible y PR: punto de recolección.

CRD: crecimiento relativo diario en mg. g⁻¹.d⁻¹; VRDnt: variación diaria relativa del contenido de nitrógeno en µg N. g⁻¹.d⁻¹; VRDAz, VRDAI y VRDne en µg-eqGlu. g⁻¹.d⁻¹, corresponden a las variaciones diarias relativas de los contenidos de azúcares solubles, almidón y carbohidratos no estructurales totales, respectivamente. Los parámetros anteriores resultan de referir los valores absolutos indicados en las Tablas XXXX a la biomasa del conjunto de los tres compartimientos en el estado BV, para los correspondientes a la fase desde TO a BV y, en el estado PR para los correspondientes a la fase desde BV a PR.

ANOVA de dos factores (factor A: Estación; Factor B: fase de desarrollo), si la interacción (A x B) no es significativa (ns), se realiza ANOVA de un solo factor, separación de medias por test Tukey HSD, p<0,0001. Letras diferentes en la misma columna indican diferencia significativa. Si la interacción (A x B) es significativa (*), se realiza ANOVA en cada una de las estaciones por separado y las medias separadas por test Tukey HSD, p<0,0001, se indican con letras de distinto grosor en cada estación, las de verano se marcan en negrita.

Tabla 7.10 Crecimiento relativo diario e incremento relativo diario del contenido de nitrógeno, de azúcares solubles y de almidón en las distintas partes de la planta, en cada fase del ciclo de desarrollo del tallo floral del rosal en primavera y en verano.

A:Estación	B:Fase	C:Parte	CRD	VRDnt	VRDAz	VRDAI	
Primavera	T0^z a BV	R	0,00±0,2	-2,72±0,1	-40,25±2,4 c	-126,97±4,4	
		P	-0,23±0,0	-51,30±4	-501,27±45,5 d	507,52±18,4	
		TF	6,46±0,4	174,18±11	626,20±31,4 a	262,50±14,5	
	BV a PR	R	3,34±0,2	58,41±4,7	239,92±17,2 b	453,52±19,9	
		P	6,33±0,4	181,73±7,8	639,12± 46,5 a	461,75±24,4	
		TF	3,04±0,2	77,12±4,6	312,97±17,5 b	165,10±7,1	
	Verano	T0 a BV	R	3,34±0,1	60,91±1,2	36,29±2,0 d	-393,12±5,4
			P	-0,83±0,0	-22,43±0,3	-212,21±6,9 e	-718,19±15,8
			TF	10,49±0,2	242,56±4,5	966,77±17,8 a	289,82±5,4
BV a PR		R	2,84±0,1	55,84±0,6	310,83 ±13,72 b	605,54±9,7	
		P	-0,11±0,0	-17,59±0,2	166,71±7,7 c	286,75±6,1	
		TF	18,27±0,5	414,97±12,1	874,8 ±36,8 a	870,70±29,7	
A x B					ns		
A x C					ns		
B x C					*		

^zT0: poda basal, BV: botón visible y PR: punto de recolección. R: raíces, P: pulmón, TF: tallos florales.

CRD en mg. g⁻¹.d⁻¹; VRDnt en µg N. g⁻¹.d⁻¹; VRDAz, VRDAI y VRDne en µg-eqGlu. g⁻¹.d⁻¹.

Se aplican ANOVAs de dos factores para VRDAz (distribución normal) siendo factor A: Estación; factor B: fase de desarrollo y factor C: tipo de órgano. Se realiza ANOVA de un solo factor, separación de medias en cada estación por test Tukey HSD, p<0,0001. Letras diferentes indican diferencia significativa. Letras normales corresponden a primavera y en negrita a verano.

Tabla 7.11 Crecimiento relativo diario e incremento relativo diario del contenido de nitrógeno, de azúcares solubles, de almidón y de carbohidratos no estructurales, durante el ciclo de desarrollo del tallo floral en primavera y en verano. Comparación estacional en las raíces, en el pulmón, en los tallos florales y en los tres compartimientos.

Raíces	CRD	VRDnt	VRDAz	VRDAI	VRDne
Primavera	3,34 ±0,18 b	55,69 ±4,64 b	199.68 ±16.44 b	326.56 ±19.46 a	526.23 ±34.85 a
Verano	6,18 ±0,14 a	116,76 ±1,24 a	347.12 ±12.39 a	212.42 ±13.28 b	559.55 ±25.53 a
Pulmón	CRD	VRDnt	VRDAz	VRDAI	VRDne
Primavera	6,10 ±0,36 a	130,43 ±3,97 a	137,85 ±3,47 a	969,27 ±42,02 a	1107,12 ±43,30 a
Verano	-0,95 ±0,20 b	-40,02 ±0,40 b	-45,50 ±13,26 b	-431,44 ±18,96 b	-476,94 ±32,16 b
Tallos Florales	CRD	VRDnt	VRDAz	VRDAI	VRDne
Primavera	9,50 ±0,58 b	251,30 ±15,61 b	939,16 ±48,85 b	427,59 ±20,71 b	1366,75 ±69,39 b
Verano	28,76 ±0,70 a	657,53 ±15,93 a	1841,60 ±53,86 a	1160,52 ±34,61 a	3002,12 ±87,83 a
3COMP	CRD	VRDnt	VRDAz	VRDAI	VRDne
Primavera	18,94 ±1,11 b	437,41 ±23,49 b	1276,69 ±66,11 b	1723,41 ±79,06 a	3000,10 ±144,68 a
Verano	33,99 ±0,81 a	734,27 ±16,81 a	2143,22 ±78,30 a	941,50 ±62,72 b	3084,72 ±140,83 a

CRD en mg. g⁻¹.d⁻¹; VRDnt en µg N. g⁻¹.d⁻¹; VRDAz, VRDAI y VRDne en µg-eqGlu. g⁻¹.d⁻¹. Se realiza ANOVA de un solo factor para cada órgano. Separación de medias mediante test Tukey HSD, p<0,0001. Letras diferentes en cada columna indican diferencia significativa.

La comparación entre estaciones por tipo de compartimiento (Tabla 7.11), nos revela que:

En las *raíces*, las variaciones de contenido de nitrógeno total (VRD_{Nt}) y de azúcares solubles (VRD_{Az}) en el verano, son superiores a las de primavera, siguiendo el patrón del crecimiento relativo diario (CRD). Sin embargo, las referentes al almidón muestran el patrón inverso al de azúcares solubles, con mayores incrementos en primavera frente al verano, lo que lleva a una igualdad significativa entre estaciones de las variaciones de contenido de carbohidratos no estructurales totales (VRD_{ne}).

En los *pulmones*, tanto el crecimiento relativo como la variación relativa de nitrógeno, de azúcares solubles y de almidón, muestran el mismo patrón, siendo mayores en primavera que en verano.

En los *tallos florales*, por el contrario, la dinámica es completamente la inversa a la mostrada en los pulmones, son mayores en verano que en primavera.

La dinámica mostrada en el conjunto de los tres compartimientos viene marcada por la indicada en los tallos florales – mayor en verano que en primavera –, a excepción del almidón – mayor en primavera que en verano – y de los carbohidratos no estructurales totales, que, como en las raíces, no hay diferencia significativa entre estaciones.

7.3.3.3 Las relaciones entre las variaciones de biomasa y las variaciones de contenido de nitrógeno total, de azúcares solubles y de almidón.

El ajuste del crecimiento relativo diario con la variación relativa de nitrógeno de ambas estaciones estudiadas (Figura 7.3), es del 98% y la pendiente pone de manifiesto que la movilización de nitrógeno total asociada al crecimiento es de 24.29 µg de nitrógeno total por cada mg de materia seca producida (2,429 mgN_{tot}/100 mg ms) en cualquiera de los compartimientos en los que se produce crecimiento.

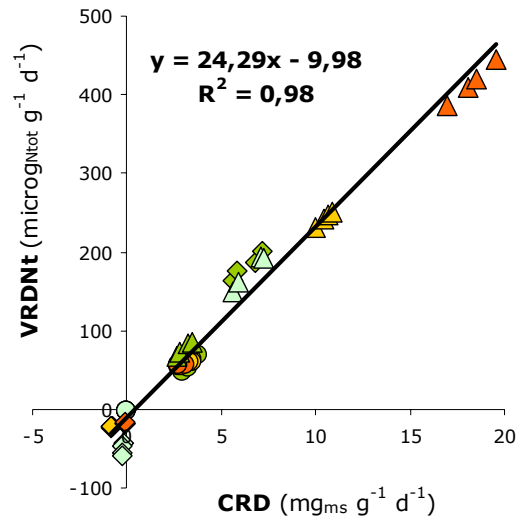


Figura 7.3 Relación entre la variación de contenido de nitrógeno y el crecimiento.

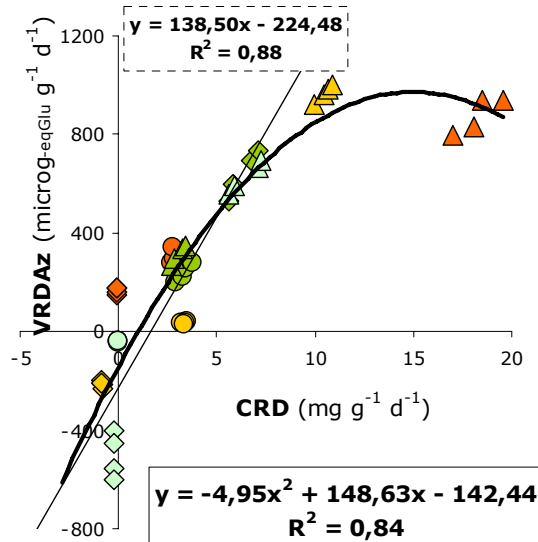


Figura 7.4 Relación entre la variación de contenido de azúcares solubles y el crecimiento.

El mejor ajuste entre el crecimiento relativo diario y la variación relativa diaria de azúcares solubles de las dos fases de desarrollo para las dos

estaciones, es parabólico ($r^2=0.84$) con un punto de inflexión que se sitúa en los tallos florales de la primera fase de desarrollo de primavera y en los pulmones de la segunda fase y, un máximo (973,26 $\mu\text{g-eqGlu.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$) que se alcanza en los tallos florales de verano (Figura 7.4).

Sin embargo, no se ha obtenido ninguna relación significativa entre el crecimiento relativo diario y la variación relativa diaria de almidón, que represente las dos estaciones estudiadas (Figura 7.5), pero en la primera fase de desarrollo de verano hay 'pérdidas relativas' de almidón en el pulmón (\blacklozenge) y en las raíces (\bullet) y, destaca en la segunda fase de verano el aumento relativo de almidón en los tallos florales (\blacktriangle en naranja oscuro).

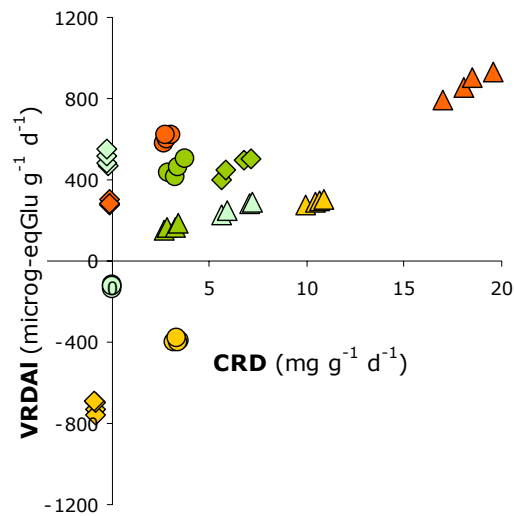


Figura 7.5 Relación entre la variación de contenido de almidón y el crecimiento.

Leyenda de las Figuras 7.3, 7.4 y 7.5.

	de T0 a BV	de BV a PR	RAÍZ	PULMÓN	T FLORAL
PRIMAVERA			\circ	\blacklozenge	\triangle
VERANO					

Tabla 7.12 Tasas diarias de absorción hídrica y mineral por planta en cada fase del ciclo de desarrollo del tallo floral de rosal en primavera y en verano.

		TDA Hídrica (mL. p ⁻¹ .d ⁻¹)	TDA Nitrato (mmolN-NO ₃ ⁻ .p ⁻¹ .d ⁻¹)	TDA Potasio (mmolK ⁺ .p ⁻¹ .d ⁻¹)	TDA Calcio (mmolCa ²⁺ .p ⁻¹ .d ⁻¹)	TDA Magnesio (mmolMg ²⁺ .p ⁻¹ .d ⁻¹)	TDA Fosfato (mmolH ₂ PO ₄ ⁼ .p ⁻¹ .d ⁻¹)
Primavera	T0² a BV	330	1,950	1,125	0,720	0,175	0,071
	BV a PR	820	4,169	2,632	1,217	0,415	0,073
Verano	T0 a BV	607	2,219	0,791	0,463	0,170	0,043
	BV a PR	2018	2,894	1,457	0,597	0,270	0,077

²T0: poda basal, BV: botón visible y PR: punto de recolección

Tabla 7.13 Absorción hídrica diaria relativa y tasa diaria de absorción hídrica por unidad de área foliar, en cada fase del ciclo de desarrollo del tallo floral de rosal en primavera y en verano.

A:Estación	B:Fase	ARD_{hídrica}^z	Tasa diaria de absorción hídrica por unidad de área foliar^v
Primavera	T0^u a BV	0,24 ±0,02	166,42 ±11,78 b
	BV a PR	0,37 ±0,03	371,86 ±27,49 a
Verano	T0 a BV	0,33 ±0,01	270,83 ±13,78 b
	BV a PR	0,98 ±0,05	327,29 ±20,83 a
A x B			*

^z ARD_{hídrica} (mL. g⁻¹.d⁻¹) en se calcula por gramo de planta y día a partir de las TDA mostradas en la Tabla 7.12.

^v (en μL. cm⁻².d⁻¹), se toma el área foliar de la planta en BV para la fase T0 a BV y el área foliar de la planta en PR para la fase BV a PR.

^u T0: poda basal, BV: botón visible y PR: punto de recolección.

Se realiza ANOVA de un solo factor, separación de medias en cada estación por test Tukey HSD, p<0,0001. Letras diferentes indican diferencia significativa. Letras normales corresponden a primavera y en negrita a verano.

7.3.4 Las tasas diarias de absorción hídrica.

La absorción hídrica se asocia al área foliar existente en la planta al final de cada fase de desarrollo estudiado, muestra una distribución normal pero la interacción significativa entre estaciones y fases de desarrollo no permite realizar una separación de medias conjunta. No obstante, en los dos ciclos se distinguen mayores tasas de absorción hídrica durante la segunda fase de desarrollo floral sin embargo mientras en primavera éstas duplican a las de la primera fase de crecimiento, en verano sólo son un 21% superiores (Tabla 7.13).

La mayor tasa de absorción hídrica diaria por unidad de área foliar se da durante la segunda fase de crecimiento de primavera, y supera a la correspondiente en verano en un 14%.

Tabla 7.14 Variables relacionadas con la morfología de la hoja en cada fase del ciclo de desarrollo del tallo floral de rosal en primavera y en verano.

A: Estación	B: Fase	LAI ^z	SLA	LDMC	LT	LMA
Primavera	TO a BV	1,43 ± 0,15 a	130,48 b	0,28 c	274 a	7,66 b
	BV a PR	1,59 ± 0,16 a	98,71 c	0,42 a	241 b	10,13 a
Verano	TO a BV	1,58 ± 0,08 b	129,53 b	0,39 b	198 c	7,72 b
	BV a PR	4,44 ± 0,47 a	151,50 a	0,40 ab	165 d	6,60 c

^z**LAI** (en m²/m⁻²): índice de área foliar, **SLA** (en cm².g⁻¹): área específica de la hoja, **LDMC** (en g ms / g mf): contenido de biomasa seca de la hoja, **LT**(en μm): grosor de la hoja y **LMA**(en mg.cm⁻²) : biomasa de la hoja por superficie,

TO: poda basal, **BV**: botón visible y **PR**: punto de recolección

Se realiza ANOVA de un solo factor para parámetro. Separación de medias mediante test Tukey HSD, p<0,0001. Letras diferentes en cada columna indican diferencia significativa. La separación de medias de LAI se realiza para cada estación por separado. Letras normales en primavera y en negrita en verano.

7.3.5 Caracteres morfogenéticos foliares.

Comparando los caracteres foliares de la segunda fase de crecimiento frente a los de la primera se ve (Tabla 7.14) que,

en el ciclo de *primavera*, en primer lugar se reduce el área foliar específica (SLA), en segundo lugar aumenta el contenido de biomasa seca foliar frente a la biomasa fresca (LDMC), en tercer lugar aumenta el contenido de biomasa seca foliar por unidad de área de la misma (1/SLA) y, en cuarto lugar y como consecuencia de los anteriores, se reduce el grosor de la hoja fresca (LT)

en el ciclo de *verano*, en primer lugar, aumenta el área foliar específica (SLA), en segundo lugar, se mantiene el contenido de biomasa seca foliar frente a la biomasa fresca (LDMC) - de orden similar al de la segunda fase de desarrollo de primavera -, en tercer lugar, disminuye el contenido de biomasa seca por unidad de área foliar (1/SLA) y, en cuarto lugar y como consecuencia de los anteriores, se reduce el grosor de la hoja fresca (LT)..

Tabla 7.15 Absorción diaria relativa de nutrientes minerales en cada fase del ciclo de desarrollo del tallo floral de rosal en primavera y en verano.

Estación	Fase	^z ARD _{N-NO3-}	^z ARD _{K+}	^z ARD _{Ca2+}	^z ARD _{Mg2+}	^z ARD _{H2PO4=}
Primavera	TO^y a BV	41,63 ±4,04 b	24,02 ±2,33	15,37 ±1,49	3,74 ±0,36	1,52 ±0,15
	BV a PR	56,26 ±5,19 a	35,52 ±3,27	16,43 ±1,51	5,60 ±0,52	0,98 ±0,09
Verano	TO a BV	28,17 ±1,13 c	10,04 ±0,40	5,88 ±0,24	2,16 ±0,09	0,55 ±0,02
	BV a PR	23,79 ±1,34 c	11,98 ±0,67	4,91 ±0,28	2,22 ±0,13	0,63 ±0,04

^z ARD_{N-NO3-}, ARD_{K+}, ARD_{Ca2+}, ARD_{Mg2+} y ARD_{H2PO4=} : en $\mu\text{moles. g}^{-1}.\text{d}^{-1}$, de N-NO₃⁻, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺ y H₂PO₄⁼, respectivamente y, se calculan dividiendo las TDA correspondientes a cada ión mostradas en la Tabla 7.12 por la biomasa seca de la planta.

^y TO: poda basal, BV: botón visible y PR: punto de recolección.

Se aplica ANOVA en ARD_{N-NO3-} (distribución normal). Separación medias por test Tukey HSD (al 99%). Letras diferentes en la columna indican diferencia significativa.

Tabla 7.16 Coeficientes de determinación de las relaciones lineales entre la absorción diaria relativa de nitrato y las absorciones diarias relativas de potasio, calcio, magnesio y fosfato.

x	y	y/x	r ²
ARD _{N-NO3-}	ARD _{K+}	0,59	0,96
	ARD _{Ca2+}	0,34	0,88
	ARD _{Mg2+}	0,08	0,98
	ARD _{H2PO4=}	0,02	0,39

7.3.6 Las absorciones de nitrógeno, fósforo, potasio, calcio y magnesio.

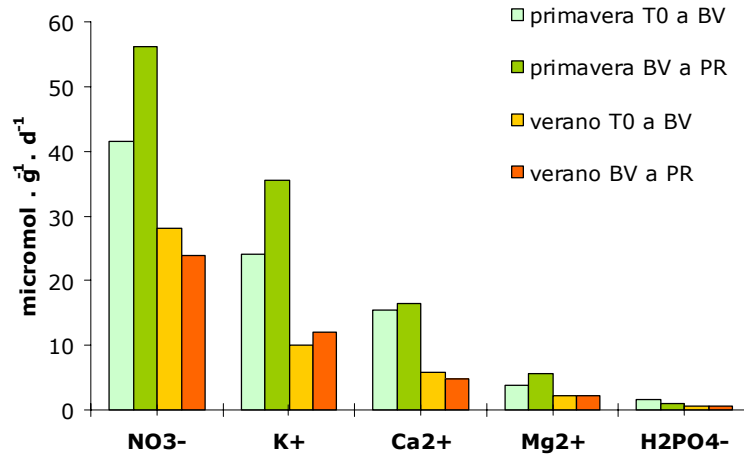


Figura 7.6 Absorción relativa de nutrientes.

Aún cuando se evidencia en la Figura 7.6. que la absorción diaria relativa de cada uno de los macronutrientes analizados son superiores en primavera frente a verano, estadísticamente sólo pueden compararse las estaciones con respecto a la absorción de N-NO₃⁻ (ARD_{N_NO3} , ver Tabla 7.15), y se pone de manifiesto ,

la mayor tasa diaria de absorción en primavera frente a verano (casi la duplica),

el mantenimiento de la tasa de absorción a lo largo de todo el ciclo de desarrollo del tallo floral en verano y,

la mayor tasa de absorción durante la segunda fase de crecimiento en primavera.

Esta dinámica de absorción puede hacerse extensible a las correspondientes al magnesio, potasio y, en menor grado, al calcio dados los niveles de correlación obtenidos con la absorción de nitrato (Tabla 7.16).

