



Universidad de los Andes

Facultad de Ciencias

*Instituto de Ciencias Ambientales y
Ecológicas*

Postgrado en Ecología Tropical

Trabajo de grado de Maestría:

**Respuestas fotosintéticas y de producción de
Gerbera jamesonii H. Bolus, a distintas dosis de
fertilización nitrogenada**

*Trabajo presentado ante la
Universidad de Los Andes como
requisito para optar al título de
Magister en Ecología Tropical.*

Maykoll Corrales Gonzalez

Tutor:

Dr. Fermín Rada.

Cotutor:

Dr. Ramón Jaimez.

Mérida – Venezuela

2012


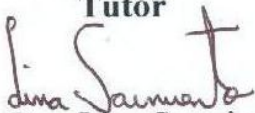
VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el **TRABAJO DE GRADO DE MAESTRÍA** presentado por **Maykoll Corrales González**, realizada bajo la tutoría del Dr. **Fermín Rada** y Cotutoría del Dr. **Ramón Jaimez** presentada como requisito para optar al Grado de **MAGISTER SCIENTIAE EN ECOLOGÍA TROPICAL** y que se titula:

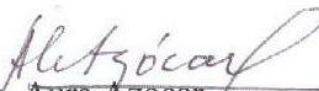
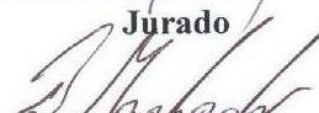
“Respuestas fotosintéticas y de producción de Gerbera Jamesonii H. Bolus, a distintas dosis de fertilización nitrogenada.”

Hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: que hoy 29 de noviembre del 2012 a las 2:00 p.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo el Presidente del Jurado el Dr. Fermín Rada. **SEGUNDO:** a continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 3:00 p.m. de éste mismo día, se dio curso al Acto Público de sustentación del Trabajo de Grado presentado a requerimiento del jurado en el Salón B-03 de la Facultad de Ciencias. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el Trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el Trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido al acto de presentación, el jurado procedió a su deliberación final y decidió aprobar el **Trabajo de Grado a nuestra Consideración.**


Dr. Fermín Rada
Tutor

Dra. Lina Sarmiento
Jurado




Dra. Aura Azocar
Jurado

Dr. Daniel Machado
Jurado

Este Trabajo de Investigación fue realizado en el **Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE)** y en el **Instituto de Investigaciones Agrícolas y Pecuarias (IIAP)**; bajo la tutoría del Dr. Fermín J. Rada R. y la cotutoría del Dr. Ramón Jaiméz.

Dedicatoria:

"Dios no te hubiera dado la capacidad de soñar sin darte también la posibilidad de convertir tus sueños en realidad." Héctor Tassinari

YHWH, Allah, Jah... o simplemente Dios, por mostrarme el camino y darme la fortaleza para recorrerlo... "Llegaste justo a tiempo"

A mis viejos queridos Martha y Libardo
A Yurle, Yei y Jaime... mis hermanos del alma
A Dannita quien alegra mi día con sólo sonreír
A mi abue Petra, quien no está hoy conmigo, pero sé que pronto nos veremos
Y a mi tía Niñi mi otra mamá

Mi familia, mi amor... mi todo.

Agradecimientos

“Sólo como guerrero puede uno soportar el camino del conocimiento. Un guerrero no puede quejarse o lamentarse por nada. Su vida es un interminable desafío, y los desafíos no pueden ser buenos o malos. Los desafíos son simplemente desafíos.” Carlos Castaneda

Primero y como más importante quiero agradecer a mis tutores los Doctores Fermín Rada y Ramón Jaimez. Por el esfuerzo, dedicación, paciencia y orientación dada. Por compartir conmigo su conocimiento y experiencia. Por su motivación día a día que ha sido fundamental para mi formación.

También me gustaría agradecer los consejos recibidos por otros profesores del **ICAE**: Dimas Acevedo, Carlos García, Mario Fariñas.

A mis amigos:

Beccy, Lizdo, Luis Rose, Nidia, Hanna, Jorge, Guille, el Wey, Rochi, Yolanda, Elizabeth, Antonio, Mariam, Carlitos, Gladis, Meiby, Rafael y Deisy salinas, Tania, Jeff, Arluis, Gisselle, Anna K, Eneida, Casa Belén, Carolina V, Lander, Luzdey, Mauxi... Muchas cervezas, muchas risas, muchos consejos...algunos aun conmigo, otros ya no, pero lo más importante es que siempre estuvieron ahí para apoyarme con su amistad.

Y a mi bella Zula quien cada día me enseña que la vida se vive segundo a segundo.

A los que fueron mis compañeros de estudio y que hoy son mis amigos: a Lirey, Raquel, Hugo y Sairo por tenerme tanta paciencia y compartir de su conocimiento conmigo; a Grate, Nore y Vicky por hacer las clases más amenas con su buena vibra; y a Leo por su colaboración en la fase experimental de este proyecto.

A toda la familia **ICAE**: Nancy, Idalba, Zulay, Francis, William, Jhonny y a todos los profesores. En especial a Mario Fariñas, por sus excelentes consejos...

Al instituto de investigaciones agropecuarias (**IIAP-ULA**) y a su personal (Carmen, Osmar, Wilmer, Genaro...) por su inmensa colaboración.

Al ingeniero Mario Dávila por colaborar en los análisis del nitrógeno foliar.

Al profesor Argenis Mora y muy especialmente a Jaime Cerro Medina, por ayudarme en la parte estadística del trabajo.

A mis jurados: Aura Azócar, Lina Sarmiento y Daniel Machado, por sus valiosas observaciones y sugerencias. La experiencia no se improvisa.

A Astrid Narváez por su apoyo incondicional aquel agosto del 2003 cuando Uniatlántico me abrió sus puertas... ese día inició todo.

E indiscutiblemente al profe **Iván León Luna** de Uniatlántico-Colombia, por su concejo, guía, dedicación y amistad... que como expresó Henry Brooks Adams "Un profesor trabaja para la eternidad: nadie puede decir dónde acaba su influencia".

**Hermanos y hermanas de la UNAM:
Queremos pedirles algo.**

A los estudiantes y estudiantas queremos pedirles que estudien y luchen. Que sin dejar de luchar terminen sus estudios. Que se vayan de la universidad. Que no se queden en ella. Que la universidad, con todo y ser universal, es limitada. Que allá afuera hay también otro universo y son necesarios y necesarias ahí para que luchen ahí. Que allá afuera estamos nosotros y muchos otros como nosotros. Que con nosotros tienen un lugar y no un número. Que no hagan de la juventud que tienen, el pretexto para intentar hegemonizar y homogeneizar al otro alumno, al otro profesor, al otro trabajador, al otro diferente.

A los profesores y profesoras, a los investigadores e investigadoras:

Les queremos pedir que enseñen a aprender. Que vean y enseñen a ver todo, incluyéndonos a nosotros, con espíritu crítico y científico. Que enseñen y se enseñen a ver al otro, porque verlo es respetarlo, y respetar al otro es respetarse a uno mismo. Que no permitan que su trabajo de docencia e investigación sea tasado según la lógica mercantil, donde importa el volumen de cuartillas y no los conocimientos que se producen, donde sólo vale la firma al pie del desplegado en apoyo al señor rector, donde el criterio para que un proyecto tenga presupuesto es el número de horas invertido en audiencias y cortejos a funcionarios grises y analfabetas. Que no hagan del saber un poder que pretenda hegemonizar y homogeneizar al otro profesor, al otro investigador, al otro alumno, al otro trabajador.

A los trabajadores y trabajadoras:

Queremos pedirles que recuerden que ustedes escribieron antes páginas gloriosas en la lucha por mejores condiciones laborales. Que no olviden que fueron ejemplo de solidaridad con las causas justas en México y en el mundo. Que, ustedes lo saben mejor que nosotros, hagan memoria y vean que el libro de su historia no ha llegado a la página final todavía.

A todos los universitarios y universitarias:

Que nunca dejen de mirar hacia abajo, que no dejen de buscar un niño, que no dejen de buscar ni de encontrar un mañana que, como tal, será colectivo o no será.

Hermanos y hermanas universitarios:

No son pocos los dolores que nos unen. Muchas son las esperanzas que unos en otros reconocemos. Nuestro deseo como zapatistas es que, al mirarlos a ustedes y al ustedes mirarnos a nosotros, siempre encontremos dignidad, que con esa palabra nuestros más antiguos llamaban al mañana.

Universitarios y universitarias:

Aquí estamos, ustedes y nosotros. Y ustedes y nosotros somos la dignidad rebelde.
¡Democracia!
¡Libertad!
¡Justicia!

Cierre del discurso del SubCte. Marcos en la UNAM – México. (Marzo del 2001).

Resumen

Actualmente existe un interés por comprender los aspectos fisiológicos involucrados en la obtención de altas producciones en diferentes cultivos, y más aún en la relación entre procesos fisiológicos, producción de biomasa y disponibilidad de nutrientes en el sustrato. Con base a lo anterior, este trabajo evaluó algunas respuestas fisiológicas de *Gerbera jamesonii* (cultivar Cirilo®) frente al efecto de diferentes dosis de fertilización nitrogenada (**T**: **0, 1, 2, 3**; correspondientes a 75, 56, 94 y 112,5 mgN planta⁻¹ día⁻¹, respectivamente). Al mismo tiempo se buscó relacionar estas posibles respuestas con características de crecimiento y distribución de asimilados a diferentes órganos de la planta, ya que es sabido que los rendimientos obtenidos en el cultivo de la Gerbera dependerán tanto de la nutrición empleada como del potencial genético del cultivar y de la edad de la planta. Esta investigación se llevó a cabo en un invernadero del Instituto de Investigaciones Agropecuarias (**IIAP - ULA**) en Mérida – Venezuela. Las plantas se distribuyeron en un diseño completamente al azar con 3 repeticiones a las cuales se les midieron las variables de intercambio de gases (asimilación de CO₂, transpiración, conductancia estomática), potenciales hídricos foliares y fluorescencia de la clorofila *a* (rendimiento cuántico del fotosistema II, transporte de electrones). Estas variables se relacionaron con el crecimiento vegetativo (Área foliar total) y las variables de calidad y producción de flores (longitud y diámetro de tallos florales, diámetro de los capítulos florales y el número de flores mensuales). Los resultados muestran que el aumento en la dosis de **N** a nivel del sustrato trajo como consecuencia un aumento en la asimilación de CO₂ en este cultivar (de 9,2 en **T1** a 12,1 μmol m⁻² s⁻¹ en **T3**). Además, el aumento en la dosis de **N** en la solución fertilizante llevó a un aumento en el área foliar total (de 884,4 en **T1** a 1166,5 cm² en **T3**), y en el número promedio de flores mensuales (2,9 flores por planta para **T3**) de este cultivar, aunque no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos ($p > 0,05$). Lo que nos permitiría proponer que reduciendo la

dosis de N en un 25% ($56 \text{ mgN planta}^{-1} \text{ día}^{-1}$) se puede obtener la misma producción de inflorescencias por mes (2 flores) que con la dosis usada como control ($75 \text{ mgN planta}^{-1} \text{ día}^{-1}$) en el **IIAP-ULA** y en la región de los andes venezolanos, para el cultivar Cirilo®. Las plantas en estudio, con edades superiores a 3 años pasaron de un nivel de producción bajo (1 flor por planta mensual) a producir 2,9 flores mensuales por planta. Sin embargo, la dosis de nitrógeno no afectó las variables de calidad de las flores (diámetro del capítulo floral, longitud y diámetro del tallo floral) en el cultivar estudiado.

Palabras clave: *Gerbera jamesonii*, fertilización nitrogenada, asimilación de CO₂, fotoquímica, potenciales hídricos, área foliar total, producción de flores.

Tabla de contenido

Introducción.....	16
Rol del nitrógeno en la fotosíntesis	16
Nitrógeno en el cultivo de <i>Gerbera jamesonii</i>	22
Hipótesis.....	26
Objetivos.....	27
General	27
Específicos.....	27
Materiales y métodos.....	28
Área de estudio	28
Material vegetal.....	29
Diseño experimental.....	30
Tratamientos	31
Muestreos.....	33
Variables microclimáticas	33
Medición del estado hídrico.....	33
Mediciones fotoquímicas	33
Medición de intercambio de gases	34
Determinación de nitrógeno foliar.....	34
Determinación del crecimiento vegetativo	35
Evaluación de los indicadores de la calidad de las flores.....	35
Producción de flores	36
Análisis estadístico	36
Resultados.....	37
Microclima del invernadero	37
Relaciones hídricas	38
Fotoquímica	38
Intercambio de gases	40
Contenido de nitrógeno foliar	45
Crecimiento vegetativo	46
Estimación del área foliar total.....	46
Calidad de las flores.....	49
Rendimiento	49
Discusión	53
Microclima dentro del invernadero	53

Relaciones hídricas	53
Fluorescencia de la clorofila a	54
Intercambio de gases	55
Nitrógeno foliar.....	58
Crecimiento vegetativo	61
Área foliar total.....	62
Rendimiento y calidad floral.....	63
Conclusiones.....	73
Bibliografía	74
Anexos.....	96

Índice de tablas

Tabla 1. Dosificaciones de nitrógeno utilizadas en la fertilización de las plantas durante el experimento. El control (T0) es la dosis usada para el cultivo de Gerberas en la estación experimental (IIAP - ULA); dosis 25% por debajo del control (T1); dosis 25% por encima del control(T2) y una última dosis 50% por encima del control (T3). Las dosis se aplicaron 3 días por semana..... **32**

Tabla 2. Promedios de área foliar total (AFT), para los meses de muestreo en cada uno de los tratamiento: T: 0, 1, 2, 3 equivalentes a 75, 56, 94 y 112,5 mgN planta⁻¹ día⁻¹ respectivamente. ± El error estándar de las medias. (n= 12). Valores en la misma columna con igual letra significa que no son significativamente diferentes (contraste a posteriori aplicando el método de Dunn, p<0.05). **48**

Tabla 3. Promedios mensuales de: Longitud del tallo floral (LTF), diámetro del tallo floral (DTF) y diámetro del capítulo floral (DCF) ± el error estándar de la media. Para cada tratamiento (T0, 1, 2, 3) de fertilización nitrogenada equivalentes a una dosis de 75, 56, 94 y 112,5 mgN planta⁻¹ día⁻¹ respectivamente. (n= 12). Valores en la misma columna con igual letra significa que no son significativamente diferentes (contraste a posteriori aplicando el método de Dunn, p<0.05). **49**

Tabla 4. Número total de flores acumuladas por planta para cada tratamiento durante los meses de muestreo: M2 (diciembre), M3 (enero), M4 (febrero). Número total de flores (N_TF) para cada tratamiento a lo largo del experimento y el promedio en el número de flores por mes (N_pFM). **51**

Tabla 5. Resultados Jaimez *et al.*, (2012) donde se aprecian las diferencias que existen entre las variables de intercambio de gases: asimilación de CO₂ (A; μmol m⁻² s⁻¹), conductancia estomatosa (Gs; mmol m⁻² s⁻¹) y el promedio en el número de flores por mes entre los distintos cultivares de *G. jamesonii*, cultivados bajo la misma densidad de flujo de fotones fotosintéticos (500 μmol m⁻² s⁻¹) y la misma dosis de fertilización nitrogenada (75 mgN planta⁻¹ día⁻¹). En invernadero a 1936 m.s.n.m. Valores promedios de 9 plantas ± error estándar..... **66**

Índice de figuras

- Figura 1.** En la asimilación del nitrato (NO_3), el nitrógeno del NO_3 es convertido en una forma de energía superior, nitrito, (NO_2), por la enzima nitrato reductasa (NR), y luego en una mayor forma de energía, amonio, (NH_4) por la nitrito reductasa (NiR) y finalmente en nitrógeno amídico en la glutamina. La glutamina sintetasa (GS) combina el NH_4 con glutamato (Gln) para formar glutamina (Glu), Una vez asimilado el nitrógeno en Glu y Gln, es incorporado en otros aminoácidos (AA) por reacciones de transaminación. Este proceso consume 12 equivalentes de ATPs por molécula de N..... 17
- Figura 2.** Ubicación del área de estudio. 28
- Figura 3.** Fotografía del invernadero donde se aprecia la malla de sombreo móvil..... 29
- Figura 4.** Imagen del interior del invernadero con bolsas dispuestas sobre canal. 30
- Figura 5.** Ilustración del diseño utilizado. Las dos columnas representan la doble hilera de plantas al interior del invernadero, cada cuadrado representa una planta. La letra y número de la parte izquierda de cada cuadro representa el tratamiento (T0, 1, 2, 3) los números entre paréntesis de la parte derecha de cada cuadro representan su respectiva repetición.... 31
- Figura 6.** Promedio de la temperatura (T) del aire al interior del invernadero. Curso diario de 24 horas (h) medido durante cuatro meses. Las barras sobre cada punto representan la desviación estándar de cada media..... 37
- Figura 7.** Promedio de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF) al interior del invernadero, ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Curso diurno de 12 horas (h) medido durante cuatro meses. Las barras sobre cada punto representan la desviación estándar de cada media..... 38
- Figura 8.** Potencial hídrico (Ψ_L) en MPa para cada tratamiento: T: 0, 1, 2, 3 equivalentes a 75, 56, 94 y 112,5 $\text{mgN planta}^{-1} \text{ día}^{-1}$, respectivamente. Las barras representan el error estándar de las medias. (n=3). 39
- Figura 9.** Promedios de, F_v/F_m , Φ_{PSII} y J ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) para los meses de muestreo en cada uno de los tratamientos: T: 0, 1, 2, 3 equivalentes a 75, 56, 94 y 112,5 $\text{mgN planta}^{-1} \text{ día}^{-1}$ respectivamente. Las barras indican el error estándar de las medias. (n=3)..... 40
- Figura 10.** Promedio mensual de DFFF ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), A ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y relación concentración de CO_2 intercelular (C_i) y concentración de CO_2 ambiental (C_a), (C_i/C_a) para cada tratamiento de fertilización nitrogenada:

T: 0 (■), 1 (□), 2 (●), 3 (○) equivalentes a 75, 56, 94 y 112,5 mgN planta⁻¹ día⁻¹ respectivamente. Las barras indican el error estándar de la media. (n=3).. **43**

Figura 11. Promedios de conductancia estomática (G_s (mmol m⁻² s⁻¹), evapotranspiración (E (mmol m⁻² s⁻¹), tasa de asimilación de CO₂ (A (μmol m⁻² s⁻¹), eficiencia en el uso del agua (EUA (μmol de CO₂ mmol de H₂O⁻¹), y la relación concentración de CO₂ intercelular (C_i) y concentración de CO₂ ambiental (C_a) obtenidos durante los 4 meses de muestreo, para cada tratamiento: T: 0, 1, 2, 3 equivalentes a 75, 56, 94 y 112,5 mgN planta⁻¹ día⁻¹, respectivamente. Las barras representan los errores estándar de la media. (n=3). **44**

Figura 12. Relación entre la dosis de nitrógeno aplicada a las plantas y la tasa promedio de asimilación de CO₂ (A , μmol m⁻² s⁻¹). (n=3)..... **45**

Figura 13. Contenido promedio de nitrógeno foliar (% N_f) para cada uno de los tratamientos: T: 0, 1, 2, 3 equivalentes a 75, 56, 94 y 112,5 mgN planta⁻¹ día⁻¹, respectivamente. Las barras representan el error estándar de la muestra. (n=3)..... **46**

Figura 14. Relación matemática entre el área foliar (AF), largo (L) y ancho máximo (A_m) de las hojas de *Gerbera jamesonii*. n= 39..... **47**

Figura 15. Relación entre las tasas de asimilación de CO₂ promedio (A ; (μmol m⁻² s⁻¹), la dosis de nitrógeno aplicada en los tratamientos (mgN planta⁻¹ día⁻¹) y el área foliar total (AFT ; en cm²), n= 3. Ecuación del modelo: $AFT = -1197,25 - 9,885 * Dosis + 281,44 * A$. $R^2 = 0,84$ **48**

Figura 16. Promedio mensual de flores por planta (NFP) el cual se obtiene del número total de flores acumuladas (mensualmente) por planta para cada tratamiento(T) dividido por el número de plantas (4). Las barras indican el error estándar de las medias. **50**

Figura 17. Relación entre las tasas de asimilación de CO₂ promedio (A ; (μmol m⁻² s⁻¹), concentración de nitrógeno aplicada en los tratamientos (T) y el promedio en el número de flores por mes (NpFM), n= 3. La ecuación del modelo es: $NpFM = 4,36 + (0,01 * Dosis) + (-0,53 * A)$. $R^2 = 0,78$. T: 0, 1, 2 y 3 equivalen a 75, 56, 94 y 112,5 mgN planta⁻¹ día⁻¹, respectivamente..... **52**

Figura 18. Relación entre las tasas de asimilación de CO₂ promedio (A ; (μmol m⁻² s⁻¹), area foliar total (AFT (cm²) y el promedio en el número de flores por mes (NpFM), n= 3. La ecuación del modelo es: $NpFM = -0,84 + (0,01 * A) + (0,003 * AFT)$. $R^2 = 0,84$ **52**

Introducción

La capacidad de las plantas para asimilar carbono desde los órganos fuente, traslocarlos y después utilizar estos fotoasimilados en los órganos sumidero determina las tasas de crecimiento y productividad en los cultivos, y esta capacidad se ve afectada directamente por distintos factores tales como: condiciones de luz, disponibilidad de agua y nutrientes. Los cuales juegan un rol importante en la formación, repartición y utilización de los fotoasimilados (Rengel, 2000).

Rol del nitrógeno en la fotosíntesis

El papel del nitrógeno en la producción agrícola está íntimamente relacionado con la fotosíntesis. En este proceso: la energía de los fotones es convertida en **ATP** y utilizada en la reducción de intermediarios metabólicos, principalmente **NADPH**



Estos compuestos son utilizados en la síntesis de asimilados de carbono y nitrógeno de diferentes tipos, en especial carbohidratos y aminoácidos. Estos mecanismos básicos para la producción de asimilados se consideran importantes porque son fundamentales para la comprensión de la producción en cultivos (Lawlor, 2002; Lambers *et al.*, 2008).

En la investigación agrícola la relación que existe entre la composición de la hoja, el suministro de **N** y la asimilación de CO_2 ha sido ampliamente revisada y se puede resumir así: el **N** determina la síntesis de los aminoácidos de las proteínas y por ende la de todos los componentes celulares (Evans, 1989; Lawlor 2002).

Un rápido ritmo de asimilación de CO_2 requiere una cantidad igualmente grande de muchos componentes de los cloroplastos, en particular proteínas cosechadoras de luz, como los complejos de clorofila (**LHCP**) necesarias para

una captura eficiente de energía que será usada en la fotosíntesis; **NADP⁺** componentes reductores de los tilacoides, y la enzima asimiladora de **CO₂** : Ribulosa bifosfato oxigenasa carboxilasa (**Rubisco**), además de otras enzimas necesarias para la asimilación de **CO₂** en el estroma (Taiz y Zeiger, 2006; Lawlor, 2002), por lo tanto el **N** juega un rol esencial en el crecimiento de la planta ya que es el constituyente de estas moléculas lo que lo hace esencial en muchos procesos metabólicos.

El **N** puede ser absorbido por las plantas en tres formas distintas: nitratos (**NO₃**), amonio (**NH₄**), y en forma de aminoácidos. La asimilación del **N** tiene un costo de carbono importante ya que el **NO₃** primero debe ser reducido a **NH₄**, y debe ser unido a un esqueleto de carbono antes de que pueda ser utilizado en la biosíntesis. Por lo tanto el costo energético es generalmente grande (ver figura 1). Dependiendo de la especie, el **NO₃** se reduce ya sea en las raíces o es transportado a las hojas, donde será reducido usando la energía de la luz (Lawlor, 2002; Lambers *et al.*, 2008).

