

**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLÓGICAS
POSTGRADO EN ECOLOGÍA TROPICAL**

TESIS DE MAESTRÍA

Efecto de la nutrición nitrogenada sobre el balance de carbono en el cultivo de papa (*Solanum tuberosum*)

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

Pedro Manuel Villa

Tutora: Dra. Lina Sarmiento

Cotutor: Dr. Fermín Rada

Mérida-Venezuela, Septiembre 2007

www.bdigital.ula.ve

Este proyecto de investigación fue financiado por el Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA), y cofinanciado por el Consejo de Desarrollo Científico Humanístico y Tecnológico (CDCHT) de la Universidad de Los Andes, proyectos C -1363 - 05 - 01 - Em, y C - 1362 - 65 - A.

Agradecimientos

A Dios porque siento que siempre ha estado cerca, en cada instante de mi vida.

A mi familia por todo su amor, apoyo y confianza durante todos mis estudios.

A mi tutora Lina Sarmiento, por haberme orientado y apoyado en todas las fases de la tesis, por otorgarme muchísimos conocimientos y herramientas determinantes para mi formación académica, además de ser un ejemplo de dedicación al trabajo.

Al profesor Fermín Rada, quien me apoya durante mi maestría y siempre ha sido un ejemplo a seguir profesionalmente, y sobre todo por su calidad humana.

Al profesor Pascual Soriano que de muchas maneras siempre estuvo pendiente de mi trayectoria académica durante el postgrado, y que independientemente de mis orientaciones ecológicas, me brindo su tiempo, confianza y amistad.

Al Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, por todo el apoyo y confianza. Especialmente a José Salas, Lisbeth Dugarte y Solymar Centeno en Mérida. A Jesús Infante e Iris Sánchez en Puerto Ayacucho.

Al Instituto de Investigaciones Agropecuarias, a todo el personal docente y técnico (Wilmer, Luis Cedeño, Kleira), y especialmente a todos los muchachos que siempre estuvieron a la orden.

A Zulay Méndez, Jhonny Márquez, Francis Guillén, Coromoto Molina, Idalba Guadua, Nancy Gaviria, por su invaluable colaboración, siempre buena disposición y los buenos momentos compartidos durante todo el ensayo experimental y la maestría.

A los profesores Ernesto Medina, Dimas Acevedo y Daniel Machado, por sus importantes observaciones como jurados de la tesis.

A todos los profesores del postgrado de ecología tropical del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, quienes sin duda alguna también fueron determinantes en mi formación académica. Especialmente a los profesores Carlos García, Yann Martineau y Aura Azocar quienes me brindaron sugerencias importantes para la tesis.

A mis buenos amigos Christiam, Roxibell, Alfredo, Luís, Juan Carlos, Erick y Erica, Vanessa, Isbelia, Gloria Adriana, Antonio, Danilo, Adrian, Sonia, Joselin, Sonimar, Dessire, Franklin, Patricia, Claudia, Elizabeth. A todos ellos por siempre estar allí y brindarme su amistad, y por supuesto a todos los demás panas que faltan por mencionar.

A mi familia Gavini, quienes desde siempre me han brindado algo muy especial: Mucho cariño, y en esta ultima fase de la tesis fueron un gran incentivo, especialmente la abuela María.

A las familias Sánchez, Aldana, Sosa, Gorrochotegui de Mérida por abrirme las puertas de sus casas y sobre todo por haberme brindado su valiosa amistad.

A PROINPA, especialmente a los señores Luis Castillo y Rafael Romero por regalarme las semillas de papas certificadas para los experimentos de la tesis, en aquellos momentos críticos y de escasez a nivel nacional.

A SERVIFERTIL por otorgarme su apoyo facilitándome los fertilizantes necesarios para el establecimiento de los ensayos experimentales.

www.bdigital.ula.ve

Dedicatoria

A mi familia (Myriam, Claudia y Manuel).