Tabla 7.17 Comparación entre la absorción diaria relativa de nitrógeno y la demanda de nitrógeno en rosal, en cada fase del ciclo de desarrollo del tallo floral en primavera y en verano.

A: Estación	B: Fase del desarrollo	$ARD_{N-NO_3}^z$ $\mu\text{molN-NO}_3^- \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$	ARD_{N-NO_3} $\mu\text{gN-NO}_3^- \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$	$VRDnt$ $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$	$ARD_{N-NO_3} - VRDnt$ $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$
Primavera	T0^v a BV	41,63 ±4,04 b	582,82 ±56,56 b	120,15 ±7,10 c	462,67 ±49,46 a
	BV a PR	56,26 ±5,19 a	787,64 ±72,66 a	317,26 ±16,96 b	470,38 ±55,70 a
Verano	T0 a BV	28,17 ±1,13 c	394,38 ±15,82 a	281,04 ±4,62 b	113,34 ±11,20 a
	BV a PR	23,79 ±1,34 c	333,06 ±18,76 a	453,23 ±12,78 a	-120,17 ±5,98 b
A x B			*	ns	*
Estación			-	Verano > Primavera	-
Fase			-	BV a PR > T ₀ a BV	-

7.3.7 Relación entre N demandado por el crecimiento y N absorbido.

En la Tabla 7.17 , el nitrógeno demandado a lo largo del ciclo de desarrollo del tallo floral en el conjunto de los tres compartimientos viene representado por VRDNT y, el nitrógeno absorbido, el cual es absorbido por la planta completa, viene representado por ARD_{N-NO_3} .

La diferencia entre ambos corresponde a la tasa diaria relativa de variación de contenido de nitrógeno total en el conjunto formado por T+C+TE.

En el ciclo de primavera se absorbe más nitrógeno del demandado en el conjunto de los tres compartimientos, 4.85 veces más durante la primera fase de desarrollo y, 2.48 veces más durante la segunda fase, se estima una tasa diaria relativa de incremento de nitrógeno que deberá localizarse en el conjunto de T+C+TE. Pero la tasa diaria relativa a la biomasa de los tres compartimientos al final de cada fase de desarrollo considerada de incremento de contenido de nitrógeno total en el conjunto formado por T+C+TE, se mantiene a lo largo de todo el ciclo de desarrollo (media de $466,525 \mu\text{gN}_{\text{tot}} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$).

En el ciclo de verano, mientras durante la primera fase de desarrollo el nitrógeno absorbido cubre con creces la demanda del mismo por el conjunto de los tres compartimientos, durante la segunda fase de desarrollo es deficitaria con lo que se supone un flujo de nitrógeno desde T+C+TE hacia el conjunto de los tres compartimientos cuyo valor relativo diario es de $120,17 \mu\text{gN}_{\text{tot}} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$.

7.3.8 Diferencias entre nitrógeno absorbido y variación de contenido de N en el conjunto de los tres compartimientos.

Mientras en primavera la absorción de nitrógeno supera en casi el 88% la de verano, al referirnos a las variaciones de contenido de nitrógeno total, las de verano superan a las de primavera en un 68%.

En primavera, tanto al referirnos al nitrógeno absorbido como a la variación de contenido de nitrógeno total, son estadísticamente superiores las

medias correspondientes a la segunda fase de desarrollo. Por el contrario, en verano, se mantienen estables las tasas diarias de absorción a lo largo de todo el ciclo pero la variación de contenido de nitrógeno total es estadísticamente superior durante la segunda fase de desarrollo frente a la primera.

El nitrógeno absorbido es absorbido por la planta completa.

La variación de contenido de nitrógeno total es evaluada sólo en el conjunto de los tres compartimientos.

La diferencia entre N absorbido y N movilizado nos indicará en qué grado la absorción de nitrógeno viene comandada por la demanda de la planta debida al crecimiento.

7.3.9 Actividad diaria de absorción radicular hídrica y de nitrato .

La actividad radicular en la absorción hídrica (Tabla 18), al igual que en las tasas diarias de absorción hídrica expresadas por unidad de área foliar, son superiores las medias de la segunda fase de desarrollo floral, sin embargo se distinguen en el orden de magnitud de los incrementos, sobretodo por lo que se refiere al ciclo de verano. Las $ADAR_{H_2O}$ de la segunda fase multiplican a las de la primera fase por 1,86 y por 2,65, en el ciclo de primavera y de verano, respectivamente.

La actividad radicular en la absorción de nitrato, representada por $ADAR_{N-NO_3}$, muestra un patrón similar a la URA_{N-NO_3D} , con actividades radiculares superiores (1,60 veces más) durante la segunda fase de desarrollo con respecto a la primera en primavera. Por el contrario, en verano se mantiene la tasa de actividad radicular a lo largo de todo el ciclo de desarrollo del tallo floral, siendo significativamente inferiores (en un 88%) a la menor del ciclo de primavera.

Tabla 7.18 Comparación entre la actividad radicular de absorción hídrica y de absorción nitríca, en cada fase del ciclo de desarrollo del tallo floral de rosal en primavera y en verano.

A:Estación	B:Fase	ADAR_{H₂O}^z (mL.g ⁻¹ .d ⁻¹)	ADAR_{N-NO₃} (mmol.g ⁻¹ .d ⁻¹)	[NO₃⁻] (mmol.L ⁻¹)
Primavera	T0^v a BV	31,76 ±2,80 b	0,188 ±0,016 b	5,92
	BV a PR	58,95 ±8,34 a	0,300 ±0,042 a	5,09
Verano	T0 a BV	26,31 ±0,59 b	0,096 ±0,002 c	3,65
	BV a PR	69,63 ±1,83 a	0,100 ±0,012 c	1,44
A x B		ns	ns	
Estación		Primavera=Verano	Primavera>Verano	
Fase		de BV a PR>deTo aBV	-	

^z se calcula la absorción hídrica y la absorción nitríca por unidad de peso seco de raíces

^v**T0**: poda basal, **BV**: botón visible y **PR**: punto de recolección

7.4. DISCUSIÓN

Las respuestas comunes en ambos ciclos confirman las tres hipótesis:

Confirmación de la primera hipótesis. El incremento de la biomasa total de las plantas se manifiesta en el conjunto de los tres compartimientos (Tabla 7.2) y la mayor proporción de este crecimiento en el estado final (PR) corresponde a los tallos florales (TF) (Tabla 7.8). Éstos, desde una perspectiva agronómica, constituyen la cosecha o producción comercial, mientras que desde una perspectiva fisiológica representan el sumidero principal. En ambos ciclos estudiados, la mayor concentración de azúcares solubles se da en los tallos florales (Tabla 7.6).

Confirmación de la segunda hipótesis. La relación entre la biomasa radicular y la biomasa aérea fotosintética al final de cada ciclo de desarrollo del tallo floral en las dos estaciones son significativamente iguales (Figura 7.1). Esto se corresponde con la igualdad entre estaciones de la actividad de absorción hídrica de las raíces considerada en cada fase (Tabla 7.18).

Confirmación de la segunda hipótesis. Al final del ciclo de desarrollo del tallo floral, son significativamente iguales las variaciones medias diarias relativas de carbohidratos no estructurales, tanto en el conjunto de los tres compartimientos como en las raíces (valores medios de los 2 ciclos obtenidos de la Tabla 7.11: VRDCne = 3042 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ y VRDCne = 542.9 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$, en el conjunto de los tres compartimientos y en las raíces, respectivamente), por lo que se demuestra la teoría del equilibrio funcional, en cuanto al metabolismo carbonado se refiere.

Confirmación de la segunda hipótesis. La demanda de nitrógeno debida al crecimiento es estable independientemente del órgano, de las condiciones ambientales estudiadas y de la concentración de nitrógeno en el órgano objeto de estudio. (De la Figura 7.3 -VRDNt vs CRD- se deduce que por cada 100 mg de materia seca producida se demandan 2,43 mg de nitrógeno, independientemente de la estación de que se trate. La correlación es elevada ($r^2=0.98$).

Confirmación de la tercera hipótesis La mayor tasa de crecimiento de la planta (representada por el conjunto de los tres compartimientos) se da

durante el periodo que transcurre desde el estado de botón visible (BV) hasta el de punto de recolección (PR) en las dos estaciones, y con ella, los mayores incrementos diarios de contenido de nitrógeno total y de azúcares solubles (Tabla 7.8 y Tabla 7.9).

Confirmación de la tercera hipótesis Las tasas de absorción hídrica por unidad de área foliar (Tabla 7.12 y Tabla 7.13), la demanda relativa de nitrógeno total (VRDNT en Tabla 7.17) y la relación entre biomasa seca y biomasa fresca de las hojas, (LDMC en Tabla 7.14) son superiores a lo largo de la segunda fase de desarrollo frente a la primera en las dos estaciones.

Sin embargo, para llegar al equilibrio funcional al final del ciclo, se muestran diferencias entre ambas estaciones que, a grandes rasgos, se resumen en una gestión diferente del reparto de biomasa entre la parte radicular y aérea fotosintética a lo largo del ciclo: Mientras en verano, la relación entre la biomasa radicular y la biomasa aérea fotosintética durante la primera fase de desarrollo se mantiene para descender durante la segunda fase hasta el final del ciclo, en primavera el patrón se invierte.

Esto tiene consecuencias tanto en la adquisición de nuevos recursos como en el uso de los ya existentes, tanto a nivel de inter-relaciones fuente-sumidero entre los tres compartimentos, como a nivel de adaptaciones morfológicas que influyen en la actividad para la adquisición de recursos externos y, sobretodo, en el reparto de los recursos adquiridos entre crecimiento e incremento de reservas.

Ante estas diferencias fundamentales, se hace necesario disgregar la discusión.

En primer lugar se discute para cada fase de desarrollo de cada estación estudiada (primavera y verano).

Posteriormente, se aporta una discusión resumida comparando ambas estaciones en cuanto a las capacidades de adquisición de recursos, de uso de los mismos para la obtención de la cosecha final y de acumulación de reservas para cosechas posteriores.

Finalmente, se proponen estrategias de mejora del manejo del cultivo.

7.4.1 Primera fase de desarrollo de primavera. De la poda basal al estado de botón visible.

7.4.1.1 Del crecimiento de la planta

En la primera fase de crecimiento de primavera el crecimiento de la planta se debe a los tallos florales (Tabla 7.10, CRD en tallos florales = $6.46 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$).

De un lado se produce pérdida de biomasa radicular (Tabla 7.2 y Tabla 7.8, peso seco de la raíz de T0 a BV: $5,46 \text{ g} \cdot \text{p}^{-1} \cdot \text{fase}^{-1}$), que puede asociarse al estrés por la poda efectuada para eliminar los tallos florales en crecimiento en los días previos al inicio del ensayo, y que puede ser la causa de la disminución de las reservas carbonadas en las raíces en forma de almidón (Tabla 7.10, VRDAI = $-126,97 \text{ } \mu\text{g-eq Glu. g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$) que pueden informar de la respiración radicular como consecuencia del estrés mecánico debido a la poda. Además, en el pulmón se mantiene la biomasa, no presentando diferencias significativas la biomasa del estado inicial ($29,8 \text{ g ms. p}^{-1}$ en T0) y la del estado de botón visible ($29,7 \text{ g ms. p}^{-1}$ en BV) (Tabla 7.2). Por otro lado, en esta fase se observa un incremento de biomasa en los tallos florales (Tabla 7.8, peso seco de tallos florales de T0 a BV: $9,18 \text{ g} \cdot \text{p}^{-1} \cdot \text{fase}^{-1}$), que en la tasa diaria de crecimiento relativo del conjunto de los tres compartimientos se traduce en $6,46 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ (Tabla 7.10).

Todo ello conduce a la caída de la relación biomasa de la raíz:biomasa aérea fotosintética de T0 a BV (Figura 7.1). Es importante señalar que las biomasa de raíces y tallos florales presentan el mismo valor en el estado de botón visible (Tabla 7.2, peso seco raíz = $9,61 \text{ g} \cdot \text{p}^{-1}$ y peso seco tallos florales = $9,18 \text{ g} \cdot \text{p}^{-1}$, relación R:TF = 1:1)

7.4.1.2 Del contenido y la demanda de nitrógeno y de carbohidratos no estructurales

La dependencia de los tallos florales de los asimilados que suministra el pulmón en este periodo de desarrollo (Mor y Halevy 1979) se manifiesta en descensos significativos de la concentración de nitrógeno en raíces y en pulmón (Tabla 7.5, %Ntot de T0 a BV: de 2,55 a 2,13 y, de 2,66 a 2,37, en raíces y pulmón, respectivamente) y una elevada concentración de nitrógeno en tallos florales (%Ntot en BV: 2,70), que es la más alta del ciclo. Por una

parte, la demanda relativa diaria de nitrógeno total (Tabla 7.10) por los tallos florales (VRDNT) es de $174,18 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$, y, por otra, la suma de los descensos relativos de nitrógeno, básicamente en pulmón ($-51,30 \mu\text{gN}_{\text{tot}}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$) y en menor grado en las raíces ($-2,72 \mu\text{gN}_{\text{tot}}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$), suponen una fuente relativa de nitrógeno de $-54,02 \mu\text{gN}_{\text{tot}}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ que se corresponden con el 31% del nitrógeno demandado por los tallos florales, por lo que el 69% restante debe proceder del conjunto tronco-corona-tallos estructurales (T+C+TE), que debe constituir la fuente de nitrógeno de reserva mayoritaria durante esta fase.

La absorción de N-NO_3^- responde tanto a la demanda de nitrógeno debida al crecimiento como a la de acumulación de reservas nitrogenadas (consumo de lujo) (Tabla 7.17). En la primera fase de primavera se absorbe 4,85 veces más nitrógeno del que se demanda para el crecimiento. La demanda diaria relativa media de N por el conjunto de los tres compartimientos (VRDNT) se cifra en $120,15 \mu\text{gN}_{\text{tot}}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$, mientras que la absorción diaria relativa media de N-NO_3^- por la planta completa es de $582,82 \mu\text{gN-NO}_3^-\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$. Del nitrógeno total absorbido se distribuye el 79,4% para reservas y el 20,6% para la demanda del crecimiento del tallo floral.

A partir de estos datos se deduce una tasa de incremento relativo de nitrógeno total en el conjunto T+C+TE de $462,67 \mu\text{gN-NO}_3^-\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$.

El descenso significativo de la concentración de azúcares solubles en el pulmón (Tabla 7.6, %AZ de T0 a BV: de 10,18 a 7,88 mg-eqGlu/100 mg ms) y el nivel alcanzado en los tallos florales (%AZ en BV: 9,72), del mismo orden que los de pulmón en T0, se traduce en que el 80% de la demanda diaria relativa de azúcares solubles de la parte aérea se da en los tallos florales (Tabla 7.10, VRDAz de T0 a BV: $-501,27$ y $626,27 \mu\text{g-eq Glu}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$, en pulmón y tallos florales, respectivamente).

El aumento de la concentración de almidón (Tabla 7.7) en el pulmón y en los tallos florales y el descenso en las raíces se corresponde con (Tabla 7.10) la acumulación de almidón en el pulmón (VRDAI de T0 a BV: $507,52 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$) y en los tallos florales (VRDAI de T0 a BV: $262,50 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$) y su descenso en las raíces (VRDAI de T0 a BV: $-126,97 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$).

El descenso de almidón en las raíces puede estar relacionado:

- con el mantenimiento de la integridad radicular para compensar la pérdida de la capacidad de absorción activa,
- con la derivación del C no estructural a C estructural para compensar la pérdida de biomasa radicular
- con el transporte de recursos carbonados hacia el pulmón y los tallos florales como sumidero en crecimiento.

Se deduce una eficiente actividad fotosintética en las hojas maduras del pulmón, capaces de generar asimilados destinados tanto a la demanda de crecimiento (hacia los tallos florales) como a la acumulación de reservas (en pulmón y en tallos florales).

La biomasa producida en la planta, que es la de los tallos florales, cuyas hojas son inmaduras para la producción de asimilados, debe depender de la actividad fotosintética de las hojas maduras del pulmón. El descenso de la concentración de nitrógeno en pulmón en la primera fase de crecimiento en primavera se debe a la traslocación de nitrógeno de reserva de éste hacia los tallos florales.

7.4.1.3 De las eficiencias de absorción mineral y de absorción hídrica

Las raíces dan una respuesta eficaz tanto en la absorción mineral como en la traslocación hacia la parte aérea.

La actividad radicular diaria (Tabla 7.18) por lo que hace a la absorción de nitrato ($ADAR_{N-NO_3^-}$) es de $0,188 \text{ mmoles NO}_3^- \text{ g}^{-1}$ de biomasa radicular d^{-1} , mientras que la hídrica ($ADAR_{H_2O}$) es de $31,76 \text{ mL}_{H_2O} \text{ g}^{-1}$ de biomasa radicular d^{-1} . Esto resulta en una $[N-NO_3^-]$ media de absorción en las raíces de $5,92 \text{ mM}$. Así, la concentración de absorción de nitrato (CAN) en la raíz es un 18% mayor que la concentración de nitrato en la solución, lo que debe implicar un mayor coste energético en el proceso de absorción activa. La concentración de almidón en las raíces ha mermado (Tabla 7.7, %Al en raíces: de $19,12 \text{ mg-eqGlu}/100 \text{ mg ms}$ en T0 a $17,24 \text{ mg-eqGlu}/100 \text{ mg ms}$ en BV) y éste puede haber sido destinado a la obtención de energía para la absorción mineral.

Se ha absorbido 4,85 veces más nitrógeno del demandado por el crecimiento (Tabla 7.17). Dado el descenso de la concentración de nitrógeno en las raíces (Tabla 7.5, %Ntot en raíces: de 2,55 mgNtot/100 mg biomasa radicular en T0 a 2,13 mgNtot/100 mg biomasa radicular en BV), se supone que este N-NO_3^- absorbido ha sido traslocado eficazmente hacia la parte aérea.

Las raíces dan una respuesta eficaz a la demanda hídrica de la planta. Del buen estado hídrico foliar se deduce un buen estado hídrico de la planta. Indirectamente, el estado hídrico foliar puede deducirse por el grosor de las hojas (LT) que se determina a partir del área foliar específica (área foliar/biomasa seca foliar) y, de la relación de las biomasa seca y fresca de las hojas (Vile et al. 2005). En esta fase de crecimiento nos encontramos con el mayor grosor de la hoja (Tabla 7.14, LT 274 μm) y con la menor tasa diaria de absorción hídrica por unidad de área foliar (Tabla 7.13, 166,42 $\mu\text{L}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$). Se concluye que las tasas de absorción hídrica responden a la demanda hídrica de la planta y que la tasa de crecimiento debe estar condicionada por otros factores no relacionados con las necesidades hídricas.

Hay un equilibrio 1:1 entre la biomasa de los órganos que demandan nitrógeno (tallos florales) y los que se encargan de absorberlo (raíces) (Tabla 7.2, biomasa en BV de raíces 9,61 g ms p^{-1} y en tallos florales 9,18 g ms p^{-1}). Se concluye que la biomasa radicular ha respondido eficazmente a las demandas mineral e hídrica de la parte aérea, por lo que son los factores que afectan a la parte aérea los que condicionan el crecimiento.

7.4.1.4 Resumen de la primera fase de desarrollo floral en primavera.

Los tallos florales son el sumidero principal de asimilados carbonados y nitrogenados y sus demandas quedan satisfechas dados los elevados niveles de nitrógeno y de carbohidratos no estructurales obtenidos en el estado de botón visible en estos órganos.

A pesar de la pérdida de biomasa y la reducción de la proporción de la biomasa destinada a la absorción, las raíces muestran gran actividad, tanto en los procesos de absorción como de traslocación hacia la parte aérea a costa de reducir sus niveles de almidón y de nitrógeno.

Se estima en las hojas del pulmón una alta actividad asimiladora al mostrarse como fuente principal de asimilados carbonados y nitrogenados destinados en su mayor parte al sumidero principal, los tallos florales, pero también al incremento de sus propias reservas de almidón.

El crecimiento de la planta ocurre en los tallos florales, por lo que la demanda de nitrógeno debida al crecimiento se produce en los tallos florales en los que se alcanzan las mayores concentraciones de nitrógeno de todo el ciclo al final de esta fase de desarrollo. No hay, por tanto, un déficit de crecimiento como consecuencia de baja disponibilidad de nitrógeno. Del buen estado hídrico foliar se deduce que la disponibilidad hídrica no es limitante. Tampoco son limitantes la radiación PAR, la temperatura radicular y la del aire o los déficits de presión de vapor del aire, todos ellos dentro de rangos no limitantes para la producción y el crecimiento.

7.4.2 Segunda fase de desarrollo de primavera. Del estado de botón visible al punto de recolección

7.4.2.1 Del crecimiento de la planta

En la segunda fase de crecimiento de primavera el crecimiento de la planta se debe a los tres compartimientos. Las raíces alcanzan los niveles de biomasa del estado inicial (Tabla 7.2), se incrementa la biomasa del pulmón (Tabla 7.2) y, la tasa de crecimiento de los tallos florales es del mismo orden que en la primera fase de crecimiento (Tabla 7.8).

Todo ello resulta en que la relación parte radicular vs parte aérea fotosintética se ha mantenido en esta segunda fase de desarrollo (Figura 7.1) además de que se mantiene la equivalencia entre las biomásas radicular y la de los tallos florales (Tabla 7.2).