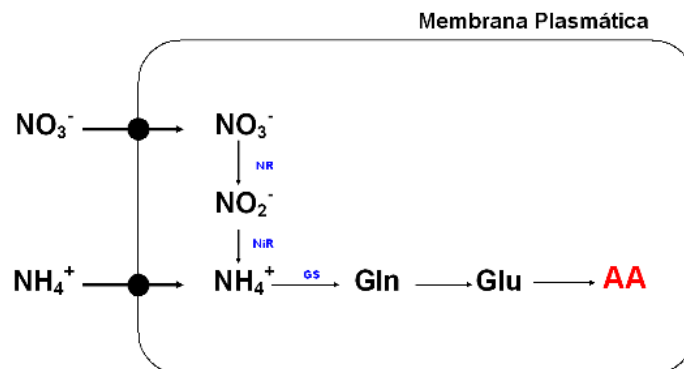


Figura 1. En la asimilación del nitrato (**NO₃**), el nitrógeno del **NO₃** es convertido en una forma de energía superior, nitrito, (**NO₂**), por la enzima nitrato reductasa (**NR**), y luego en una mayor forma de energía, amonio, (**NH₄**) por la nitrito reductasa (**NiR**) y finalmente en nitrógeno amídico en la glutamina. La glutamina sintetasa (**GS**) combina el **NH₄** con glutamato (**Gln**) para formar glutamina (**Glu**), Una vez asimilado el nitrógeno en **Glu** y **Gln**, es incorporado en otros aminoácidos (**AA**) por reacciones de transaminación. Este proceso consume 12 equivalentes de **ATPs** por molécula de **N**.

A simple vista se creería que en la agricultura es más viable utilizar el NH_4 como fuente de N (en la fertilización) que el NO_3 ya que se obtendría un costo energético menor en la asimilación del N (Figura 1) lo que estimularía una mayor tasa de crecimiento, pero esto no siempre ocurre, ya que a pesar de que el NH_4 puede ser absorbido por un proceso pasivo, la tasa de absorción de NH_4 depende más que la del NO_3 del suministro de energía. Esto se debe a que una vez que es absorbido, el NH_4 debe ser incorporado inmediatamente a los esqueletos carbonados. Si no existen carbohidratos disponibles para este proceso, el NH_4 puede acumularse a niveles tóxicos dentro de la raíz. Lo que produciría una detención del crecimiento. Parte de la asimilación del N también se da en las hojas de la mayoría de las plantas y esta reducción del NO_3 a NH_4 es más activa al medio día, ya que la actividad de la enzima Nitrato reductasa está fuertemente correlacionada con altas intensidades de luz (Glass *et al.*, 2002; Lawlor, 2002; Scheurwater *et al.*, 2002; Miller *et al.*, 2007; Lambers *et al.*, 2008).

Algunos autores han reportado grandes cambios en los componentes bioquímicos de los cloroplastos en relación al N total acumulado en la hoja, encontrando un incremento de **Rubisco** en el estroma del cloroplasto en comparación con **ATP** sintetasa y **LHCP** que se encuentran en la membrana de los tilacoides. Esto sugiere que las dosificaciones de N influyen directamente sobre las enzimas del estroma, sin embargo una mayor cantidad de **Rubisco** no necesariamente incrementa la asimilación de CO_2 (Theobald *et al.*, 1998).

Si bien los aminoácidos están constituidos por esqueletos de carbono y N, lo que pone de manifiesto la relación que existe entre la fotosíntesis y el metabolismo del N, dicha relación no sólo está dada por el requerimiento de esqueletos de carbono sintetizados en el proceso fotosintético para la incorporación del NH_4 , sino también por la dependencia de algunas reacciones del metabolismo del nitrógeno de moléculas como el **ATP** y **NADPH**, producidos en la fase fotoquímica que ocurre en la membrana de

los tilacoides (Taiz y Zeiger, 2006; Theobald *et al.*, 1998; Lawlor, 2002; Lambers *et al.*, 2008).

El nitrógeno es entonces, limitante de la productividad en las plantas. Por ello en la producción agrícola en función del estado nutricional del suelo se utilizan fertilizantes nitrogenados inorgánicos para compensar deficiencias. Sin embargo, la aplicación de fertilizantes nitrogenados es en general ineficiente, y se ha calculado que sólo una tercera parte del fertilizante aplicado es efectivamente absorbido por el cultivo (Shrawat *et al.*, 2008). Por tal motivo, la eficiencia con la que los cultivos utilizan el fertilizante aplicado es muy importante económicamente hablando, ya que está relacionada directamente con el beneficio de la fertilización. Esta eficiencia puede ser expresada como las unidades de biomasa generada por unidad de nutriente aplicado, o como la proporción del nutriente adicionado que absorbe el cultivo. En el caso del N la eficiencia fisiológica va a depender de las características de la especie y de la disponibilidad de dicho nutriente (Raun y Johnson, 1999; Shrawat *et al.*, 2008)

Dado que la maquinaria fotosintética requiere más de la mitad del nitrógeno foliar, la fotosíntesis es afectada por la disponibilidad de nitrógeno y se ha probado que ésta incrementa linealmente a medida que incrementa el nitrógeno foliar por unidad de área, independientemente si la variación de nitrógeno foliar es causada por la disponibilidad de este nutriente en el suelo, por la edad de la hoja o si hubo un incremento en la radiación (Field y Mooney, 1986; Lambers *et al.*, 2008).

Los procesos primarios que determinan el crecimiento vegetal son los que involucran el intercambio de gases con el aire circundante, como fotosíntesis, respiración y transpiración (Taiz y Zeiger, 2006), que también influyen en la distribución de biomasa entre órganos y en el rendimiento de fruto (Ho *et al.*, 1989; Peil y Galvez, 2005). El intercambio de gases se lleva a cabo a través de los estomas, cuya apertura se controla por cambios en la

turgencia de las células oclusivas y responde a diversos factores ambientales, entre los que destacan la luz, DPV, concentración de CO₂ y disponibilidad de N (Assmann y Gershenson, 1991; Schulze et al., 2005), por lo que algunos autores han considerado que el suministro de N traería consigo un aumento en la tasa fotosintética de la planta, lo que a su vez conllevaría a la posibilidad de un incremento en el crecimiento de los cultivos, ya que toda la materia seca producida por la planta depende totalmente de este proceso. Ya que cuando la hoja ha alcanzado su máxima expansión foliar y presenta a la vez la máxima actividad fotosintética, es esencialmente un órgano fuente de asimilados, y el balance de carbono la convierte, sobre todo, en exportador. Los asimilados, producidos por la fotosíntesis en los órganos fuente, pueden ser almacenados o trasladados, vía floema, a los diferentes órganos sumideros (Peil y Galvez, 2005).

Por ejemplo, en trigo (*Triticum aestivum* L.), girasol (*Helianthus annuus* L.) y maíz (*Zea mays* L.) se demostró que al aumentar el suministro de N en estos cultivos también aumentaba la asimilación de CO₂ (Evans, 1983; Cechin y de Fátima, 2004; Lindquist, 2001). Aunque hasta ahora no se utilice la tasa fotosintética como indicador directo para incrementar el rendimiento de un cultivo dentro de un programa de mejoramiento genético; sin embargo algunos cultivares de trigo seleccionados para alto rendimiento de grano presentan tasas altas de fotosíntesis como característica asociada, lo mismo ocurre con genotipos de soya (*Glycine max* L.) y frijol (*Pisum sativum* L.) donde los mayores rendimientos mostraron también altas tasas de asimilación (Gutiérrez et al., 2005). También para rosas se ha reportado que un incremento en la tasa fotosintética trae consigo un aumento en el área de la hoja de la flor, el diámetro y peso de las flores colectadas, la alta correlación encontrada entre estas 3 variables indicaría que el desarrollo del brote floral era dependiente de los asimilados producidos y que aproximadamente del 50 a 65% del peso final brote seco se derivaría de las hojas y el tallo de las flores (Plaut et al., 2006).

La fluorescencia de la clorofila a es una de las técnicas más utilizadas para evaluar el efecto de algún tipo de estrés sobre la actividad fisiológica de la planta. El valor de Fv/Fm , refleja la eficiencia cuántica potencial del fotosistema II y se usa como un indicador de la eficiencia fotosintética de las plantas, teniendo como valor óptimo 0,83 (Taiz y Zeiger, 1998; Maxwell y Johnson, 2000). Valores más bajos indicarían una posible fotoinhibición en plantas sometidas a estrés. Trabajos como el de Sanclemente y Peña (2008), quien evaluó el crecimiento (longitud total del tallo y el área foliar) y la eficiencia fotosintética (Fv/Fm) de *Ludwigia decurrens* (Onagraceae), a partir de la estimación de la fluorescencia de la clorofila bajo diferentes concentraciones de nitrógeno (0 mg l^{-1} , 465 mg l^{-1} y 930 mg l^{-1}) en condiciones de laboratorio, han registrando un incremento en el crecimiento y la eficiencia cuántica con el aumento en el suministro de N. También Pérez *et al.* (2007) en un estudio en anamú (*Petiveria alliacea*) demostró que el Fv/Fm disminuyó al disminuir el suministro de N y que las plantas expuestas a bajas concentraciones de N fueron más susceptibles a bloqueos en sus tasas de transporte de electrones (**J**).

El contenido adecuado de N en la biomasa de las plantas (el cual varía entre el 1 y el 5% dependiendo la especie) incrementan las tasas de división y diferenciación celular y la actividad fotosintética, lo que se traducirá en mayor biomasa vegetativa o reproductiva en los cultivos por una alta eficiencia en la interceptación y conversión de la radiación (Uhart y Andrade, 1995; Marschner, 2002; Hammad *et al.*, 2007). Hoyos *et al.* (2009) en un ensayo con *Spinacia oleracea* L. reportó una mayor área foliar en dosis de N aumentada en 150% de la recomendación del análisis del suelo. Con lo que generó una mayor área foliar ($91,64 \text{ cm}^2$), mayor masa fresca total (7,1 g) y una mayor área foliar a los 45 días después del trasplante.

Existen múltiples investigaciones acerca de la fertilización nitrogenada en el cultivo de flores de corte. Por ejemplo para el manejo del gladiolo se recomiendan entre 100 y 400 Kg ha^{-1} de N y de dos a tres aplicaciones,

dependiendo de la variedad, tamaño de los cormos, de la etapa de desarrollo y de las condiciones edafoclimáticas donde se desarrolle la plantación (Hernández *et al.*, 2008). Rodríguez *et al.* (2009) reportó que el N tiene un efecto importante en el crecimiento vegetativo y en la floración de las freesias, en tanto que la aplicación de potasio sólo mejora el área foliar de las plantas. Conforme se incrementa la cantidad de N aplicado a las plantas, se obtiene un mayor crecimiento de área foliar, contenido de clorofila, longitud de tallo floral, flores por planta y materia seca de la inflorescencia al aplicar 400 gN m⁻³, independientemente de la cantidad de potasio aplicada.

Otros autores han obtenido buenos rendimientos en cultivos de girasol (*Helianthus annuus* L.) cuando son sometidos a fertilización nitrogenada, concluyendo que la fertilización nitrogenada incrementa el área foliar y su duración, la producción de biomasa (diámetro y peso del capítulo, altura de la planta), el rendimiento de semilla y de aceite en girasol y que la eficiencia en el uso del N aumenta a medida que se aumenta la concentración de este en el suelo (Olalde *et al.*, 2000; Escalante, 1999; Escalante *et al.* 2007).

Otra importancia del N en el rendimiento de los cultivos de flores es su papel en la reducción de la fotoinhibición. He *et al.* (2000) reporta que la fotoinhibición en heliconias cultivadas a pleno sol desaparece al aplicar nutrientes, y en particular nitrógeno. Algunas investigaciones de Mohotti y Lawlor (2002) también han señalado que altas dosis de Nitrógeno pueden disminuir la fotoinhibición en plantas de sombra.

Nitrógeno en el cultivo de *Gerbera jamesonii*

Gerbera pertenece a la familia Asteraceae, la cual según investigaciones realizadas (Gamboa, 1991; Bañon *et al.*, 1993; Soroa, 2005) se ha comprobado que tiene un ciclo de vida de 5 años, pero como cultivo solo es agrónomicamente atractiva hasta los 3 años para la zona tropical y 2 años para la zona templada, después de este periodo de tiempo la producción de

inflorescencias es baja (1 inflorescencia por planta mensual) y el cultivo se hace económicamente inviable. El promedio de producción por planta es de 3 inflorescencias por mes (Gamboa, 1991).

Para la clasificación de las distintas variedades de Gerbera además del color de la inflorescencia, se utilizan los términos de flores (inflorescencia) simples, semidobles y dobles, según el número, disposición y tamaño de las coronas de flores liguladas. También se emplea el término corazón negro o verde, según sea el color de la parte central de la inflorescencia y actualmente una característica que cobra importancia en cuanto al valor comercial de la flor es el diámetro del capítulo floral (Soroa, 2005), el cual puede ser mejorado con distintas técnicas de cultivo, una de ellas es el aumento de la concentración nitrógeno (Guerra *et al.*, 2005).

Se ha determinado que cuando se está por debajo del nivel óptimo de N se produce un amarillamiento de las hojas, mientras que cuando hay una fertilización excesiva se puede llevar a la planta a un crecimiento vegetativo exuberante y a un retraso en la floración (Soroa, 2005). El seguimiento periódico de las necesidades nutricionales de la planta ayudará a asegurar que sus requerimientos sean satisfechos (Jeong *et al.*, 2009a). Algunos autores recomiendan para el cultivo de Gerbera una fertilización de 300 mg l⁻¹ de nitrógeno y una concentración foliar de 2.52 a 4.90% (Jeong *et al.*, 2009b). Guerra *et al.* (2005) observó, para Gerbera, un máximo rendimiento, mayor estabilidad en la producción de flores, valores superiores de diámetro del capítulo, número de hojas y superficie foliar proyectada con la aplicación de 500 kgN ha⁻¹ año⁻¹. Resultados similares obtuvo Ashwath *et al.* (1997) quien recolectó un mayor número de flores a partir del segundo año de cultivo al aumentar el suministro de N. Otros autores reportan que el número y calidad de las flores de Gerbera depende directamente del nivel de N suministrado al cultivo (Dufault *et al.*, 1990; Pimple *et al.*, 2006; Şirin, 2011). También se ha reportado una reducción del número de días de la primera emergencia floral, de 104 días para el control (0 mgN l⁻¹) a 80 días

para el tratamiento con mayor concentración de N (2000 mgN l⁻¹) (Khosa, *et al.* 2011).

Además de mantener una adecuada relación entre los elementos nutricionales básicos en la fertilización de Gerbera, es muy importante la forma en que estos se suministran a la planta. Tanto al cultivarlas en tierra como en macetas, es mejor aplicar N en forma de nitrato o sulfato de amonio. Este último se recomienda especialmente cuando el pH del sustrato es demasiado elevado. En el caso de la formación de flores sobre pedúnculos cortos, el N se emplea en forma de nitrato de potasio, porque Gerbera es especialmente susceptible al cloro (Soroa, 2005).

Un aspecto importante en la calidad de la flor es mantener diámetros dentro de los estándares exigidos para su comercialización. Pareciera que las dosis de N cambian en función de la edad y el cultivar para lograr los diámetros esperados. Por ejemplo, Ortega *et al.* (2006) Reportaron una tendencia al aumento de 1,2 cm (de 9,2 a 10,4 cm) en el diámetro del capítulo floral y de 6,2 cm (de 47,5 a 53,7 cm) en la longitud del pedúnculo para el cultivar **fallela**[®] de *G. jamesonii* aumentando la concentración de N en la solución fertilizante de 112 a 224 mgN l⁻¹.

Todos estos trabajos reportan una mayor producción en el cultivo de *G. jamesonii* cuando se incrementa la concentración de N, pero aún no se conoce la explicación en relación a la respuesta fisiológica de esta planta y como esta regula algunos de los parámetros tanto vegetativos como de rendimiento del cultivo (aumento en el área foliar, calidad y producción mensual de flores). La comprensión de los mecanismos fisiológicos involucrados en la obtención de altas producciones con calidades comerciales y su relación con el suministro de N permitirá una correcta planificación y un buen implemento de prácticas agrícolas (utilización eficiente de los fertilizantes y el agua) para obtener grandes rendimientos en los cultivos aplicando dosificaciones correctas de nutrientes. Las mediciones de

intercambio de gases, relaciones hídricas y fluorescencia de la clorofila a, permiten medir en campo el efecto que tienen los factores ambientales sobre las plantas (Maxwell *et al.*, 2000; Azocar, 2009). Estas herramientas, tan útiles en la ecofisiología vegetal, serían de vital importancia en el entendimiento de las respuestas fisiológicas de los cultivos a la fertilización, y puesto que el rol del N en los cultivos es tan fundamental, estos enfoques pueden y se deben combinar con un conocimiento detallado de la bioquímica y la fisiología de la planta (Lawlor *et al.*, 2001). También es importante relacionar estos parámetros ecofisiológicos con la respuesta vegetativa de la planta (área foliar, producción y calidad de las flores). Otra duda que surge es: ¿Qué ocurre con el cultivo de las Gerberas cuando estas superan su etapa productiva, agronómicamente hablando (entre 2 a 3 años de edad dependiendo de la latitud)? Ya que actualmente no existen trabajos reportados que den una explicación a esta cuestión, sólo existen recomendaciones por parte de las empresas comercializadoras que hacen especial énfasis en el cambio del material vegetal a partir de dicha edad.

Conociendo las necesidades nutrimentales de la planta podremos recomendar acertadamente dosificaciones de nutrientes y alcanzar un uso racional de estos y de esta manera obtener beneficios tanto ecológicos como financieros.

Por todo lo anteriormente expuesto surgen las preguntas:

- ¿El aumento en la dosis de N (en la solución fertilizante) en el manejo del cultivo de *G. jamesonii* estimularía una mayor fotosíntesis? y de ser así ¿Los asimilados producto de este incremento aumentarían el área foliar y/o activarían una mayor floración en la planta?
- ¿Es el nitrógeno la clave para alcanzar un nivel de producción mensual alto (> 3 flores por planta lo que corresponde a producciones promedio) en el cultivo de la Gerbera, cuando el cultivo supera los tres años y su producción es baja?

Hipótesis

1. Un aumento en la disponibilidad de N en el sustrato traería consigo un aumento en la concentración de N foliar y consecuentemente un aumento en las tasas fotosintéticas del cultivar Cirilo® de *G. jamesonii*.
2. Este aumento en la tasa fotosintética, y por ende una mayor cantidad de asimilados, traería como consecuencia un aumento en el área foliar total de la planta y un incremento en la producción de flores. En el caso particular de las flores encontraríamos características que determinan una mejor calidad (mayor longitud y diámetro del tallo floral, mayor diámetro del capítulo floral).
3. Ya que ha sido probado que la productividad de las plantas de *G. jamesonii* con tiempo de vida por encima de los tres años es baja (una inflorescencia por mes); se esperaría que con un aumento en la dosis de N se pueda aumentar la producción de flores en el cultivo.

Objetivos

General

Evaluar algunas respuestas fisiológicas de *Gerbera jamesonii* frente al efecto de diferentes dosis de fertilización nitrogenada. Al mismo tiempo relacionar estas posibles respuestas con características de crecimiento y distribución de asimilados a diferentes órganos de la planta.

Específicos

1. Para tener certeza si hubo o no relación de otros factores, distintos a la fertilización nitrogenada, sobre la respuesta fotosintética y de producción de *G. jamesonii* en el experimento, a cada tratamiento se le midieron las siguientes variables:
 - a. La condición microclimática del invernadero (temperatura del aire, densidad de flujo de fotones fotosintéticos).
 - b. La condición hídrica (potencial hídrico foliar) de las plantas.
 - c. La respuesta fotoquímica (rendimiento cuántico del fotosistema II, transporte de electrones) de las plantas
2. Comparar las tasas de intercambio gaseoso (asimilación de CO₂, transpiración, conductancia estomática) en *G. jamesonii* a diferentes dosis de N.
3. Determinar el crecimiento vegetativo mediante el cálculo del área foliar de *G. jamesonii* en las distintas dosis de fertilización nitrogenada.
4. Comparar en cada dosis de fertilización nitrogenada los indicadores de calidad de flores mediante mediciones de longitud y diámetro de tallos florales y diámetro de los capítulos florales.
5. Evaluar la producción de inflorescencias de las plantas de *G. jamesonii* a diferentes dosis de fertilización nitrogenada.

Materiales y métodos

Área de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en un invernadero ubicado en la Estación Experimental Santa Rosa, Instituto de Investigaciones Agropecuarias (IIAP), Universidad de Los Andes (ULA), Mérida, Venezuela (Figura 2) localizada geográficamente a 8°35'30'' de Latitud Norte y 71°08'30'' de Longitud Oeste, a una altitud de 1920 msnm, con un clima Gwi (Köppen y Geinger, 1954). El invernadero es tipo túnel, con un área de 162 m² y altura máxima de cumbrera de 6 m. En su interior, el invernadero tiene una malla de sombreado móvil de color blanco tipo rafia que disminuye la radiación en un 30% (Jaimez *et al.*, 2012) (Figura 3).

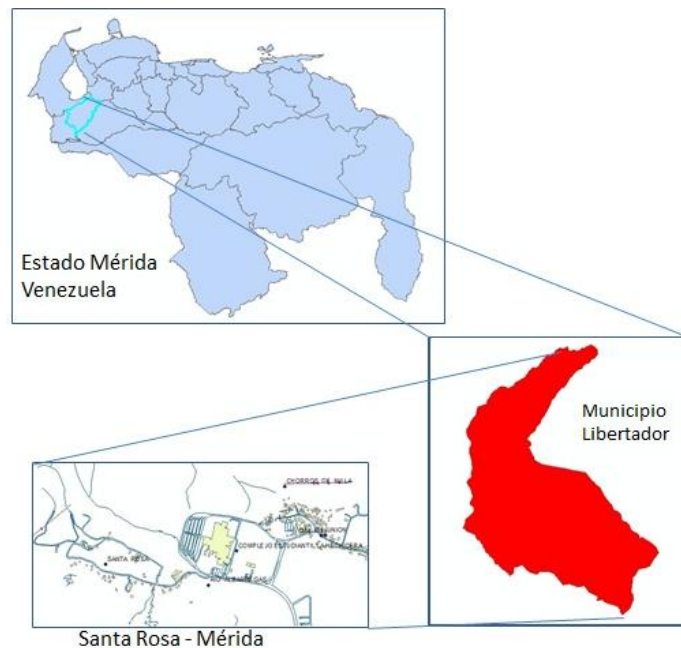


Figura 2. Ubicación del área de estudio.



Figura 3. Fotografía del invernadero donde se aprecia la malla de sombreo móvil.

Material vegetal

G. jamesonii pertenece a la familia Asteraceae, Las variedades para el cultivo comercial proceden de hibridaciones con especies del sur de África (*G. jamesonii* y *G. viridifolia*), donde el clima es tropical de montaña.

Su sistema radicular es fasciculado, con hojas que forman una roseta. Del pecíolo de algunas de ellas evolucionarán los brotes florales, que desarrollarán pedúnculos con una inflorescencia terminal en capítulo, el cual está formado por varias filas concéntricas de flores femeninas liguladas, una fila de flores hermafroditas no funcionales, y colocándose en el centro, las flores masculinas.

El fruto es un aquenio, acostillado, marrón y presenta un vilano en el extremo posterior, lo que facilita su diseminación. Cada fruto contiene una semilla. (Bañon *et al.*, 1993; Valenzuela, 2001; Soroa, 2005).

Diseño experimental

Este estudio se llevó a cabo en un grupo de plantas de tres años de edad del cultivar Cirilo® de la compañía Florist de la especie *G. jamesonii* que estaban sembradas en bolsas plásticas color blanco de 30 cm de alto. Las bolsas fueron colocadas a doble hilera con una separación de 20 cm entre plantas sobre canales metálicas, las cuales captan el agua de escorrentía después de cada riego para ser conducida hasta el final del invernadero donde son colectadas hacia la parte exterior. La separación entre hileras fue de 60 cm y se colocaron 10 plantas por metro cuadrado (Figura 4).