Índice general

	Página
Resumen.....	15
1. INTRODUCCIÓN.....	17
2. ANTECEDENTES.....	14
2.1. Crecimiento del cultivo y disponibilidad de nitrógeno.....	21
2.2. Distribución del nitrógeno en el dosel y fotosíntesis.....	24
2.3. Fotosíntesis foliar.....	26
2.4. Respiración.....	27
2.5. Modelo de respiración.....	29
2.6. Fenología y ecofisiología del cultivo de papa.....	32
3. HIPÓTESIS.....	34
3.1. Hipótesis del "exceso de asimilados".....	34
3.2. Hipótesis del "cambio de asignación".....	35
3.3. Hipótesis del "cambio en los procesos del balance del carbono".....	41
4. OBJETIVOS.....	43
4.1. Objetivo general.....	43
4.2. Objetivos específicos.....	43
4.3. Estructura de la tesis.....	44
5. METODOLOGÍA.....	45
5.1. Área de estudio.....	45
5.2 Cultivo.....	46
5.3 Diseño experimental.....	46
5.4 Diseño de la parcela	49
5.5 Prácticas agronómicas.....	51
5.6. Mediciones.....	53

5.6.1. Emergencia del cultivo.....	53
5.6.2. Biomasa vegetal.....	53
5.6.4. Ángulo foliar	54
5.6.5. Índice de Área Foliar	54
5.6.6. Fotosíntesis.....	59
5.6.7. Respiración.....	60
5.6.8. Parámetros climáticos	61
5.9. Procesamiento de los datos.....	61
5.10. Análisis estadístico.....	64
5.11. Modelo ecofisiológico de crecimiento del cultivo	65
5.11.1. Descripción del modelo.....	67
6. RESULTADOS.....	75
6.1. Respuesta de la fotosíntesis a la nutrición de nitrógeno.....	75
6.1.1. Emergencia del cultivo.....	75
6.1.2. Fotosíntesis foliar	76
6.1.3. Área foliar específica.....	81
6.1.4. Nitrógeno foliar	82
6.1.5. Fotosíntesis por peso y eficiencia en el uso del nitrógeno	85
6.1.6. Relación entre la fotosíntesis, respiración y concentración de nitrógeno.....	87
6.2. Efecto de la nutrición nitrogenada sobre la distribución de la biomasa y del nitrógeno	94
6.2.1. Biomasa y nitrógeno total	94
6.2.2. Distribución de biomasa.....	96
6.2.3. Crecimiento y migración de asimilados.....	102
6.2.4. Dinámica de la concentración de nitrógeno.....	105
6.2.5. Distribución de nitrógeno en la planta.....	108
6.2.6. Acumulación y migración de nitrógeno.....	113
6.3. Índice de nutrición de nitrógeno y su relación con parámetros de crecimiento del cultivo de papa	116
6.3.1. Curva de dilución de N e índice de nutrición de nitrógeno (INN)	116
6.3.2. Índice de área foliar	118

6.3.3. Radiación interceptada (IPAR) y eficiencia en el uso de la radiación (RUE).....	121
6.3.4. Relación de la biomasa total con el NNI, IPAR y RUE.....	124
6.3.5. Nitrógeno por unidad de área foliar	126
6.3.6. Relación entre el índice de nutrición de nitrógeno y el nitrógeno foliar.....	126
6.3.7. Distribución de nitrógeno en el dosel.....	128
6.4. Efecto del suministro de nitrógeno sobre la respiración en la oscuridad del cultivo de papa.....	129
6.4.1. Efecto de la fertilización nitrogenada.....	129
6.4.2. Comparación de métodos de respiración.....	136
6.4.3. Oscilación de la temperatura.....	138
6.5. Simulación del crecimiento del cultivo y del balance de carbono.....	139
6.5.1. Calibración del modelo para los diferentes tratamientos.....	139
6.5.2. Coeficientes de asignación de asimilados.....	140
6.5.3. Coeficientes de translocación.....	143
6.5.4. Coeficientes de mortalidad.....	144
6.5.5. Exudación.....	145
6.5.6. Respiración.....	145
6.5.7. Procesos del balance de carbono.....	145
7. DISCUSIÓN.....	147
7.1. Asimilación de carbono y la hipótesis del “exceso de asimilados”.....	150
7.1.1. Efecto de la concentración de N foliar sobre la fotosíntesis.....	150
7.1.2. Área foliar específica y eficiencia en el uso del nitrógeno.....	156
7.1.3. Inferencias sobre la asignación del N foliar	160
7.1.4. Efecto de la ubicación en el dosel	162
7.1.5. Producción de asimilados.....	164
7.2. Crecimiento del cultivo y distribución de biomasa y nitrógeno.....	166
7.2.1. Efecto de la fertilización sobre la producción y distribución de biomasa	166
7.2.2. Inferencias sobre la regulación hormonal en la distribución de la biomasa.....	169
7.2.3. Relación raíz: vástago.....	170
7.2.4. Concentración y asignación de nitrógeno.....	172