7.4.2.2 Del contenido y la demanda de nitrógeno y de carbohidratos no estructurales

En la segunda fase de primavera se observa una notable actividad de los metabolismos carbonados y nitrogenados que responden, tanto a la demanda del crecimiento como a la acumulación de reservas.

En esta fase se produce un incremento significativo de la concentración de nitrógeno en las raíces y en el pulmón (Tabla 7.5, %N de BV a PR: de 2,13 a 2,27 y, de 2,37 a 2,53, en raíces y pulmón, respectivamente), consecuencia del importante crecimiento de estos órganos tras haber actuado como fuentes para los tallos florales durante la primera fase de crecimiento (Tabla 7.2 y Tabla 7.8), y se mantiene significativamente la concentración de nitrógeno en los tallos florales.

La concentración de nitrógeno total en los órganos fotosintéticamente activos, es significativamente más elevada (Tabla 7.5).

La demanda diaria relativa media de N (Tabla 7.17) de los tres compartimientos (VRDNT) se cifra en $317,26 \mu\text{gN}_{\text{tot}} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$, mientras que la absorción diaria relativa media de N-NO_3^- para la planta completa es de $787,64 \mu\text{gN-NO}_3^- \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$, lo que conduce a una tasa diaria relativa de acumulación de reservas en el conjunto de los tres compartimientos significativamente igual a la de la primera fase de desarrollo (tasa diaria relativa media de acumulación de nitrógeno de reserva en primavera: $466,53 \mu\text{gN}_{\text{tot}} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$).

Del nitrógeno total absorbido se reparte el 59,7% a reservas y el 40,3% se destina a la demanda del crecimiento del tallo floral.

La concentración de azúcares solubles (Tabla 7.6) se mantiene en la parte aérea y se incrementa en las raíces. Mientras que el incremento relativo de azúcares solubles de las raíces es significativamente igual al de los tallos florales (Tabla 7.10, VRDAz de BV a PR: $239,92 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ y $312,97 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ en raíces y tallos florales, respectivamente). Esto sugiere una activa y eficaz circulación basipétala y acropétala.

La concentración de almidón (Tabla 7.7) se mantiene en las raíces y en el pulmón y se incrementa en los tallos florales. Esto se debe a los incrementos relativos diarios de almidón en los tres compartimientos, que se da en mayor grado en las raíces y el pulmón, significativamente iguales entre sí (Tabla 7.10, VRDAI de BV a PR: $453,52 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$, $461,75 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ y $165,10 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ en raíces, pulmón y tallos florales, respectivamente). La menor dependencia de los tallos florales de los asimilados del pulmón, permite a este último acumular reservas.

Se sugiere que la actividad de síntesis de asimilados responde tanto a la demanda, por otro lado menor en esta fase, del crecimiento de los tallos florales como a la recuperación de reservas carbonadas y nitrogenadas de la raíz y del pulmón.

7.4.2.3 De las eficiencias de absorción mineral y de absorción hídrica

La segunda fase de crecimiento de primavera es el periodo en el que se producen las mayores tasas de absorción hídrica y mineral.

Las condiciones térmicas del entorno radicular (Tabla 7.1) favorecen el proceso de absorción .

En términos relativos (Tabla 7.17), la absorción diaria de nitrato es significativamente superior ($ARD_{N-NO_3} = 56,26 \mu\text{moles.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$) a la de la primera fase y a la que se produce en verano. En términos absolutos (Tabla 7.13), también se manifiesta la mayor tasa de absorción hídrica por unidad de área foliar en esta fase.

La elevada actividad radicular en la absorción de nitrato e hídrica (Tabla 7.18, ADAR: $0,300 \text{ mmol.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$ y $58,95 \text{ mL.g}^{-1}.\text{d}^{-1}$ para la absorción de $N-NO_3^-$ y agua, respectivamente) debe explicarse por una gran disponibilidad de energía en las raíces, que les permite atender tanto a la absorción como a su propio crecimiento, y por una ausencia de estrés hídrico que ha permitido mantener tasas no restrictivas de transpiración.

La $[N-NO_3^-]$ media de absorción (CAN) en las raíces resulta en 5,09 mM, similar a la concentración de nitrato en la solución, lo que indica un patrón similar en las cinéticas de absorción mineral e hídrica..

Un incremento de la eficiencia de absorción hídrica por unidad de área foliar implica mecanismos morfogenéticos de adaptación foliar.

La tasa diaria de absorción hídrica por unidad de área foliar es 2,23 veces superior a la de la primera fase de desarrollo (Tabla 7.13). Esto puede relacionarse con la mayor radiación recibida durante esta fase de crecimiento (Tabla 7.1)

El área foliar específica media en este periodo es significativamente menor a la de la primera fase de desarrollo (Tabla 7.14, SLA: 98,71 cm².g⁻¹ frente a 130,48 cm².g⁻¹ en la primera fase de desarrollo). Sin embargo, la mayor relación media entre las biomásas seca y fresca de las hojas en esta fase (Tabla 7.14, LDMC: 0,42 g ms/ g mf frente a 0,28 g ms/g mf en la primera fase de desarrollo), conduce a un considerable grosor de la hoja fresca (LT = 241 μm) y a una elevada disponibilidad de reservas (LMA: 10,13 mg.cm⁻²).

Se concluye la existencia de una eficiente actividad fotosintética debido:

- al fuerte flujo de transpiración que conlleva un elevado intercambio gaseoso, asociado a una alta conductancia estomática dados los valores medios de DPV (Tabla 7.1, DPV media de las máximas diarias = 2,2 kPa),

- a la disponibilidad inmediata de sustratos fotosintéticos como son el nitrógeno y los carbohidratos no estructurales (almidón y azúcares solubles) (Tabla 7.5, Tabla 7.6 y Tabla 7.7),

- a la mayor radiación fotosintéticamente activa (Tabla 7.1), la integral diaria es superior en un 37%, a la de la primera fase y el nivel de radiación acumulada durante toda la fase de desarrollo es la más elevada de todas las estudiadas y es concurrente tanto con las mayores tasas de transpiración por unidad de área foliar, como con la mayor biomasa seca por unidad de área foliar (LMA),

- y, finalmente, a una mayor actividad enzimática dado que la temperatura máxima del aire es mayor que en la primera fase (Liu et al 2006) (Tabla 7.1, temperatura media de las máximas diarias = 28,5 °C).

7.4.2.4 Resumen de la segunda fase de desarrollo en primavera.

El reparto de biomasa entre la parte radicular y la parte aérea fotosintética se ha mantenido a lo largo de este periodo y también se ha mantenido la capacidad de atender tanto las demandas del crecimiento como la de acumulación de reservas, aunque ésta última se ha reducido al aumentar la primera.

Se produce crecimiento en los tres compartimientos y, de entre ellos, es el pulmón el de mayor crecimiento relativo duplicando al de los tallos florales y el de las raíces, similares entre sí. Los flujos de nitrógeno y de azúcares solubles son acordes al crecimiento.

El incremento de la actividad de absorción radicular y el incremento de la biomasa de raíces resulta en elevadas absorciones netas, tanto hídricas como minerales (en especial de nitrógeno). También son más elevadas las tasas de producción de asimilados. Tanto la producción de asimilados carbonados como la absorción de nitrógeno, superan las demandas de los mismos para el crecimiento, lo que implica un aumento de las reservas. El reparto de reservas se localiza, para los asimilados carbonados, en las raíces y en los tallos florales, mientras que para el nitrógeno, en las raíces y en el pulmón, además de en el conjunto de T+C+TE.

Los tallos florales se mantienen como sumidero de nitrógeno y de azúcares solubles, pero manifiestan su capacidad de sintetizar nuevos asimilados carbonados al incrementar sus reservas de almidón.

Los cambios en los caracteres morfológicos foliares se corresponden con las elevadas tasas de producción de asimilados.

7.4.3 Primera fase de desarrollo de verano. De la poda basal al estado de botón visible

7.4.3.1 Del crecimiento de la planta

El aumento en biomasa de la planta en esta fase se debe al conjunto de los tres compartimientos (raíz, pulmón y tallos florales), mientras que la biomasa de tronco, corona y tallos estructurales (T+C+TE) no varía (Tabla 7.2). Dentro del conjunto de los tres compartimientos la biomasa del pulmón se mantiene constante en esta fase (Tabla 7.2) y el crecimiento se da en las raíces y en los tallos florales de modo que el crecimiento de éstos triplica el de aquellas (Tabla 7.8).

Debido a que la biomasa del pulmón se mantiene la relación biomasa radicular/biomasa aérea fotosintética (Figura 7.1) depende de la interrelación entre raíces y tallos florales, que además presentan biomásas equivalentes en el estado de botón visible (no hay diferencia significativa entre la biomasa de

las raíces y de los tallos florales en el estado de botón visible) (Tabla 7.2, reparto de biomasa: 23,09 g.p⁻¹ y 19,04 g.p⁻¹ en raíces y tallos florales, respectivamente).

7.4.3.2 Del contenido y demanda de nitrógeno y de carbohidratos no estructurales

La demanda de asimilados y nutrientes de los órganos en crecimiento implica una elevada actividad metabólica para suministrar compuestos carbonados y nitrogenados. Mientras que la concentración de nitrógeno (Tabla 7.5) se mantiene en las raíces y el pulmón en el estado de botón visible, se producen incrementos relativos diarios de nitrógeno (Tabla 7.10) en los órganos con crecimiento (sumideros), siendo más activos y sumideros principales los tallos florales que cuadruplican a las raíces en la demanda de nitrógeno.

Los asimilados nitrogenados deben traslocarse eficazmente al sumidero principal, muy posiblemente provenientes del pulmón, que es donde se realiza la reducción de nitrógeno cuando el suministro es suficiente (Tabla 7.10, VRDNt en tallos florales = 242.56 µg.g⁻¹.d⁻¹).

En la primera fase de verano destacan los tallos florales como sumidero principal de carbohidratos no estructurales y el pulmón como fuente de los mismos.

La concentración de azúcares solubles (Tabla 7.6) en raíces y pulmón se reduce significativamente un 19,9% y un 9% respectivamente (%AZ de T0 a BV: de 4,479 mg-eqGlu/100 mg ms a 3,588 mg-eqGlu/100 mg ms y, de 7,799 mg-eqGlu/100 mg ms a 7,076 mg-eqGlu/100 mg ms, en raíces y pulmón, respectivamente) mientras que la concentración alcanzada en los tallos florales es la mayor de todo el ciclo de desarrollo del tallo floral (%AZ en tallos florales: 9,216 mg-eqGlu/100 mg ms). Sin embargo, es el incremento relativo diario de azúcares solubles (VRDAz) (Tabla 7.10) el que mejor pone de manifiesto la relación fuente-sumidero y así se observa que la fuerza de sumidero de los tallos florales es cerca de 30 veces superior a la de las raíces.

En esta fase de verano se observa una reducción significativa, en torno al 50%, de la concentración de almidón (Tabla 7.7) en las raíces y, también en el pulmón. Las elevadas temperaturas de esta fase deben haber incrementado la actividad enzimática (Atkin 2000a y 2000b). El pulmón (%AL: de 6,49 mg-eqGlu/100 mg ms en T0 a 3,22 mg-eqGlu/100 mg ms en BV) dispone de reservas de almidón que utiliza para mantener la elevada actividad de los metabolismos carbonado y nitrogenado. Por otro lado, la respiración radicular se manifiesta con el descenso en la concentración de almidón en las raíces, que debe haberse utilizado tanto para los procesos de absorción mineral como para el crecimiento de la propia raíz.

7.4.3.3 De las eficiencias de absorción mineral y de absorción hídrica

La relación entre las actividades radiculares de absorción (Tabla 7.18) de nitrato ($ADAR_{N-NO_3^-} = 0,096 \text{ mmol.g}^{-1}$) y de absorción hídrica ($ADAR_{H_2O} = 26,31 \text{ mL.g}^{-1}$), suponen una concentración de la absorción de nitrato (CAN) de 3,65 mM, lo que conduce a una diferencia de concentración de 1,35 mM entre el exterior inmediato y el interior de las raíces.

La actividad radicular en el proceso de absorción hídrica ($ADAR_{H_2O}$) es similar a la determinada en la primera fase de crecimiento de primavera aunque la tasa diaria de absorción hídrica por unidad de área foliar (Tabla 7.13) supera en un 63% a la de primavera, aún cuando el área foliar específica es similar en las dos estaciones (Tabla 7.14). Sin embargo, el contenido de agua en la hoja es muy inferior al mostrado en la primera fase de desarrollo en primavera: con un área foliar específica similar, el grosor de la hoja fresca es muy inferior en verano frente a primavera (LT: 198 μm y 274 μm en la primera fase de desarrollo de verano y primavera, respectivamente), y es que la relación entre las biomásas secas y fresca de las hojas es de 0,39 en verano frente a 0,28 en primavera, lo que implica menor contenido de agua en verano.

Por una parte las raíces disminuyen los niveles de carbohidratos no estructurales y por otra, aumentan su biomasa con lo que puede deducirse el uso de esos carbohidratos no estructurales para su propio crecimiento (C estructural) en detrimento de la actividad de absorción, con lo que ésta se ha visto mermada.

El incremento relativo diario de nitrógeno o demanda de nitrógeno (VRD_{Nt}) (Tabla 7.17) del conjunto de los tres compartimientos se cifra en 281,04 $\mu\text{gN}_{\text{tot}}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$, mientras que la absorción diaria relativa media de N-NO_3^- ($\text{ARD}_{\text{N-NO}_3^-}$) es de 394,38 $\mu\text{gN-NO}_3^-\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$, lo que conduce a una tasa diaria relativa de acumulación de reservas en el conjunto de tronco, corona y tallos estructurales (T+C+TE) de 113,34 $\mu\text{gN}_{\text{tot}}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$, cuatro veces inferior a la mostrada en el ciclo de primavera.

Del nitrógeno total absorbido se reparte el 28,7% a reservas y el 71,3% se destina a crecimiento. Se ha reducido la absorción mineral con respecto a la primavera, pero sigue habiendo un balance positivo en relación con las necesidades para el crecimiento. Teniendo en cuenta que las tasas de crecimiento son superiores en verano en las dos fases de crecimiento y en el ciclo completo (ver el crecimiento relativo diario – CRD – en Tabla 7.9, Tabla 7.10 Tabla 7.11), se deduce que la proporción destinada a reservas será inferior.

7.4.3.4 Resumen de la primera fase de desarrollo en verano.

A lo largo de esta fase se mantiene la relación biomasa radicular/biomasa aérea fotosintética produciéndose crecimiento en las raíces y en los tallos florales.

La tasa de crecimiento de los tallos florales es del mismo orden que la de las raíces, pero su fuerza de sumidero de asimilados nitrogenados y carbonados es superior a la de las raíces.

Las raíces crecen, disminuyen sus reservas carbonadas, aumentan el contenido de nitrógeno total y muestran una actividad de absorción mineral moderada frente a una absorción hídrica superior a la de la primera fase de desarrollo en primavera.

La disminución de la concentración de almidón y el aumento de los niveles de nitrógeno total en las raíces, junto con la insuficiente provisión de nitrógeno desde el pulmón hacia los tallos florales, hace suponer una actividad reductora del nitrato absorbido en la propia raíz. Este nitrógeno quedaría repartido entre la acumulación de reservas nitrogenadas en la raíz y la traslocación hacia la parte aérea, y en concreto, hacia los tallos florales.

Tanto la asimilación de carbono como la asimilación de nitrógeno en las hojas del pulmón atienden a la demanda de crecimiento por el propio pulmón aunque en el caso del carbono atiende también a la demanda de los tallos florales.

La morfología de la hoja es diferente a la de primavera, probablemente debido a una adaptación a la elevada transpiración y a las condiciones de radiación del verano.

7.4.4 Segunda fase de desarrollo de verano. Del estado de botón visible al punto de recolección

7.4.4.1 Del crecimiento de la planta

Como se ha visto en primavera y en la primera fase de verano, el crecimiento de la planta es el debido al conjunto de compartimientos raíz, pulmón y tallos florales y no al de tronco, corona y tallos estructurales (T+C+TE) (Tabla 7.2). Al igual que en la fase de T0 a BV en la de BV a PR se mantiene la biomasa del pulmón (Tabla 7.2), y, por tanto, el crecimiento se produce en las raíces y, sobre todo, en los tallos florales (Tabla 7.8). El crecimiento radicular es significativamente igual al de la primera fase de desarrollo del tallo floral pero, el correspondiente a los tallos florales triplica al mostrado durante la fase anterior.

Al mantenerse el peso del pulmón del estado de botón visible al punto de recolección, la relación biomasa radicular/biomasa aérea fotosintética (Figura 7.1) depende del crecimiento de raíces y tallos florales. Esta relación pasa de ser de 1:1 a 1:2 en esta segunda fase de crecimiento (Tabla 7.2).

7.4.4.2 Del contenido y demanda de nitrógeno y de carbohidratos no estructurales

En esta fase la actividad metabólica relacionada con el carbono y el nitrógeno responde básicamente a la demanda del crecimiento frente a la producción de reservas.

Tanto en las raíces como en los tallos florales se mantiene la concentración de nitrógeno (Tabla 7.5). En cuanto a la demanda de nitrógeno (VRDNt) por los tallos florales, ésta ha sido satisfecha ya que sigue el patrón

de su crecimiento (CRD) (Tabla 7.10): los tallos florales son sumidero principal de nitrógeno (92% de la variación relativa total en este periodo de desarrollo) , y su crecimiento relativo diario representa el 87% del crecimiento total en el conjunto de los tres compartimientos (Tabla 7.8).

La concentración de azúcares solubles aumenta significativamente (Tabla 7.6) en raíces y pulmón en esta fase mientras que desciende su concentración en los tallos florales. Los tallos florales son sumidero principal y a pesar de que el incremento relativo de azúcares solubles VRDAz (Tabla 7.10) es significativamente superior en los tallos florales (65% del incremento relativo de los tres compartimientos) y a diferencia de lo que ocurre en la segunda fase de desarrollo del tallo floral en primavera, no se consigue mantener su concentración (Tabla 7.6). En cuanto a las raíces, el aumento de su concentración de azúcares solubles las señala como sumidero secundario de los mismos (23% de la variación de contenido).

La concentración de almidón aumenta en raíces, pulmón y tallos florales en esta fase (Tabla 7.7). Los tres compartimientos acumulan almidón (Tabla 7.10). La mayor proporción de incremento relativo de almidón VRDAI se da en los tallos florales (49,4%), aumentando significativamente su nivel de reservas (Tabla 7.7), le siguen las raíces con el 34% y, por último, el pulmón con el 16,6%.

7.4.4.3 De las eficiencias de absorción mineral y de absorción hídrica

Si se compara esta fase con la de primavera se observa una elevada eficiencia de absorción hídrica frente a una reducida eficiencia de absorción mineral (Tabla 7.18).

Respecto a la fase T0-BV de verano se mantiene la eficiencia de absorción de nitrato por unidad de biomasa radicular $ADAR_{N-NO_3}$ y aumenta la referente a la absorción hídrica $ADAR_{H_2O}$: la actividad diaria de absorción de nitrato por la raíz es similar a la de la primera fase de desarrollo ($ADAR_{N-NO_3} = 0,100 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$), mientras que la hídrica es 2,65 veces superior a la de la fase anterior ($ADAR_{H_2O} = 69,63 \text{ mL}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$).

La relación entre la actividad radicular de absorción de nitrato y la hídrica, supone una concentración media de absorción de nitrato (CAN) en las

raíces de 1,44 mM, lo que conduce a una diferencia de concentración de 3,56 mM entre el exterior y el interior de las raíces.

La eficiencia de absorción hídrica por unidad de área foliar aumenta significativamente respecto a la fase T0-BV (Tabla 7.13, tasa de absorción hídrica por unidad de área foliar en BV a PR de $327.29 \mu\text{L}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ frente a $270.83 \mu\text{L}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ en T0 a BV).

En cuanto a los mecanismos morfogenéticos de adaptación foliar (Tabla 7.14) nos encontramos con la máxima área específica de las determinadas ($\text{SLA} = 151,5 \text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$) pero un contenido de agua en las hojas de orden similar a la fase anterior de este ciclo de verano (relación biomasa seca vs biomasa fresca foliar 0,40). Esto conduce a un escaso grosor de la hoja fresca ($\text{LT} = 165 \mu\text{m}$).

Destaca en esta fase de verano el balance negativo entre absorción y demanda de nitrógeno (Tabla 7.17). La demanda de nitrógeno o incremento diario relativo de nitrógeno por el conjunto de los tres compartimientos (VRDNt) es de $453,23 \mu\text{gN}_{\text{tot}}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$, mientras que la absorción diaria relativa de N-NO_3^- $\text{ARD}_{\text{N-NO}_3^-}$ es de $333,06 \mu\text{gN-NO}_3^-\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$, lo que conduce a un balance negativo entre nitrógeno absorbido y nitrógeno demandado por el crecimiento, esta diferencia ($-120,17 \mu\text{gN-NO}_3^-\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$) debe haber procedido de las reservas de nitrógeno movilizadas desde el complejo T+C+TE.