El diseño fue completamente al azar y contó con 16 plantas (Figura 5).



Figura 4. Imagen del interior del invernadero con bolsas dispuestas sobre canal.

T0 (1)	T0 (4)
T2 (3)	T2 (4)
T3 (2)	T3 (3)
T0 (3)	
T1 (4)	T0 (2)
T2 (2)	
T1 (3)	
T3 (1)	T1 (2)
T3 (4)	
T1 (1)	T2 (1)

Figura 5. Ilustración del diseño utilizado. Las dos columnas representan la doble hilera de plantas al interior del invernadero, cada cuadrado representa una planta. La letra y número de la parte izquierda de cada cuadro representa el tratamiento (**T0, 1, 2, 3**) los números entre paréntesis de la parte derecha de cada cuadro representan su respectiva repetición.

Tratamientos

Este estudio se llevó a cabo en un periodo de cuatro meses con mediciones mensuales. Cada planta recibió por igual la misma formulación de los macro y micro nutrientes: Ca= 0.05%; Mg=0.10%; S= 0.05%; Fe= 0.10%; Zn= 0.05%; Cu= 0.05%; B=0.02%; Mo= 0.0005%; Mn= 0.05% y la misma cantidad de agua (aprox. 325 ml dia⁻¹, distribuidos en tres riegos diarios, mediante el sistema de riego por goteo).

Se evaluaron cuatro dosis de fertilización nitrogenada, teniendo como control (**T0**) la dosis usada para el cultivo de Gerberas en la estación

experimental (**IIAP - ULA**), una dosis 25% por debajo del control (**T1**), otra 25% por encima (**T2**) y una última dosis 50% por encima del control (**T3**) (ver tabla 1). Estas dosificaciones fueron aplicadas 3 veces por semana a cada planta de los cuatro tratamientos. La fertilización se hizo manualmente disolviendo el fertilizante en una probeta de 1 litro, del cual se tomaban 250 ml de solución para agregarle a cada planta. Los días de la fertilización para alcanzar la cantidad de agua requerida ($325 \text{ ml planta}^{-1}$) el volumen restante se adicionaba por medio del sistema de riego.

Tabla 1. Dosificaciones de nitrógeno utilizadas en la fertilización de las plantas durante el experimento. El control (**T0**) es la dosis usada para el cultivo de Gerberas en la estación experimental (**IIAP - ULA**); dosis 25% por debajo del control (**T1**); dosis 25% por encima del control (**T2**) y una última dosis 50% por encima del control (**T3**). Las dosis se aplicaron 3 días por semana.

Dosis de N	mgN l ⁻¹	mgN planta ⁻¹ día ⁻¹	kgN ha ⁻¹ año ⁻¹
T0	300	75	1170
T1	225	56	877,5
T2	375	94	1462,5
T3	450	112,5	1755

Los fertilizantes usados fueron: Nitrato de amonio (**NH₄NO₃**) cuya formulación es: **N_{total}**= 33,5%; de los cuales **NH₄**= 16,8%; y **NO₃**= 16,7%, y el producto comercial Grow More® (**N_{total}**= 5%; **K₂O**= 48%).

Todas las determinaciones ecofisiológicas se hicieron en hojas adultas de tres individuos escogidos al azar.

Muestras

Variables microclimáticas

El microclima dentro del invernadero fue monitoreado constantemente con sensores de temperatura del aire y densidad de flujo fotónico fotosintético (**DFFF**) conectados a una microestación (Marca HOBO, Onset Inc., USA), y se registraron datos cada 30 minutos.

Medición del estado hídrico

La condición hídrica de las plantas se evaluó como control para tener plena seguridad de que todas se encontraban en condiciones hídricas favorables de tal manera que el estatus hídrico no representara una variable que determinara diferencias entre tratamientos. Esto se evaluó midiendo el potencial hídrico foliar (Ψ_L) mensualmente. Las mediciones se llevaron a cabo en una hoja de tres individuos por tratamiento utilizando una cámara de presión de Schölander (MS modelo 600, Cornwallis, Oregon, USA).

Mediciones fotoquímicas

Con un fluorímetro portátil modelo PAM 2100 (Heinz Wals GmbH, Alemania) se midió la fluorescencia de la clorofila con el fin de determinar el rendimiento cuántico del fotosistema II (Φ_{PSII}), la eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (Fv/Fm) y la tasa de transporte de electrones (**J**). Estas variables se estimaron utilizando las siguientes ecuaciones:

$$\Phi_{PSII} = \frac{(F'_m - F_s)}{F'_m} \quad ; \quad Fv/Fm = \frac{(F_m - F_0)}{F_m} \quad (\text{Maxwell y Johnson, 2000})$$

Donde F_m : fluorescencia máxima en oscuridad; F'_m : fluorescencia máxima en condiciones de luz; F_0 : fluorescencia mínima; F_s : fluorescencia estable.

$$J = \Phi_{PSII} * DFFF * 0,84 * f \quad (\text{Maxwell y Johnson, 2000})$$

Donde f es la fracción de electrones que se transporta por el Φ_{PSII} dividido por el transporte total (fotosistema I y II); asumiendo que ambos fotosistemas están involucrados por igual en el transporte lineal de electrones, $f = 0,5$.

Se tomaron datos en una hoja por planta, de tres individuos diferentes, para cada uno de los tratamientos. Dichas mediciones se hicieron entre las 5:30 y 6:00 h, con el fin de permitir la adaptación de las plantas a la oscuridad, y garantizar que todos los centros de reacción del fotosistema II estuvieran abiertos (Krause y Weis, 1991).

Medición de intercambio de gases

Para la medición de estas variables se utilizó un analizador infrarrojo de gases portátil (ADC LC-4). Con este equipo se midió la **DFFF**, la concentración de CO_2 ambiental (**Ca**), y las tasas de intercambio gaseoso (asimilación de CO_2 (**A**), transpiración (**E**) y conductancia estomática (**Gs**). las mediciones se hicieron en tres individuos ($n=3$) en hojas completamente expandidas (una hoja por cada planta), haciendo tres registros por cada hoja. Estas variables se midieron mensualmente, a partir de los 15 días después del inicio de la primera fertilización, a la hora de máxima radiación (entre las 11:00 y las 12:00 horas). La eficiencia en el uso del agua (**EUA**) fue calculada por la ecuación:

$$EUA = \frac{A (\mu mol m^{-2} s^{-1})}{E (mmol m^{-2} s^{-1})}$$

Determinación de nitrógeno foliar

El nitrógeno foliar (**N_f**) fue medido en hojas maduras de la planta usando el método de Kjeldahl modificado (Acevedo, 1991). Este consta de tres etapas: 1) digestión de la muestra para llevar el N orgánico a NH_4 . 2) destilación con arrastre de vapor del amoniaco producido. 3) titulación con H_2SO_4 y cuantificación del nitrógeno en el punto final o de equivalencia. Esta

medición se hizo mensualmente utilizando una hoja de tres plantas por tratamiento.

Determinación del crecimiento vegetativo

Área foliar

El crecimiento vegetativo se determinó midiendo el área foliar total (**AFT**). Primero se realizó una relación entre el área foliar y el largo por ancho de 39 hojas. Para esto se seleccionaron hojas de diferentes tamaños a las cuales se les midió el largo y ancho y su correspondiente área foliar. Luego se estableció la correlación entre estos valores. Esta ecuación fue usada para estimar el valor de área foliar para las plantas de cada tratamiento; a las cuales se les medía mensualmente ancho y largo máximo de todas las hojas de tres plantas por tratamiento. Posteriormente se sumaron las áreas foliares estimadas para cada planta de cada tratamiento, con lo cual se halló el **AFT**. Esta estimación del área foliar nos facilitó obtener las áreas foliares sin eliminar las hojas de las plantas (Gutierrez y Lavin, 2000). Durante el experimento se evitó la pérdida innecesaria de hojas (nuevas y maduras) ya que para una mayor calidad en la producción de flores las plantas deben tener entre 16 y 18 hojas de este tipo (Jaimez, comunicación personal). El deshojado hace parte del manejo del cultivo (corte de hojas senescentes) ya que permite la circulación de aire en la base de la planta, con lo que se reducen problemas fitosanitarios, además un exceso de hojas también produciría desviaciones en los pedúnculos y deformaciones en las flores (Valenzuela, 2001).

Evaluación de los indicadores de la calidad de las flores

El efecto de la dosis de N en la calidad de la flor se determinó midiendo la longitud y el diámetro del tallo floral, el diámetro del capítulo y el número de inflorescencias por planta (n=4) para la medida del diámetro del capítulo se tomó la distancia entre los extremos de las lígulas; la medida del diámetro del pedúnculo se tomó en su parte media, y la longitud de este se

registró midiendo desde la base hasta la unión con el receptáculo (Ortega *et al.*, 2006).

Producción de flores

Para la evaluación de la producción de flores por planta se contaron el número de flores acumuladas de las cuatro plantas por tratamiento mensualmente. Las flores listas para cosechar eran cortadas semanalmente, cuando la inflorescencia presentaba dos o tres filas de flores masculinas abiertas (Valenzuela, 2001). Con este dato se obtuvo el promedio mensual de flores por tratamiento.

Análisis estadístico

Como los datos obtenidos de las mediciones anteriores (intercambio de gases, nitrógeno foliar, fotoquímica, estado hídrico, crecimiento vegetativo y calidad y producción de flores) presentaron una distribución no normal se usó estadística no paramétrica (Kuehl, 2001; Cayuela, 2010). Se realizó una prueba de Kruskal – Wallis para hacer comparaciones entre los distintos tratamientos para cada una de las variables medidas. También se hicieron Análisis de correlación de Spearman y análisis de regresiones para medir la relación y la asociación entre variables. Para estos análisis se utilizó el programa Statistix 8® con un nivel de significancia del 95% ($p < 0,05$).

Resultados

Microclima del invernadero

La figura 6 muestra el comportamiento de la temperatura promedio del aire en el interior del invernadero durante los 4 meses del experimento. Se puede apreciar que esta permanece la mayor parte de las horas de luz por encima de los 20°C. Se registró una temperatura máxima promedio de 24.5°C a las 12:00 h, y una mínima de 12.5°C a las 6:00 h. Las máximas radiaciones promedio se registraron entre las 11:00 y las 13:00 h estando por encima de los 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 7).

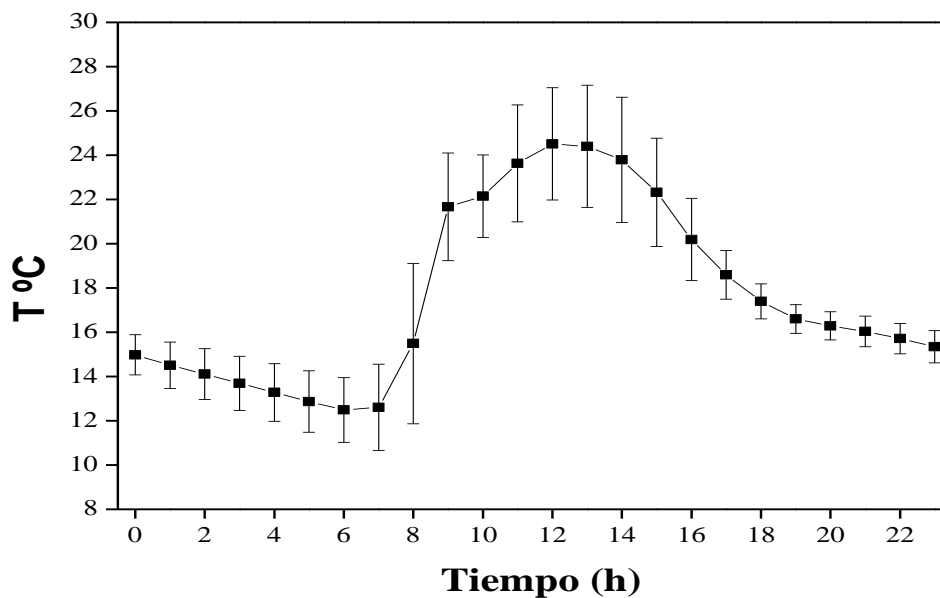


Figura 6. Promedio de la temperatura (**T**) del aire al interior del invernadero. Curso diario de 24 horas (**h**) medido durante cuatro meses. Las barras sobre cada punto representan la desviación estándar de cada media.

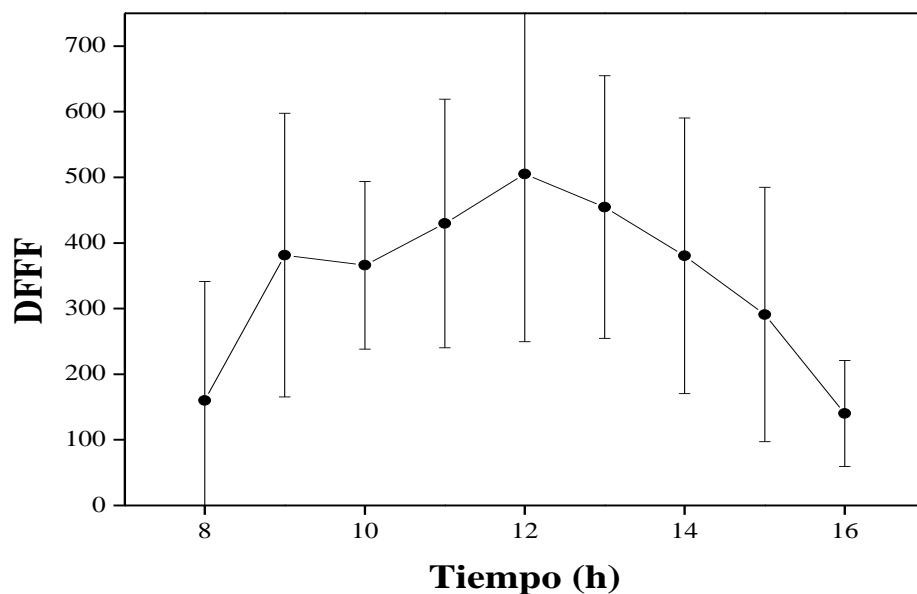


Figura 7. Promedio de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (**DFFF**) al interior del invernadero, ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Curso diurno de 12 horas (**h**) medido durante cuatro meses. Las barras sobre cada punto representan la desviación estándar de cada media.

Relaciones hídricas

Ya que las plantas de este experimento se mantuvieron hidratadas por medio de un sistema de riego por goteo, los potenciales hídricos estuvieron siempre alrededor de los $-0,5$ MPa en los cuatro tratamientos de fertilización nitrogenada (Figura 8). No hubo diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos ($p= 0,51$).

Fotoquímica

Todos los tratamientos mostraron en promedio valores de Fv/Fm por encima o igual a 0,80 (Figura 9). No hubo diferencias significativas para esta variable entre los tratamientos ($p= 0,435$), con lo que podemos afirmar que ningún tratamiento presentó fotoinhibición o daño en el aparato fotosintético, incluyendo el tratamiento con la menor concentración de N.

El rendimiento cuántico del fotosistema II (Φ_{PSII}) es un parámetro que cuantifica la proporción de luz absorbida por la clorofila asociada al fotosistema II, con este valor podemos calcular J y tener una idea de la capacidad fotosintética *in vivo*. El valor para Φ_{PSII} osciló entre 0,55 y 0,65 y no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos (Figura 13). El transporte de electrones (J) tampoco muestra diferencias significativas entre los tratamientos ($p>0,05$).

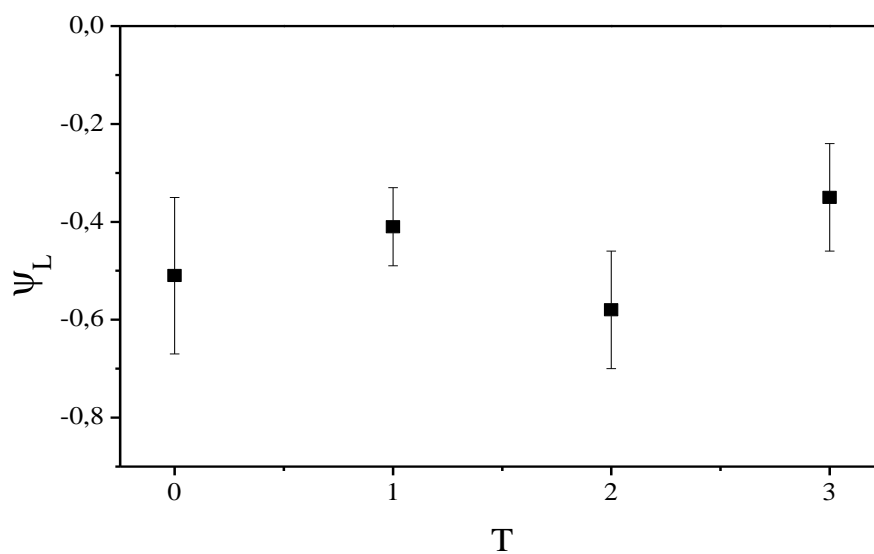


Figura 8. Potencial hídrico (Ψ_L) en MPa para cada tratamiento: T: 0, 1, 2, 3 equivalentes a 75, 56, 94 y 112,5 mgN planta⁻¹ día⁻¹, respectivamente. Las barras representan el error estándar de las medias. (n=3).

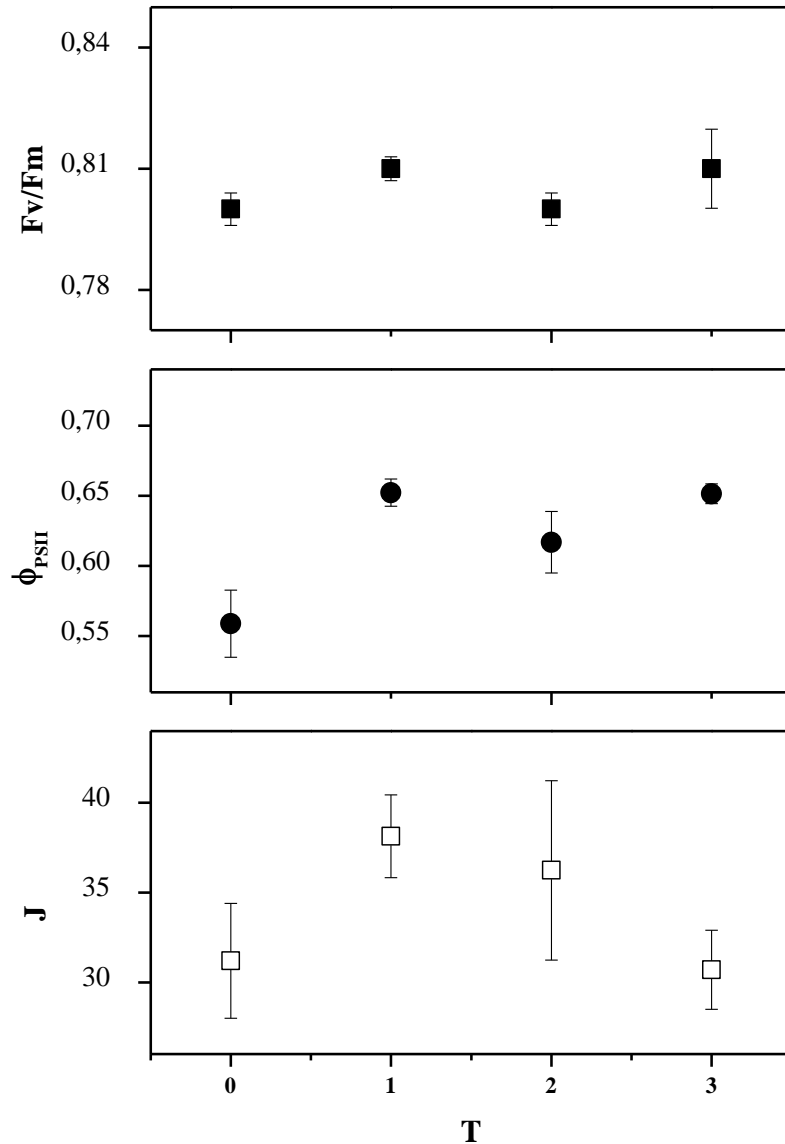


Figura 9. Promedios de, Fv/Fm , Φ_{PSII} y J ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para los meses de muestreo en cada uno de los tratamientos: T: 0, 1, 2, 3 equivalentes a 75, 56, 94 y 112,5 $\text{mgN planta}^{-1} \text{día}^{-1}$ respectivamente. Las barras indican el error estándar de las medias. (n=3).

Intercambio de gases

La figura 10 muestra los promedios de $DFFF$, A y la relación Ci/Ca , para todos los meses de muestreo. Al inicio del experimento (Mes 0) ninguna de estas variables mostró diferencia significativa entre los tratamientos (anexo 2).

Los valores promedios de **A** (Figura 10) son diferentes entre los tratamientos, y también muestran diferencias significativas a través del tiempo ($p < 0,05$) (anexo 2), mostrando tendencias distintas entre los **T** a lo largo de los meses. Los tratamientos con las mayores **A** fueron el **2** y **3** siendo diferentes entre sí a través del tiempo, **T1** siempre registró las tasas más bajas de asimilación de CO_2 (anexo 2). Al inicio del experimento (Mes 0; momento en el que aún no se había dado inicio al cambio en la dosis de **N**) **A** no mostró diferencias estadísticamente significativas entre los **T** (anexo 2), lo que sugiere que las diferencias entre las tasas de asimilación posteriores estarían explicadas por las diferentes dosis de fertilización de **N**. Los valores más altos de asimilación se alcanzaron en el Mes 1 (**T3**= 14,9 y **T2**= 13,4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

La relación **Ci/Ca** registró sus valores más bajos los meses 2 y 3. Tampoco presentan diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos, ni entre estos a través de los meses de muestreo ($p > 0,05$), al igual que la **DFFF** la cual registra valores por debajo de 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para el mes 3 (Figura 10).

La figura 11 muestra los promedios obtenidos de todas las mediciones de **Gs**, **A**, **E**, **EUA** y la relación **Ci/Ca**, hecha durante los 4 meses de muestreo (del 2 noviembre de 2011 al 2 de marzo de 2012). El valor de la **Gs** osciló entre 183,1 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para el tratamiento con la menor dosis de **N** en la solución fertilizante (**T1**) y 197,1 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para el **T3**. No hubo diferencias significativas entre los tratamientos ($p = 0,99$; ver anexo 1).

En cuanto a los valores de **A**, el análisis de correlación de Spearman muestra que hubo una tendencia hacia el aumento de **A** con el aumento de la dosis de **N** aplicada ($r^2 = 0,86$). Los máximos valores promedios de **A** (12,1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) se obtuvieron con el tratamiento de 112,5 $\text{mgN planta}^{-1} \text{día}^{-1}$ (**T3**), (Figura 11). El suministro de una mayor dosis de **N** implicó una mayor tasa de asimilación de CO_2 (**A**) ($R^2 = 0,70$; ver Figura 12),

encontrándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p= 0,000$; ver anexo 1). **A** estuvo explicada en un 50% por la apertura estomática, y se encontró una fuerte interacción entre las variables **A**, **E** y **Gs** ($R^2= 0,80$).

Los valores de **E** oscilaron entre $2,6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para el **T3** y $2,1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para el **T1** (Figura 11) se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos ($p= 0,002$; anexo 1), la **E** respondió lineal y positivamente con los aumentos de la **Gs** ($R^2= 0,80$).

No se encontró diferencias significativas entre los tratamientos para los valores promedios de **EUA** ($p>0,05$). Los valores de esta variable oscilaron entre $4,18 \text{ } \mu\text{mol de CO}_2 \text{ mmol de H}_2\text{O}^{-1}$ para el **T1**, y $5,3 \text{ } \mu\text{mol de CO}_2 \text{ mmol de H}_2\text{O}^{-1}$ para el **T2** (Figura 11).

Tampoco hubo diferencias significativas en la relación de la concentración de CO_2 intercelular (**Ci**) y concentración de CO_2 ambiental (**Ca**) (**Ci/Ca**) promedios se muestra en la figura 11 entre los tratamiento de **N**. Los valores van desde 0,66 hasta 0,74.