7.2.5. Migración de asimilados y nitrógeno.....	174
7.2.6. Efecto de la fertilización sobre parámetros de crecimiento del cultivo.....	175
7.2.7. Distribución del nitrógeno en el dosel.....	178
7.3. Respiración del cultivo de papa.....	180
7.3.1. Efecto de la temperatura.....	184
7.3.2. Efecto de la concentración de nitrógeno.....	186
7.4. Modelización.....	188
7.4.1. Simulación del balance de carbono.....	188
7.4.2. Limitaciones del modelo.....	193
8. CONCLUSIONES.....	195
8.1. En relación a la hipótesis del “Exceso de asimilados”.....	195
8.2. En relación a la hipótesis del “cambio de asignación”.....	197
8.3. En relación a la hipótesis de los “cambios en el balance de carbono”.....	199
8.4. Análisis integrado de la respuesta del cultivo al déficit de N.....	200
9. BIBLIOGRAFÍA.....	202
10. APÉNDICES.....	222
10.1. Abreviaciones y símbolos.....	222
10.2. Ajustes de la respuesta de la fotosíntesis a la radiación.....	223
10.3. Valores promedios de ángulos foliares y conductancia estomática.....	224
10.4. Derivación función de Gompertz.....	224
10.5. Respiración de mantenimiento según Ryan (1991).....	225
10.6. Unidades y conversiones.....	225
10.7. Variaciones de el área foliar específica.....	226
10.8. Radiación fosotintéticamente activa, y radiación interceptada.....	227
10.9. Oscilación de temperatura y precipitación.....	228
10.10. Modelo ecofisiológico general.....	229
10.11. Fotosíntesis de los tallos en función de la temperatura.....	230
10.12. Imágenes de algunas actividades y fases fenológicas del cultivo.....	231
10.13. Imágenes de algunos equipos ecofisiológicos utilizados.....	232
10.14. Imágenes de plantas de papa durante la maxima expansión foliar.....	233
10.15. Imágenes de plantas cosechadas después de la maxima expansión foliar	233