El aumento de la concentración de almidón en los tallos florales junto con el descenso del contenido en azúcares solubles puede estar indicando una parada metabólica como consecuencia del posible estrés nutritivo: la actividad de absorción de N-NO_3^- se ha visto reducida drásticamente y ha ido acompañada de una reducción de AZ en los tallos florales. Quizá la reducción de la capacidad de absorción activa puede haber reducido la duración del ciclo (Tabla 7.1, duración de BV a PR en verano de 17 días frente a 30 días en primavera) . El nivel de azúcares solubles en las raíces en el estado de punto de recolección es del mismo orden que los determinados en el mismo estado del ciclo de primavera

7.4.4.4 Resumen de la segunda fase de desarrollo en verano.

Se reduce la relación biomasa radicular/biomasa aérea fotosintética tras el espectacular crecimiento producido en los tallos florales, en mucho mayor grado que en las raíces. Esta relación entre biomasa es del mismo orden que la de ciclo de primavera en el estado de punto de recolección.

La elevada superficie foliar en la planta supone una gran demanda hídrica. Las raíces existentes responden a esta demanda pero mantienen la eficiencia de absorción mineral en los valores de la fase anterior. Ello implica un déficit de aprovisionamiento de nitrógeno en la parte aérea. La demanda de nitrógeno para el crecimiento es superior al nitrógeno absorbido, lo cual ha implicado el uso de nitrógeno de reserva que debe proceder en su mayor parte del complejo formado por tronco, corona y tallos estructurales.

El elevado volumen foliar implica una competencia entre las hojas para la captación de luz, hay una respuesta adaptativa a esta situación que se muestra con cambios en la morfología de la hoja. Aunque la tasa fotosintética por unidad de área foliar se reduce, a nivel de planta completa se ve compensado por el reparto priorizado del crecimiento hacia el incremento de superficie foliar.

Por lo que se refiere a la demanda de asimilados carbonados, los tres compartimentos son demandantes de los mismos para sus funciones, siendo el sumidero principal los tallos florales. Mientras los niveles de azúcares solubles aumentan tanto en las raíces, donde se produce la absorción hídrica y mineral, como en el pulmón, donde se presume una fuerte tasa fotosintética, éstos se reducen en los tallos florales en los que se incrementan considerablemente los niveles de almidón.

7.4.5 Comparación entre ciclos.

La mayor tasa de crecimiento se da en verano y con ella las mayores variaciones relativas de los componentes nitrogenados y carbonados no estructurales (Tabla 7.11). Mientras en verano, de los tres compartimentos, el pulmón es el que actúa como fuente principal tanto de asimilados nitrogenados como carbonados - indicado con los valores negativos - de los sumideros que comprenden en primer lugar a los tallos florales y, en segundo

a las raíces, en primavera, la tasa relativa de incremento de almidón en el conjunto de los tres compartimentos casi duplica a la de verano. El almidón es la fracción de los nutrientes carbonados no estructurales asociada a las reservas de carbono en la planta (Kozlowski, 1992). Diversos estudios realizados sobre plantas leñosas (Cruz et al., 2001; Kummerov et al 1990), ponen de manifiesto una rápida conversión desde almidón (insoluble) hacia formas solubles, y traslocables, en periodos de crecimiento rápido (en nuestro caso, el ciclo de verano) frente a la preponderancia de la forma insoluble en periodos previos (en nuestro caso, el ciclo de primavera).

Mientras las variaciones relativas de contenido de nitrógeno van asociadas linealmente a las tasas relativas de crecimiento independientemente de las condiciones climáticas y del estado de desarrollo de la planta (Figura 7.3, $r^2=0.98$), las correspondientes a los azúcares solubles muestran una relación lineal con alto coeficiente de determinación en primavera, pero en verano, hay un cambio de tendencia durante la segunda fase de crecimiento (Figura 7.4), disminuye la tasa de incremento de azúcares solubles en los tallos florales y coincide con el incremento de almidón en los mismos (ver Figura 7.4 y Figura 7.5). Hay referencias que asocian la acumulación de almidón en las hojas con la baja disponibilidad de nitrógeno (Chen y Cheng, 2003) que Quereix et al (2001) sugieren que es una respuesta de la planta para regular la actividad fotosintética en función de la disponibilidad de N, y esto es lo que puede ocurrir durante la segunda fase de desarrollo en verano, dada la insuficiencia en absorber el N demandado por el crecimiento (Tabla 7.17) o en la escasa reserva del mismo en la planta. En primavera, por contra, se absorbe más N del que necesita para crecer, de lo que se deduce incremento de N en reservas.

Mientras no hay diferencia entre ciclos en cuanto a eficiencias de absorción hídrica, tanto si se refiere la absorción de nitrato con respecto a la biomasa de raíz como a la biomasa total de los tres compartimentos considerados, es superior en primavera frente al verano, siendo la actividad diaria de absorción radicular en primavera entre 2 y 3 veces superior a la de verano.

Las eficiencias de absorción de nitrato estudiadas en ambos ciclos pueden extrapolarse a las de K^+ , Ca^{2+} y Mg^{2+} dados los elevados coeficientes de determinación indicados en la Tabla 7.16 con r^2 de 0,96, 0,88 y 0,98 para

K^+ , Ca^{2+} y Mg^{2+} , respectivamente. Por lo que puede decirse que la relación que establecen éstos con el nitrato es bastante estable, tal y como se indica en la Tabla 7.16. Por ello, para conocer las respuestas de la planta en la absorción de estos cationes deben multiplicarse las obtenidas para el NO_3^- por 0,59, 0,34 y 0,08 para K^+ , Ca^{2+} y Mg^{2+} , respectivamente. Esta relación entre iones es similar a la mostrada por van der Sart y De Visser (2005) en cultivos de rosa para flor cortada. La estadísticamente mayor absorción relativa de nitrato en primavera frente a verano (Tabla 7.15), puede extrapolarse a los cationes antes citados, y esta respuesta de menor absorción mineral en verano es similar a la registrada por Takeda y Takahashi (1998), también en cultivo de rosas, sin embargo ellos lo asociaron a mayores tasas de absorción hídrica por planta en verano.

7.5. CONCLUSIONES.

- i. El crecimiento relativo diario y el incremento diario de nitrógeno, azúcares solubles y almidón por gramo de biomasa seca permiten determinar el órgano con mayor proporción de crecimiento y comparar la demanda de nitrógeno y carbohidratos no estructurales entre órganos para determinar las relaciones fuente-sumidero de los mismos en cada fase de desarrollo del tallo floral y entre estaciones.
- ii. Así se ha observado que el crecimiento relativo diario es siempre mayor desde la fase de botón visible al punto de recolección que desde la poda a la de botón visible y mayor en verano que en primavera.
- iii. La concentración y la variación relativa diaria de nitrógeno y azúcares solubles indican:
 - que en la primera fase desde la poda al estado de botón visible los tallos son fuertes sumideros,
 - que en la segunda fase desde el estado de botón visible al punto de recolección en primavera los tallos florales ya acumulan reservas en forma de almidón y permiten que la raíz y en menor medida el pulmón incrementen su concentración de nitrógeno y azúcares solubles,
 - y que en la segunda fase en verano los tallos florales aún son sumidero principal.
- iv. La comparación del incremento diario de nitrógeno o demanda diaria de nitrógeno con la absorción diaria de nitrógeno por la planta permiten determinar la suficiencia de la absorción para cubrir las necesidades de la planta. En este sentido destacan tres situaciones: en primavera la absorción supera ampliamente la demanda y en la segunda fase de verano la absorción es insuficiente y la planta recurre al nitrógeno de reserva para completar su desarrollo.
- v. La concentración de nitrato en la solución se puede comparar con la relación tasa de absorción de nitrato vs tasa de absorción hídrica o concentración de absorción de nitrato y pone de manifiesto que en primavera la absorción de nitrato sigue el mismo patrón que la absorción hídrica mientras que en verano la concentración de absorción de nitrato es mucho menor que la concentración de la solución nutritiva y por tanto los patrones de absorción de nitrato y de agua son distintos.

- vi. La absorción relativa diaria de agua y de nitrato por unidad de masa seca de la raíz en combinación con parámetros morfológicos de la hoja como su grosor o su área específica ilustran sobre la eficiencia de la raíz para cubrir las necesidades de la planta y la capacidad de las hojas de adaptar su morfología a las condiciones hídricas y de temperatura con su consiguiente influencia en el desarrollo.

- vii. La absorción hídrica por superficie foliar más elevada se da en la fase de botón visible a punto de recolección. Esto queda corroborado por la eficiencia de absorción de la raíz que es también más elevada en esta fase. Esto podría ser consecuencia de la morfología de las hojas: el índice de área foliar es muy elevado en la segunda fase de verano y en esta fase las hojas presentan mayor área por unidad de peso y menor grosor.

CAPÍTULO 8

CONCLUSIONES GENERALES.

8. CONCLUSIONES GENERALES.

- I. Los resultados obtenidos permiten concluir que los flujos de absorción hídrica y de nitrato siguen tendencias paralelas a lo largo del día. Los flujos de absorción nocturna en primavera y en invierno, son superiores a los del resto de estaciones. Como consecuencia de esto, los modelos empíricos de estimación de la absorción horaria de agua y de la absorción horaria de nitrato muestran diferencias en el nivel de ajuste dependiendo de si se trata del periodo de día o del periodo de noche y de la estación del año. En cuanto a las variables que intervienen en la constitución de estos modelos varían con la estación: la tasa de absorción hídrica y la temperatura de la raíz predicen la absorción nítrica en verano y otoño, la tasa de absorción hídrica y el déficit de presión de vapor la predicen en primavera y la integral de la radiación solar la predice en invierno. La validación de estos modelos indica que en verano (con y sin malla de sombreado) y en primavera, tanto el modelo anual como el estacional son útiles en la predicción de la absorción de nitrato mientras que en otoño y, especialmente, en invierno es el modelo estacional el que mejor refleja la absorción de nitrato en la planta.
- II. La poda de renovación del pulmón al final de la primavera modifica la estructura de la planta y, en particular, la relación entre la parte radicular y aérea y la planta responde modificando la relación fuente-sumidero. Los efectos de esta poda se ponen de manifiesto en verano. La posterior recuperación del pulmón repercute en el patrón de distribución de biomasa y de asimilados carbonados y nitrogenados en otoño y este patrón se mantiene hasta la primavera, justo hasta la nueva poda de renovación para el siguiente ciclo anual.
- III. Del estudio de los modelos de estimación de la cosecha en función de la radiación y la temperatura se obtienen valores óptimos de temperatura y de radiación por unidad de área foliar para conseguir tallos florales de calidad y se concluye que las hojas del rosal se adaptan a las condiciones de radiación modificando su área específica, su grosor y su contenido en nitrógeno y que para maximizar la producción de asimilados y obtener así un botón floral de calidad es necesario que la tasa de conversión de la radiación incidente en tallo floral sea de alrededor de 1g.MJ^{-1} .

- IV. Del estudio del ciclo de desarrollo del tallo floral desde la poda basal hasta el punto de recolección se deduce que el pulmón juega un papel primordial en la gestión y abastecimiento de los asimilados: en la primera fase - desde la poda basal al estado de botón visible - los tallos florales son el sumidero principal de asimilados carbonados y nitrogenados en perjuicio de la raíz y el pulmón es la fuente de los mismos; y en la segunda fase - desde el botón visible al punto de recolección - el propio tallo floral se convierte en fuente de asimilados y el pulmón abastece a la raíz.
- V. Al comparar el ciclo de desarrollo del tallo floral en primavera y verano se observa que la velocidad en alcanzar el tiempo térmico necesario para la recolección es menor en verano que en primavera lo que repercute en tallos florales de peor calidad: por un lado el índice de área foliar es mayor en verano, y por otro, las altas temperaturas podrían ser causa de mayores tasas de respiración en el botón que llevan a un menor desarrollo de éste.
- VI. En cuanto al manejo del sistema hidropónico se concluye que los modelos estacionales de absorción hídrica y los de absorción de nitrato se pueden utilizar para ajustar las soluciones nutritivas a las necesidades de la planta con las repercusiones consiguientes en la eficiencia del sistema y en la mejora ambiental. En cuanto al manejo del clima del invernadero, se dan indicaciones sobre la temperatura y radiación por unidad de superficie foliar adecuadas para cada estación con miras a una producción de rosas de calidad. Y en cuanto al manejo de la planta, los resultados permiten concluir que las condiciones mejores para la renovación anual del pulmón son realizar la poda al final de la primavera, que permite su recuperación rápida a lo largo del verano durante el cual casi la totalidad del crecimiento se destina a este fin.

9. BIBLIOGRAFÍA.

- Adam ML; Kelly JM; Graves WR; Dixon PM. 2003. Net nitrate uptake by red maple is a function of root-zone temperature. *Journal of Plant Nutrition* 26:203-222.
- Adamowicz S; Le Bot J. 1999. Trends in modelling nitrate uptake. *Acta Horticulturae*. 507: 231-239.
- Adams P. 1989. Some responses of cucumber, grown in beds of peat, to micronutrients and pH. *Journal of Horticultural Science* 64:293.
- Adams P. 2002. Nutritional control in hydroponics. En: *Hydroponic production of vegetables and ornamentals* ; Savvas D; Passam HC (eds.). pp. 211-261. Embryo Publications - Athens.
- Agusti S; Enriquez S; Frostchristensen H; Sandjensen K; Duarte CM. 1994. Light harvesting among photosynthetic organisms. *Functional Ecology* 8:273-279.
- Améziiane R; Richard-Molard C; Deléens E; Morot-Gaudry JF; Limami AM. 1997. Nitrate (15NO_3^-) limitation affects nitrogen partitioning between metabolic and storage sinks and nitrogen reserve accumulation in chicory (*Cichorium intybus* L.). *Planta* 202: 303-312.
- Andrews M; Raven JA; Sprent JI. 2001. Environmental effects on dry matter partitioning between shoot and root of crop plants: relations with growth and shoot protein concentration. *Annals of Applied Biology* 138: 57-68.
- Andriolo JL; Le Bot J; Gary C; Sappe G; Orlando P; Brunel B; Sarrouy C. 1996. An experimental set-up to study carbon, water and nitrate uptake rates by hydroponically grown plants. *Journal of Plant. Nutrition*. 19: 1441-1462.
- Aphalo PJ; Jarvis PG. 1993. The boundary layer and the apparent responses of stomatal conductance to wind-speed and to the mole fractions of CO_2 and water-vapour in the air. *Plant, Cell & Environment* 16:771-783.
- Atkin OK; Edwards EJ; Loveys BR. 2000. Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming. *New Phytologist* 147: 141-154.
- Atkin OK; Evans JR; Ball MC; Lambers H; Pons TL. 2000. Leaf respiration of snow gum in the light and dark. Interactions between temperature and irradiance. *Plant Physiology* 122: 915-923.

- Atkin OK; Holly C; Ball MC. 2000. Acclimation of snow gum (*Eucalyptus pauciflora*) leaf respiration to seasonal and diurnal variations in temperature: the importance of changes in the capacity and temperature sensitivity of respiration. *Plant Cell & Environment* 23:15–26.
- Atkin OK; Tjoelker MG. 2003. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science* 8: 343-351.
- Azcón-Bieto J; Fleck I; Aranda X; Xambó A. 2008. Fotosíntesis en un ambiente cambiante. En: *Fundamentos de fisiología vegetal*. Eds. Azcón-Bieto y Talón. Editorial McGraw-Hill Interamericana.
- Bailey BJ; Montero JI; Biel C; Wilkinson DJ; Anton A; Jolliet O. 1993. Evapotranspiration of *Ficus benjamina*: comparison of measurements with predictions of the Penman-Monteith model and a simplified version. *Agricultural and Forest Meteorology* 65:229-243.
- Baille A; Gutierrez Colomer RP; Gonzalez-Real MM. 2006. Analysis of intercepted radiation and dry matter accumulation in rose flower shoots (*Rosa hybrida* cv. Dallas). *Agricultural and Forest Meteorology* 137: 68-80.
- Baille M; Baille A; Laury JC. 1994a. A simplified model for predicting evapotranspiration rate of 9 ornamentals species vs climate factors and leaf-area. *Scientia Horticulturae* 59:217-232.
- Baille M; Baille A; Delmon D. 1994b. Microclimate and transpiration of greenhouse rose crops. *Agricultural and Forest Meteorology* 71: 83-97.
- Barber DA; Cushman JH. 1981. Nitrogen uptake model for agronomic crops. En: *Modeling waste water renovation- land treatment*. Ed: Iksander IK. Wiley Interscience, New York. Pp. 382-409.
- Barneix AJ. 1990. Yield variation in wheat: nitrogen accumulation, light interception and harvest index. En: Lambers H. et al., eds. *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. The Hague. SPB Academic Publ:87-100.
- Bar-Yosef B; Markovich T; Levkovich I. 2001. Pepper response to leachate recycling in a greenhouse in Israel. *Acta Horticulturae* 548:357-364.
- Bar-Yosef B; Markovich T; Levkovich I; Mor Y. 2001. *Gypsophilla paniculata* response to leachate recycling in a greenhouse in Israel. *Acta Horticulturae* 554: 193–203.
- Bassirirad H. 2000. Kinetics of nutrient uptake by roots: responses to global change. *New Phytologist* 147:155-169.

- Bassirad H; Caldwell MM; Bilbrough C. 1993. Effects of soil temperature and nitrogen status on kinetics of NO₃⁻ uptake by roots of field-grown *Agropyron desertorum* (Fisch. Ex link) Schult. *New Phytologist* 123: 485-489.
- Bell TL; Ojeda F. 1999. Underground starch storage in *Erica* species of the Cape floristic region – differences between seeders and resprouters. *New Phytologist* 144:143–152.
- Berendse F; de Kroon H; Braakhekke WG. 2007. Acquisition, use and loss of nutrients. En: Pugnaire FI, Valladares F. eds. *Functional plant ecology*. Atlanta, GA: CRC Press.
- Björkman O. 1981. Response to different quantum flux intensities. En: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Zeigler H, eds. *Encyclopedia of plant physiology*, Vol. 12. Heidelberg: Springer Verlag, 57–107.
- Bloom AJ; Chapin FS; Mooney HA. 1985. Resource limitation in plants – an economic analogy. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 16:363–392.
- Boonman A; Prinsen E; Gilmer F; Schurr U; Peeters JM; Voesenek ACJ; Pons TL. 2007. Cytokinin import rate as a signal for photosynthetic acclimation to canopy light gradients. *Plant Physiology* 143:1841-1852.
- Bougoul S; Brun R; Jaffrin A. 2000. Nitrate absorption-concentration of *Rosa hybrida* cv. Sweet Promise grown in soilless culture. *Agronomie* 20:165-174.
- Boulard T; Jemaa R. 1993. Greenhouse tomato crop transpiration model application to irrigation control. *Acta Horticulturae* 335: 381-387.
- Bouma TJ; De Visser R; Van Leeuwen PH; De Kock MJ; Lambers H. 1995. The respiratory energy requirements involved in nocturnal carbohydrate export from starch-storing mature source leaves and their contribution to leaf dark respiration. *Journal of Experimental Botany* 46: 1185-1194.
- Bowman WD; Roberts SW. 1985. Seasonal and diurnal water relations adjustments in 3 evergreen Chaparral shrubs. *Ecology* 66: 738–742.
- Bozarth CS; Kennedy RA; Schekel KA. 1982. The effects of leaf age on photosynthesis in roses. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 107: 707–712.

- Bremmer JM. 1965. Total nitrogen. pp. 1149-1178. En: Black CA (eds.). *Methods of soil analysis*. Part 2. Ann. Soc. Agron. Madison, WI. pp. 1149-1178.
- Breteler H; Nissen P. 1982. Effect of exogenous nitrate concentration on nitrate utilization by dwarf bean. *Plant Physiology* 70:754-759.
- Brewitz E; Larsson CM; Larsson M. 1996. Responses of nitrate assimilation and N translocation in tomato (*Lycopersicum esculentum* Mill) to reduced ambient air humidity. *Journal of Experimental Botany* 47:855-861.
- Brisson N; Gary C; Justes E; Roche R; Mary B; Ripoche D; Zimmer D; Sierra J; Bertuzzi P; Burger P; Bussiere F; Cabidoche YM; Cellier P; Debaeke P; Gaudillere JP; Henault C; Maraux F; Seguin B; Sinoquet H. 2003. An overview of the crop model STICS. *European Journal of Agronomy* 18: 309-332.
- Brouwer R. 1963. Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. *Mededelingen IBS* 213:31-39.
- Brun R; Chazelle L. 1996. Water and nitrate absorption kinetics in the nycthemeral cycle of rose grown in the greenhouse using a recirculating solution. *Journal of Plant Nutrition* 19: 839-866.
- Brun R; Morisot A. 1996. Modelling the uptake of water and nitrate of rose plants in hydroponic culture. *Acta Horticulturae* 417:55-63.
- Burton AJ; Pregitzer KS; Zogg GP; Zak DR. 1998. Drought reduces root respiration in sugar maple forests. *Ecological Applications* 8:771-778.
- Buyse J; Smolders E; Merckx R. 1996. Modelling the uptake of nitrate by a growing plant with an adjustable root nitrate uptake capacity: I. Model description. *Plant & Soil* 181:19-23.
- Caballero P; de Miguel MD. 2002. Costes e intensificación en la hortofruticultura mediterránea. *Mediterráneo Económico* 2:222-244.
- Cabrera RI. 2000. Evaluating yield and quality of roses with respect to nitrogen fertilization and leaf nitrogen status. *Acta Horticulturae* 511:133-142.
- Cabrera RI; Evans RY; Paul JL. 1995a. Cyclic nitrogen uptake by greenhouse roses. *Scientia Horticulturae* 63:57-66.
- Cabrera RI; Evans RY; Paul, J.L. 1995b. Nitrogen partitioning in rose plants over a flowering cycle. *Scientia Horticulturae* 63:67-76.