El anexo 1 resume los valores promedios mensuales de las mediciones de intercambio de gases.

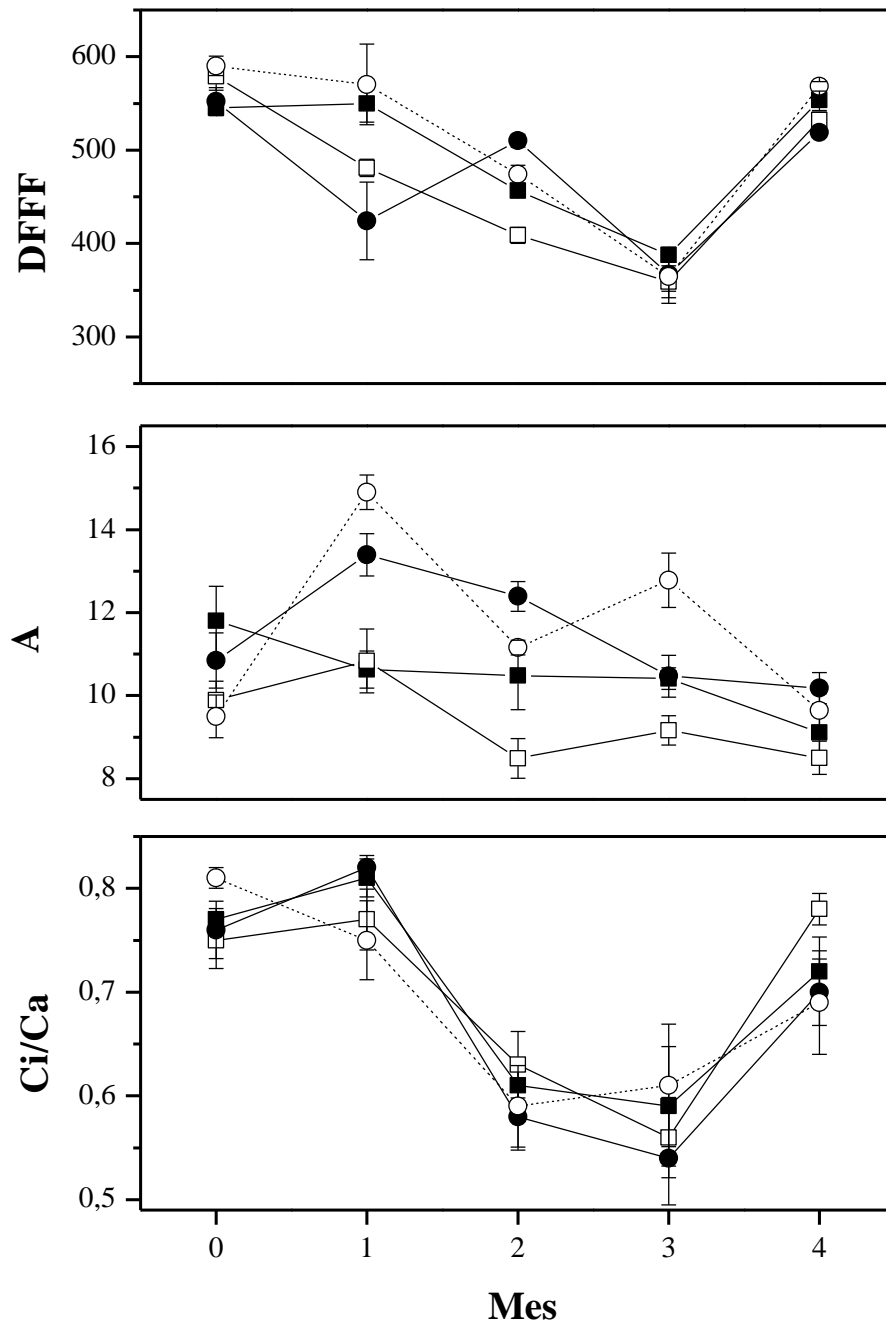


Figura 10. Promedio mensual de **DFFF** ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), **A** ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y relación concentración de CO_2 intercelular (**Ci**) y concentración de CO_2 ambiental (**Ca**), (**Ci/Ca**) para cada tratamiento de fertilización nitrogenada: T: 0 (■), 1 (□), 2 (●), 3 (○) equivalentes a 75, 56, 94 y 112,5 $\text{mgN planta}^{-1} \text{día}^{-1}$ respectivamente. Las barras indican el error estándar de la media. (n=3).

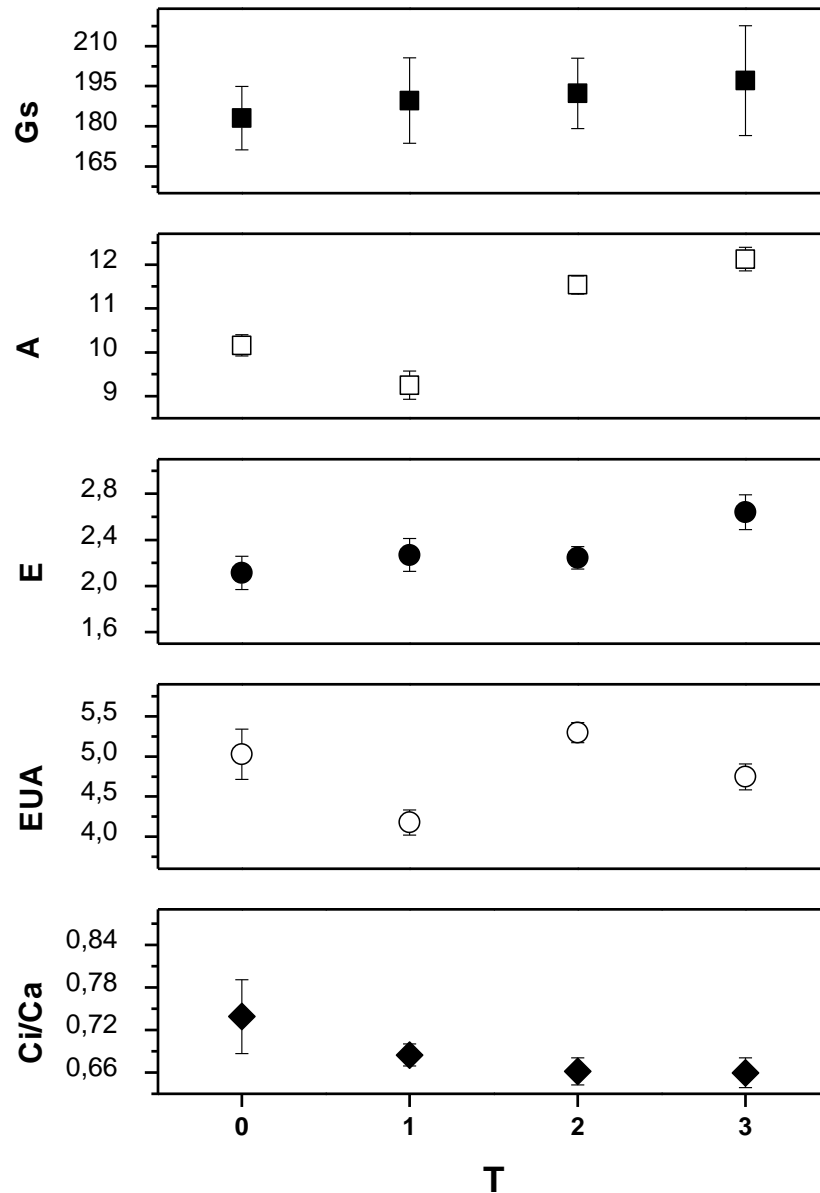


Figura 11. Promedios de conductancia estomática (**Gs** (mmol m⁻² s⁻¹), evapotranspiración (**E** (mmol m⁻² s⁻¹), tasa de asimilación de CO₂ (**A** (μmol m⁻² s⁻¹), eficiencia en el uso del agua (**EUA** (μmol de CO₂ mmol de H₂O⁻¹), y la relación concentración de CO₂ intercelular (**Ci**) y concentración de CO₂ ambiental (**Ca**) obtenidos durante los 4 meses de muestreo, para cada tratamiento: **T**: 0, 1, 2, 3 equivalentes a 75, 56, 94 y 112,5 mgN planta⁻¹ día⁻¹, respectivamente. Las barras representan los errores estándar de la media. (n=3).

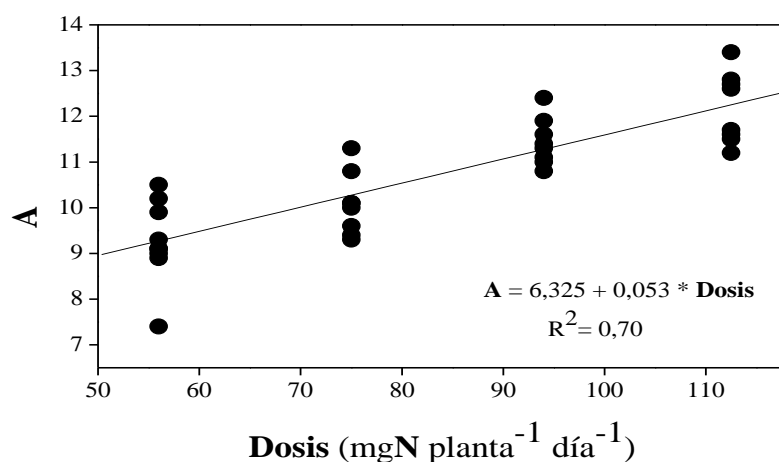


Figura 12. Relación entre la dosis de nitrógeno aplicada a las plantas y la tasa promedio de asimilación de CO₂ (A, μmol m⁻² s⁻¹). (n=3).

Contenido de nitrógeno foliar

El contenido de nitrógeno foliar (%Nf) fue similar para todos los tratamientos, con valores por el orden del 3% (figura 13) y sin mostrar diferencias significativas entre los tratamientos, ni entre estos a través de los meses de muestreo ($p > 0,05$).

Entre el %Nf y la dosis de fertilizante N se encontró una fuerte relación inversa ($R^2 = 0,92$; %Nf = 3,583 - 0,007* Dosis) al igual que entre esta variable y la tasa de asimilación de CO₂ ($R^2 = 0,62$; A = 26,767 - 5,370* %Nf)

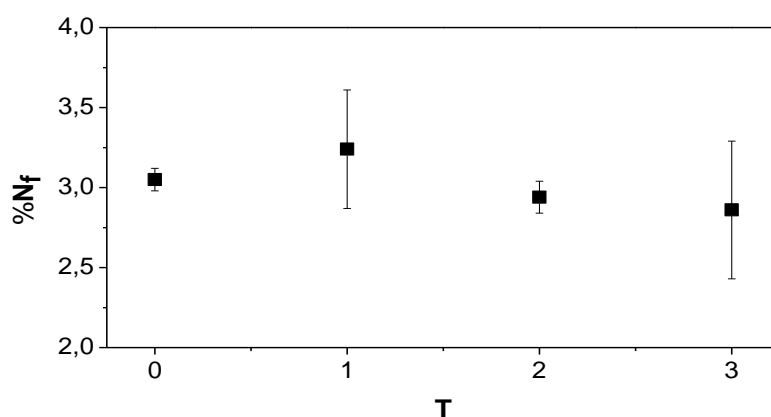


Figura 13. Contenido promedio de nitrógeno foliar (% N_f) para cada uno de los tratamientos: **T**: 0, 1, 2, 3 equivalentes a 75, 56, 94 y 112,5 mgN planta⁻¹ día⁻¹, respectivamente. Las barras representan el error estándar de la muestra. (n=3).

Crecimiento vegetativo

Estimación del área foliar total

En el presente trabajo se encontró que las variables largo (**L**) y ancho máximo (**A_m**) de la hoja están muy relacionadas con el área foliar (**AF**) (Figura 14). El resultado de ajustar un modelo de regresión lineal múltiple para describir la relación entre **AF** y 2 variables independientes (**L** y **A_m**), se muestra en la siguiente ecuación:

$$AF = -69,8366 + (7,91732 * A_m) + (4,77352 * L)$$

El estadístico R^2 indicó que el modelo así ajustado explica el 85,50% de la variabilidad en **AF**. El estadístico R^2 ajustado, que es más apropiado para comparar modelos con diferente número de variables independientes, fue de 84,7%. El valor de **p** para ambas variables independientes (**L** y **A_m**) fue de 0,0000. Puesto que el **p**-valor es menor que 0,05 ambas variables son estadísticamente significativas, en consecuencia, no es recomendable eliminar ninguna variable del modelo.

El **AFT** tendió a aumentar conforme aumentó la dosis de **N** en los tratamientos (correlación de Spearman: $r^2= 0,946$) (tabla 2). El tratamiento que alcanzó la mayor tasa de **A** también fue el que alcanzó los valores más altos de **AFT** (correlación de Spearman: $r^2= 0,906$), la dinámica entre estas tres variables se ajustó a un modelo de regresión lineal múltiple altamente significativo lo que indicaría que la variabilidad de **AFT** estaría explicada en un 84% por los cambios en **A** y la dosis de **N** (Figura 15). La prueba de Kruskal-Wallis mostró que no hubo diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos ($p= 0,3706$) para el **AFT**.

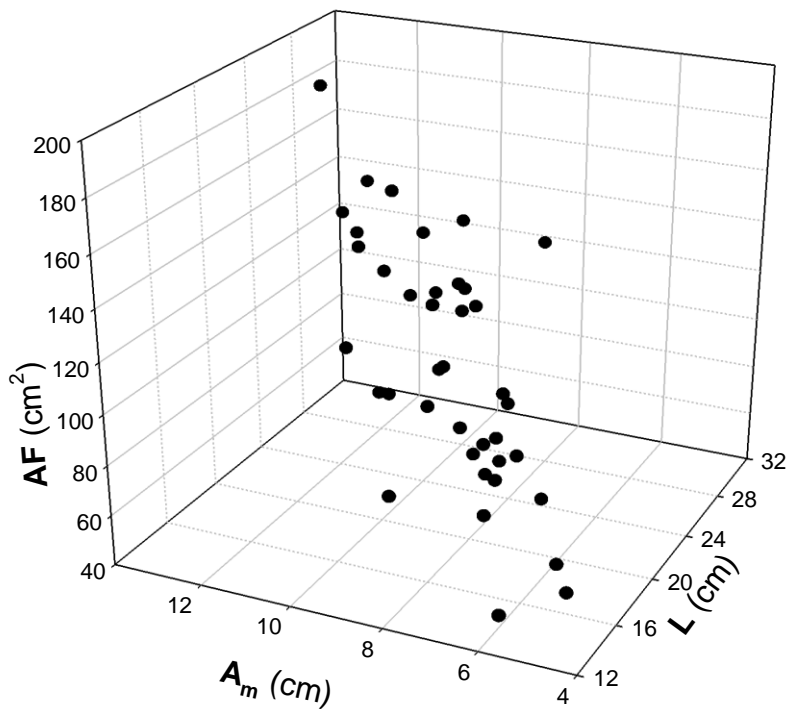


Figura 14. Relación matemática entre el área foliar (**AF**), largo (**L**) y ancho máximo (**Am**) de las hojas de *Gerbera jamesonii*. n= 39.

Tabla 2. Promedios de área foliar total (**AFT**), para los meses de muestreo en cada uno de los tratamiento: T: 0, 1, 2, 3 equivalentes a 75, 56, 94 y 112,5 mgN planta⁻¹ día⁻¹ respectivamente. ± El error estándar de las medias. (n= 12). Valores en la misma columna con igual letra significa que no son significativamente diferentes (contraste a posteriori aplicando el método de Dunn, p<0.05).

T	AFT (cm ²)
0	919,3 ± 153,41 ^a
1	884,4 ± 126,52 ^a
2	993,3 ± 40,69 ^a
3	1166,5 ± 132,7 ^a

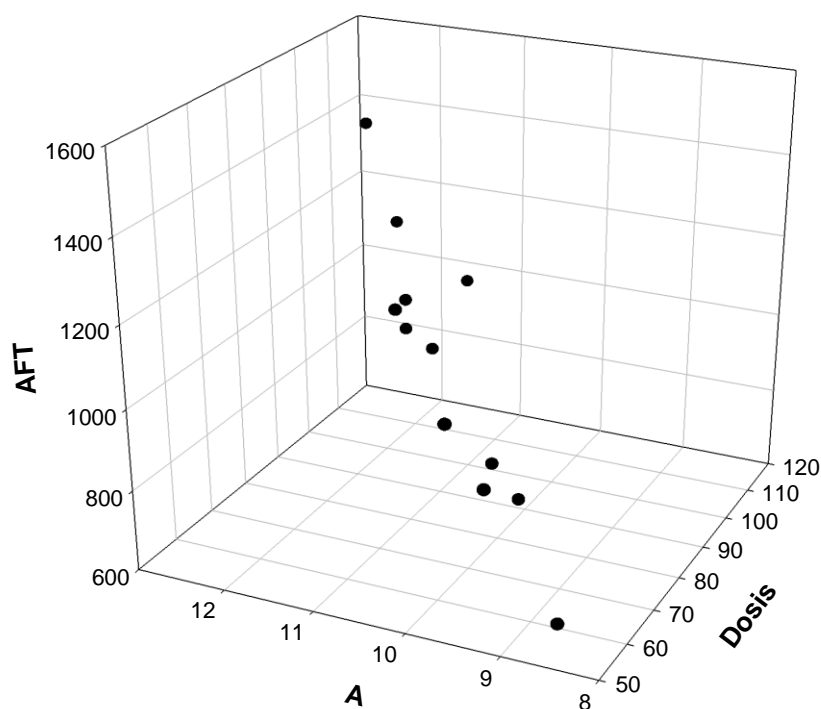


Figura 15. Relación entre las tasas de asimilación de CO₂ promedio (A; (μmol m⁻² s⁻¹), la dosis de nitrógeno aplicada en los tratamientos (mgN planta⁻¹ día⁻¹) y el área foliar total (**AFT**; en cm²), n= 3. Ecuación del modelo: **AFT** = -1197,25 - 9,885*Dosis + 281,44*A. R²= 0,84.

Calidad de las flores

La tabla 3 muestra los promedios de los indicadores de calidad de la flor para todos los meses de muestreo (exceptuando el mes de noviembre (Mes 1) ya que se tomó como mes de aclimatación de las plantas a los tratamientos de fertilización nitrogenada). El suministro de nitrógeno no afectó la longitud del tallo floral (**LTF**), el diámetro del tallo floral (**DTF**), ni el diámetro del capítulo floral (**DCF**) ya que no se encontraron diferencias estadísticamente significativas para cada una de estas variables entre tratamientos ($p>0,05$).

Tabla 3. Promedios mensuales de: Longitud del tallo floral (**LTF**), diámetro del tallo floral (**DTF**) y diámetro del capítulo floral (**DCF**) \pm el error estándar de la media. Para cada tratamiento (**T0, 1, 2, 3**) de fertilización nitrogenada equivalentes a una dosis de 75, 56, 94 y 112,5 mgN planta⁻¹ día⁻¹ respectivamente. (n= 4). Valores en la misma columna con igual letra significa que no son significativamente diferentes (contraste a posteriori aplicando el método de Dunn, $p<0.05$).

T	LTF (cm)	DTF (cm)	DCF (cm)
0	44,9 \pm 1,03 ^a	0,7 \pm 0,01 ^a	10,4 \pm 0,13 ^a
1	39,5 \pm 1,56 ^a	0,7 \pm 0,02 ^a	10,4 \pm 0,21 ^a
2	42,0 \pm 1,60 ^a	0,8 \pm 0,02 ^a	9,9 \pm 0,17 ^a
3	41,7 \pm 0,87 ^a	0,7 \pm 0,02 ^a	10,2 \pm 0,21 ^a

Rendimiento

La figura 16 muestra el promedio mensual de flores por planta (**NFP**) donde se puede apreciar una tendencia hacia el aumento a medida que aumenta la concentración de nitrógeno. En el mes 1 (considerado en este trabajo como mes de aclimatación) no hay ningún tipo de tendencia y el valor máximo obtenido es de 1,25 flores por planta (**T0**), pero a partir del segundo mes es evidente el aumento del **NFP** en el tratamiento con mayor concentración de N (**T3**) quien pasó de 0,75 flores por planta en el mes 1 a 2,25 para el

segundo mes, mostrando un incremento continuo a través del tiempo. El valor más alto de **NFP** fue alcanzado por **T3** en el mes 4 (3,75). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos ($p > 0,05$).

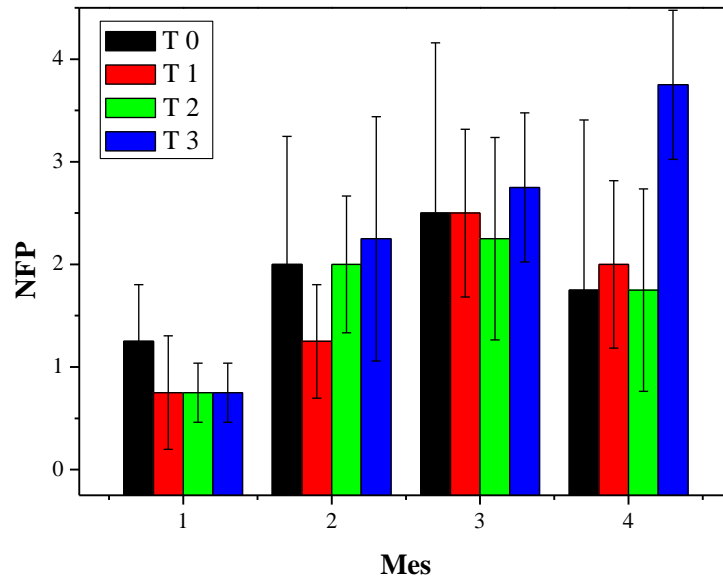


Figura 16. Promedio mensual de flores por planta (**NFP**) el cual se obtiene del número total de flores acumuladas (mensualmente) por planta para cada tratamiento(**T**) dividido por el número de plantas (4). Las barras indican el error estándar de las medias.

La tabla 4 resume el rendimiento de las planta para cada tratamiento durante el periodo de muestreo donde **T3** alcanzó el valor más alto de número total de flores (35) el valor más bajo se registro para **T1** (23).

El promedio en el número de flores por mes (**NpFM**) el cual se toma como estimador del rendimiento del cultivo alcanzó un nivel de producción bueno de 2,9 inflorescencias por mes para el tratamiento 3. Este buen rendimiento estaría correlacionado con los valores más altos de **A** encontrados (correlación de Spearman: $r^2 = 0,73$) y con una alta concentración de **N** en la

solución fertilizante (correlación de Spearman: $r^2= 0,81$), al relacionar estas tres variables en un modelo de regresión lineal múltiple se obtuvo un valor de R^2 alto lo que indicaría que la variabilidad en **NpFM** estaría explicada en un 78% por la interacción de **A** y **N** (Figura 17). Aunque la interacción entre las variables **A** y **AFT** explicaría aun mejor la respuesta en la producción promedio de flores mensuales de Gerbera (**NpFM**) ya que se obtuvo un mejor ajuste, con un $R^2= 0,84$; (Figura 18), tampoco se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($p= 0,723$).

Tabla 4. Número total de flores acumuladas por planta para cada tratamiento durante los meses de muestreo: **M2** (diciembre), **M3** (enero), **M4** (febrero). Número total de flores (**N_TF**) para cada tratamiento a lo largo del experimento y el promedio en el número de flores por mes (**N_pFM**). Valores en la misma columna con distinta letra son significativamente diferentes (contraste a posteriori aplicando el método de Dunn, $p<0.05$).