- Cárdenas-Navarro R; Adamowicz S; Gojon A; Robin P. 1999. Modelling nitrate influx in young tomato (*Lycopersicum esculentum* Mill.) plants. Journal of Experimental Botany 50: 625-635.
- Cárdenas-Navarro R; Adamowicz S; Robin P. 1998. Diurnal nitrate uptake in young tomato (*Lycopersicum esculentum* Mill.) plants: test of a feedback based model. Journal of Experimental Botany 49:721-730.
- Cárdenas-Navarro R; Adamowicz S; Robin P. 1999. Diurnal nitrate uptake in young tomato (*Lycopersicum esculentum* Mill.) plants. Journal of Experimental Botany 50:625-635.
- Castilla N. 2004. Infraestructuras y equipos. Opciones para el invernadero. I Congreso Internacional de Horticultura Intensiva. Fundación Ruralcaja. 2-3 diciembre 2004. Libro Ponencias pag 56-62.
- Cedergreen N; Madsen TV. 2003. Light regulation of root and leaf NO₃⁻ uptake and reduction in the floating macrophyte *Lemma minor*. New Phytologist 161: 449-457.
- Chapin FS; Schulze ED; Mooney HA. 1990. The ecology and economics of storage in plants. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 21: 423-447.
- Chapin III FS; Bloom AJ; Field CB; Waring RH. 1987 Plant responses to multiple environmental factors. Bioscience 37: 49-57.
- Charpentier S; Guérin V; Théliier-Huché L. 2001. Storage and mobilisation of nitrogen and carbohydrates in an ornamental shrub (*Ligustrum ovalifolium*): effect of fertiliser scheduling. Acta Horticulturae 548: 141-148.
- Chen LS; Cheng LL. 2003. Carbon assimilation and carbohydrate metabolism of 'Concord' grape (*Vitis labrusca* L.) leaves in response to nitrogen supply. Journal of the American Society for Horticultural Science 128: 754-760.
- Cheng L; Dong S; Guak S; Fuchigami LH. 2001. Effects of nitrogen fertigation on reserve nitrogen and carbohydrate status and regrowth performance of pear nursery plants. Acta Horticulturae 564:51-62.
- Cheng L; Fuchigami LH. 2002. Growth of young apple trees in relation to reserve nitrogen and carbohydrates. Tree Physiology 22: 1297-1303.

- Cherbuy B; Joffre R; Gillon D; Rambal S. 2001. Internal remobilization of carbohydrates, lipids, nitrogen and phosphorus in the Mediterranean evergreen oak *Quercus ilex*. *Tree Physiology* 21: 9-17.
- Cid MC; Díaz MA; Mansito P; Pérez-Díaz MC; Socorro AR; Yanes VM. 2001. Producción de rosas en picón: Recirculación de la solución con aguas de baja calidad. *Actas de Horticultura* 32:175-180.
- Clarkson DT. 1985. Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. *Annual Review of Plant Physiology* 36:77-115.
- Clarkson DT; Earnshaw MJ; White PJ; Cooper HD. 1988. Temperature dependent factors influencing nutrient uptake: an analysis of responses at different levels of organization. En: Long SP, Woodward FI, eds. *Plants and temperature*, vol. 42. Cambridge, UK: Society for Experimental Biology, pp. 281-230.
- Clarkson DT; Warner AJ. 1979. Relationship between root temperature and the transport of ammonium and nitrate ions by Italian and perennial ryegrass (*Lolium multiflorum* and *Lolium perenne*). *Plant Physiology* 64: 557-561.
- Clement C.R; Hopper MJ; Jones LPH; Leafe EL. 1978. The uptake of nitrate by *Lolium perenne* from flowing nutrient solution. II Effects of light, defoliation and relationship to CO₂ flux. *Journal of Experimental Botany*, 29: 1173-1183.
- Cocucci MC; Dalla Rosa S. 1980. Effects of canavanine on IAA and fusicoccin-stimulated cell enlargement, proton extrusion and potassium uptake in maize coleoptiles. *Physiologia Plantarum* 48: 239-242.
- Coley PD. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia* 74:531-536.
- Coley PD; Bryant JP; Chapin FS. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230:895-899.
- Cooper HD; Clarkson DT. 1989. Cycling of amino-nitrogen and other nutrients between shoots and roots in cereals - A possible mechanism integrating shoot and root in the regulation of nutrient-uptake. *Journal of Experimental Botany* 40: 753-762.
- Crawford NM; Glass ADM. 1998. Molecular and physiological aspects of nitrate uptake in plants. *Trends in Plant Science* 3:389-394.

- Cruz A; Moreno JM. 2001. Seasonal course of total non-structural carbohydrates in the lignotuberous Mediterranean-type shrub *Erica australis*. *Oecologia* 128:343–350.
- Cruz JL; Mosquim PR; Pelacani CR; Araújo WL; DaMatta FM. 2003. Carbon partitioning and assimilation as affected by nitrogen deficiency in cassava. *Photosynthetica* 41:201-207.
- Cumbus y Nye PH. 1982. Root zone temperature effects on growth and nitrate adsorption in rape (*Brassica napus* cv. Emerald). *Journal of Experimental Botany* 33:1138-1146.
- Dahlgren JP; Eriksson O; Bolmgren K; Strindell M; Ehrlén J. 2006. Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. *Journal of Vegetation Science* 17:577-582.
- Dambrine E; Martin F; Carisey N; Granier A; Hallgren JE; Bishop K. 1995. Xylem sap composition: a tool for investigating mineral uptake and cycling in adult spruce. *Plant & Soil* 168: 233–241.
- Davies DD. 1982. Physiological aspects of protein turnover. En: *Encyclopedia of Plant Physiology* (eds D. Coulter & B. Parthier) Vol. XIVA, pp. 189–228. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Dayan E; Plaut Z; Presnov E; Grava A. 2005. Long term production of rose flowers in the greenhouse under different cooling methods: I. Energy balance, flower yield and quality. *European Journal of Horticultural Science* 70:257-264.
- Dayan E; Presnov E; Fuchs A. 2004. Prediction and calculation of morphological characteristics and distribution of assimilates in the ROSGRO model. *Mathematics and Computers in Simulation* 65:101-116.
- Dayan E; Presnov E; Plaut Z; Fuchs M; Matan E; Solphoy A. 2001. A model to describe greenhouse crops yield quantity and quality based on morphological parameters. *Acta Horticulturae* 566:437-446.
- Dayan E; Van Keulen H; Jones JW; Challa H. 1993. Development, calibration and validation of a greenhouse tomato growth model. I. Description of the model. *Agricultural Systems* 43: 145-163.
- De Graaf R. 1985. The influence of thermal screening and moisture gap on the evapotranspiration of glasshouse tomatoes during the night. *Acta Horticulturae* 174:, 57–66.

- De Groot CC; Marcelis LFM; van den Boogaard R; Lambers H. 2002. Interactive effects of nitrogen and irradiance on growth and partitioning of dry mass and nitrogen in young tomato plants. *Functional Plant Biology* 29:1319–1328.
- De Kreij C; Van den Berg ThJM. 1990. Nutrient uptake, production and quality of *Rosa hybrida* in rockwool as affected by electrical conductivity of the nutrient solution. *Developments on Plant and Soil Science* 41: 519-523.
- De Kreij C; Voogt W; Baas R. 1999. Nutrient solutions and water quality for soilless cultures. Brochures 196. Research Station for Floriculture and Glasshouse Vegetables, Naaldwijk, the Netherlands.
- De Rijk G; Schrevens E. 1998. Distribution of water and nutrients in rockwool slabs. *Scientia Horticulturae* 72:277-285.
- De Tourdonnet S; Lafolie F; Estrade JR; Lagier J; Sebilotte M. 2001. Non-uniformity of environmental conditions in greenhouse lettuce production increases the risk of N pollution and lower product quality. *Agronomie* 21:297-309.
- De Visser R; Vianden H; Schnyder H. 1997. Kinetics and relative significance of remobilized and current C and N incorporation in leaf and root growth zones of *Lolium perenne* after defoliation assessment by ¹³C and ¹⁵N steady-state labelling. *Plant, Cell & Environment* 20:37-46.
- DeJong TM; Grossman YL. 1992. Modeling the seasonal carbon economy of deciduous tree crops. *Acta Horticulturae* 313:21-28.
- Delhon P; Gojon A; Tillard P; Passama L. 1995. Diurnal changes of NO₃-influx, efflux and N utilization in the plant during day/night cycle. *Journal of Experimental Botany* 46:1585-1594.
- Dewar RC; Medlyn BE; McMurtrie RE. 1999. Acclimation of the respiration/photosynthesis ratio to temperature: insights from a model. *Global Change Biology* 5:615–622.
- Dickson RE. 1989. Carbon and nitrogen allocation in trees. En: *Forest Tree Physiology*, E. Dreyer et.al. editors, pages 631s-647s supplement #46, Ann. Sci. For.
- Draper NR; Smith H. 1998. Applied regression analysis. John Wiley & Sons, Inc., NY, 3^{ed} edition.
- Druege U; Zerche S; Kadner R. 2004. Nitrogen and storage-affected carbohydrate partitioning in high-light-adapted *Pelargonium* cuttings in

- relation to survival and adventitious root formation under low light. *Annals of Botany* 94:831-842.
- Du YC; Tachibana S. 1994. Effect of supraoptimal root temperature on the growth, root respiration and sugar content of cucumber plants. *Scientia Horticulturae* 58: 289-301.
- Duchein MC; Baille M; Baille A. 1995. Water use efficiency and nutrient consumption of a greenhouse rose crop grown in rockwool. *Acta Horticulturae* 408: 129-135.
- Edwards JH; Barber SA. 1976. Phosphorus uptake rate of soybean roots as influenced by plant age, root trimming, and solution P concentration. *Agronomy Journal* 68: 973-975.
- Ellsworth DS; Reich PB. 1992. Leaf mass per area, nitrogen content and photosynthetic carbon gain in *Acer saccharum* seedlings in contrasting forest light environments. *Functional Ecology* 6:423-435.
- Epstein E. 1972. Mineral nutrition of plants : principles and perspectives. New York, USA: John Wiley & Sons, Inc.
- Epstein E. 1973. Mechanisms of ion transport through plant cell membranes. *International Review of Cytology* 34: 123-168.
- Escudero A; Del Arco JM; Sanz IC; Ayala J. 1992. Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia* 90:80-87.
- Evans JR. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78:9-19.
- Evans JR. 1996. Effects of light and nutrition on photosynthesis. En: Baker N, ed. *Photosynthesis and the environment, Vol. 5*. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, pp. 281-304.
- Evans JR; Farquhar GD. 1991. Modelling canopy photosynthesis from the biochemistry of the C3 chloroplast. En: Boote, J. and Loomis, R.S. eds. *Modeling crop photosynthesis: from biochemistry to canopy: proceedings of a symposium in Anaheim, California, 29 November 1988*. Crop Science Society of America, Madison, 1-15. CSSA Special Publication no. 19.
- Evans JR; Poorter H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment* 24:755-767.

- Evans RY; Reid MS. 1988. Changes in carbohydrates and osmotic potential during rhythmic expansion of rose petals. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 113:884-888.
- Farrar JF. 1992. The whole plant: carbon partitioning during development. En: *Carbon Partitioning Within and Between Organisms* (Eds C.J. Pollock, J.F. Farrar & A.J. Gordon), pp. 163-179. Bios. Oxford.
- Farrar JF. 1993. Forum: Sink strength: What is it and how do we measure it?. *Plant, Cell & Environment* 16:1013-1046.
- Farrar JF. 1996. Sinks — integral parts of a whole plant. *Journal of Experimental Botany* 47:1273-1279.
- Farrar JF. 1989. Fluxes and turnover of sucrose and fructans in healthy and diseased plants. *Journal of Plant Physiology* 134: 137-140.
- Farrar JF; Jones DL. 2000. The control of carbon acquisition by roots. *New Phytologist* 147:43-53
- Field C; Mooney HA. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. En: Givnish, T.J. (Ed.), *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 25-55.
- Fisher PR; Lieth JH; Heins RD. 1998. Predicting variability in anthesis of Easter Lily (*Lilium longiflorum* Thunb.) populations in response to temperature. *Acta Horticulturae* 456:117-124.
- Fitter A. 1997. Nutrient acquisition. En M. J. Crawley, editor. *Plant Ecology*, Blackwell Science, Cambridge. pp 51-72.
- Flore JA; Lakso AN. 1989. Environmental and physiological regulation of photosynthesis in fruit crops. *Horticultural Reviews* 11:111-157.
- Forde BG; Clarkson DT. 1999. Nitrate and ammonium absorption of plants: physiological and molecular perspectives. *Advances in Botanical Research* 30:1-90.
- Friend AL; Coleman MD; Isebrands JG. 1994. Carbon allocation to root and shoot systems in woody plants. En: *Biology of adventitious root formation*, (eds. TD Davis, BE Haissing). Plenum Press, New York. pp.245-274.
- Fuchs M; Cohen Y; Li Y; Grava A. 2006. Evaporative cooling pad attenuates osmotic stress in closed-loop irrigated greenhouse roses. *Scientia Horticulturae* 111:56-62.

- Galtier N; Foyer CH; Huber J; Voelker TA; Huber SC. 1993. Effects of elevated sucrose-phosphate synthase activity on photosynthesis, assimilate partitioning, and growth in tomato (*Lycopersicon esculentum* var. UC82B). *Plant Physiology* 101:535-543.
- Gary C; Baille A. 1998. Carbon Cycle in Greenhouses. En: *The Greenhouse Ecosystem*. Chapter XII. Enoch and Stanhill (eds.). Elsevier.
- Gary C; Jones HG; Tchamitchain M. 1998. Crop modelling in horticulture: state-of-the-art. *Scientia Horticulturae* 74:151-174.
- Gary C; Jones JW; Longuenesse JJ. 1993. Modelling daily changes in specific leaf area of tomato: the contribution of the leaf assimilate pool. *Acta Horticulturae* 328:205-210.
- Gifford RM. 2003. Plant respiration in productivity models: conceptualisation, representation and issues for global terrestrial carbon-cycle research. *Functional Plant Biology* 30: 171-186.
- Gifford RM; Evans LT. 1981. Photosynthesis, carbon partitioning and yield. *Annual Review of Plant Physiology* 32:485-509.
- Gijzen H; Heuvelink E; Challa H; Dayan E; Marcelis LFM; Cohen S; Fuchs M. 1998. Hortisim: A model for greenhouse crops and greenhouse climate. *Acta Horticulturae* 456: 441-450.
- Gill RA; Jackson RB. 2000. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist* 147:13-31.
- Gislerod HR; Adams P. 1983. Diurnal variations in the oxygen content and acid requirement of recirculating nutrient solutions and in the uptake of water and potassium by cucumber and tomato plants. *Scientia Horticulturae*. 21:311-321.
- Givnish TJ; Montgomery RA; Goldstein G. 2004. Adaptive radiation of photosynthetic physiology in the Hawaiian lobeliads: light regimes, static light responses, and whole plant compensation points. *American Journal of Botany* 91: 228-246.
- Glass ADM. 1989. *Plant nutrition : an introduction to current concepts*. Boston, MA, USA: Jones and Barlett.
- Glass ADM; Siddiqi MY. 1995. Nitrogen absorption by plant roots. En: Srivastava HS, Singh RP, eds. *Nitrogen nutrition in higher plants*. New Delhi, India: Associated Publishing Co., 21-56.

- Gonzalez-Real MM; Baille A; Laury JC. 1994. Canopy surface resistance to water vapour transfer for 9 greenhouse ornamental (pot plants) crops. *Scientia Horticulturae* 57:143-155.
- Gonzalez-Real MM. 1995. Estudio y modelización de intercambios gaseosos (H₂O y CO₂) en cultivo de rosas bajo invernadero. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Valencia, 192 pp.
- Gonzalez-Real MM; Baille A. 2000. Changes in leaf photosynthetic parameters with leaf position and nitrogen content within a rose plant canopy (*Rosa hybrida*). *Plant, Cell & Environment* 23:351-363.
- Gonzalez-Real MM; Baille A; Gutierrez Colomer RP. 2007. Leaf photosynthetic properties and radiation profiles in a rose canopy (*Rosa hybrida* L.) with bent shoots. *Scientia Horticulturae* 114:177-187.
- Gosse G; Varlet-Grancher C; Bonhomme R; Chartier M; Allirand JM; Lemaire G. 1986. Production de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert vegetal. *Agronomie* 6:47-56.
- Gould KS. 1993. Leaf heteroblasty in *Pseudopanax crassifolius*: functional significance of leaf morphology and anatomy. *Annals of Botany* 71: 61-70.
- Grechi I; Vivin Ph; Hilbert G; Milin S; Robert T; Gaudillère JP. 2007. Effect of light and nitrogen supply on internal C:N balance and control of root-to-shoot biomass allocation in grapevine. *Environmental and Experimental Botany* 59:139-149.
- Grime JP; Mackey JML. 2002. The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecology* 16: 299-307.
- Grime JP. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, London, UK.
- Grossman YL; De Jong TM. 1995. Maximum fruit growth potential and seasonal patterns of resource dynamics during peach growth. *Annals of Botany* 75:553-560.
- Gu S; Lombard PB; Price SF. 1996. Effect of shading and nitrogen source on growth, tissue ammonium and nitrate status, and inflorescence necrosis in 'Pinot noir' grapevines. *American Journal of Enology and Viticulture* 47:173-180.
- Guérin V; Huché-Thélier L; Charpentier S. 2007. Mobilisation of nutrients and transport via the xylem sap in a shrub (*Ligustrum ovalifolium*) during

- spring growth: N and C compounds and interactions. *Journal of Plant Physiology* 164:562-573.
- Guo FQ; Young J; Crawford NM. 2003. The nitrate transporter AtNRT1.1 (CHL1) functions in stomatal opening and contributes to drought susceptibility in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 15:107-117.
- Gutiérrez RP. 2002. Caracterización y modelización del crecimiento del rosal en cultivos con arqueado de tallos. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Valencia, 161 pp.
- Gutiérrez-Colomer RP; Gonzalez-Real MM; Baille A. 2006. Dry matter production and partitioning in rose (*Rosa hybrida*) flower shoots. *Scientia Horticulturae* 107:284-291.
- Hallmark WB; Huffaker RC. 1978. The influence of ambient nitrate, temperature and light on nitrate assimilation in sudan grass seedlings. *Physiologia Plantarum* 44:147-152.
- Hatch DJ; Hopper MJ; Dhanoa MS. 1986. Measurement of ammonium ions in flowing nutrient solution culture and diurnal variation in uptake by *Lolium perenne*. *Journal of Experimental Botany* 37:597-605.
- Hellmann H; Barker L; Funck D; Frommer WB. 2000. The regulation of assimilate allocation and transport. *Australian Journal of Plant Physiology* 27:583-594.
- Herdel K; Schmidt P; Feil R; Mohr A; Schurr U. 2003. Dynamics of concentrations and nutrient fluxes in the xylem of *Ricinus communis* – diurnal course, impact of nutrient availability and nutrient uptake. *Plant Cell & Environment* 24:41-52.
- Hermans Ch; Hammond JP; White PJ; Verbruggen N. 2007. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation?. *Trends in Plant Science* 11:610-617.
- Ho LC; Grange RI; Shaw AF. 1989. Source/sink regulation. En: *Transport of photoassimilates*, Eds: Baker DA; Milburn JA. Longman Scientific and Technical, Harlow, Essex, UK. pp. 306-344.
- Honjo T; Takakura T. 1991. Identification of water and nutrient supply to hydroponic tomato plants by using neural nets. En: Hashimoto Y & W. Day. *Mathematical and Control Applications in Agriculture and Horticulture*. Pergamon Press, Oxford, UK. pp. 285-288.

- Hopper DA; Hammer PA; Wilson JR. 1994. A simulation model for *Rosa hybrida* growth response to constant irradiance and day and night temperatures. *Journal of the American Journal for Horticultural Science* 119:903-914.
- Hotch G; Richter A; Corner Ch. 2003. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell & Environment* 26:1067-1081.
- Hurry V; Huner N; Selstam E; Gardeström P; Öquist G. 1998. Photosynthesis at low growth temperatures. En: Raghavendra AS, editor. *Photosynthesis: A comprehensive treatise*. Cambridge, UK: Cambridge University Press; pp. 238-249.
- Imsande J; Touraine B. 1994. N demand and the regulation of nitrate uptake. *Plant Physiology* 105:3-7.
- Ingestad T. 1979. Nitrogen stress in birch seedlings. 2. N, K, P, Ca and Mg nutrition. *Physiologia Plantarum* 45: 149-157.
- Ingestad T; Agren GI. 1995. Plant nutrition and growth: Basic principles. *Plant & Soil* 168-169:15-20.
- Ingestad T; Lund AB. 1986. Theory and techniques for steady state mineral nutrition and growth of plants. *Scandinavian Journal of Forest Research* 1:439-453.
- ITGME. 1998. Mapa de contenido en nitrato de las aguas subterráneas en España. ITGME. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Jeannequin B. 1993. Study of a closed soilless production system in a Mediterranean region. En: *Environmental Constraints in Protected Cultivation: Possibilities for New Growing Techniques and Crops* (ed. PF Martínez), Comisión Europea, EUR 15123, Luxemburgo, 192pp:117-124.
- Jensen MH; Collins WL. 1985. Hydroponic vegetable production. *Horticultural Reviews* 7:483-558.
- Jiao J; Gilmour M; Tsujita MJ; Grodzinski B. 1989. Photosynthesis and carbon partitioning in *Samantha* roses. *Canadian Journal of Plant Sciences* 69:577-584.
- Jiao J; Grodzinski B. 1998: Environmental influences on photosynthesis and carbon export in greenhouse roses during development of the flowering shoot. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 123: 1081-1088.

- Jiao J; Tsujita MJ; Grodzinski B. 1991. Influence of temperature on net CO₂ exchange in roses. *Canadian Journal of Plant Sciences* 71:235-243.
- Jolliet O; Bailey B. 1992. The effect of climate on tomato transpiration in greenhouse measurements and models comparison. *Agricultural and Forest Meteorology* 58:43-63.
- Jones CA; Kiniry JR. 1986. CERES-Maize: A simulation model of maize growth and development. Texas A&M Univ. Press, College Station
- Jones JW; Dayan E; Allen LH; Van Keulen H; Challa H. 1991. A dynamic tomato growth and yield model (TOMGRO). *Transactions of the ASAE* 34:663-672.
- Jordan MO; Habib R. 1996. Mobilizable carbon reserves in young peach trees as evidenced by trunk girdling experiments. *Journal of Experimental Botany* 47:79-87.
- Jordan MO; Mariotti A. 1998. Can carbon isotopic discrimination in young peach trees be considered as a tool to understand the seasonal dynamic of the stored carbon?. *Acta Horticulturae* 465:327-335.
- Jurik TW. 1986. Temporal and spatial patterns of specific leaf weight in successional northern hardwood tree species. *American Journal of Botany* 73: 1083-1092.
- Justes E; Denoroy P; Gabrielle B; Gosse G. 2000. Effect of crop nitrogen status and temperature on the radiation use efficiency of winter oilseed rape. *European Journal of Agronomy* 13:165-177.
- Khayat E; Zieslin N. 1986. Effect of different night temperature regimes on assimilation, transport and metabolism of carbon in rose plants. *Physiologia Plantarum* 84:447-449.
- Kim SH; Lieth JH. 2003: A coupled model of photosynthesis, stomatal conductance and transpiration for a rose leaf (*Rosa hybrida* L.). *Annals of Botany* 91:771-781.
- Kiniry JR; Jones CA; O'Toole JC; Blanchet R; Cabelguenne M; Spanel DA. 1989. Radiation use efficiency in biomass accumulation prior to grain filling for five grain crop species. *Field Crops Research* 20:51-64.
- Kläring HP. 2001. Strategies to control water and nutrient supplies to greenhouse crops. A review. *Agronomie* 21:311-321.

- Kläring HP; Cierpinski W. 1998. Control of nutrient solution concentration depending on greenhouse climate in a sweet pepper crop. *Acta Horticulturae* 458:141-146.
- Kläring HP; Schwarz D; Cierpinski W. 1999. Control of concentration of nutrient solution in soilless growing systems, depending on greenhouse climate. Advantages and limitations. *Acta Horticulturae* 507:133-139.
- Kläring HP; Schwarz D; Heissner A. 1997. Control of nutrient solution concentration in tomato crop using models of photosynthesis and transpiration: a simulation study. *Acta Horticulturae* 450:329-334.
- Kool MTN. 1996. System development of glasshouse roses. Dissertation. Wageningen Agricultural University. The Netherlands. 143 pp.
- Kool MTN; de Koning JCM. 1996. Analysis of rose crop production. *Acta Horticulturae* 424:79-86.
- Kool MTN; Lenssen EFA. 1997. Basal-shoot formation in young rose plants: Effects of bending practices and plant density. *Journal of Horticultural Science* 72:635-644.
- Kool MTN; Westerman AD; Rou-Hadest CHM. 1996. Importance and use of carbohydrate reserves in above-ground stem parts of rose cv. Motrea. *Journal of Horticultural Science* 71:893-900.
- Kozłowski TT. 1992. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *Botanical Reviews* 58:107-222.
- Kozuka T; Horiguchi G; Kim GT; Ohgishi M; Sakai T; Tsukaya H. 2005. The different growth responses of the *Arabidopsis thaliana* leaf blade and petiole during shade avoidance are by photoreceptors and sugar. *Plant Cell Physiology* 46: 213-223.
- Lambers H; Chapin III FS; Pons TL. 1998. Plant water relations. En: *Plant Physiological Ecology*, Springer-Verlag, New York, USA.
- Lambers H; Poorter H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and consequences. *Advances in Ecological Research* 23:187-261.
- Lawlor DW. 2002. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. *Journal of Experimental Botany* 53:773-787.
- Lawrence CJ; Holaday AS. 2000. Effects of mild night chilling on respiration of expanding cotton leaves. *Plant Science* 157:233-244.

- Layne DR; Flore JA. 1995. End-product inhibition of photosynthesis in *Prunus cerasus* L. in response to whole-plant source-sink manipulation. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 120:583-599.
- Le Bot J; Adamowicz S; Robin P. 1998. Modelling plant nutrition of horticultural crops: a review. *Scientia Horticulturae* 74:47-82.
- Le Bot J; Kirkby EA. 1992. Diurnal uptake of nitrate and potassium during the vegetative growth of tomato plants. *Journal of Plant Nutrition* 15:247-264.
- Lee TD; Reich PB; Bolstad PV. 2005. Acclimation of leaf respiration to temperature is rapid and related to specific leaf area, soluble sugars and leaf nitrogen across three temperate deciduous tree species. *Functional Ecology* 19:640-647.
- Lieth JH. 1999. Crop management models for decision support and automated optimization. *Acta Horticulturae* 507:271-277.
- Lieth JH; Pasian CC. 1990. A model for photosynthesis of rose leaves as a function of photosynthetically active radiation, leaf temperature and leaf age. *Journal of the American Journal for Horticultural Science* 115:486-491.
- Lieth JH; Pasian CC. 1991. A simulation model for the growth and development of flowering rose shoots. *Scientia Horticulturae* 46:129-135.
- Lieth JH; Pasian CC. 1993. Development of a crop simulation model for cut flower roses. *Acta Horticulturae* 328:179-184.
- Linkohr BI; Williamson LC; Fitter AH; Leyser HM. 2002. Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of *Arabidopsis*. *Plant Journal* 29:751-760.
- Liu F; Cohen Y; Fuchs M; Plaut Z; Grava A. 2006. The effect of vapour pressure deficit on leaf area and water transport in flower stems of soil-less culture rose. *Agricultural Water Management* 81:216-224.
- Liu F; Wu Y; Cohen Y. 2007. High vapor pressure deficits decrease leaf area and increase leaf water transport in flower stems in soilless culture. *Acta Horticulturae* 751:395-400.
- Loescher WH; McCamant T; Keller JD. 1990. Carbohydrate reserves, translocation and storage in woody plant roots. *Hortscience* 25:274-281.
- Lorenzo P; Medrano E; Sánchez MC. 1998. Greenhouse crop transpiration: an implement to soilless irrigation management. *Acta Horticulturae* 458:113-119.

- Loveys BR; Atkinson LJ; Sherlock DJ; Roberts RL; Fitter AH; Atkin OK. 2003. Thermal acclimation of leaf and root respiration: an investigation comparing inherently fast- and slow-growing species. *Global Change Biology* 9:895-910.
- Loveys BR; Scheurwater I; Pons TL; Fitter AH; Atkin OK. 2002. Growth temperature influences the underlying components of relative growth rate: an investigation using inherently fast- and slow-growing species. *Plant, Cell & Environment* 25:975-987.
- Lusk CH; Reich PB; Montgomery RA; Ackerly DD; Cavender-Bares J. 2008. Why are evergreen leaves so contrary about shade?. *Trends in Ecology and Evolution* 23:299-303.
- Lycklama JC. 1963. The absorption of ammonium and nitrate by perennial rye-grass. *Acta Botanica Neerlandica* 12:361-423
- Lytovchenko A; Sonnewald U; Fernie AR. 2007. The complex network of non-cellulosic carbohydrate metabolism. *Current Opinion in Plant Biology* 10:227-235.
- Macduff JH; Jarvis SC; Mosquera A. 1989. Nitrate nutrition of grasses from steady-state supplies in flowing solution culture following nitrate deprivation and/or defoliation. II. Assimilation of NO₃⁻ and short-term effects on NO₃⁻ uptake. *Journal of Experimental Botany* 40:977-984.
- Malagoli P; Lainé P; Deunff E; Rossatto L; Ney B; Ourry A. 2004. Modelling nitrogen uptake in oilseed rape cv. Capitol during a growth cycle using influx kinetics of root nitrate transport systems and field experimental data. *Plant Physiology* 134:388-400.
- Malaguti D; Millard P; Wendler R; Hepburn A; Tagliavini M. 2001. Translocation of amino acids in the xylem of apple (*Malus domestica* Borkh.) trees in spring as a consequence of both N remobilization and root uptake. *Journal of Experimental Botany* 52:1665-1671.
- Malik V; Timmer VR. 1998. Biomass partitioning and nitrogen retranslocation in black spruce seedlings on competitive mixedwood sites: a bioassay study. *Canadian Journal of Forest Research* 28:206-215.
- Mankin KR; Fynn RP. 1994. Effects of environment on nutrient uptake by New Guinea Impatiens. An ASAE Meeting presentation, paper num. 944073. 15pp.
- Mankin KR; Fynn RP. 1996. Modelling individual nutrient uptake by plants: Relating demand to microclimate. *Agricultural Systems* 50:101-114.

- Marcelis LFM. 1996. Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *Journal of Experimental Botany* 47:1281–1291.
- Marcelis LFM; Elings A; Dieleman JA; Bakker M; Heuvelink E; Brajeul E. 2006. Modelling dry matter production and partitioning in sweet pepper. *Acta Horticulturae* 718:121-128.
- Marcelis LFM; Gijzen H. 1998. A model for prediction of yield and quality of cucumber fruits. *Acta Horticulturae* 476: 237-242.
- Marcelis LFM; van den Boogaard R; Meinen E. 2000. Control of crop growth and nutrient supply by the combined use of crop models and plant sensors. *Proc. Conf. Modeling and Control in Agriculture, Horticulture and Postharvest processing*. IFAC:351-356.
- Marquis RJ; Newell EA; Villegas AC. 1997. Non-structural carbohydrate accumulation and use in an understorey rain-forest shrub and relevance for the impact of leaf herbivory. *Functional Ecology* 11:636–643.
- Marschner H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2nd edition. Academic Press. London.
- Martínez PF; Roca D; Martínez S; Suay R. 2003. Absorción hídrica y mineral (NO_3^-) en cultivo hidropónico de rosas. *Actas de Horticultura* 39:519-521.
- Martínez PF; Roca D; Martínez S; Suay R; Carbonell E; Pérez-Panadés J. 2004. Nitrate uptake kinetics by a rose crop in a closed hydroponic system. *Acta Horticulturae* 659:605-612.
- Matloobi M; Ebrahimzadeh A; Khaligi A; Hasandokht M. 2009. Training system affects whole canopy photosynthesis of the greenhouse roses (*Rosa hybrida* 'Habari'). *Journal of Food Agriculture and Environment* 7:114-117.
- Mattson NS; Lieth JH. 2007. The effect of temperature on year-round development of rose shoots initiated using cutting or bending. *Acta Horticulturae* 751:121-128.
- Mattson NS; Lieth JH. 2008. "Kardinal" rose exhibits growth plasticity and enhanced nutrient absorption kinetics following nitrate, phosphate, and potassium deprivation. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 133:341-350.
- Mattson NS; Lieth JH; Kim WS. 2006. Modeling the influence of cyclical plant growth and nutrient storage on N, P, and K absorption by hydroponically grown cut flower roses. *Acta Horticulturae* 718:445–452.

- McArtney SJ; Ferree DC. 1999. Shading effects on dry matter partitioning, remobilization of stored reserves and early season vegetative development of grapevines in the year after treatment. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 124:591-597.
- McCready RM; Guggolz J; Silveira V; Owens HS. 1950. Determination of starch and amylose in vegetables. *Analytical Chemistry* 22:1156-1158.
- McCree KJ. 1972. The action spectrum, absorbance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. *Agricultural Meteorology* 9:191-216.
- McDonald AJS; Davies WJ. 1996. Keeping in touch: responses of the whole plant to deficits in water and nitrogen supply. *Advances in Botanical Research* 22: 229-300.
- Mediene S; Jordan MO; Pages L; Le Bot J; Adamowicz S. 2002. The influence of severe shoot pruning on growth, carbon and nitrogen status in young peach trees (*Prunus persica*). *Tree Physiology* 22:1289-1296.
- Medrano E. 1999. Gestión del riego en cultivo de pepino en sustrato: evaluación de la transpiración durante la ontogenia. Tesis Doctoral, Universidad Politécnica de Madrid, 216pp.
- Medrano E; Lorenzo P; Sánchez-Guerrero MC; Montero JI. 2005. Evaluation and modelling of greenhouse cucumber-crop transpiration under high and low radiation conditions. *Scientia Horticulturae* 105:163-175.
- Meinzer FC; Andrade JL; Goldstein G; Holbrook NM; Cavelier J; Jackson P. 1997. Control of transpiration from the upper canopy of a tropical forest: the role of stomata, boundary layer and hydraulic architecture components. *Plant, Cell & Environment* 20:1242-1252.
- Millard P. 1996. Ecophysiology of the internal cycling of nitrogen for tree growth. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 159:1-10.
- Millard P; Proe MF. 1991. Leaf demography and the seasonal internal cycling of nitrogen sycamore (*Acer pseudoplatanus*) seedlings in relation to nitrogen supply. *New Phytologist* 117:587-596.
- Millard P; Proe MF. 1993. Nitrogen uptake, partitioning and internal cycling in *Picea sitchensis* (Bong) Carr as influenced by nitrogen supply. *New Phytologist* 125:113-119.
- Millard P; Wendler R; Hepburn A; Smith A. 1998. Variations in the amino acid composition of xylem sap of *Betula pendula* Roth. trees due to

- remobilization of stored N in the spring. *Plant Cell & Environment* 21:715-722.
- Miller AJ; Cramer MD. 2004. Root nitrogen acquisition and assimilation. *Plant & Soil* 274:1-36.
- Minchin PEH; Thorpe MR. 1996. What determines carbon partitioning between competing sinks?. *Journal of Experimental Botany* 47:1293-1296.
- Monsi M; Saeki T. 1953. Über den lichtfaktor in den pflanzengesellschaften und seine bedeutung für die stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany* 14: 22-52.
- Monteith JL. 1973. Principles of Environmental Physics. Contemporary Biology, E.Arnold ed.,241pp.
- Monteith JL. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 281, 277-294.
- Monteith JL; Unsworth M. 1990. Principles of Environmental Physics. Edward Arnold, London, xii + 291 pp
- Mor Y; Halevy AH. 1979. Translocation of ^{14}C assimilates in roses. I. The effect of the age of the shoot and the location of the source leaf. *Physiologia Plantarum* 45:177-182.
- Mor Y; Halevy AH. 1980. Promotion of sink activity of developing rose shoots by light. *Plant Physiology* 66: 990-995.
- Morgan DC; Stanley CJ; Warrington IJ. 1985. The effects of simulated daylight and shadelight on vegetative and reproductive growth in kiwifruit and grapevine. *Journal of Horticultural Science* 60:473-484.
- Morisot A. 1996. 'PP Rose' an empirical model to predict the potential yield of cut roses. *Acta Horticulturae* 424:87-93.
- Muchow RC; Sinclair TR; Bennett JM. 1990. Temperature and solar radiation effects on potential maize yields across locations. *Agronomy Journal* 82:338-342.
- Muñoz N; Guerri J; Legaz F; Primo-Millo E. 1993. Seasonal uptake of ^{15}N -nitrate and distribution of absorbed nitrogen in peach trees. *Plant & Soil* 150:263-269.
- Nambiar EKS; Fife DN. 1991. Nutrient retranslocation in temperate conifers. *Tree Physiology* 9:185-207.

- Nell TA; Rasmussen HP. 1979. Blindness in roses: effects of high intensity light and blind shoot prediction techniques. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 104:21-25.
- Nelson PV. 1998. *Greenhouse operation and management*. 5th Edition. Prentice Hall Inc., Upper Saddle River, USA. pp.355-374.
- Nielsen SL; Enriquez S; Duarte CM; Sand-Jensen K. 1996. Scaling maximum growth rates across photosynthetic organisms. *Functional Ecology* 10:167-175.
- Niinemets Ü. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82:453-469.
- Niinemets Ü; Kull O. 1999. Biomass in leaf lamina versus lamina support in relation to growth irradiance and leaf size in temperate deciduous trees. *Tree Physiology* 19:349-358.
- Niinemets Ü; Oja V; Kull O. 1999. Shape of leaf photosynthetic electron transport versus temperature response curve is not constant along canopy light gradients in temperate deciduous trees. *Plant Cell & Environment* 22:1497-1514.
- Nissen P. 1974. Uptake mechanisms: inorganic and organic. *Annual Review of Plant Physiology* 25: 53-79.
- Noguchi K; Nakahima N; Terashima I. 2001. Acclimation of leaf respiratory properties in *Alocasia odora* following reciprocal transfers of plants between high- and low-light environments. *Plant, Cell & Environment* 24:831-839.
- Norman JM; Arkebauer TJ. 1991. Predicting canopy photosynthesis and light use efficiency from leaf characteristics. *Field Crops Research* 68:247-252.
- Oertli JJ. 1996. Transport of water in the rhizosphere and in roots. En: Waisel Y, Eshel A, Kafkar U, eds. *Plant roots, the hidden half*. New York, USA: Marcel Dekker, pp. 607-633.
- Olesen JE; Bindi M. 2002. Consequences of climate change for European agricultural productivity, land use and policy. *European Journal of Agronomy* 16:239-262.
- Olesen JE; Grevsen K. 1997. Effects of temperature and irradiance on vegetative growth of cauliflower (*Brassica oleracea* L. *botrytis*) and broccoli (*Brassica oleracea* L. *italica*). *Journal of Experimental Botany* 48:1591-1598.

- Ono F; Frommer WB; Von Wiren N. 2000. Coordinated diurnal regulation of low- and high- affinity nitrate transporters in tomato. *Plant Biology* 2:17-23.
- Pardosii A; Falossi F; Malorgio F; Incrocci L; Bellochi G. 2004. Empirical models of macronutrient uptake in melon plants grown in recirculating nutrient solution culture. *Journal of Plant Nutrition* 27:1261-1280.
- Paul MJ; Driscoll SP. 1997. Sugar repression of photosynthesis: the role of carbohydrates in signalling nitrogen deficiency through source:sink imbalance. *Plant, Cell & Environment* 20:110-116.
- Paul MJ; Foyer CH. 2001. Sink regulation of photosynthesis. *Journal of Experimental Botany* 52:1383-1400.
- Pearcy RW. 2000. Acclimation to sun and shade, p. 250-263. En: A.S. Raghavendra (ed.). *Photosynthesis: A comprehensive treatise*. Cambridge Univ. Press, London.
- Penning de Vries FWT; Jansen DM; ten Berge HFM; Bakema A. 1989. *Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops*. Simulation Monographs. Wageningen (Netherlands): Pudoc. 271pp.
- Pérez J; López JC; Fernández MD. 2002. Situación actual y tendencias de las estructuras de producción en la horticultura almeriense. En García J.M. ed. *La agricultura mediterránea en el siglo XXI*. Instituto Cajamar, Almería: 262-282.
- Poorter H. 1990. Interspecific variation in relative growth rate: on ecological causes and physiological consequences. En: Lambers H, Cambridge ML, Konings H, Pons TL eds. *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity in higher plants*. The Hague, SPB Academic Publishing 45-68.
- Pregitzer KS; King JS; Burton AJ; Brown SE. 2000. Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytologist* 147:105-115.
- Prusinkiewicz P. 1998. Modeling of spatial structure and development of plants: a review. *Scientia Horticulturae* 74 :113-149.
- Pugnaire FI; Chapin FS. 1993. Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen Mediterranean species. *Ecology* 74:124-129.
- Quereix A; Dewar RC; Gaudillere JP; Dayau S; Valancogne C. 2001. Sink feedback regulation of photosynthesis in vines: measurements and a model. *Journal of Experimental Botany* 52:2313-2322.

- Raman DR; Spanswick RM; Walker LP. 1995. The kinetics of nitrate uptake from flowing solutions by rice: Influence of pre-treatment and light. *Bioresource Technology* 53:125-132.
- Ramos C; Agut A; Lidón A. 2002. Nitrate leaching in important crops of the Valencian Community region (Spain). *Environmental Pollution* 118:215-223.
- Ramos C; Domingo R; Olivier J. 1989. Nitrate leaching under two nitrogen management. En: Germon J.C. (Ed.) *Management systems to reduce impact of nitrates*. Elsevier Applied Sci., London:99-109.
- Ramos C; Gómez de Barreda D. 1991. Impacto ambiental de la horticultura intensiva. En: *La Horticultura Española en la Comunidad Europea*. SECH. Ed. Horticultura, S.L. Reus. España. pp: 295-303.
- Ran Y; Bar-Yosef B; Erez A. 1992. Root volume influence on dry matter production and partitioning as related to nitrogen and water uptake rates by peach tree. *Journal of Plant Nutrition* 15:713-726.
- Ran Y; Habib R; Bar-Yosef B; Erez A. 1994. Root volume effects on nitrogen uptake and partitioning in peach trees. *Agronomy Journal* 86:530-534.
- Raper CD; Vessey JK; Henry LT. 1991. Increase in nitrate uptake by soybean plants during interruption of the dark period with low intensity light. *Physiologia Plantarum* 81:183-189.
- Raven JA; Andrews M; Quigg A. 2005. The evolution of oligotrophy: implications for the breeding of crop plants for low input agricultural systems. *Annals of Applied Biology* 146:261-280.
- Raviv M; Krasnovsky A; Medina S; Reuveni R. 1998. Assessment of various control strategies for recirculation of greenhouse effluents under semi-arid conditions. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 73:485-491.
- Raviv M; Lieth JH. 2008. *Soilless Culture: Theory and Practice*, eds.: Michael Raviv and J.H. Lieth. Elsevier Publisher.
- Reich PB; Elsworth DS; Walters MB. 1998. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* 12:948-958.
- Reich PB; Uhl C; Walters MB; Ellsworth DS. 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 tree species in Amazonian forest communities. *Oecologia* 86:16-24.