Número de flores acumuladas / Planta / Tratamiento					
T	M2	M3	M4	N _T F	N _p FM
0	8	10	7	25	2,08 ± 0,27 ^a
1	5	10	8	23	1,90 ± 0,44 ^a
2	8	9	7	24	2,00 ± 0,18 ^a
3	9	11	15	35	2,92 ± 0,54 ^a

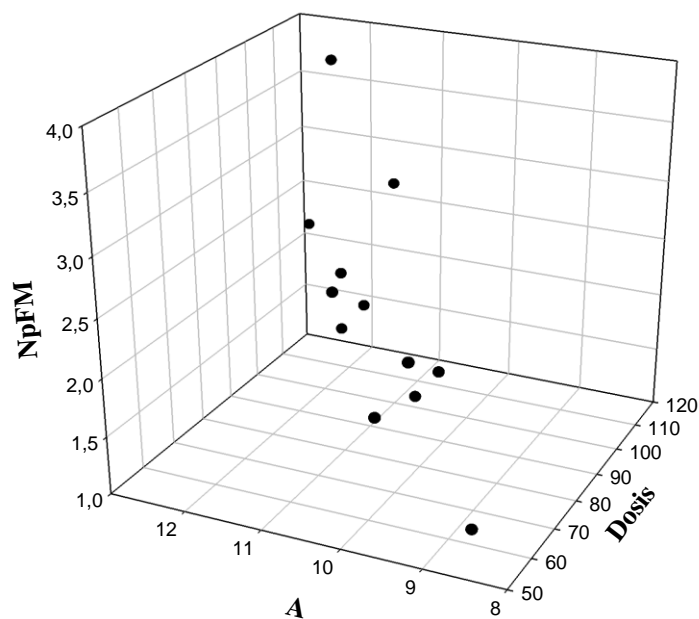


Figura 17. Relación entre las tasas de asimilación de CO₂ promedio (**A**; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), concentración de nitrógeno aplicada en los tratamientos (**T**) y el promedio en el número de flores por mes (**NpFM**), n= 3. La ecuación del modelo es: $\text{NpFM} = 4,36 + (0,01 * \text{Dosis}) + (-0,53 * \text{A})$. $R^2 = 0,78$. **T: 0, 1, 2 y 3** equivalen a 75, 56, 94 y 112,5 mgN planta⁻¹ día⁻¹, respectivamente.

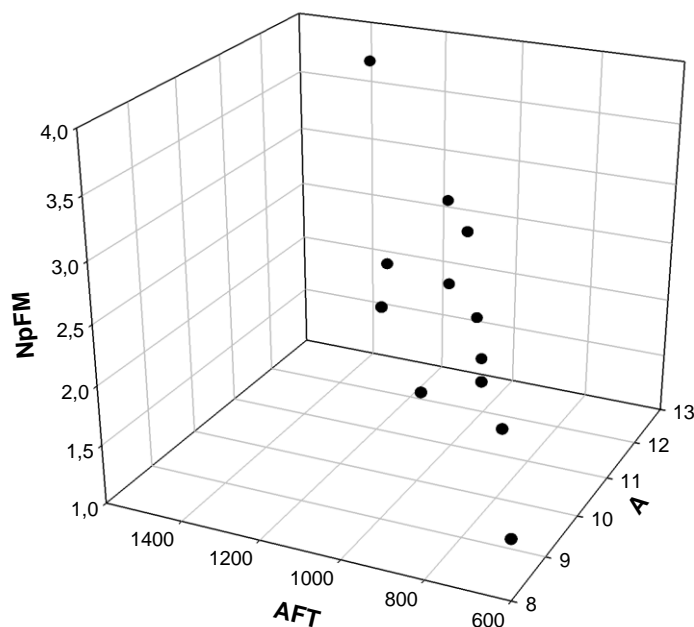


Figura 18. Relación entre las tasas de asimilación de CO₂ promedio (**A**; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), área foliar total (**AFT** (cm²)) y el promedio en el número de flores por mes (**NpFM**), n= 3. La ecuación del modelo es: $\text{NpFM} = -0,84 + (0,01 * \text{A}) + (0,003 * \text{AFT})$. $R^2 = 0,84$.

Discusión

Microclima dentro del invernadero

La temperatura interna promedio diaria del invernadero se mantuvo cercana a los 22°C durante el tiempo de muestreo, valor similar fue reportado por Briceño *et al.* (2010) para invernaderos en esta localidad. La **DDFF** en el interior del invernadero depende del flujo que logra atravesar la cubierta en función de las propiedades ópticas del material utilizado para su producción (polietileno de baja densidad de 200 micras de espesor para este caso), y de la malla blanca tipo rafia que disminuye la radiación. Los anteriores autores (Briceño *et al.*, 2010) reportan valores superiores de radiación al interior del invernadero para esta localidad (aprox. 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) que los registrados en este trabajo ya que las mediciones fueron hechas en invernaderos sin malla de sombreado.

La bibliografía reporta rangos de requerimientos lumínicos para Gerbera que van desde los 160 hasta los 350 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para zonas templadas (Torres y Lopez, 2012) y en la zona tropical responde bien a radiaciones mayores (500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ya que los fotoperiodos no exceden las 12 horas (Gagnon y Dansereau, B. 1990; Autio, 2000; Cristiano, 2008; Sakata Ornamentals, 2011).

En general las temperaturas medidas en el invernadero durante la etapa de experimentación estuvieron dentro de los rangos óptimos de producción para el cultivo de esta especie, ya que se ha establecido una temperatura óptima diaria de entre 20 y 25 °C y una nocturna mínima de 8 °C (Bañon, 1993; Valenzuela, 2001; Soroa, 2005).

Relaciones hídricas

Como era de esperarse, los potenciales hídricos estuvieron muy cercanos a cero en el transcurso del experimento ya que las plantas no estuvieron sometidas a ningún tipo de estrés de agua. La prueba de comparación de

medias de Kruskal – Wallis dio como resultado que no hubo diferencias significativas de estas para ninguno de los tratamientos ($p= 0.52$), lo que indicaría que las diferencias en las distintas variables discutidas más adelante no están relacionadas con la condición hídrica de la planta y que el sistema de riego y la cantidad de agua suministrada a cada individuo (aproximadamente $325 \text{ ml planta}^{-1} \text{ día}^{-1}$) fueron satisfactorias para el cultivo.

Distintos autores (Savé, 1995; Olivella, 1998; Olivella, 2000; Fernández, 2012) en sus estudios de relaciones hídricas para *G. jamesonni*, han reportado potenciales hídricos que van desde los $-0,61$ a $-0,68$ MPa, para sus tratamientos control, los cuales no fueron sometidos a ningún tipo de estrés, siendo estos resultados bastante similares a los Ψ_L promedios encontrados en este trabajo. Estos autores además encontraron que cuando se somete a Gerbera a estrés hídrico ya sea por inundación o sequía los potenciales hídricos foliares caen hasta -2 MPa, con un consecuente cierre estomático, y una disminución significativa de las tasas tanto de transpiración como de asimilación.

El cultivo de Gerbera requiere un suministro constante de agua y según Valenzuela (2001) se recomiendan por planta 550 ml día^{-1} pero siempre evitando que el sustrato, la corona y el follaje permanezcan mojados para evitar el desarrollo de enfermedades (como el moho gris; *Botrytis cinérea*).

Fluorescencia de la clorofila a

Es conocido que el nitrógeno puede ser un factor limitante del crecimiento y de la eficiencia fotosintética de las plantas (Taiz y Zieger, 1998). En el caso de la eficiencia fotosintética, se puede ver limitada al disminuir el contenido de Rubisco y la clorofila en las hojas, así como la producción cuántica de la fotosíntesis. La correlación entre el contenido de nitrógeno y la eficiencia fotosintética varía dependiendo del hábitat de la planta y de factores ambientales como la temperatura y la radiación (Müller *et al.*, 2001;

Pompelli *et al.*, 2010). Distintos autores han observado una tendencia general a aumentar la eficiencia fotosintética a medida que aumenta la concentración de nitrógeno (Pérez, 2007; Sanclemente y Peña, 2008).

Los resultados encontrados en este estudio mostraron que la eficiencia fotosintética (Fv/Fm) mantuvo valores altos en todos los tratamientos, ya que típicamente el índice Fv/Fm se halla alrededor 0,8 en plantas saludables (Lambers *et al.*, 2008) cualquier proceso de estrés como altas o bajas temperaturas, sequia o exceso de luz se puede reflejar en una disminución de este índice (Maxwell y Johnson, 2000; González *et al.*, 2008; Zhu *et al.*, 2008) y una disminución en Fv/Fm está dada por un aumento en la proporción de energía que es disipada en forma de calor, con una consecuente fotoinhibición del **PSII** (González *et al.*, 2008; Lambers *et al.*, 2008). Para Gerberas se ha reportado que cuando la planta no está bajo ningún tipo de estrés esta variable se encuentra por encima de 0,81 (Lai, 2007; Fernández, 2012). Además, el comportamiento de las variables Fv/Fm , Φ_{PSII} y **J** sugieren que no hubo limitación por **N** ya que en el tratamiento con menor concentración de **N** no se registra ningún efecto de fotoinhibición, y por lo tanto era de esperarse que en los tratamientos con mayor concentración de **N** tampoco.

Intercambio de gases

Los resultados del presente trabajo muestran una tendencia similar a lo registrado en la bibliografía (Jones, 1998; Jaimez *et al.*, 2005; Taiz y Zeiger, 2006; Squeo y Cardemil, 2007; Lambers *et al.*, 2008; Gracia, 2012) donde se reporta que a menor radiación se obtienen conductancias estomáticas (**Gs**) más bajas, con lo que también disminuyen las tasas de asimilación de CO_2 (**A**) y transpiración (**E**). En los valores registrados para estas variables a través del tiempo se observó una tendencia a la disminución de **Gs**, **A** y **E** en los meses donde la radiación fue menor (Figura 9; ver Anexo 2). La bibliografía existente demuestra que la apertura estomática es afectada por controles internos y factores externos como: la **DFFF**, temperatura,

contenido de agua del suelo y el aire circundante (Taiz y Zeiger, 2006; Jones, 1998; Squeo y Cardemil, 2007; Lambers *et al.*, 2008) y según nuestros resultados una menor **DFFF** significó una menor apertura estomática en los meses con menores intensidades lumínicas (Mes 2: $R^2= 0,70$; Mes 3: $R^2= 0,60$; ver anexo 2, 3 y 4), proceso que controla el intercambio gaseoso, aunque en los meses donde se reportan las menores **DFFF** y **Gs** (meses 2 y 3), los tratamientos con mayor nitrógeno suministrado (**T2** y **T3**) las tasas de **A** fueron mayores.

También se ha reportado que la máxima apertura estomática está correlacionada con la capacidad fotosintética de las hojas y está determinada por el suministro de **N** ya que la deficiencia de este nutriente en las plantas como el algodón (*Gossypium histutum*) y el girasol (*H. annuus*) disminuye la conductancia estomática (Schulze *et al.*, 2005; Squeo y Cardemil, 2007). El bajo suministro de **N** conlleva a un rápido descenso en la conductividad hidráulica de la raíz, a lo que se asocia una baja **Gs** porque la turgencia de las células oclusivas disminuye, esto ha sido reportado inclusive en sistemas hidropónicos donde la disponibilidad de agua para las plantas es ilimitada (Radin y Boyer, 1982; Radin, 1990; Chapin, 1991; Lambers *et al.*, 2005; Squeo y Cardemil, 2007).

La bibliografía sugiere que la disminución en la conductividad hidráulica radicular causada por el déficit de **N** probablemente se deba a una disminución de la expresión o actividad de las acuaporinas, (proteínas implicadas en la absorción de agua por las raíces) con lo que se disminuye el transporte de citoquininas desde las raíces hacia las hojas, consecuentemente el **ABA** (*ácido abscísico*) en las hojas aumenta, y trae consigo una pérdida de la turgencia de las células oclusivas y por ende una caída en la **Gs** y en la fotosíntesis (Chapin, 1991; Lambers *et al.*, 2005). También se ha sugerido que las citoquininas tendría efectos sobre el metabolismo de las hojas promoviendo la síntesis de varias proteínas que están implicadas en la fotosíntesis, también tendrían un efecto específico en

un gen que codifica una proteína involucrada en el ciclo celular, promoviendo la división y la expansión celular. En pocas palabras, las citoquininas promoverían la división celular y la expansión foliar, aumentando así la capacidad fotosintética de la hoja (Lambers *et al.*, 2005).

En nuestros resultados se puede apreciar que los valores más altos de **G_s** fueron registrados para el **T3**, tratamiento donde también se registran las mayores **A** (ver: figura 11, anexos 1 y 2).

Para el presente trabajo la disminución de las tasas de **A** para los meses de menor radiación parecería deberse a limitaciones estomáticas, afirmación que estaría apoyada por los bajos valores de **C_i/C_a** en los meses de menores tasas de **A**, ya que el cierre estomático conlleva a que el valor de **C_i** decrezca progresivamente, en este sentido muchos autores sugieren que la conductancia del mesófilo juega un papel importante en el control de la fotosíntesis (Flexas, 2008; Keenan *et al.*, 2009; Keenan *et al.* 2010; Gracia, 2012) (ver Anexo 2).

Las tasas de **A** reportadas en la literatura para esta especie son mayores que las encontradas en este trabajo, lo cual podría ser atribuido a las diferencias genotípicas existentes entre los distintos cultivares de esta especie (Savvas *et al.* 2003; Gutierrez *et al.*, 2005; Ludwig *et al.*, 2010; Javad *et al.*, 2011), o también a prácticas agronómicas distintas (como la cantidad de **N** suministrada al cultivo). Autores como Paradiso *et al.* (2003) reportan tasas que oscilan entre 14 - 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en condiciones de invernadero pero en otros cultivares (Brittani® y Golden Serena®), a radiaciones alrededor de los 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. También Zheng *et al.* (2005) encontraron tasas de **A** en *G. jamesonii* (cultivar Shogun®) de 12,2 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Por otro lado autores como Jaimez *et al.* (2012) encontraron para el cultivar Cirilo® (investigación hecha en las mismas plantas, sitio de muestreo y equipo analizador de intercambio de gases) tasas de **A** promedio de 10 μmol

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a una dosis de $75 \text{ mgN planta}^{-1} \text{ día}^{-1}$, valor similar al encontrado en este trabajo para **A**, bajo esa misma dosis de **N** en la solución fertilizante.

Se han reportado aumentos de **A** conforme aumenta **N** a nivel de sustrato. Por ejemplo, Cechin y de Fátima, (2004) reporta tasas de asimilación de CO_2 por encima de $28 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en girasol (*Helianthus annuus* L. var. CATISSOL-01) bajo condiciones de invernadero. También Evans (1983), Moon (1990), Lindquist (2001) y Zhao *et al.* (2010) reportaron para cultivos de trigo, fresas, maíz y forestales (*Triticum aestivum* L; *Fragaria chiloensis*; *Zea mays* L; *Betula Platyphylla*) una tendencia al aumento en **A** con aumentos en la dosis de **N** aplicado en la fertilización. Estos resultados coinciden con los del presente trabajo donde se ha encontrado que aumentando la dosis de **N** (**T3**) el valor de **A** aumenta ($12,12 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). También se ha reportado que la máxima apertura estomática está correlacionada con la capacidad fotosintética de las hojas y está determinada por el suministro de **N** (Schulze *et al.*, 2005), lo que coincide con nuestros resultados donde el valor máximo de **Gs** fue registrado para **T3**, tratamiento donde también se registran las mayores **A** y **E**.

La **EUA** aumenta cuando ocurre un cierre estomático debido a que se reducen las tasas de **E** o bien cuando hay un aumento en la tasa de **A**. Este comportamiento se aprecia en los meses 2 y 3 donde la **E** es menor, y se alcanza el máximo valor de esta variable (**EUA**) en el mes 3 para el **T2**. Con lo que afirmariamos que hubo una menor pérdida de agua para la producción de biomasa para este tratamiento durante el mes 3.

Nitrógeno foliar

En muchas comunidades de plantas la disponibilidad de **N** limita el crecimiento de estas, por lo que la mayoría de las plantas responde al incremento de la disponibilidad de **N** con un significativo incremento en el contenido del nitrógeno foliar. Para una gran variedad de plantas el contenido de nitrógeno foliar y la tasa de fotosíntesis están altamente

correlacionadas ya que parte importante del **Nf** se destina a la síntesis de Rubisco (Field, 1983; Field y Mooney, 1986). Y en este sentido el contenido de nitrógeno foliar, el cual está relacionado con la capacidad fotosintética de la planta (Field y Mooney, 1986), es una herramienta eficaz que brinda una idea de cómo se encuentra el cultivo en términos nutricionales.

En el presente estudio no se aprecia dicha tendencia, sino que se encontró una relación inversa entre la dosis de **N** y el **%Nf**. Esta relación se ha reportado en distintos cultivos (Maíz, lechuga, girasol, papa) por varios autores (Justes *et al.*, 1994; Rincón *et al.*, 2002; Caram *et al.*, 2007; Villa 2007). Y se puede atribuir a un efecto de dilución en la concentración de **Nf**, donde el porcentaje de nitrógeno foliar declina con el aumento de la biomasa aérea en la planta, este patrón ha sido reportado en plantas y cultivos que se desarrollan sin ningún tipo de limitación ambiental para el crecimiento y con un suministro adecuado de **N** en el suelo, (Greenwood *et al.*, 1990; Burns, 1994; Plénet y Lemaire, 2000), probablemente este efecto se podría estar presentando en esta investigación ya que en el presente estudio se encontró que los valores más bajos del **%Nf** fueron medidos en el **T3**, tratamiento donde se suministró la mayor dosis de **N** por planta y se reporta la mayor **AFT**, aunque esto no está del todo claro ya que un análisis de regresión entre estas dos variables (**AFT** vs **%Nf**) mostró que la disminución en el **%Nf** estaría explicada en un 25% por el incremento del **AFT** (ver anexo 5).

También la edad de las plantas usadas para este experimento (3 años) podría influir en esta relación inversa (Dosis de **N** vs **%Nf**) ya que tanto la captación como la posterior acumulación de **N** en los distintos órganos de la planta dependería no solo del suministro de nitrógeno sino que otros factores como la fase fenológica, la edad, y diferencias entre especies y variedades, jugarían un papel determinante en el almacenamiento de este nutriente, independientemente si el **N** suministrado fue abundante (Lemaire *et al.*, 1992; Gastal y Lemaire, 2002; Greenwood *et al.*, 2008).

Estos resultados difieren con los de Ortega (2006), Jeong (2009a), Jeong (2009b) y Zheng (2005), quienes reportan que con el aumento de N a nivel de sustrato también hay un aumento del %Nf en el cultivo de Gerbera. Cabe destacar que estos autores llevaron a cabo sus experimentos en plantas que no excedían el primer año de edad (150 días después del trasplante), y en las hojas más jóvenes totalmente expandidas.

La información existente sobre contenido de nitrógeno foliar para un cultivo de Gerbera indica que para tener una buena producción el %Nf en el peso seco debe estar entre 1,5 y 3,5% (Jones *et al.*, 1991; Valenzuela, 2001) y otros autores recomiendan una concentración foliar que oscile entre 2,5 y 4,9% (Klossowski y Strojny, 1983; Mills y Jones, 1996; Dole y Wilkins, 2005). Los resultados del presente experimento están dentro de los rangos referidos anteriormente, independientemente de la dosis de N agregada en cada tratamiento.

Lawlor (2002) describe con detalle la relación que existe entre la fotosíntesis y el contenido de nitrógeno foliar. Numerosos estudios han reportado que la máxima asimilación de CO₂ (A_{max}) aumenta ya sea lineal o asintóticamente con la concentración de N foliar (Evans, 1983; Field, 1983; Lawlor, 2002; Schulze *et al.*, 2005; Taiz y Zeiger, 2006; Gracia, 2012), aunque en el presente trabajo se encontró una relación inversa entre estas dos variables, probablemente atribuido al hecho de que la A y el %Nf no fueron medidos en las mismas hojas debido a un error metodológico, y la bibliografía explica que hay muchos aspectos (como la intensidad lumínica, la edad de la hoja, etc.) que pueden potencialmente conducir a una distribución no uniforme del N en el dosel (Lemaire, 1992; Gastal y Lemaire, 2002). De acuerdo con Aguilar y Grau (1996), Ioslovich y Gutman (2005), Peil y Galvez (2005) y Redondo (citado por: Bueno, 2012) es usual que la acumulación de N en los órganos vegetativos sea más alta durante las primeras fases de desarrollo de una planta, debido a que es necesario para el desarrollo de nuevos tejidos en cada órgano que se está formando. Por lo tanto, es necesario para la

multiplicación celular y estimular el crecimiento. La concentración de nitrógeno foliar también varía con la edad del tejido. Generalmente las hojas jóvenes tienen mayor contenido de **N**, **P** y **K**, que las hojas con mayor edad fisiológica de la misma planta, la cual ha traslocado **N**, **P** y **K** a hojas fisiológicamente más activas con lo que se verá afectada la composición de nutrientes en la hoja (Bowen, 1978; Kalra, 1998; Silva, 2008). Por los que se recomienda para la lectura de estos dos parámetros (**A** y **%Nf**) tomar datos de las mismas hojas (hojas jóvenes totalmente expandidas), con el fin de minimizar los errores metodológicos.

Crecimiento vegetativo

Tanto investigaciones de campo como de laboratorio han demostrado que el aumento en el suministro de fertilizante nitrogenado aumenta el crecimiento vegetativo y la fotosíntesis. También se sabe que el crecimiento de las plantas es muy sensible a la fertilización nitrogenada, ya que la deficiencia de **N** reduciría la producción de hojas, área foliar individual y el área foliar total (Vos y Biemond, 1992; Toth *et al.*, 2002), lo que resultaría en una reducción de la superficie para la intercepción de luz utilizada en la fotosíntesis.

Los asimilados, producidos por la fotosíntesis en los órganos fuente (principalmente las hojas) pueden ser almacenados o translocados, vía floema, a los diferentes órganos sumideros (como las flores) (Dayan *et al.*, 2004). Las prácticas culturales, la selección de cultivares y el control climático deben tener como finalidad que la máxima proporción de asimilados sea destinada a los órganos que se cosechan. Puesto que el rendimiento de un cultivo viene dado por la capacidad de acumular materia seca en los órganos que se destinan a la cosecha, un incremento proporcional de la biomasa destinada a estos órganos garantiza un incremento del rendimiento. Y dicho incremento en los rendimientos de los cultivos se logran a través de la mejora genética la cual tiene como finalidad mejorar el

patrón de distribución de la materia seca (Gaytán *et al.*, 2001; Peil y Gálvez, 2005; Jarma *et al.*, 2010).

En el presente trabajo se observó que el nitrógeno tuvo un efecto positivo en el crecimiento vegetativo y producción floral del cultivar Cirilo de *G. jamesonii*. Con excepción de las variables de calidad de las flores, los valores de las variables (**AFT**, **NFP** y **NpFM**) fueron mayores conforme se incrementó la cantidad de **N** aplicado a las plantas.

Área foliar total

El aumento del suministro de **N** incrementó la **AFT**, resultados similares fueron obtenidos por Soroa, *et al.*, (2010) para el cultivo de Gerberas. Otros autores como Evans (1983), Moon *et al.* (1990), Escalante (1999), Olalde *et al.* (2000), Vega *et al.* (2001) y Hoyos *et al.* (2009) encuentran la misma tendencia al aumento en el área foliar en distintos cultivos a medida que se aumenta el suministro de **N** a nivel de sustrato.

Lawlor (2002) explica que el suministro de **N** es crucial para el crecimiento de la hoja debido a la función de las proteínas en el crecimiento de las paredes celulares y el citoesqueleto y por lo tanto en la expansión de las células. Además, este autor concluye que la producción en los cultivos es totalmente dependiente de la provisión de **N** en cantidades adecuadas en los tiempos correctos de desarrollo de este, y que la consecuencia de los eventos metabólicos basados en proteínas, es que la energía de la luz es utilizada en la reducción de CO_2 y NO_3 y en la síntesis de asimilados que se utilizaran para el crecimiento vegetativo y reproductivo con un consecuente aumento en la producción. Afirmación que se ve reflejada en la alta relación encontrada en este trabajo entre **A**, Dosis de **N** y **AFT**, donde altos valores del área foliar total dependerían del **N** suministrado, lo que produciría un incremento de la asimilación de CO_2 por planta con lo que habría de esperarse un aumento en la producción de biomasa (vegetativa o reproductiva) por planta, Escalante (1999) y Aguilar

et al. (2005) encontraron que un mayor crecimiento del dosel vegetal proporciona una mayor intercepción de luz, lo cual incrementa la fotosíntesis y producción de biomasa como resultado de un mayor aprovechamiento de los recursos hídricos y nutrimentales.