- Reich PB; Walters MB; Ellsworth DS. 1992. Leaf lifespan in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62:365-392.
- Reich PB; Wright IJ; Cavender-Bares J; Craine JM; Oleksyn J; Westoby M; Walters MB. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164:S143-S164.
- Remans R; Spaepen S; Vanderleyden J. 2006. Auxin signaling in plant defense. *Science* 313 (5784) 171.
- Richard-Molard C; Krapp A; Brun F; Ney B; Daniel-Vedele F; Chaillou S. 2008. Plant response to nitrate starvation is determined by N storage capacity matched by nitrate uptake capacity in two *Arabidopsis* genotypes. *Journal of Experimental Botany* 59: 779-791.
- Ritchie JT; NeSmith DS. 1991. Temperature and crop development. p. 5-29. En J. Hanks and J.T. Ritchie (ed.) *Modeling plant and soil systems*. Agronomy Monographs 31. ASA, CSSA, y SSSA, Madison, WI.
- Roberts AG; Oparka KJ. 2003. Plasmodesmata and the control of symplastic transport. *Plant Cell & Environment* 26:103-124.
- Roca D; Belda RM; Calatayud A; Gorbe E; Martínez PF. 2008a Short-term nitrate uptake rates for soilless culture: seasonal empirical relationships for rose crop production. *Acta Horticulturae* 801:1129-1134.
- Roca D; Belda RM; Calatayud A; Gorbe E; Martínez PF. 2008b. Comparing mineral uptake efficiencies in rose plant flowering flushes under two climate conditions. *Acta Horticulturae* 801:1135-1141.
- Roca D; Martínez PF; Martínez S; Belda RM; Fornes F. 2005. Seasonal carbohydrates and total nitrogen distribution in rose plants: developmental and growth implications. *Acta Horticulturae* 697:213-219.
- Roca D; Martínez PF; Suay R. 2003. Nitrate and water uptake rate on a short term basis by a rose soilless crop under greenhouse. *Acta Horticulturae* 614:181-187.
- Rufty Jr TV; Israel DW; Volk RJ. 1984. Assimilation of $^{15}\text{NO}_3^-$ taken up by plants in the light and in the dark. *Plant Physiology* 76:769-775.
- Russell G; Jarvis PG; Monteith JL. 1989. Absorption of radiation by canopies and stand growth. En: Russell G, Marshall B, Jarvis PG, eds. *Plant*

- canopies: their growth, form and function*. Cambridge University Press, 21-39.
- Ruzicka J; Hansen EH. 1981. Flow injection analysis. J. Wiley and Sons, New York.
- Ryan MG. 1995. Foliar maintenance respiration of subalpine and boreal trees and shrubs in relation to nitrogen content. *Plant, Cell & Environment* 18:765-772.
- Salisbury FB; Ross CW. 1992. *Plant physiology*. IV Edition. Salisbury FB; Ross CW. Eds. Wadsworth Publishing Company, Belmont, California, USA.
- Sanchez EE; Righetti TL; Sugar D; Lombard PB. 1992. Effects of timing of nitrogen application on nitrogen partitioning between vegetative, reproductive, and structural components of mature 'Comice' pears. *Journal of Horticultural Science* 67:51-58.
- Sánchez-Guerrero MC; Portero F; Medrano E; Lorenzo P. 1998. Efecto del enriquecimiento carbónico sobre la producción y eficiencia hídrica en cultivo de pepino. *Actas de Horticultura* 21:83-90.
- Saraiva Grossi JA; Pemberton HB; Lang HJ. 2004. Influence of cultivar and seasonal growing environment on growth and postharvest characteristics of single-shoot pot rose plants. *Hortscience* 39:138-141.
- Savvas D. 2002. Automated composition control of nutrient solution in closed soilless culture systems. *Journal of Agriculture and Engineering Research* 73:29-33.
- Scheible WR; Lauerer M; Schulze ED; Caboche M; Stitt M. 1997. Accumulation of nitrate in the shoot acts as a signal to regulate shoot-root allocation in tobacco. *Plant Journal* 11:671-691.
- Schenk MK. 1998. Nitrogen use in vegetable crops in temperate climates. *Horticultural Reviews* 22:185-223.
- Schurr U. 1998. Dynamics of nutrient transport from the root to the shoot. *Progress in Botany* 60:234-253.
- Seginer I. 1994. Transpiration cooling of a greenhouse crop with partial ground cover. *Agricultural and Forest Meteorology* 71:265-281.
- Siddiqi MY; Glass ADM; Ruth TJ; Rufty TW. 1990. Studies of the uptake of nitrate in barley. I. Kinetics of $^{13}\text{NO}_3^-$ influx. *Plant Physiology* 93:1427-1432.

- Siddiqi MY; Kronzucker HJ; Britto DT; Glass ADM. 1998. Growth of a tomato crop at reduced nutrient concentrations as a strategy to limit eutrophication. *Journal of Plant Nutrition* 21:1879-1895.
- Siebrecht S; Herdel K; Schurr U; Tischner R. 2003. Nutrient translocation in the xylem of poplar – diurnal variations and spatial distribution along the shoot axis. *Planta* 217:783-793.
- Silberbush M; Ben-Asher J. 2001. Simulation study of nutrient uptake by plants from soilless cultures as affected by salinity buildup and transpiration. *Plant & Soil* 233:59-69.
- Silberbush M; Lieth JH. 2004. Nitrate and potassium uptake by greenhouse roses (*Rosa hybrida*) along successive flower-cut cycles: A model and its calibration. *Scientia Horticulturae* 101:127-141.
- Sinclair TR; Horie T. 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis and crop production efficiency: a review. *Crop Science* 29:90-98.
- Sinclair TR; Muchow RC. 2000. Radiation use efficiency. *Advances in Agronomy* 65:215-265.
- Skinner RH; Morgan JA; Hanson JD. 1999. Carbon and nitrogen reserve remobilization following defoliation: Nitrogen and CO₂ effects. *Crop Science* 39:1749-1756.
- Smith FW. 2002. The phosphate uptake mechanism. *Plant & Soil* 245:105-114.
- Sonneveld C. 2000. Effect of salinity on substrate grown vegetables and ornamentals in greenhouse horticulture. Ph.D. Thesis. Agric. Univ. Wageningen. The Netherlands.
- Sonneveld C; de Kreij C. 1999. Response of cucumber to an unequal distribution of salts in the root environment. *Plant & Soil* 209:47-56.
- Sood S; Nagar PK. 2003. The effect of polyamines on leaf senescence in two diverse rose species. *Plant Growth Regulation* 39:155-160.
- Spitters CJT; van Keulen H; van Kraalingen DWG. 1989. A simple and universal crop growth simulator: SUCROS87. En: Rabbinge R; Ward SA; van Laar HH, eds. *Simulation and systems management in crop protection*. Wageningen: Pudoc, 147-181.
- Stanghellini C. 1987. *Transpiration of greenhouse crops: an aid to climate management*. PhD Thesis, Wageningen Agr. Univ. The Netherlands, 150pp.

- Stanghellini C; Kempkes FLK; Knies P. 2003. Enhancing environmental quality in agricultural systems. *Acta Horticulturae* 609:277-283.
- Suay R; Martínez PF; Roca D; Martínez MA; Herrero JM; Ramos C. 2003. Measurement and estimation of transpiration in a soilless rose culture and application to irrigation management. *Acta Horticulturae* 614:625-630.
- Swiader JM; Freiji FG. 1996. Characterizing nitrogen uptake in lettuce using very-sensitive ion chromatography. *Journal of Plant Nutrition* 19:15-27.
- Syvetsen JP; Lloyd J; McConchie C; Kriedemann PE; Farquhar GD. 1995. On the relationship between leaf anatomy and CO₂ diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. *Plant Cell & Environment* 18:149-157.
- Tagliavini M; Baldi E; Lucchi P; Antonelli M; Sorrenti G; Baruzzi G; Faedi W. 2005. Dynamics of nutrients uptake by strawberry plants (*Fragaria x Ananassa* Dutch.) grown in soil and soilless. *European Journal of Agronomy* 23:15-25.
- Tagliavini M; Quartieri M; Millard P. 1997. Remobilised nitrogen and root uptake of nitrate for spring leaf growth, flowers and developing fruits of pear (*Pyrus communis* L.) trees. *Plant & Soil* 195: 137-142.
- Takeda T; Takahashi K. 1998. Seasonal change of macroelement absorption in solution cultured roses. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 67:116-122.
- Terada M; Kageyama Y; Konishi K. 1997. The relationship between growth of a rose plant and its nutrient and water uptake in hydroponic culture. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 66:149-155.
- Thorpe MR; Minchin PEH. 1996. Mechanisms of long- and short-distance transport from sources to sinks. En *Photoassimilate Distribution in Plants and Crops Source-sink Relationships* (eds E. Zamski & A.A. Schaffer), pp. 261-278. Marcel Dekker Inc, New York, USA.
- Tischner R. 2000. Nitrate uptake and reduction in higher and lower plants. *Plant Cell & Environment* 23:1005.
- Tissue DT; Wright SJ. 1995. Effect of seasonal water availability on phenology and the annual shoot carbohydrate cycle of tropical forest shrubs. *Functional Ecology* 9:518-527.
- Titus JS; Kang S. 1982. Nitrogen metabolism, translocation and recycling in apple trees. *Horticultural Reviews* 4:204-246.

- Tjoelker MG; Oleksyn J; Reich PB. 1999. Acclimation of respiration to temperature and CO₂ in seedlings of boreal tree species in relation to plant size and relative growth rate. *Global Change Biology* 5: 679–691.
- Tsujita MJ. 1987. High intensity supplementary radiation of roses. En: *Roses*. Langhans RW, ed., Roses Inc., Haslett, Michigan, pp.171-186.
- Tsujita MJ; Roberts GL. 1995. Nutrient uptake and growth of roses in recirculating and non-recirculating systems. *HortScience* 30:857 (Abstract).
- Unión Europea (UE). 1991. Directiva 11/271/CEE. Tratamiento de aguas residuales urbanas. www.europa.eu.int/comm/environment/water/water-urbanwaste/directiv.html.
- Unión Europea (UE). 2002. Directiva 2000/60/EG del Parlamento y del Consejo Europeo del 23 de Octubre de 2000 estableciendo el Marco de acción de los países comunitarios en el ámbito de la política del agua. OJ EC.L327/1.
- Ushio A; Tadahiko M; Makino A. 2008. Effects of temperature on photosynthesis and plant growth in the assimilation shoots of a rose. *Soil Science and Plant Nutrition* 54:253-258.
- Valentine DW; Allen HL. 1990. Foliar response to fertilization identify nutrient limitation in loblolly pine. *Canadian Journal of Forest Research* 20:144-151.
- Van den Honert TH; Hooymans JJM. 1955. On the absorption of nitrate by maize in water culture. *Acta Botanica Neerlandica* 4:376-384.
- Van der Heyden F; Stock WD. 1995. Nonstructural carbohydrate allocation following different frequencies of simulated browsing in three semiarid shrubs. *Oecologia* 102:238–245.
- Van Der Sart DM; de Visser PHB. 2005. Nutrient uptake of cut roses grown on substrate. *Acta Horticulturae* 691:
- Van Der Werf A; Kooijman A; Welschen R; Lambers H. 1988. Respiratory costs for the maintenance of biomass, for growth and for ion uptake in roots of *Carex diandra* and *Carex acutiformis*. *Physiologia Plantarum* 72:483–491.
- Van Der Werf A; Nagel OW. 1996. Carbon allocation to shoots and roots in relation to nitrogen supply is mediated by cytokinins and sucrose: Opinion. *Plant & Soil* 185:21–32.

- Van Labeke MC. 2000. Morphological studies and plant growth analysis of woody plants: a tool for optimization of phytotechnical decisions. Ph Dissertation, University of Gent, Belgium.
- Van Os EA. 1999. Closed soilless growing systems: A sustainable solution for Dutch greenhouse horticulture. *Water Science and Technology* 39:105-112.
- Van Os EA; Gieling TH; Ruijs MNA. 2002. Equipment for hydroponic installations. En: *Hydroponic production of vegetables and ornamentals* (Savvas D; Passam HC. eds.). Embryo Publ, Athens, Greece, pp 103-141.
- Vance CP; Uhde-Stone C; Allan DL. 2003. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist* 157:423-447.
- Veen BW. 1980 Energy costs of ion transport. En *Genetic Engineering of Osmoregulation. Impact on Plant Productivity for Food, Chemicals and Energy*. Eds. Rains DW;, Valentine RC; Holoander C. Plenum Press, New York, USA. pp 187-195.
- Veneklaas EJ; den Ouden F. 2005. Dynamics of non-structural carbohydrates in two *Ficus* species after transfer to deep shade. *Environmental and Experimental Botany* 54:148-154.
- Veneklaas EJ; Poorter L. 1998. Growth and carbon partitioning of tropical tree seedlings in contrasting light environments. En: *Inherent variation in plant growth: Physiological mechanisms and ecological consequences*. Cap 4. Eds: Poorter HL; van Unuren MMI. Backhuys publishers, Leiden, The Netherlands,. pp:41-60.
- Vercambre G; Adamowicz S. 1996. Dosage de l'ion nitrate en solution nutritive et en présence de polyéthylène glycol par spectrométrie UV. *Agronomie* 16 :73-87.
- Vile D; Garnier E; Shipley B; Laurent G; Navas ML; Roumet C; Lavorel S; Díaz S; Hodgson JG; Lloret F; Midgley GF; Poorter H; Rutherford MC; Wilson PJ; Wright IJ. et al 2005. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany* 96:1129-1136.
- Von Wiren N; Gazzarrini S; Frommer WB. 1997. Regulation of mineral nitrogen uptake in plants. *Plant & Soil* 196: 191-199.
- Voogt W. 1993. Nutrient uptake of a year round tomato crop. *Acta Horticulturae* 339:99-112.

- Walch-Liu P; Filleur S; Gan Y; Forde B. 2005. Signaling mechanisms integrating root and shoot responses to changes in the nitrogen supply. *Photosynthesis Research* 83:239-250.
- Wardlaw IF. 1990. The control of carbon partitioning in plants. *Tansley Review Num 27. New Phytologist* 116:341-381.
- Warncke DD; Barber SA. 1974. Ammonium and nitrate uptake by corn (*Zea mays* L.) as influenced by nitrogen concentration and $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ ratio. *Agronomy Journal* 65:950-953.
- Warren Wilson J. 1972. Control of crop processes. En: *Crop processes in controlled environments*. Eds.: Rees AR; Cockshull KE; Hand DW; Hurd RG. Academic Press, New York, pp.: 7-30.
- Westoby M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant strategy scheme. *Plant & Soil* 199:213-227.
- Westoby M; Falster DS; Moles AT; Vesk PA; Wright IJ. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review. Ecol. Syst.* 33:125-159.
- Wheeler EF; Albright LD; Spanswick RM; Walker LP; Langhans RW. 1998. Nitrate uptake kinetics in lettuce as influenced by light and nitrate nutrition. *Transactions of the ASAE* 41:859-867.
- White JW. 1987. Fertilization, En *Roses*, ed. Langhans R.W. Roses Inc., Haslett, Michigan, USA.
- Willits DH; Nelson PV; Peet MM; Depa MA; Kuehny JS. 1992. Modeling nutrient uptake in chrysanthemum as function of growth rate. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 117:769-774.
- Wilson PJ; Thompson K; Hodgson JG. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143:155-162.
- Wright IJ; Reich PB; Westoby M; Ackerly DD; Baruch Z; Bongers F; Cavender-Bares J; Chapin T; Cornelissen JHC; Diemer M; Flexas J; Garnier E; Groom PK; Gulias J; Hikosaka K; Lamont BB; Lee T; Lee W; Lusk C; Midgley JJ; Navas ML; Niinemets U; Oleksyn J; Osada N; Poorter H; Poot P; Prior L; Pyankov VI; Roumet C; Thomas SC; Tjoelker MG; Veneklaas EJ; Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827.

- Wyn Jones RG; Brady CJ; Speirs J. 1979. Ionic and osmotic relations in plant cells. En: *Recent advances in the biochemistry of cereals* (eds.) Laidman DL; Wyn Jones RG. . Academic Press, London, UK.
- Wyn Jones RG; Pollard A. 1983. Proteins, enzymes and inorganic ions. En: *Enciclopedia of Plant Physiology, Inorganic Plant Nutrition, Vol 15*. Eds. Laüchli A; Bielecki RL.. Springer Verlag, Heidelberg, Germany, pp. 582-562.
- Yu Wj; Imaida K; Suzuki R; Li Lh; Fukui H. 2007. Effect of phosphorus concentration on growth and phosphorus absorption of potted miniature roses grown in a recirculating ebb and flow system. *Acta Horticulturae* 751:111-118.
- Zapata C; Deléens E; Chaillou S; Magné C. 2004. Partitioning and mobilization of starch and N reserves in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Journal of Plant Physiology* 161:1031-1040.
- Zeroni M; Gale J. 1987. The effect of root temperature on rose plants in relation to air temperature. *Plant & Soil* 104:93-98.
- Zieslin N; Hurwitz A; Halevy AH. 1975. Flower production and the accumulation and distribution of carbohydrates in different parts of Baccara rose plants as influenced by various pruning and pinching treatments. *Journal of Horticultural Science* 50:339-348.

10. APÉNDICES.

Tabla 10.1. Nomenclatura del reparto absoluto de biomasa y de las concentraciones de nitrógeno total y de carbohidratos no estructurales totales.

Estado	Parte	Reparto biomasa (g ms.p-1)	Concentración Ntot (mgNtot/100mg ms)	Concentración AZ (mgeqGlu/100mg ms)	Concentración AL (mgeqGlu/100mg ms)
T₀	R	RT₀ (*)	%N.RT₀	%AZ.RT₀	%AL.RT₀
	P	PT₀ (*)	%N.PT₀	%AZ.P T₀	%AL.PT₀
	TF	TFT₀ (*)	%N.TFT₀	%AZ.TFT₀	%AL.TFT₀
	3COMP	Σ = 3COMP T₀			
	T+C+TE	[T+C+TE]T₀ (*) Σ T₀ (*) = plantaT₀			
BV	R	RBV (*)	%N.RBV	%AZ.RBV	%AL.RBV
	P	PBV (*)	%N.PBV	%AZ.PBV	%AL.PBV
	TF	TFBV (*)	%N.TFBV	%AZ.TFBV	%AL.TFBV
	3COMP	Σ = 3COMP BV			
	T+C+TE	[T+C+TE]BV (*) Σ BV (*) = plantaBV			
PR	R	RPR (*)	%N.RPR	%AZ.RPR	%AL.RPR
	P	PPR (*)	%N.PPR	%AZ.PPR	%AL.PPR
	TF	TFPR (*)	%N.TFPR	%AZ.TFPR	%AL.TFPR
	3COMP	Σ = 3COMP PR			
	T+C+TE	[T+C+TE]PR (*) Σ PR (*) = plantaPR			

Tabla 10.2 Determinación de los contenidos absolutos de nitrógeno total y de carbohidratos no estructurales totales.