Ahora bien, con base a esto y a nuestros resultados podemos sugerir que con una mayor área foliar por planta, la producción superior de biomasa en plantas del **T3** fue posible, debido a una mayor tasa de fijación de CO₂ por unidad de área foliar (Murthy *et al.* 2005; Righetti *et al.* 2007; Casierra *et al.*, 2011). También la asimilación total se ve aumentada debido a un mayor área foliar y esto probablemente es la clave: ***mantener áreas foliares altas para así mantener la producción.***

Rendimiento y calidad floral

La función primaria de los órganos fuente (hojas) es proveer a la planta de los fotoasimilados y la energía requerida para su desarrollo. Tanto la traslocación como la fotosíntesis deben ser vistos como los procesos más fuertes que ocurren en las hojas y se ha reportado que tanto la capacidad fotosintética como la exportación de fotoasimilados por parte de la hoja son afectados por muchas variables incluidas: la edad de la planta, la etapa del desarrollo foliar, disponibilidad de nutrientes (Bazzaz *et al.*, 1987; Jiao y Grodzinski, 1998; Bazzaz *et al.*, 2000; Reekie y Bazzaz, 2005). La asignación de biomasa a los distintos órganos de la planta está limitada por la cantidad de recursos (fotoasimilados) disponibles y obedece a la relación estructura-función del órgano (Bazzaz *et al.*, 2000). Cuando la disponibilidad de recursos es alta estos son asignados a reproducción. Y si las estructuras reproductivas tienen una función en parte vegetativa (como flores e inflorescencias que tienen tallos con capacidad fotosintética), la inversión de biomasa será sobreestimada por la planta en cuanto a lo que se asigna para estos órganos reproductivos (Bazzaz *et al.*, 1987; Bazzaz y Grace 1997; Bazzaz *et al.*, 2000; Reekie y Bazzaz, 2005).

Distintos trabajos hechos en rosas han reportado que un incremento en la tasa fotosintética trae consigo un aumento en el área de la hoja de la flor, el diámetro y peso de las flores colectadas, también se ha encontrado una alta correlación entre estas 3 variables ($R^2= 0,73$) lo que indicaría que el desarrollo del brote floral es dependiente de los asimilados producidos y que aproximadamente del 50 a 65% del peso final del brote seco se derivaría de las hojas y el tallo de las flores (Plaut *et al.*, 2006). El incremento en la fotosíntesis y en la tasa de exportación de los fotoasimilados es la razón más importante para el incremento de la biomasa y la productividad del cultivo de rosas (Jiao y Grodzinski, 1998; Plaut *et al.*, 2006). En nuestro trabajo realizado con Gerberas también se encontró una alta correlación entre la asimilación de CO₂, el área foliar total y el número promedio de flores mensuales ($R^2= 0,84$) lo que indicaría que el aumento en el **NpFM** se debió a que no hubo limitaciones de recursos, y que una gran parte de los fotoasimilados se destinó a esta estructura reproductiva (inflorescencia).

En el presente trabajo la dinámica en la producción de flores tuvo una tendencia al aumento, conforme aumentó la dosis de **N** en la solución fertilizante. El incremento de **N** tuvo influencia directa sobre los ciclos de floración evaluados a través de los tiempos muestrales, estos resultados coinciden con la mayoría de los trabajos reportados para esta especie, independientemente del cultivar o variedad evaluada, hay una tendencia general al aumento de la producción de flores conforme aumenta el suministro de **N** a nivel de sustrato (Dufault, 1990; Ashwath *et al.*, 1997; Guerra *et al.*, 2005; Pimple *et al.*, 2006; Şirin 2011; Khosa *et al.*, 2011). Esta tendencia también es reportada para otros cultivos de flores como el *Lilium* cultivar Starngazer® (Betancourt *et al.*, 2005) y para la *Freesia* (*Freesia x hybrida*) cultivar Versailles® (Rodríguez *et al.*, 2009).

Jaimez *et al.* (2012) registró una producción promedio de 2,1 flores por planta mensual (en plantas menores de 2 años) para este mismo cultivar de Gerbera (Cirilo®). Los resultados de este experimento muestran que

aumentando la dosis de N en la solución fertilizante no sólo se logra obtener una mayor cantidad de flores/planta para dicho cultivar, sino que también al aumentar de 75 a 112,5 mgN planta⁻¹ día⁻¹ se puede obtener una mayor producción de flores en plantas que están por encima de 3 años, edad en la cual se recomienda el cambio de las plantas ya que el cultivo se vuelve improductivo económicamente hablando. Ahora bien se recomendaría hacer un seguimiento en el tiempo del rendimiento del cultivo y de esta manera saber que tanto se mantiene este buen nivel de producción; y así establecer métodos de manejo más eficientes, ya que autores como Ortega *et al.* (2006) en sus investigaciones han reportado que el aumento del suministro de N en las Gerberas afecta la susceptibilidad del cultivo a plagas como la mosca blanca (*Trialeurodes vaporariorum*), ya que la savia se hace más rica en aminoácidos, lo que facilita el establecimiento y crecimiento poblacional de esta.

Otro aporte de los resultados del presente trabajo apunta al uso eficiente de los fertilizantes ya que nuestros resultados ponen de manifiesto que la dosis usada como control (**T0**: 75 mgN planta⁻¹ día⁻¹) que es la usada por la estación experimental **IIAP-ULA** y por los floricultores de Gerberas de la región (Jaimez, comunicación personal) no muestra ninguna diferencia con el **NpFM** del **T1** (56 mgN planta⁻¹ día⁻¹) (ver tabla 4). Esto demostraría que las diferencias genotípicas existentes entre cultivares no sólo jugarían un papel importante en lo que a producción de biomasa e intercambio de gases se refiere, sino que también habrían diferencias en los requerimientos de nutrientes (en este caso el N) por parte de la planta. En los resultados de Jaimez *et al.* (2012) (ver tabla 5) pone de manifiesto esta afirmación, en ellos se puede observar que bajo la misma dosis de N cada cultivar responde de forma diferente en cuanto a la producción de flores, por lo que sería recomendable y pertinente establecer niveles de requerimientos de nutrientes para cada cultivar, y no recomendar una dosis genérica para toda la especie, y de esta forma se podría evitar la pérdida de fertilizante por

exceso, y se apuntaría a una reducción en la dosis de fertilizante nitrogenado sin perjudicar los rendimientos.

Con base en esto, autores como Van Labeke y Dambre (1998) han reportado que se puede reducir el consumo de fertilizante nitrogenado en el cultivo de la Gerbera y ahorrar hasta un 35% de este. Estos autores concluyen en su investigación que reutilizando el agua de drenaje (que se logra implementando un sistema cerrado de drenaje en el invernadero) se puede ahorrar del 30 al 35% de los macroelementos y se puede bajar el consumo de nitrógeno de 2500 a 1620 kgN ha⁻¹ año⁻¹, lo cual trae consigo un beneficio ecológico, aunque ese consumo menor de N aun siga siendo un exceso, si se compara con las dosis de N usadas en el cultivo de cereales o tubérculos.

Tabla 5. Resultados Jaimez *et al.*, (2012) donde se aprecian las diferencias que existen entre las variables de intercambio de gases: asimilación de CO₂ (A; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), conductancia estomatosa (Gs; $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y el promedio en el número de flores por mes entre los distintos cultivares de *G. jamesonii*, cultivados bajo la misma densidad de flujo de fotones fotosintéticos (500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y la misma dosis de fertilización nitrogenada (75 mgN planta⁻¹ día⁻¹). En invernadero a 1936 m.s.n.m. Valores promedios de 9 plantas \pm error estándar.

Cultivar	A	Gs	NpFM
Dune	9,3 \pm 0,60 ^a	235 \pm 17 ^b	2,3 \pm 0,16 ^{ab}
Entourage	11,9 \pm 0,07 ^a	616 \pm 15 ^a	2,4 \pm 0,14 ^{ab}
Pk fantasy	10,0 \pm 0,07 ^a	237 \pm 59 ^b	2,6 \pm 0,22 ^a
Ruby red	10,5 \pm 0,13 ^a	453 \pm 90 ^{ab}	2,4 \pm 0,21 ^{ab}
Picobello	9,7 \pm 0,64 ^a	332 \pm 57 ^{ab}	2,1 \pm 0,18 ^{ab}
Amulet	8,9 \pm 0,05 ^a	325 \pm 51 ^{ab}	2,0 \pm 0,11 ^b
Kilimanjaro	10,2 \pm 0,43 ^a	306 \pm 17 ^b	2,2 \pm 0,16 ^{ab}
Cirilo	10,4 \pm 0,04 ^a	467 \pm 85 ^{ab}	2,1 \pm 0,20 ^{ab}

Diferentes letras en la misma columna indican diferencias significativas ($p < 0,05$) de acuerdo a test de Duncan.

El exceso del uso de fertilizantes nitrogenados en la agricultura no es sólo un problema que afecta a la economía, sino también un problema que puede traer asociado desequilibrios tanto en el suelo como en el medio ambiente.

En cuanto a las posibles estrategias para mitigar la contaminación de las aguas por nitratos y las emisiones de gases nitrogenados a la atmósfera, el principal reto es ajustar el aporte de fertilizante a la demanda del cultivo (Tilman *et al.*, 2002; De Pascale y Maggio, 2005). En este sentido, se busca desarrollar prácticas agrícolas mejoradas que puedan ser adoptadas por los agricultores, ya que se sabe que estos suelen utilizar más agua y fertilizante de lo que el cultivo requiere (Tilman *et al.*, 2002) En este sentido, Sagardoy (1993), Tilman *et al.* (2002) entre otros, plantean que la agricultura que utiliza elevadas aplicaciones de fertilizantes minerales, especialmente los nitrogenados, es la principal responsable del contenido de nitratos en las aguas superficiales y subterráneas, el cual puede llegar a ser tóxico a determinados niveles.

Se calcula que entre el 50 al 90 % de la carga de **N** en las aguas superficiales tiene su origen en las actividades agrarias (EEA 1999). Los impactos de una carga excesiva de nutrientes pueden manifestarse de forma directa por contaminación del agua potable o como factor de eutrofización que elimina el oxígeno necesario para la supervivencia de los organismos acuáticos, referente a esto Jhonson *et al.* (2007), Rohr *et al.* (2008) han probado que la elevada contribución de **N** en los ecosistemas acuáticos, como resultado de la fuerte utilización de **N** y **P** en la agricultura la cual conduce a la eutrofización aumenta la infección por patógenos (trematodos parásitos: *Ribeiroia ondatrae*) en anfibios.

Existen varias sustancias químicas capaces de destruir el ozono (**O₃**) en la estratósfera, una de ellas es el **NO** (óxido nítrico). Debido a que parte del **N₂O** (óxido nitroso) producido durante la desnitrificación se transforma en la estratósfera a **NO**, se especula que el aumento de la desnitrificación producido por un mayor uso de fertilizantes puede afectar la capa de ozono. El paso de **N₂O** a **NO** también se produce por la acción fotolítica de los rayos ultravioletas. El gas **N₂O** es muy eficiente, además, en atrapar la radiación infrarroja que se escapa del planeta, por lo que un aumento de este gas en la

atmósfera también puede contribuir al efecto invernadero (Harris *et al.*, 2011). En países como México y España se ha estimado el impacto de la agricultura en el cambio climático. Y de acuerdo con la información del inventario nacional de emisiones de gases de efecto invernadero, la agricultura es la segunda gran fuente de emisiones del gas de efecto invernadero N_2O , siendo las emisiones de este gas por parte de los suelos agrícolas, mayores que todo el sector transporte (MAGRAMA, 2012; INE, 2006).

La eficiencia en el uso del nitrógeno (**EUN**) es un valor que fluctúa mucho dependiendo del cultivo, por ejemplo para el caso de la fertilización de cereales con nitrógeno, la eficiencia de utilización del **N** ha sido estimada en el orden del 33 % a nivel mundial. Esta estimación se realizó teniendo en cuenta la producción mundial de cereales, la concentración de **N** en los granos, el consumo de fertilizantes y suponiendo que el suelo y la atmósfera aportan un 50 % del **N** total removido. Y de forma general se ha calculado que entre el 50 y el 80 % de **N** aplicado es aprovechado por el cultivo, lo que implica que entre el 20 y 50 % del **N** se pierde del sistema, con consecuencias perjudiciales tanto económicas como ambientales (Raun y Johnson, 1999).

Debido a que la recuperación del fertilizante nitrogenado por los cultivos es baja, hay un considerable interés en el desarrollo de cultivos que absorben y utilizan más eficientemente los nutrientes, por medio de la manipulación genética (Good *et al.*, 2004; Forde y Lea, 2007; Shrawat *et al.*, 2008). En este sentido hallazgos recientes han demostrado que la sobre expresión de enzimas específicas, tales como la Glutamina Sintetasa, puede aumentar significativamente el rendimiento del grano en el cultivo de arroz (Andrews *et al.*, 2004). En plantas transgénicas de *Brassica napus* (Canola) que sobre expresan la enzima alanina aminotransferasa, muestran una **EUN** mejorada. En comparación con el control (*Brassica* del tipo silvestre), las plantas transgénicas mostraron aumento de la biomasa y rendimiento de

semilla tanto en el laboratorio como en el campo, bajo condiciones de deficiencia de N. Estos cambios dieron como resultado una disminución del 40% en la cantidad de fertilizante nitrogenado aplicado y requerido en condiciones de campo para lograr rendimientos equivalentes al de las plantas de tipo silvestre (Good *et al.*, 2007).

El aumento en la **EUN** sería la clave reducir los efectos adversos que la agricultura produce al medio ambiente, considerando tanto el enfoque ecofisiológico aplicado a la agronomía, como la aplicación de la mejora genética a los cultivos. Para el cultivo de la Gerbera también se recomendaría usar cultivares con mayor potencial genético como Pk Fantasy® el cual con la misma dosis que el control y la misma tasa de **A** ($10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) tienen una producción 2,6 flores/planta siendo superior que el cultivar Cirilo® (2,0 flores/planta; ver Tabla 5).

La alta relación encontrada en el presente trabajo entre la dosis de **N** en la solución fertilizante, **A** y **NpFM** y entre estas dos variables y el **AFT** apoyarían una de nuestras hipótesis, la cual plantea que si hay un aumento en la tasa fotosintética y por ende una mayor cantidad de asimilados a medida que aumentemos la dosis de **N**, esperaríamos un incremento en el área foliar y en la producción de flores. Y que es posible no sólo recuperar sino aumentar la producción de flores en plantas mayores de 3 años.

Ahora bien si la clave para aumentar la producción de flores en este cultivo es mantener **AFT** altas para aumentar la asimilación total de CO_2 , y si se apunta a un uso racional de los fertilizantes, existen trabajos que estudian las relaciones que existen entre las plantas y microorganismos promotores del crecimiento vegetal como los hongos micorrízicos arbusculares, los cuales desempeñan un papel clave en la toma de nutrientes, la tolerancia al estrés ambiental y, en general, el mantenimiento de la salud radical, favoreciendo así el aumento del rendimiento de los cultivos (Matiru y Dakora, 2004).

Trabajos como los de Pedraza *et al.* (2001) Concluyen que la inoculación con hongos micorrízicos arbusculares, *Acaulospora scrobiculata* y *Glomus mosseae* incrementa significativamente el área foliar y el contenido de clorofila total en las plantas de Gerbera, estos autores encontraron que incluso sin fertilización pero con inoculación de los hongos se obtienen incrementos hasta del doble en el área foliar comparado con los tratamientos de 32 y 64 mgN planta⁻¹ sin inoculación fúngica. También Soroa *et al.* (2009) encontró que inoculando plantas de Gerbera con el hongo micorrízico arbuscular *Glomus hoi* like, se puede obtener un mayor número total de flores (de 21 flores a 35,3) y se puede incrementar el diámetro del capítulo floral. Lo mismo ha sido reportado para el cultivo de china aster (*Callistephus chinensis* (L.) por Chaitra (2006), donde reduciendo en un 50% la dosis del fertilizante e inoculando microorganismos benéficos (*Azospirillum* sp. ACD 15 y *Pseudomonas striata*) a las plantas se logró un área foliar y un número de flores por planta superior a la dosis recomendada por la bibliografía.

Todo lo anteriormente discutido nos hace cuestionarnos sobre: ¿si vale la pena el uso tan alto de N en la fertilización a pesar de que el aumento en el promedio del número de flores producidas mensualmente es pequeño (de 2 a 2,9 flores) y estadísticamente no significativo? Ya que distintos autores recomiendan dosis de N mucho más altas que las usadas en el presente trabajo, cantidades que van desde los 1110 hasta 3276 kgN ha⁻¹ año⁻¹ (ver anexo 6) para obtener la misma producción de flores (de 2 a 3 flores/planta/mes), esta práctica agronómica de aumentar la dosis de N para obtener altas producciones no sólo se utiliza en el cultivo de la Gerbera ya que en rosas también es común. Autores como Cabrera (2000) y Cabrera (2003) reportan que esta horticultura intensiva puede llegar a adicionar hasta 9000 kgN ha⁻¹ año⁻¹ para aumentar la producción de rosas (anexo 6).

Lograr una agricultura sustentable, plantea un dilema complejo en donde la meta de alcanzar altos rendimientos y grandes dividendos de los cultivos (el

mercado de la floricultura mundial importó en 2010 más de 7.000 millones de dólares y dicho mercado está valorado en 49.000 millones de dólares americanos (Proecuador, 2011)), contrasta con la necesidad de reducir el deterioro ambiental generado en el proceso productivo. Sin embargo, en lo que respecta a la utilización de fertilizantes, un manejo racional de los nutrientes agregados permite lograr óptimos niveles de productividad al tiempo que se minimiza el impacto sobre el ambiente.

Por lo que sería recomendable optimizar los planes de fertilización (fuente de fertilizante, dosis, tecnología de aplicación, etc.) para maximizar el aprovechamiento de los elementos esenciales y al mismo tiempo reducir al mínimo las pérdidas de nutrientes fuera del sistema (sustrato-planta). Para lo cual es fundamental conocer los factores que afectan cada mecanismo de pérdida de nutrientes, y a partir de ese conocimiento poner en marcha estrategias de fertilización que busquen minimizar la incidencia de los mismos (como implementar sistemas cerrados de drenaje en los invernaderos).

También sería recomendable el aumento del número de unidades muestrales (plantas) por tratamiento y de esta forma concluir de una manera más acertada o contundente si el aumento en la dosis de **N** influyó de forma directa o significativa en el crecimiento vegetativo del cultivo de la Gerbera.

El suministro de **N** no causó ningún efecto sobre las variables de calidad de las flores de Gerbera. Siendo el diámetro del capítulo floral una de las variables más importantes a la hora de comercializar las flores cosechadas, este trabajo buscaba un aumento de esta variable lo que incrementaría el valor comercial final del producto cosechado. Este resultado es igual al reportado por Zheng *et al.* (2004), Ortega *et al.* (2006) y Şirin (2011) quienes no encontraron ninguna respuesta o influencia de **N** sobre las variables de calidad de las flores, pero difiere con lo reportado por Savvas *et al.* (2003),

Guerra *et al.* (2005) y Pimple *et al.* (2006) quienes reportan un aumento en la longitud del tallo floral (**LTF**), diámetro del tallo floral (**DTF**) y diámetro del capítulo floral (**DCF**) en Gerberas, cuando aumenta la concentración de **N** suministrado. De las investigaciones anteriormente citadas y con los resultados obtenidos en este trabajo podemos apoyar las afirmaciones de algunos autores quienes atribuyen estas respuestas a las diferencias genotípicas existentes entre los cultivares o variedades de esta especie (Savvas *et al.*, 2003; Gutierrez *et al.*, 2005; Javad *et al.*, 2011) ya que las anteriores investigaciones han sido desarrolladas cada una, en distintos cultivares. Nuestros resultados rechazarían el planteamiento de que un mayor suministro de **N** permitiría obtener flores de mayor calidad. Sin embargo el hecho de que en este trabajo las flores tengan **LTF** igual o por encima de 40 cm y **DCF** mayor de 8 cm, indicaría según Rangel (2006) que las inflorescencias están clasificadas en el mercado como de calidad 1 o de tipo exportación.

Conclusiones

Según las hipótesis planteadas para este trabajo podemos concluir que:

- El aumento en la dosis de **N** a nivel del sustrato trajo como consecuencia un aumento en la asimilación de CO_2 de este cultivar.
- Bajo las condiciones climáticas del estudio los resultados de este experimento muestran que aumentando la tasa de asimilación de CO_2 se puede obtener una mayor producción de flores para el cultivar Cirilo® de *G. jamesonii*.
- La dosis de nitrógeno no afectó las variables de calidad de las flores en el cultivar estudiado, por lo que se rechaza lo planteado. Ya que se esperaba que un aumento en **A** trajera consigo un mejoramiento en las características que determinan una mayor calidad (mayor longitud y diámetro del tallo floral, mayor diámetro del capítulo floral), lo que implicaría un margen mayor de ganancias.

Reduciendo la dosis de **N** en un 25% ($56 \text{ mgN planta}^{-1} \text{ día}^{-1}$) se puede obtener la misma producción de inflorescencias por mes (2 flores) que con la dosis usada como control ($75 \text{ mgN planta}^{-1} \text{ día}^{-1}$) en el **IIAP-ULA** y en la región de los andes venezolanos, para el cultivar Cirilo®.

Bibliografía

Acevedo, D. 1991. Manual del laboratorio de ecología vegetal. ICAE. Facultad de ciencias básicas. Universidad de los Andes. Mérida – Venezuela. 26pp.

Aguilar, A., Grau, D. 1996. Efecto del abonado nitrogenado en el contenido de nitrógeno foliar en arrozal. Cahiers Options Méditerranéennes. Vol. 15 (4). Consultado Agosto 2012 En: <http://www.ressources.ciheam.org/com/pdf/c15-4/CI010944.pdf>

Aguilar, L., Escalante, J., Fucikovsky, L., Tijerina L., Mark, E. 2005. Área foliar, tasa de asimilación neta, rendimiento y densidad de población en girasol. Terra Latinoamericana. Vol. 23(3), 303-310.

Andersen, L., Wang, C. 2000. Leaching of nitrogen from container plants grown under controlled fertigation regimes. J. Environ. Hort. Vol. 18(1):8–12.

Andrews, M., Lea, P., Raven, J., Lindsey, K. 2004. Can genetic manipulation of plant nitrogen assimilation result in increased crop yield and greater N-use efficiency? *Ann. Appl. Biol.* Vol. 145: 25–40.

Ashok, K., Shrawat, R., Carroll, T., DePauw, M., Taylor, G., Good, A. 2008. Genetic engineering of improved nitrogen use efficiency in rice by the tissue-specific expression of alanine aminotransferase. *Plant Biotechnology Journal.* Vol. 6: 722–732.

Ashwath, C., Parthasarathy, A., Bhowmik, G. 1997. Response of gerbera to nitrogen. *Journal of ornamental horticulture.* Vol. 3: 59-64.

Assmann S., Gershenson, A. 1991. The cinetics of stomatal responses to VPD in *Vicia faba*: electrophysiological and water relations models. *Plant Cell*. Vol. 14: 455-465.

Autio, J. 2000. Supplementary lighting regimes strongly affect the quantity of gerbera flower yield. *Acta Horticulturae*. Vol. 515: 91-98.

Azocar, C. 2009. Intercambio de gases, relaciones hídricas y fluorescencia de la clorofila *a* en juveniles de cuatro especies forestales maderables en la Región Sur del Lago de Maracaibo. Trabajo de grado de maestría. Postgrado en ecología tropical, I.C.A.E. Ciencias, universidad de los Andes, Mérida-Venezuela.

Bañón, S., González, A., Fernández, J., Cifuentes, D. 1993. *Gerbera, Lilium, Tulipan y Rosa*. De. Mundi-Prensa. Madrid, 250 pp.

Bar-Yosef, B., Mattson, N., Lieth, H. 2009. Effects of NH₄:NO₃: urea ratio on cut roses yield, leaf nutrients content and proton efflux by roots in closed hydroponic system. *Scientia Horticulturae*. Vol. 122: 610–619.

Batelja, K., Goreta Ban, S., Bucán, L. 2009. Flower production of gerbera cultivars in two soilless substrates. *Agronomski Glasnik*. Vol. 2: 127-140.

Bazzaz, F., Chiariello, N., Coley, P., Pitelka, L. 1987. Allocating Resources to Reproduction and Defense. *BioScience* Vol. 37 (1): 58-67.

Bazzaz, F., Grace, J. 1997. *Plant resource allocation*. Academic press. California, USA.

Bazzaz, F., Ackerly, D., Reekie, E. 2000. Reproductive allocation in plants. *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities* (ed. M. Fenner), pp. 1–30. CABI Publishing. Wallingford.

Betancourt, M., Rodríguez, M., Sandoval, M., Gaytán E. 2005. Fertilización foliar una herramienta en el cultivo de *Lilium* cv. Starngazer. Revista Chapingo, Serie Horticultura. Vol. 11(2): 371-378.

Bowen, J. 1978. Análisis del tejido de las plantas: Errores costosos que hay que evitar. Crops and Soils Magazine.

Briceño, L., Jaimez, R., Espinoza, W. 2010. Influencia de la condición climática de diferentes localidades en el microclima del invernadero: región andina y central de Venezuela. Interciencia, vol. 35(5): 380-387.

Bueno, L., Camargo, J. 2012. Cambios del nitrógeno durante etapas de desarrollo temprano de la leucaena (*Leucaena leucocephala* (Lam) de Wit). Livestock Research for Rural Development. Vol. 24(2). Revisado en Agosto 2012 en: <http://www.lrrd.org/lrrd24/2/buen24033.htm>

Burns, I. 1994. Studies Of The Relationship Between The Growth Rate Of Young Plants And Their Total-N Concentration Using Nutrient Interruption Techniques: Theory And Experiment. Annals of botany. Vol. 74: 143-157.

Cabrera, R.I. 2000. Evaluating yield and quality of roses with respect to nitrogen fertilization and leaf nitrogen status. Acta Hort. (ISHS) 511:133-142. Disponible en: http://www.actahort.org/books/511/511_15.htm

Cabrera, R.I. 2003. Demarcating salinity tolerance in greenhouse rose production. Acta Hort. (ISHS) 609:51-57. Disponible en: http://www.actahort.org/books/609/609_5.htm

Caram, G., Angeloni, P., Prause, J. 2007. Determinación de la curva de dilución de nitrógeno en diferentes fases fenológicas del girasol. Agricultura técnica. Vol. 67(2): 189-195.

Casierra, F., Peña, J., Ultrichs, C. 2011. Crecimiento y eficiencia fotoquímica del fotosistema ii en plantas de fresa (*fragaria sp.*) afectadas por la calidad de la luz: implicaciones agronómicas. Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica. Vol. 14 (2): 43 - 53.

Cayuela, L. 2010. Introducción al diseño de experimentos. EcoLab, Centro Andaluz de Medio Ambiente, Universidad de Granada, Junta de Andalucía.

Cechin, I., de Fátima, T. 2004. Effect of nitrogen supply on growth and photosynthesis of sunflower plants grown in the greenhouse. Plant Science. Vol. 166: 1379– 1385.

Chaitra, R. 2006. Effect of integrated nutrient management on growth, yield and quality of china aster (*callistephus chinensis* (l.) nees). Tesis de Maestría. University of agricultural sciences, Dharwad.

Chapin, S. 1991. Integrated Responses of Plants to Stress. BioScience, Vol. 41 (1): 29-36. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/1311538>

Cristiano, G. Coccozza, M., La Viola, A., Sancilio, A. 2008. Influence of supplementary lighting on autumn-winter yield of four gerbera (*Gerbera jamesonii*) cultivars. Acta Horticulturae. Vol. 801 (2).

Dayan, E., Presnov, E., Fuchs, M. 2004. Prediction and calculation of morphological characteristics and distribution of assimilates in the ROSGRO model. Math. Comput. Simul. Vol. 65(1-2): 101-116.

De Pascale, S., Maggio, A. 2005. Sustainable Protected Cultivation at a Mediterranean Climate. Perspectives and Challenges. *Acta Hort.* Vol. 691: 29-42.

Díaz, A. 1999. Diseño estadístico de experimentos. Colección ciencia y tecnología. Editorial Universidad de Antioquia. 347pp.

Dole, J., Wilkins, H. 2005. Floriculture Principles and Species, 2nd ed., Pearson- Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

Dufault, R., Phillip, T., Kelly, J. 1990. Nitrogen and Potassium Fertility and Plant Populations Influence Field Production of Gerbera. *Hort Science* 25(12):1599-1602.

EEA. 1999. Nutrients in European Ecosystems. Environmental assessment report N° 4. European Environment Agency. EEA, Copenhagen.

Escalante, J. 1999. Área foliar, senescencia y rendimiento del girasol de humedad residual en función del nitrógeno. *Terra Latinoamericana.* Vol. 17(002): 149-157.

Escalante, L., Escalante, Y., Linzaga, E. 2007. La fertilización nitrogenada en el rendimiento del girasol en México. *Agronomía costarricense.* Vol. 31 (002): 95-100.

Evans, J. 1983. Nitrogen and Photosynthesis in the Flag Leaf of Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiol.* Vol. 72: 297-302.

Evans, J. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia.* Vol. 78: 9 19.

Fernández, G. 2012. Respuesta a la salinidad en maceta de las especies de gerbera y dalia en función del drenaje de riego. Trabajo final de pregrado. Departamento de producción vegetal, Escuela técnica superior de ingeniería agronómica, Universidad politécnica de Cartagena. Cartagena – España. Consultado octubre de 2012 en: <http://repositorio.bib.upct.es/dspace/bitstream/10317/2194/1/pfc4157.pdf>

Field, C. 1983. Allocating Leaf Nitrogen for the Maximization of Carbon Gain: Leaf Age as a Control on the Allocation Program. *Oecologia*. Vol. 56: 341-347.

Field, C., Mooney, H. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: *On the economy of plant form and function*, T.J. Givnish (ed). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 25-55.

Flexas J., Ribas, M., Diaz, A., Galmes J., Medrano, H. 2008. Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. *Plant, Cell and Environment*. Vol. 31: 602–621.

Forde, B., Lea, P. 2007. Glutamate in plants: metabolism, regulation, and signaling. *J. Exp. Bot.* Vol. 58: 2339–2358.

Gagnon, S., Dansereau, B. 1990. Influence of light and photoperiod on growth and development of gerbera. *Symposium on Bedding and Pot Plant Culture. Acta Horticulturae*. Vol. 272: 145-152.

Gamboa, L. 1991. Cultivo de Gerbera. 1^a ed. San José, C.R: EUNED/CINDE. 64p.

Gastal F., Lemaire G. 2002. N uptake and distribution in crops: an agronomical and ecophysiological perspective. *Journal of Experimental Botany* 53: 789-799.

Gaytán, A., Palomo, A., Godoy, S. 2001. Eficiencia en la producción y distribución de biomasa en variedades precoces de algodón. *Rev. Fitotec. Mex.* Vol. 24(2): 197-202.

Gifford, R., Thorne, J., Hitz, W., Giaquinta, R. 1984. Crop productivity and photoassimilate partitioning. *Science.* Vol. 225: 801-808.

Glass, A., Britto, D., Kaiser, B., Kinghorn, J., Kronzucker, H., Kumar, A., Okamoto, M., Rawat, S., Siddiqi, M., Unkles, S., Vidmar, J. 2002. The regulation of nitrate and ammonium transport systems in plants. *Journal of Experimental Botany. Inorganic Nitrogen Assimilation Special Issue,* Vol. 53: 855–864.

González, S., Perales, H., Salcedo, M. 2008. La fluorescencia de la clorofila a como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. *Revista de Educación Bioquímica.* Vol. 27: 119-129.

Good, A., Shrawat, A., Muench, D. 2004. Can less yield more? Is reducing nutrient input into the environment compatible with maintaining crop production? *Trends Plant Sci.* Vol. 9: 597–605.

Good, A., Johnson, S., DePauw, M., Carroll, R., Savidov, N., Vidamir, J., Lu, Z., Taylor, G., Stroehler, V. 2007 Engineering nitrogen use efficiency with alanine aminotransferase. *Can. J. Bot.* Vol. 85: 52–262.

Gracia, C. 2012. Ecología forestal: Estructura, funcionamiento y producción de las masas forestales. Un curso teórico-práctico sobre modelización del crecimiento de los bosques y su respuesta a la gestión y al cambio climático. Disponible en: www.ub.edu/ecologia/Carlos.Gracia/PublicacionesPDF/Fotos%C3%ADntesis.pdf

Grafiadellis, I., Mattas, K., Maloupa, E., Tzouramani, I., Galanopoulos, K. 2000. An Economic Analysis of Soilless Culture in Gerbera Production. HortScience. Vol. 35(2): 300–303.

Greenwood, D., Lemaire, G., Gosse, G., Cruz, P., Draycott, A., Neeteson, J. 1990. Decline in Percentage N of C3 and C4 Crops with Increasing Plant Mass. Ann Bot. Vol. 66 (4): 425-436.

Greenwood, D., Karpinets, T., Zhang, K., Bosh, A., Boldrini, A., Karawulova, L. 2008. A Unifying Concept for the Dependence of Whole-crop N : P Ratio on Biomass: Theory and Experiment. Annals of Botany. Vol. 102: 967–977.

Guerra, Y., Hernandez, M., Marreo, V., Ojeda, A., Martinez, M. 2005. Fertilización nitrogenada en el cultivo de gerbera (*Gerbera jamesonii*). Cuba [consulta 12-05-2011] disponible en: <http://www.fertilizando.com/articulos/Fertilizacion%20Nitrogenada%20en%20el%20Cultivo%20de%20la%20Gerbera.asp>

Gutierrez, A., Lavin, A. 2000. Mediciones lineales en la hoja para la estimación no destructiva del área foliar en vides Cv. Chardonnay. Agric. Téc. Chillán. Vol. 60(1). Disponible en: http://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0365-28072000000100007&lng=es&nrm=iso.

Gutiérrez, M., Reynolds, M., Escalante, J., Larqué, A. 2005. Algunas consideraciones en la relación entre fotosíntesis y el rendimiento de grano en trigo. Ciencia ergo sum. Vol. 12 (002): 149 – 154.

Hammad, S.A.; M.A. Abou-Seeda; A.M. El-Ghamry y E.M. Selim. 2007. Nitrate accumulation in spinach plants by using N-fertilizer types in alluvial soil. J. Appl. Sci. Res. 3(7): 511-518.

Harris, J., Feriz, M., García, A. 2011. Bosques, agricultura y clima: consideraciones económicas y políticas. Global development and environment institute, Tufts University. Disponible en: http://www.ase.tufts.edu/gdae/education_materials/modules/REDD_Spanish.pdf

He, J., Tan, L., Goh, C. 2000. Alleviation of photoinhibition in *Heliconia* grown under tropical natural conditions after release from nutrient stress. *J. Plant Nutr.* vol. 23 (2): 181-196.

Hernández, M. 1998. Estudio anatómico de la organogénesis *in vitro* en *gerbera jamesonii Bolus*. I. Origen ontogenético de los brotes adventicios. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 4(2): 67-73.

Hernández, M., Marrero, V., González, M., Salgado, J., Ojeda, A. 2008. Niveles de nitrógeno y su fraccionamiento en el cultivo del gladiolo para suelos Ferralíticos Rojos. *Pesq. agropec. bras., Brasília.* Vol. 43(1): 21-27.

Ho, L., Grange, R., Shaw, A. 1989. Source/sink regulation. In: *Transport of Photoassimilates*. D. A. Baker (Ed.). Logman Scientific & Technical. Essex, England. pp: 306-343.

Hoyos, V., Rodríguez, M., Cárdenas, J., Balaguera, H. 2009. Análisis del crecimiento de espinaca (*Spinacia oleracea* L.) bajo el efecto de diferentes fuentes y dosis de nitrógeno. *Revista colombiana de ciencias hortícolas.* Vol. 3 (2): 175-187.

INE. 2006. Inventario Nacional de Emisiones de Gases de Efecto Invernadero 2002. INE, México. 346pp.

Ioslovich, I., Gutman, P. 2005. On the botanic model of plant growth with intermediate vegetative–reproductive stage. *Theor. Pop. Biol.* Vol. 68 (3):147-156.

Jadwiga, T. 2008. the effects of cocopeat and fertilization on the growth and flowering of oriental lily ‘stargazer’. *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research.* Vol. 16: 361-370

Jaimez R. Araque O. Espinoza W. Azocar C. 2012. Dinamica de produccion de flores de cultivares de gerbera (*Gerbera jamesoni* H.): relación con fotosíntesis. *Revista de la facultad de agronomía de la Universidad del Zulia.* 29 (4). En prensa

Jaimez, R., Da-Silva, R., D’ Aubeterre, A., Allende, J., Rada, F., Figueiral, R. 2005. Variaciones microclimáticas en invernadero: efecto sobre las relaciones hídricas e intercambio de gases en pimentón (*capsicum annuum*). *Agrociencia* 39: 41-50.

Jarma, A., Carranza, C., Clavijo, J. 2010. Captación y uso de la radiación en plantas de estevia (*Stevia rebaudiana* Bert.) en el Caribe colombiano. *Agron. colomb.* Vol. 28 (1): 37-46.

Javad, N., Ahmad, K., Mostafa, A., Roya, K. 2011. Postharvest evaluation of vase life, stem bending and screening of cultivars of cut gerbera (*Gerbera jamesonii* Bolus ex. Hook f.) flowers. *African Journal of Biotechnology* Vol. 10(4): 560-566. Disponible en: <http://www.academicjournals.org/AJB>

Jeong, K., Whipker, B., McCall, I., Gunter, C., Frantz, J. 2009a. Characterization of nutrient disorders of gerbera hybrid “festival light eye pink”. *Acta Hort.* 843: 177-182.

Jeong, K., Whipker, B., McCall, I., Frantz, J. 2009b. Gerbera Leaf Tissue Nutrient Sufficiency Ranges by Chronological Age. *Acta Hort.* 843: 183-190.

Jiao, J., Grodzinski, B. 1998. Environmental influences on photosynthesis and carbón export in greenhouse roses during development of the flowering shoot. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* Vol. 123 (6): 1081-1088.

Johnson, P., Chase, J., Dosch, K., Hartson, R., Gross, J., Larson, D., Sutherland, D., Carpenter, S. 2007. Aquatic eutrophication promotes pathogenic infection in amphibians. *Proc. Natl. Acad. Sci.* Vol. 104 (15): 781–15 786.

Jones, H. 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany.* Vol. 49: 387–398.

Jones, Jr., J., Wolf, B., Mills, H. 1991. *Plant Analysis Handbook: A Practical Sampling, Preparation, Analysis, and Interpretation Guide.* Micro-Macro Publishing, Athens, GA. 141 p.

Justes, E., Mary, B., Meynard, J., Machet, M., Thelier L. 1994. Determination of a critical nitrogen dilution curve for Winter wheat crops. *Annals of botany.* Vol. 74: 397-407.

Kalra, Y. (Ed.). 1998. *Handbook of reference methods for plants analysis.* Florida – U.S.A. CRC Press. Taylor & Francis Group.

Keenan, T., Sabate, S., Gracia, C. 2009. The importance of mesophyll conductance in regulating forest ecosystem productivity during drought periods. *Global Change Biology.* Vol. 16 (3): 1019-1034.

Keenan, T., Sabate, S., Gracia, C. 2010. Soil water stress and coupled photosynthesis–conductance models: Bridging the gap between conflicting reports on the relative roles of stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis. *Agricultural and Forest Meteorology*. Vol. 150 (3): 443-453.

Khosa, S., Younis, A., Rayit A., Yasmeen, S., Riaz, A. 2011. Effect of Foliar Application of Macro and Micro Nutrients on Growth and Flowering of *Gerbera jamesonii* L. *American-Eurasian J. Agric. & Environ. Sci.* Vol. 11(5): 736-757.

Klossowski, W., Strojny, Z. 1983. Chemical analysis of substrate and leaves as method of determining gerbera nitrogen and magnesium nutrition requirements. *Prace Instytutu Sadownictwa i Kwiaciarnictwa w Skierniewicach* 8: 111-121.

Köppen, W., Geinger, R. 1954. *Klimader Erdc.* Justus Perthes Darnstad. Germany.

Krause, G., Weis, E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annals Review Plant Physiology* 26: 125-134.

Kuehl, R. 2001. *Diseño de experimentos. Principios estadísticos de diseño y análisis de investigación (Segunda edición).* Thomson Learning. D.F. México.

Lai, Q., Bao, Z., Zhu, Z., Mao, B., Qian, Q., He, Y. 2007. Effects of drought stress on photosynthesis of *Gerbera* modified by P (SAG12)- ipt. *Acta Hort. Sin.*, 2007, 34 (1): 157-162.

Lambers H., Chapin III F., Pons T. 2008. *Plant Physiological Ecology.* Springer, Berlin, Germany.

Lawlor, D. 1979. Effects of water and heat stress on carbon metabolism of plants with C3 and C4 photosynthesis. In: Mussel, H. y R. C. Staples (eds.), Stress Physiology in Crop Plants. John Wiley & Sons, U.S.A. pp. 303-326.

Lawlor, D., Lemaire, G., Gastal F. 2001. Nitrogen, plant growth and crop yield. In: Lea PJ, Morot-Gaudry J-F, eds. Plant nitrogen. Berlin: Springer-Verlag, 343–367.

Lawlor, D. 2002. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. Journal of Experimental Botany, Vol. 53: 773–787.

Lemaire G., Khaity M., Onillon B., Allirand J., Chartier M., Gosse G. 1992. Dynamics of accumulation and partitioning of nitrogen in leaves, Stems and roots of Lucerne in a dense canopy. Annals of Botany 70: 429-435.

Lindquist, J. 2001. Light-saturated CO₂ assimilation rates of corn and velvetleaf in response to leaf nitrogen and development stage. Weed Scienc. Vol. 49:706–710.

Juárez, P., Sandoval, M., González, V., Colinas, M. 2011. Comportamiento fisiológico postcosecha de tallos florales de rosa (*Rosa hybrida* L.) en respuesta al fósforo aplicado en precosecha. Revista Biociencias. Vol 1(2): 3 – 16.

Ludwig, F., Fernandes, D., Mota, P., Villas, R. 2010. Crescimento e produção de gérbera fertirrigada com solução nutritiva. Horticult. Bras. Vol. 28(4): 424-429.

Lüttge, U. 2008. Physiological ecology of tropical plants. Second edition. Springer. Darmstadt. 480p.

MAGRAMA. 2012. Inventario de emisiones de gases de efecto invernadero de España años 1990-2010. Comunicación a la secretaría del convenio marco sobre cambio climático y protocolo de Kioto. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, España. 729pp. Disponible en: http://www20.gencat.cat/docs/canvi-climatic/Home/Comerc%20de%20drets%20demissio/Procediment%20per%20al%20tramit%20dautoritzacio/Factors%20demissio/Documents/Informe_Inventario_GEI_Espana_1990-2010_Ed_2012_-_SCMCC.pdf

Marschner, H. 2002. Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, London.

Matiru, V., Dakora, F. 2004. Potencial use of rhizobial bacteria as promoters of plant growth for increased yield in landraces of African cereal crops. African Journal of Biotechnology 3: 1-7.

Maxwell, K., Johnson, G. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. J Exp Bot. Vol. 51(345): 659-668.

Miller, A., Fan, X., Shen, Q., Smith, S. 2007. Amino acids and nitrate as signals for the regulation of nitrogen acquisition. Journal of Experimental Botany, Vol. 59 (1): 111–119.

Mills, H., Jones Jr., J. 1996. Plant analysis handbook II. MicroMacro Publ. Athens, Georgia.

Mohotti, A., D. Lawlor. 2002. Diurnal variation of photosynthesis and photoinhibition in tea: effects of irradiance and nitrogen supply during grown in the field. Journal of Experimental Botany 53: 313-322.

Moon, J., Bailey, D., Fallahi, E., Jensen, R., Zhu, G. 1990. Effect of nitrogen application on growth and photosynthetic nitrogen use efficiency in two ecotypes of wild strawberry, *Fragaria chiloensis*. *Physiologia Plantarum*. Vol. 80 (4): 612–618.

Müller, P., Xiao-Ping, L., Niyogi, K. 2001. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiol*. Vol. 125: 1558–1566.

Murthy, R., Barron G., Dougherty, P., Engel, V., Grieve, K., Handley, L., Klimas, C., Potosnak, M., Zarnoch, S., Zhang, J. 2005. Increased leaf area dominates carbon flux response to elevated CO₂ in stands of *Populus deltoides* (Bartr.). *Global Change Biology*. Vol. 11: 716–731

Olalde, V., Escalante, J., Sánchez, P., Tijerina, L., Mastache, A., Carreño, E. 2000. Crecimiento y distribución de biomasa en girasol en función del nitrógeno y densidad de población en clima cálido. *Terra Latinoamericana*. Vol. 18 (004): 313-323.

Olivella, C., Vendrell, M., Savé, R. 1998. Abscisic acid and ethylene content in *Gerbera jamesonii* plants submitted to drought and rewatering. *Biol. Plant*. Vol 41: 613-616.

Olivella, C., Biel, C., Vendrell, M., Savé, R. 2000. Hormonal and physiological responses of *Gerbera jamesonii* to flooding stress. *HortScience*. Vol 35 (2):222–225.

Ortega, L., Miranda, D., Sandoval, M. 2006. Densidad de huevos y ninfas de mosca blanca *Trialeurodes vaporariorum* (west.) en *Gerbera jamesonii* H. bolus con diferentes regímenes de fertilización nitrogenada. *Agrociencias*. Vol. 40(003): 363-371.

Paradiso, R., De Pascale, S., Aprea, F., Barbieri, G., 2003. Effect of electrical conductivity levels of nutrients solutions on growth, gas exchange of two Gerbera cultivars in soilless system. *Acta Horticulturae* Vol. 609: 165-171.

Pearcy, R., Ehlenringer, J., Money, H., Rundell, P. 1989. *Plant Physiological Ecology: Field Methods and Instrumentation*. Chapman and Hall, New York. 457 p.

Pedraza, M., Jaen, D., Gutiérrez, A., Colinas, T., López, C. 2001. Crecimiento y nutrición de microplantas de gerbera inoculadas con hongos micorrízicos arbusculares. *Agrociencia*. Vol. 35 (002): 149-158.

Peil, R., Galvez, J. 2005. Reparto de materia seca como factor determinante de la producción de las hortalizas de fruto cultivadas en invernadero. *R. bras. Agrociência*. Vol. 11 (1): 05-11.

Pérez, J., Peña, E., Torres, C. 2007. Efecto del nitrógeno y la irradiación en la eficiencia fotosintética del anamú *Petiveria alliacea* (Phytolaccaceae). *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* Vol. 31(118): 49-55.

Pimple, A., Dalal, S., Nandre, D., Ghawade, S., Utgikar, S. 2006. Yield and quality of gerbera influenced by nitrogen and phosphorus levels under polyhouse conditions. *Internat. J. agric. Sci.* Vol. 2(2): 320-321.

Pisanu, A., Carletti, M., Leoni, S. 1994. Gerbera jamesonii cultivation with different inert substrates. *ISHS Acta Horticulturae*. Vol. 361.

Plaut, Z., Dayan, E., Grava, A., Presnov, E., Matan, E., Liu, F. 2006. Long Term Production of Rose Flowers in the Greenhouse under different Cooling Methods: II. Responses of the Flower Bud. *Europ.J.Hort.Sci.* Vol. 71 (1): 7-14.