Estado	Parte	Contenido Ntot (mgNtot)	Contenido AZ (mg-eqGlu)	Contenido AL (mg-eqGlu)	Contenido CNE (mg-eqGlu)
T₀	R	$Ntot.RT_0 = \%N.RT_0 \times RT_0 \times 10$	$AZ.RT_0 = \%AZ.RT_0 \times RT_0 \times 10$	$AL.RT_0 = \%AL.RT_0 \times RT_0 \times 10$	$CNE.RT_0 = AZ.RT_0 + AL.RT_0$
	P	$Ntot.PT_0 = \%N.PT_0 \times PT_0 \times 10$	$AZ.PT_0 = \%AZ.PT_0 \times PT_0 \times 10$	$AL.PT_0 = \%AL.PT_0 \times PT_0 \times 10$	$CNE.PT_0 = AZ.PT_0 + AL.PT_0$
	TF	$Ntot.TFT_0 = \%N.TFT_0 \times TFT_0 \times 10$	$AZ.TFT_0 = \%AZ.TFT_0 \times TFT_0 \times 10$	$AL.TFT_0 = \%AL.TFT_0 \times TFT_0 \times 10$	$CNE.TFT_0 = AZ.TFT_0 + AL.TFT_0$
	Σ=3COMP	$\Sigma = Ntot.3COMP_{T_0}$	$\Sigma = AZ.3COMP_{T_0}$	$\Sigma = AL.3COMP_{T_0}$	$\Sigma = CNET.3COMP_{T_0}$
BV	R	$Ntot.RBV = \%N.RBV \times RBV \times 10$	$AZ.RBV = \%AZ.RBV \times RBV \times 10$	$AL.RBV = \%AL.RBV \times RBV \times 10$	$CNE.RBV = AZ.RBV + AL.RBV$
	P	$Ntot.PBV = \%N.PBV \times PBV \times 10$	$AZ.PBV = \%AZ.PBV \times PBV \times 10$	$AL.PBV = \%AL.PBV \times PBV \times 10$	$CNE.PBV = AZ.PBV + AL.PBV$
	TF	$Ntot.TFBV = \%N.TFBV \times TFBV \times 10$	$AZ.TFBV = \%AZ.TFBV \times TFBV \times 10$	$AL.TFBV = \%AL.TFBV \times TFBV \times 10$	$CNE.TFBV = AZ.TFBV + AL.TFBV$
	Σ=3COMP	$\Sigma = Ntot.3COMP_{BV}$	$\Sigma = AZ.3COMP_{BV}$	$\Sigma = AL.3COMP_{BV}$	$\Sigma = CNE.3COMP_{BV}$
PR	R	$Ntot.RPR = \%N.RPR \times RPR \times 10$	$AZ.RPR = \%AZ.RPR \times RPR \times 10$	$AL.RPR = \%AL.RPR \times RPR \times 10$	$CNE.RPR = AZ.RPR + AL.RPR$
	P	$Ntot.PPR = \%N.PPR \times PPR \times 10$	$AZ.PPR = \%AZ.PPR \times PPR \times 10$	$AL.PPR = \%AL.PPR \times PPR \times 10$	$CNET.PPR = AZ.PPR + AL.PPR$
	TF	$Ntot.TFPR = \%N.TFPR \times TFPR \times 10$	$AZ.TFPR = \%AZ.TFPR \times TFPR \times 10$	$AL.TFPR = \%AL.TFPR \times TFPR \times 10$	$CNET.TFPR = AZ.TFPR + AL.TFPR$
	Σ=3COMP	$\Sigma = Ntot.3COMP_{PR}$	$\Sigma = AZ.3COMP_{PR}$	$\Sigma = AL.3COMP_{PR}$	$\Sigma = CNET.3COMP_{PR}$

Tabla 10.3 Determinación del crecimiento absoluto y de las variaciones de contenido absoluto de nitrógeno total y de carbohidratos no estructurales totales.

		CA (mg ms p ⁻¹)	ΔNtot (mgNtot p ⁻¹)	ΔAZ (mg-eqGlu p ⁻¹)	ΔAL (mg-eqGlu p ⁻¹)	ΔCNE (mg-eqGlu p ⁻¹)
TO a BV	R	$CA.R_{T0aBV} = RBV - RT_0$	$\Delta Ntot.R_{T0aBV} = Ntot.RBV - Ntot.RT_0$	$\Delta AZ.R_{T0aBV} = AZ.RBV - AZ.RT_0$	$\Delta AL.R_{T0aBV} = AL.RBV - AL.RT_0$	$\Delta CNE.R_{T0aBV} = CNE.RBV - CNE.RT_0$
	P	$CA.P_{T0aBV} = PBV - PT_0$	$\Delta Ntot.P_{T0aBV} = Ntot.PBV - Ntot.PT_0$	$\Delta AZ.P_{T0aBV} = AZ.PBV - AZ.PT_0$	$\Delta AL.P_{T0aBV} = AL.PBV - AL.PT_0$	$\Delta CNE.P_{T0aBV} = CNE.PBV - CNE.PT_0$
	TF	$CA.TF_{T0aBV} = TFBV - TFT_0$	$\Delta Ntot.TF_{T0aBV} = Ntot.TFBV - Ntot.TFT_0$	$\Delta AZ.TF_{T0aBV} = AZ.TFBV - AZ.TFT_0$	$\Delta AL.TF_{T0aBV} = AL.TFBV - AL.TFT_0$	$\Delta CNE.TF_{T0aBV} = CNE.TFBV - CNE.TFT_0$
	3COMP	$\Sigma = CA.3COMP_{T0aBV}$	$\Sigma = \Delta Ntot.3COMP_{T0aBV}$	$\Sigma = \Delta AZ.3COMP_{T0aBV}$	$\Sigma = \Delta AL.3COMP_{T0aBV}$	$\Sigma = \Delta CNE.3COMP_{T0aBV}$
		$[T+C+TE]_{BV} - [T+C+TE]_{T_0}$				
		$CA_{plantaT0aBV} = plantaBV - plantaT_0$				
BV a PR	R	$CA.R_{BVaPR} = RPR - RBV$	$\Delta Ntot.R_{BVaPR} = Ntot.RPR - Ntot.RBV$	$\Delta AZ.R_{BVaPR} = AZ.RPR - AZ.RBV$	$\Delta AL.R_{BVaPR} = AL.RPR - AL.RBV$	$\Delta CNE.R_{BVaPR} = CNE.RPR - CNE.RBV$
	P	$CA.P_{BVaPR} = PPR - PBV$	$\Delta Ntot.P_{BVaPR} = Ntot.PPR - Ntot.PBV$	$\Delta AZ.P_{BVaPR} = AZ.PPR - AZ.PBV$	$\Delta AL.P_{BVaPR} = AL.PPR - AL.PBV$	$\Delta CNE.P_{BVaPR} = CNE.PPR - CNE.PBV$
	TF	$CA.TF_{BVaPR} = TFPR - TFBV$	$\Delta Ntot.TF_{BVaPR} = Ntot.TFPR - Ntot.TFBV$	$\Delta AZ.TF_{BVaPR} = AZ.TFPR - AZ.TFBV$	$\Delta AL.TF_{BVaPR} = AL.TFPR - AL.TFBV$	$\Delta CNE.TF_{BVaPR} = CNE.TFPR - CNE.TFBV$
	3COMP	$\Sigma = CA.3COMP_{BVaPR}$	$\Sigma = \Delta Ntot.3COMP_{BVaPR}$	$\Sigma = \Delta AZ.3COMP_{BVaPR}$	$\Sigma = \Delta AL.3COMP_{BVaPR}$	$\Sigma = \Delta CNE.3COMP_{BVaPR}$
		$[T+C+TE]_{BV} [T+C+TE]_{PR}$				
		$CA_{plantaBVaPR} = plantaPR - plantaBV$				

Tabla 10.4 Determinación del crecimiento relativo y de las Variaciones Relativas de Contenido de nitrógeno total y de carbohidratos no estructurales totales para cada fase de crecimiento.

Unidad Relativa de Crecimiento (URC)		Unidades Relativas de Variación de Contenido				
Fase de crecimiento	CR (mg g ⁻¹)	VRNt (mgNtot g ⁻¹)	VRAz (mg-eqGlu g ⁻¹)	VRAI (mg-eqGlu g ⁻¹)	VRCne (mg-eqGlu g ⁻¹)	
De T ₀ a BV	R	$CR.R_{T0aBV} = \frac{CA.R_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	$VRNt.R_{T0aBV} = \frac{\Delta Ntot.R_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	$VRAz.R_{T0aBV} = \frac{\Delta AZ.R_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	$VRAI.R_{T0aBV} = \frac{\Delta AL.R_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	$VRCne.R_{T0aBV} = \frac{\Delta CNE.R_{T0aBV}}{3COMP.BV}$
	P	$URC.P_{T0aBV} = \frac{CA.P_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	$VRNt.P_{T0aBV} = \frac{\Delta Ntot.P_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	$VRAz.P_{T0aBV} = \frac{\Delta AZ.P_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	$VRAI.P_{T0aBV} = \frac{\Delta AL.P_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	$VRCne.P_{T0aBV} = \frac{\Delta CNE.P_{T0aBV}}{3COMP.BV}$
	TF	$URC.TF_{T0aBV} = \frac{CA.TF_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	$VRNt.TF_{T0aBV} = \frac{\Delta Ntot.TF_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	$VRAz.TF_{T0aBV} = \frac{\Delta AZ.TF_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	$VRAI.TF_{T0aBV} = \frac{\Delta AL.TF_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	$VRCne.TF_{T0aBV} = \frac{\Delta CNE.TF_{T0aBV}}{3COMP.BV}$
	3COMP	$URC.3COMP_{T0aBV} = \frac{CA.3COMP_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	$VRNt.3COMP_{T0aBV} = \frac{\Delta Ntot.3COMP_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	$VRAz.3COMP_{T0aBV} = \frac{\Delta AZ.3COMP_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	$VRAI.3COMP_{T0aBV} = \frac{\Delta AL.3COMP_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	$VRCne.3COMP_{T0aBV} = \frac{\Delta CNE.3COMP_{T0aBV}}{3COMP.BV}$
De BV a PR	R	$URC.R_{BVaPR} = \frac{CA.R_{BVaPR}}{3COMP.PR}$	$VRNt.R_{BVaPR} = \frac{\Delta Ntot.R_{BVaPR}}{3COMP.PR}$	$VRAz.R_{BVaPR} = \frac{\Delta AZ.R_{BVaPR}}{3COMP.PR}$	$VRAI.R_{BVaPR} = \frac{\Delta AL.R_{BVaPR}}{3COMP.PR}$	$VRCne.R_{BVaPR} = \frac{\Delta CNE.R_{BVaPR}}{3COMP.PR}$
	P	$URC.P_{BVaPR} = \frac{CA.P_{BVaPR}}{3COMP.PR}$	$VRNt.P_{BVaPR} = \frac{\Delta Ntot.P_{BVaPR}}{3COMP.PR}$	$VRAz.P_{BVaPR} = \frac{\Delta AZ.P_{BVaPR}}{3COMP.PR}$	$VRAI.P_{BVaPR} = \frac{\Delta AL.P_{BVaPR}}{3COMP.PR}$	$VRCne.P_{BVaPR} = \frac{\Delta CNE.P_{BVaPR}}{3COMP.PR}$
	TF	$URC.TF_{BVaPR} = \frac{CA.TF_{BVaPR}}{3COMP.PR}$	$VRNt.TF_{BVaPR} = \frac{\Delta Ntot.TF_{BVaPR}}{3COMP.PR}$	$VRAz.TF_{BVaPR} = \frac{\Delta AZ.TF_{BVaPR}}{3COMP.PR}$	$VRAI.TF_{BVaPR} = \frac{\Delta AL.TF_{BVaPR}}{3COMP.PR}$	$VRCne.TF_{BVaPR} = \frac{\Delta CNE.TF_{BVaPR}}{3COMP.PR}$
	3COMP	$URC.3COMP_{BVaPR} = \frac{CA.3COMP_{BVaPR}}{3COMP.PR}$	$VRNt.3COMP_{BVaPR} = \frac{\Delta Ntot.3COMP_{BVaPR}}{3COMP.PR}$	$VRAz.3COMP_{BVaPR} = \frac{\Delta AZ.3COMP_{BVaPR}}{3COMP.PR}$	$VRAI.3COMP_{BVaPR} = \frac{\Delta AL.3COMP_{BVaPR}}{3COMP.PR}$	$VRCne.3COMP_{BVaPR} = \frac{\Delta CNE.3COMP_{BVaPR}}{3COMP.PR}$

Para ello, se relacionan, tanto los Crecimientos Absolutos (mg de materia seca) como las Variaciones de Contenido Absoluto (Δ) de nitrógeno total y de los distintos tipos de carbohidratos no estructurales considerados con la suma de las biomazas secas de raíz (R), pulmón (P) y tallos florales (TF) – 3COMP – al final de cada fase de crecimiento del tallo floral. De T₀ a BV se relacionan con 3COMP.BV; de BV a PR se relacionan con 3COMP.PR.

Tabla 10.5 Determinación del Crecimiento Relativo Diario y de las Variaciones Relativas de contenido Diarias de nitrógeno total y de carbohidratos no estructurales.

		Crec Relativo Diario		Variaciones Relativas de contenido Diarias					
Fase de crecimiento	días	CRD (mg g ⁻¹ d ⁻¹)	VRNtD (mgNtot g ⁻¹ d ⁻¹)	VRAzD (mg-eqGlu g ⁻¹ d ⁻¹)	VRAID (mg-eqGlu g ⁻¹)	VRCneD (mg-eqGlu g ⁻¹)			
De T ₀ a BV	x	R	$CRD.R_{T0aBV} = \frac{CR.R_{T0aBV}}{x}$	$VRNtD.R_{T0aBV} = \frac{VRNt.R_{T0aBV}}{x}$	$VRAzD.R_{T0aBV} = \frac{VRAz.R_{T0aBV}}{x}$	$VRAID.R_{T0aBV} = \frac{VRAI.R_{T0aBV}}{x}$	$URCneD.R_{T0aBV} = \frac{URCne.R_{T0aBV}}{x}$		
		P	$CRD.P_{T0aBV} = \frac{CR.P_{T0aBV}}{x}$	$VRNtD.P_{T0aBV} = \frac{VRNt.P_{T0aBV}}{x}$	$VRAzD.P_{T0aBV} = \frac{VRAz.P_{T0aBV}}{x}$	$VRAID.P_{T0aBV} = \frac{VRAI.P_{T0aBV}}{x}$	$URCneD.P_{T0aBV} = \frac{URCne.P_{T0aBV}}{x}$		
	TF	$CRD.TF_{T0aBV} = \frac{CR.TF_{T0aBV}}{x}$	$VRNtD.TF_{T0aBV} = \frac{VRNt.TF_{T0aBV}}{x}$	$VRAzD.TF_{T0aBV} = \frac{VRAz.TF_{T0aBV}}{x}$	$VRAID.TF_{T0aBV} = \frac{VRAI.TF_{T0aBV}}{x}$	$URCneD.TF_{T0aBV} = \frac{URCne.TF_{T0aBV}}{x}$			
	3 _{COMP}	$CRD.3COMP_{T0aBV} = \frac{CR.3COMP_{T0aBV}}{x}$	$VRNtD.3COMP_{T0aBV} = \frac{VRNt.3COMP_{T0aBV}}{x}$	$VRAzD.3COMP_{T0aBV} = \frac{VRAz.3COMP_{T0aBV}}{x}$	$VRAID.3COMP_{T0aBV} = \frac{VRAI.3COMP_{T0aBV}}{x}$	$URCneD.3COMP_{T0aBV} = \frac{URCneI.3COMP_{T0aBV}}{x}$			
De BV a PR	y	R	$VRCD.R_{BvaPR} = \frac{VRC.R_{BvaPR}}{y}$	$VRNtD.R_{BvaPR} = \frac{VRNt.R_{BvaPR}}{y}$	$VRAzD.R_{BvaPR} = \frac{VRAz.R_{BvaPR}}{y}$	$VRAID.R_{BvaPR} = \frac{VRAI.R_{BvaPR}}{y}$	$URCneD.R_{BvaPR} = \frac{URCne.R_{BvaPR}}{y}$		
		P	$VRCD.P_{BvaPR} = \frac{VRC.P_{BvaPR}}{y}$	$VRNtD.P_{BvaPR} = \frac{VRNt.P_{BvaPR}}{y}$	$VRAzD.P_{BvaPR} = \frac{VRAz.P_{BvaPR}}{y}$	$VRAID.P_{BvaPR} = \frac{VRAI.P_{BvaPR}}{y}$	$URCneD.P_{BvaPR} = \frac{URCne.P_{BvaPR}}{y}$		
	TF	$VRCD.TF_{BvaPR} = \frac{VRC.TF_{BvaPR}}{y}$	$VRNtD.TF_{BvaPR} = \frac{VRNt.TF_{BvaPR}}{y}$	$VRAzD.TF_{BvaPR} = \frac{VRAz.TF_{BvaPR}}{y}$	$VRAID.TF_{BvaPR} = \frac{VRAI.TF_{BvaPR}}{y}$	$URCneD.TF_{BvaPR} = \frac{URCne.TF_{BvaPR}}{y}$			
	3 _{COMP}	$VRCD.3COMP_{BvaPR} = \frac{VRC.3COMP_{BvaPR}}{y}$	$VRNtD.3COMP_{BvaPR} = \frac{VRNt.3COMP_{BvaPR}}{y}$	$VRAzD.3COMP_{BvaPR} = \frac{VRAz.3COMP_{BvaPR}}{y}$	$VRAID.3COMP_{BvaPR} = \frac{VRAI.3COMP_{BvaPR}}{y}$	$URCneD.3COMP_{BvaPR} = \frac{URCne.3COMP_{BvaPR}}{y}$			

Tabla 10.6 Determinación de las Absorciones absolutas de agua y de minerales para cada fase de crecimiento del tallo floral.

	<i>Desde T₀ hasta BV</i>	<i>Desde BV hasta PR</i>
Duración Fase de crecimiento (nºdías)	x	y
$\Delta\text{-H}_2\text{O}$ (mL p ⁻¹ fase cmto ⁻¹)	$\Delta\text{-H}_2\text{O}_{T_0aBV} = [\Delta\text{D-H}_2\text{O}_{T_0aBV}] * x$	$\Delta\text{-H}_2\text{O}_{BVaPR} = [\Delta\text{D-H}_2\text{O}_{BVaPR}] * y$
$\Delta\text{-NO}_3^-$ (mmolN-NO ₃ ⁻ p ⁻¹ fase cmto ⁻¹)	$\Delta\text{D-N-NO}_3^-_{T_0aBV} = [\Delta\text{D-N-NO}_3^-_{T_0aBV}] * x$	$\Delta\text{D-N-NO}_3^-_{BVaPR} = [\Delta\text{D-N-NO}_3^-_{BVaPR}] * y$
$\Delta\text{-K}^+$ (mmolK ⁺ p ⁻¹ fase cmto ⁻¹)	$\Delta\text{D-K}^+_{T_0aBV} = [\Delta\text{D-K}^+_{T_0aBV}] * x$	$\Delta\text{D-K}^+_{BVaPR} = [\Delta\text{D-K}^+_{BVaPR}] * y$
$\Delta\text{-Ca}^{2+}$ (mmolCa ²⁺ p ⁻¹ fase cmto ⁻¹)	$\Delta\text{D-Ca}^{2+}_{T_0aBV} = [\Delta\text{D-Ca}^{2+}_{T_0aBV}] * x$	$\Delta\text{D-Ca}^{2+}_{BVaPR} = [\Delta\text{D-Ca}^{2+}_{BVaPR}] * y$
$\Delta\text{-Mg}^{2+}$ (mmolMg ²⁺ p ⁻¹ fase cmto ⁻¹)	$\Delta\text{D-Mg}^{2+}_{T_0aBV} = [\Delta\text{D-Mg}^{2+}_{T_0aBV}] * x$	$\Delta\text{D-Mg}^{2+}_{BVaPR} = [\Delta\text{D-Mg}^{2+}_{BVaPR}] * y$
$\Delta\text{-H}_2\text{PO}_4^-$ (mmolH ₂ PO ₄ ⁻ p ⁻¹ fase cmto ⁻¹)	$\Delta\text{-H}_2\text{PO}_4^-_{T_0aBV} = [\Delta\text{D-H}_2\text{PO}_4^-_{T_0aBV}] * x$	$\Delta\text{D-H}_2\text{PO}_4^-_{BVaPR} = [\Delta\text{D-H}_2\text{PO}_4^-_{BVaPR}] * y$

Tabla 10.7 Absorción Relativa Diaria para cada fase de crecimiento del tallo floral.

	<i>Desde T₀ hasta BV</i>	<i>Desde BV hasta PR</i>
ARD-H₂O (mL g ⁻¹ d ⁻¹)	ARD-H₂O_{T0aBV} = $\frac{\Delta D-H_2O_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	ARD-H₂O_{BVaPR} = $\frac{\Delta D-H_2O_{BVaPR}}{3COMP.PR}$
ARD-N-NO₃⁻ (mmolN-NO ₃ ⁻ g ⁻¹ d ⁻¹)	ARD-N-NO₃⁻_{T0aBV} = $\frac{\Delta D-N-NO_3^-_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	ARD-N-NO₃⁻_{BVaPR} = $\frac{\Delta D-N-NO_3^-_{BVaPR}}{3COMP.PR}$
ARD-K⁺ (mmolK ⁺ g ⁻¹ d ⁻¹)	ARD-K⁺_{T0aBV} = $\frac{\Delta D-K^+_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	ARD-K⁺_{BVaPR} = $\frac{\Delta D-K^+_{BVaPR}}{3COMP.PR}$
ARD-Ca²⁺ (mmolCa ²⁺ g ⁻¹ d ⁻¹)	ARD-Ca²⁺_{T0aBV} = $\frac{\Delta D-Ca^{2+}_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	ARD-Ca²⁺_{BVaPR} = $\frac{\Delta D-Ca^{2+}_{BVaPR}}{3COMP.PR}$
ARD-Mg²⁺ (mmolMg ²⁺ g ⁻¹ d ⁻¹)	ARD-Mg²⁺_{T0aBV} = $\frac{\Delta D-Mg^{2+}_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	ARD-Mg²⁺_{BVaPR} = $\frac{\Delta D-Mg^{2+}_{BVaPR}}{3COMP.PR}$
ARD-H₂PO₄⁻ (mmolH ₂ PO ₄ ⁻ g ⁻¹ d ⁻¹)	ARD-H₂PO₄⁻_{T0aBV} = $\frac{\Delta D-H_2PO_4^-_{T0aBV}}{3COMP.BV}$	ARD-H₂PO₄⁻_{BVaPR} = $\frac{\Delta D-H_2PO_4^-_{BVaPR}}{3COMP.PR}$