Plénet, D., Lemaire, G. 2000. Relationships between dynamics of nitrogen uptake and dry matter accumulation in maize crops. Determination of critical N concentration. *Plant and Soil*. Vol. 216: 65–82

Pompelli, M., Martins, S., Antunes, W., Chaves, A., DaMatta, F. 2010. Photosynthesis and photoprotection in coffee leaves is affected by nitrogen and light availabilities in winter conditions. *Journal of Plant Physiology*. Vol. 167 (13): 1052–1060.

Proecuador. 2011. Análisis sectorial de flores. Ministerio de relaciones exteriores, comercio e integración. Disponible en: <http://www.proecuador.gob.ec/wp-content/uploads/downloads/2012/01/PROEC-AS2011-FLOR ES.pdf>

Rada, F., Garcia, C., Ataroff, M. 2009. Leaf gas Exchange in canopy species of a Venezuelan cloud forest. *Biotropica*. Vol. 41(6): 659–664.

Radin, J. Boyer, J. 1982. Control of Leaf Expansion by Nitrogen Nutrition in Sunflower Plants. Role of hydraulic conductivity and turgor. *Plant Physiol*. Vol 69: 771-775.

Radin, J. 1990. Responses of Transpiration and Hydraulic Conductance to Root Temperature in Nitrogen- and Phosphorus-Deficient Cotton Seedlings. *Plant Physiol*. Vol 92: 855-857.

Rangel, M., Ruiz, L. 2006. Calcio en el cultivo de la gerbera. III encuentro “Participación de la Mujer en la Ciencia”. Memoria de Trabajos en Extenso. Centro de Investigaciones en Óptica (CIO), León Guanajuato.

Raun, W., Johnson, G. 1999. Improving nitrogen use efficiency for cereal production. *Agron. J*. Vol. 91: 357–363.

Rengel, Z. 2000. Mineral Nutrition of crop, fundamentals mechanisms and implications. Food products press.

Reekie, E., Bazzaz, F. (Ed.). 2005. Reproductive Allocation in Plants, 1st Edition. Elsevier academic press. Burlington.

Rincón, L., Pérez, A., Pellicer, C., Sáez, J., Abadía, A. 2002. Influencia de la fertilización nitrogenada en la absorción de nitrógeno y acumulación de nitratos en la lechuga iceberg. Invest. Agr.: Prod. Prot. Veg. Vol. 17 (2): 303-318.

Righetti, T., Vasconcelos, C., Sandrock, D., Ortega, S., Moreno, Y., Meza, F. 2007. Assessments of CO₂ Assimilation on a Per-leaf-area Basis are Related to Total Leaf Area. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 132 (2): 230–238.

Rodriguez, J., Andrade, M., Ayala, J., Alia, I., Lopez, V., Perez, G. 2009. Nitrógeno y Potasio en el crecimiento y floración de Freesia. (en línea) Mexico [consulta 20-06-2011] disponible en: <http://somech.com.mx/congreso/presentacion/EJEMPLO%20RE SUMEN.pdf>

Rohr, J., Schotthoefer, A., Raffel, T., Carrick, H., Halstead, N., Hoverman, J., Johnson, C., Johnson, L., Lieske, C., Piwoni, M., Schoff, P., Beasley, V. 2008. Agrochemicals increase trematode infections in a declining amphibian species. *Nature*. Vol. 455: 1235-1239.

Sagardoy, J. 1993. Una visión global de la contaminación del agua por la agricultura. En: Prevención de la contaminación del agua por la agricultura y actividades afines. Informe sobre temas hídricos. FAO. Roma. Italia.

Sakata Ornamentals. 2011. Gerbera Festival. Disponible en: <http://www.sakataornamentals.com/ccLib/image/plants/PDF-3300.pdf>

Sanclemente, M., Peña, E. 2008. Crecimiento y eficiencia fotosintética de *Ludwigia decurrens* Walter (Onagraceae) bajo diferentes concentraciones de nitrógeno. Acta biol. Colomb. Vol. 13 (1): 175 – 186.

Savé, R., Peñuelas, J., Filella, I., Olivella C. 1995. Water relations, hormonal level, and reflectance of *Gerbera jamesonii* bolus chilling stress. J. Amer. Soc. Hort. Sci. Vol. 120 (3): 515–519.

Savvas, D., Karagianni, V., Kotsiras, A., Demopoulos, V., Karkamisi, I., Pakou P. 2003. Interactions between ammonium and pH of the nutrient solution supplied to gerbera (*Gerbera jamesonii*) grown in pumice. Plant and Soil, vol. 254: 393–402.

Scheurwater, I., Koren, M., Lambers, H., Atkin, O. 2002. The contribution of roots and shoots to whole plant nitrate reduction in fast- and slow-growing grass species. Journal of Experimental Botany. Vol 53: 1635-1642.

Schulze, E., Beck, E., Müller, K. 2005. Plant ecology. Springer – Verlag, Berlin, Alemania. pp 702.

Shrawat, A., Carroll, R., DePauw, M., Taylor, G., Good, A. 2008. Genetic engineering of improved nitrogen use efficiency in rice by the tissue-specific expression of *alanine aminotransferase*. Plant Biotechnology J. Vol 6: 722-732.

Silva, L. 2008. Diagnostico del estado nutricional de plantas de ave de paraíso (*Strelitzia reginae*) con el uso de ionómetros portátiles. Tesis. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Michoacán, México.

Şirin, U. 2011. Effects of different nutrient solution formulations on yield and cut flower quality of gerbera (*Gerbera jamesonii*) grown in soilless

culture system. African Journal of Agricultural Research. Vol. 6(21): 4910-4919.

Soroa, M. 2005. Revisión bibliográfica *Gerbera jamesonii* L. Bolus. Cultivos tropicales. Vol. 26(4): 65 – 75.

Soroa, M., Hernández, A., Soto, F., Terry, E. 2009. Identificación de algunas especies de microorganismos benéficos en la rizosfera de gerbera y su efecto en la productividad. Revista Chapingo. Serie horticultura, Vol. 15 (2): 41-48.

Soroa, M., Terry, E., Soto, F. 2010. Producción de flores de gerbera jamesonii establecida con diferentes arreglos espaciales y alternativas nutricionales. Agrotecnia de cuba. Vol. 34(2): 18 – 30.

Spiers, J., Davies, F., He, C., Bográn, C., Heinz, K., Starman, T., Chau, A. 2006. Effects of insecticides on gas exchange, vegetative and floral development, and overall quality of gerbera. HortScience. Vol. 41(3): 701-706.

Squeo, F., Cardemil, L. 2007. Fisiología Vegetal. Ediciones Universidad de La Serena, la Serena, Chile. Disponible en: <http://www.biouls.cl/librofv>

Taiz, L., Zeiger, E. 2006. Plant Physiology. 4th ed. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. USA. 764 p.

Theobald, J., Mitchell, R., Parry M., Lawlor D. 1998. Estimating the excess investment in ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase in leaves of spring wheat grown under elevated CO₂. Plant Physiology 118: 945-955.

Tilman, D., Cassman, K., Matson, P., Naylor, R., Polasky, S. 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*. Vol. 418: 671-677.

Torres, A., Lopez, R. 2012. Commercial Greenhouse Production. Recuperado del sitio de internet de internet de Purdue University, Department of Horticulture and Landscape Architecture: <http://www.extension.purdue.edu/extmedia/HO/HO-238-W.pdf>

Toth, V., Meszkaros, I., Veres, S., Nagy, J. 2002. Effects of the available nitrogen on the photosynthetic activity and xanthophyll cycle pool of maize in field. *J. Plant Physiol.* 159: 627–634.

Uhart, S.A. y F.H. Andrade. 1995. Nitrogen deficiency and maize: I. Effects on crop growth, development, dry partitioning and kernel set. *Crop Sci.* Vol. 35: 1376- 1383.

Valenzuela, M. 2001. Gerbera. Ediciones Hortitecnia Ltda., Bogotá, Colombia.

Van Labeke, M., Dambre, P. 1998. Gerbera cultivation on coir with recirculation of the nutrient solution: a comparison with rockwool culture. *Acta. Hort* 458: 357-362.

Vega, R., Escalante, J., Sánchez, P., Ramírez, C., Cuenca, E. 2001. Asignación de biomasa y rendimiento de girasol con relación al nitrógeno y densidad de población. *Terra latinoamericana.* Vol. 19(1): 75-81.

Villa, P. 2007. Efecto de la nutrición nitrogenada sobre el balance de carbono en el cultivo de papa (*Solanum tuberosum*). Trabajo de grado de maestría. Instituto De Ciencias Ambientales Y Ecológicas, Universidad de los Andes, Merida – Venezuela.

Vos, J., Biemond, H. 1992. Effects of nitrogen on development and growth of the potato plant. 1. Leaf appearance, expansion growth, life spans of leaves and stem branching. *Ann. Botany*. Vol. 70: 27–35.

Williams, L., Smith, R. 1985. Net CO₂ assimilation rate and nitrogen content of grape leaves subsequent to fruit harvest. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* Vol. 110: 846–850.

Zhao, X., Mao, Z., Xu, J. 2010. Gas Exchange, Chlorophyll and Growth Responses of *Betula Platyphylla* Seedlings to Elevated CO₂ and Nitrogen. *International Journal of Biology*. Vol.2 (1): 143-149.

Zheng, Y., Graham, T., Richard S., Dixon M. 2004. Potted Gerbera production in a subirrigation system using low-concentration nutrient solutions. *HortScience*. Vol. 39(6): 1283 – 1286.

Zheng, Y., Graham, T., Richard S., Dixon M. 2005. Can Low Nutrient Strategies Be Used for Pot Gerbera Production in Closed-Loop Subirrigation?. *Acta Hort.* Vol. 691: 365 – 372.

Zhu, X., Long, S., Ort, D. 2008. What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? *Current Opinion in Biotechnology*. Vol. 19:153 –159.

Anexos

Anexo 1

Tasas promedios de intercambio de gases para todos los meses. Transpiración (**E** ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), asimilación de CO_2 (**A** ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), conductancia estomática (**Gs** ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), relación concentración de CO_2 intercelular (**Ci**) y concentración de CO_2 ambiental (**Ca**) y eficiencia en el uso del agua (**EUA** ($\mu\text{mol de CO}_2 \text{ mmol de H}_2\text{O}^{-1}$) obtenidos durante los 4 meses de muestreo para cada tratamiento (**T**), \pm el error estándar de la media. (n= 12). Valores en la misma columna con distinta letra son significativamente diferentes (contraste a posteriori aplicando el método de Dunn, $p < 0.05$).

Promedio de todos los Meses					
T	E	A	Gs	Ci/Ca	EUA
0	2,1 \pm 0,1 ^b	10,2 \pm 0,2 ^{bc}	183,1 \pm 11,9 ^a	0,7 \pm 0,1 ^a	5,6 \pm 0,4 ^a
1	2,3 \pm 0,1 ^{ab}	9,2 \pm 0,3 ^b	189,6 \pm 16,0 ^a	0,7 \pm 0,0 ^a	4,6 \pm 0,3 ^a
2	2,2 \pm 0,1 ^{ab}	11,5 \pm 0,2 ^{ab}	192,3 \pm 13,1 ^a	0,7 \pm 0,0 ^a	6,4 \pm 0,7 ^a
3	2,6 \pm 0,2 ^a	12,1 \pm 0,3 ^a	197,1 \pm 20,6 ^a	0,7 \pm 0,0 ^a	5,0 \pm 0,4 ^a

Anexo 2

Tasas promedios de intercambio de gases para cada mes de muestreo. Densidad de flujo de fotones fotosintéticos (**DFFF** ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiración (**E** ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), asimilación de CO_2 (**A** ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), conductancia estomática (**Gs** ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), relación concentración de CO_2 intercelular (**Ci**) y concentración de CO_2 ambiental (**Ca**) y eficiencia en el uso del agua (**EUA** ($\mu\text{mol de CO}_2 \text{ mmol de H}_2\text{O}^{-1}$) obtenidos durante los 4 meses de muestreo para cada tratamiento (**T**), \pm el error estándar de la media. (n= 3). Valores en la misma columna con distinta letra son significativamente diferentes (contraste a posteriori aplicando el método de Dunn, $p < 0.05$).

Mes 0							
T	DFFF	Ci	E	A	Gs	Ci/Ca	EUA
0	547,3 \pm 8,3 (a)	280,3 \pm 4,0 (a)		11,8 \pm 0,8 (a)		0,8 \pm 0,0 (a)	
1	578,9 \pm 14,7 (a)	271,9 \pm 9,7 (a)		9,9 \pm 0,5 (a)		0,8 \pm 0,0 (a)	
2	552,1 \pm 14,8 (a)	278,0 \pm 10,1 (a)		10,9 \pm 0,7 (a)		0,8 \pm 0,0 (a)	
3	590,0 \pm 10,4 (a)	296,3 \pm 2,1 (a)		9,5 \pm 0,5 (a)		0,8 \pm 0,0 (a)	

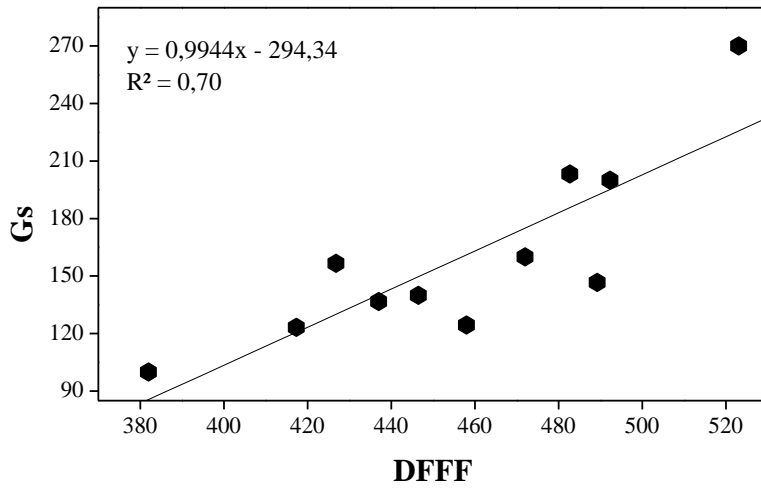
Mes 1							
T	DFFF	Ci	E	A	Gs	Ci/Ca	EUA
0	557,0 \pm 19,9 (a)	299,8 \pm 6,4 (ab)		10,6 \pm 0,4 (c)		0,8 \pm 0,0 (a)	
1	480,9 \pm 9,4 (ab)	283,4 \pm 10,7 (ab)		10,8 \pm 0,8 (bc)		0,8 \pm 0,0 (a)	
2	424,1 \pm 41,4 (b)	308,1 \pm 4,1 (a)		13,4 \pm 0,5 (ab)		0,8 \pm 0,0 (a)	
3	570,2 \pm 43,3 (ab)	275,8 \pm 13,8 (b)		14,9 \pm 0,4 (a)		0,8 \pm 0,0 (a)	

Mes 2							
T	DFFF	Ci	E	A	Gs	Ci/Ca	EUA
0	455,4 \pm 7,5 (ab)	246,5 \pm 11,5 (a)	1,6 \pm 0,1 (b)	10,5 \pm 0,8 (ab)	160,0 \pm 16,9 (a)	0,6 \pm 0,0 (a)	6,3 \pm 0,5 (a)
1	408,7 \pm 8,6 (b)	247,6 \pm 12,2 (a)	1,6 \pm 0,1 (b)	8,5 \pm 0,5 (b)	126,7 \pm 13,1 (a)	0,6 \pm 0,0 (a)	5,6 \pm 0,4 (a)
2	510,1 \pm 7,1 (a)	231,3 \pm 12,9 (a)	2,3 \pm 0,1 (a)	12,4 \pm 0,4 (a)	188,9 \pm 22,5 (a)	0,6 \pm 0,0 (a)	5,6 \pm 0,3 (a)
3	474,1 \pm 9,5 (a)	228,3 \pm 15,4 (a)	2,2 \pm 0,1 (ab)	11,2 \pm 0,2 (a)	161,5 \pm 14,6 (a)	0,6 \pm 0,0 (a)	5,3 \pm 0,4 (a)

Mes 3							
T	DFFF	Ci	E	A	Gs	Ci/Ca	EUA
0	386,4 \pm 8,0 (a)	240,2 \pm 23,0 (a)	1,7 \pm 0,1 (a)	10,4 \pm 0,3 (ab)	206,7 \pm 24,3 (a)	0,6 \pm 0,1 (a)	6,9 \pm 0,8 (a)
1	359,0 \pm 16,9 (a)	210,6 \pm 18,0 (a)	1,5 \pm 0,2 (a)	9,2 \pm 0,4 (b)	122,2 \pm 15,3 (b)	0,6 \pm 0,0 (a)	6,0 \pm 0,5 (a)
2	366,8 \pm 18,1 (a)	223,7 \pm 20,4 (a)	1,6 \pm 0,2 (a)	10,5 \pm 0,5 (ab)	144,4 \pm 16,2 (ab)	0,5 \pm 0,0 (a)	8,4 \pm 2,2 (a)
3	364,5 \pm 28,5 (a)	243,7 \pm 23,0 (a)	2,3 \pm 0,3 (a)	12,8 \pm 0,7 (a)	180,9 \pm 30,7 (ab)	0,6 \pm 0,1 (a)	6,6 \pm 1,1 (a)

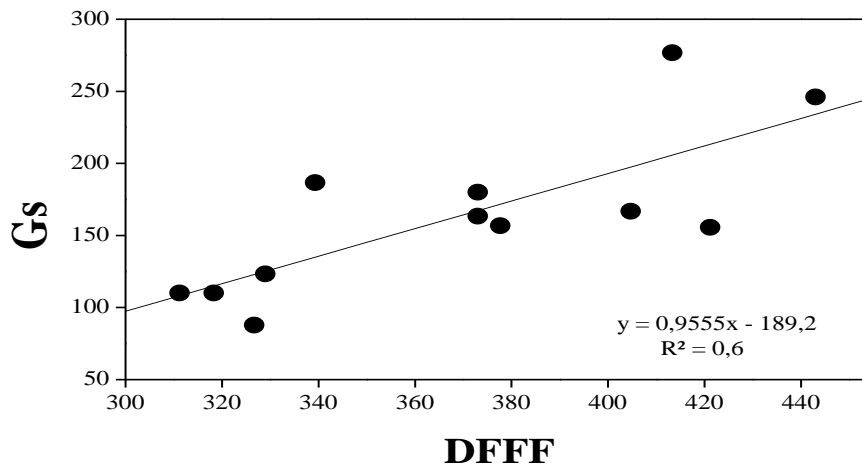
Mes 4							
T	DFFF	Ci	E	A	Gs	Ci/Ca	EUA
0	547,4 \pm 11,0 (ab)	271,5 \pm 15,7 (ab)	3,0 \pm 0,4 (a)	9,1 \pm 0,6 (ab)	246,7 \pm 24,8 (a)	0,7 \pm 0,0 (a)	3,7 \pm 0,6 (ab)
1	532,3 \pm 8,4 (b)	312,5 \pm 5,4 (a)	3,7 \pm 0,2 (a)	8,5 \pm 0,4 (b)	320,0 \pm 27,5 (a)	0,8 \pm 0,0 (a)	2,4 \pm 0,2 (b)
2	518,7 \pm 2,9 (b)	270,5 \pm 12,7 (b)	2,8 \pm 0,3 (a)	10,2 \pm 0,4 (a)	243,7 \pm 23,4 (a)	0,7 \pm 0,0 (a)	5,0 \pm 0,8 (a)
3	568,3 \pm 5,2 (a)	269,9 \pm 19,8 (ab)	3,5 \pm 0,3 (a)	9,6 \pm 0,4 (ab)	248,9 \pm 35,0 (a)	0,7 \pm 0,0 (a)	3,0 \pm 0,3 (ab)

Anexo 3



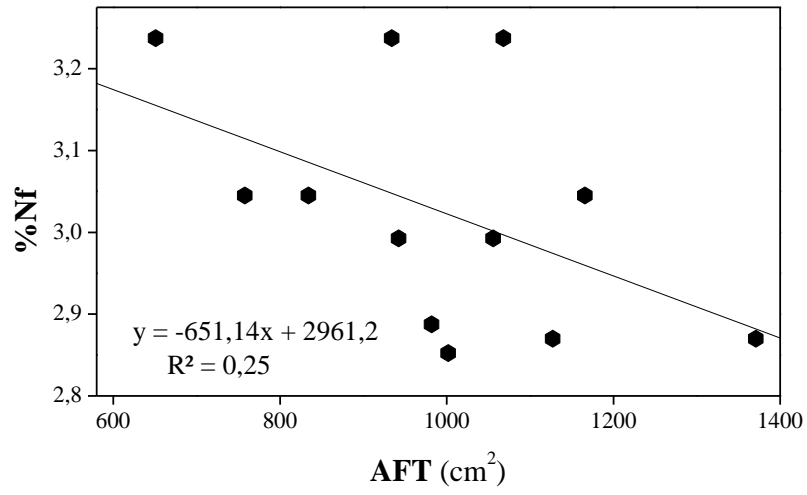
Relación entre la conductancia estomatica (G_s , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y la densidad de flujos de fotones fotosintéticos (DFFF, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Para el segundo mes de mediciones. ($n= 3$).

Anexo 4



Relación entre la conductancia estomatica (G_s , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Para el tercer mes de mediciones. ($n= 3$).

Anexo 5



Relación entre la concentración de nitrógeno foliar (%Nf) y el área foliar total (AFT).

Anexo 6

Dosis de fertilización nitrogenada usadas y recomendadas por distintos autores en distintas latitudes, para el cultivo de flores.

kgN ha⁻¹ año⁻¹	Autor	Cultivo	Observación
2037	Pisanu <i>et al.</i> (1994)	Gerbera	Dosis para obtener 2,6 flores/planta/mes
1620 2500	Van labeke y Dambre (1998)	Gerbera	Disminuyendo la dosis de N no se afectó la producción de flores
2497	Grafiadellis <i>et al.</i> (2000)	Gerbera	Dosis para obtener 3 flores/planta/mes
1727	Savvas <i>et al.</i> (2003)	Gerbera	Dosis control
1111	Zheng <i>et al.</i> (2004)	Gerbera	Se disminuyó la dosis de N y la producción de flores no bajó
1834	Ortega <i>et al.</i> (2006)	Gerbera	Dosis usada como control
2730	Spiers <i>et al.</i> (2006)	Gerbera	Dosis usada como básica para cada tratamiento de toxicidad
1880	Batelja <i>et al.</i> (2009)	Gerbera	Dosis usada como control
3057	Jeong <i>et al.</i> (2009a)	Gerbera	
3276	Jeong <i>et al.</i> (2009b)	Gerbera	Dosis recomendada para el cultivo de Gerberas en los EE.UU.
2440	Jaimez (comunicación personal)	Gerbera	Dosis usada para obtener 3 flores/planta/mes, por los productores de bailarines (Andes venezolanos)
1497	Jadwiga (2008)	Lirio (cv. Stargazer)	
4805	Andersen y Wang (2000)	Rosas	Densidad de plantas usada 40 por m ²
2948	Cabrera (2000)	Rosas	%Nf recomendado era del 3% usando el doble de la dosis de N, pero se probó que con 2,4% de Nf la producción no decae y se usa menos fertilización nitrogenada

kgN ha⁻¹ año⁻¹	Autor	Cultivo	Observación
Hasta 9000	Cabrera (2003)	Rosas	Este autor hace referencia a que la alta producción de rosas, requiere grandes cantidades de agua y nutrientes. Y que hasta el 50% del N aplicado en la fertilización se pierde por lixiviación.
6781 7174	Bar-yosef <i>et al.</i> (2009)	Rosas	Para obtener 7,5 flores/planta se recomiendan 6781 kgN/ha/año, pero que el 50% del N adicionado sea en forma de urea y el otro 50% en forma de NO ₃
6879	López <i>et al.</i> (2011)	Rosas	Dosis: 25% de la solución de Steiner, al inicio de la plantación