Índice de Tablas

	Página
Tabla 1. Parámetros y variables utilizadas en el modelo de crecimiento y balance de carbono del cultivo	66
Tabla 2. Ecuaciones del modelo de crecimiento y balance de carbono.....	68
Tabla 3. Esquema sintético de las principales mediciones, diseño de muestreo y cálculos realizados.....	73
Tabla 4. Efecto de los tratamientos de fertilización sobre los parámetros de la hipérbola no rectangular.....	78
Tabla 5. Efecto de los tratamientos de fertilización sobre la dinámica de la fotosíntesis máxima, respiración, nitrógeno foliar, área foliar específica y eficiencia en el uso del nitrógeno fotosintético.....	80
Tabla 6. Efecto de los tratamientos de fertilización sobre el porcentaje de nitrógeno foliar, nitrógeno por unidad de superficie foliar y área foliar específica.....	84
Tabla 7. Coeficientes de regresión entre la concentración de nitrógeno foliar, cantidad de nitrógeno por unidad de área foliar y área foliar específica.....	93
Tabla 8. Efecto de los tratamientos de fertilización de nitrógeno sobre la producción de tubérculos expresada en peso fresco (PF) y peso seco (PS) y sobre la biomasa total e índice de nutrición de nitrógeno a la cosecha final	95
Tabla 9. Producción de biomasa en peso seco en (g m^{-2}) de los distintos órganos y en las principales etapas fenológicas del cultivo.....	98
Tabla 10. Dinámica de la producción de biomasa en peso seco y por unidad de superficie de terreno (g m^{-2}) en las principales etapas fenológicas del cultivo.....	98
Tabla 11. Distribución de la biomasa expresada en porcentaje.....	101
Tabla 12. Efecto de los tratamientos de fertilización sobre la concentración de nitrógeno (% N) de los distintos órganos.....	107
Tabla 13. Concentración de nitrógeno (% N) de los distintos órganos a lo largo del ciclo del cultivo.....	107
Tabla 14. Efecto de los tratamientos de fertilización sobre la cantidad de nitrógeno (g m^{-2}) de los distintos órganos en las principales etapas fenológicas del cultivo.....	110

Tabla 15. Dinámica temporal sobre la cantidad de nitrógeno (g m^{-2}) de los distintos órganos entre las principales etapas fenológicas del cultivo.....	110
Tabla 16. Distribución del nitrógeno entre los órganos (%)	113
Tabla 17. Efecto de la nutrición de nitrógeno sobre la eficiencia en el uso de la luz (RUE), la radiación fotosintéticamente activa interceptada (IPAR), el índice de área foliar y los valores de nitrógeno foliar por unidad de superficie (g N m^{-2}), en las principales fases fenológicas del cultivo.....	119
Tabla 18. Dinámica temporal de la eficiencia en el uso de la luz (RUE), la radiación fotosintéticamente activa interceptada (IPAR), el índice de área foliar y los valores de nitrógeno foliar por unidad de superficie (g N m^{-2}), en las principales fases fenológicas del cultivo.....	119
Tabla 19. Distribución vertical del nitrógeno en el dosel del cultivo.....	128
Tabla 20. Efecto de los tratamientos de fertilización sobre la respiración de los distintos órganos.....	130
Tabla 21. Dinámica temporal de la respiración de los distintos órganos.....	130
Tabla 22. Balance de carbono del cultivo de papa.....	146
Tabla 23. Respuesta de los parámetros de la hipérbola no rectangular a la radiación y contenido de nitrógeno foliar de diferentes especies vegetales.....	155

Índice de Figuras

	Página
Figura 1. Curva crítica de dilución de la concentración de nitrógeno en función de la biomasa en peso seco	22
Figura 2. Curvas hipotéticas de respuesta de la fotosíntesis foliar en función de la radiación obtenida con el modelo de la hipérbola no rectangular.....	26
Figura 3. Modelo de respiración de mantenimiento.....	31
Figura 4. Principales etapas fenológicas del cultivo de papa de.....	32
Figura 5. Respuesta hipotética de la fotosíntesis bajo diferentes niveles de nutrición de nitrógeno.....	35
Figura 6. Tendencias hipotéticas de los flujos de carbono en el cultivo de papa bajo diferentes niveles de nutrición de nitrógeno.....	37
Figura 7. Tendencias hipotéticas de la distribución de biomasa en el cultivo de papa bajo diferentes niveles de nutrición de nitrógeno.....	39
Figura 8. Tendencias hipotéticas de los diferentes flujos determinantes en el balance del carbono: la Asimilación, respiración de crecimiento, respiración de mantenimiento y exudación.....	40
Figura 9. Área de estudio y climadiagrama.....	45
Figura 10. Diseño de bloques al azar. Se indican el número de las parcelas y sus respectivos tratamientos.....	48
Figura 11. Diseño de la parcela para la toma de las muestras.....	50
Figura 12. Practicas agronómicas realizadas durante el desarrollo del cultivo.....	52
Figura 13. Diseño de muestreo del índice de área foliar (LAI).....	57
Figura 14. Diseño para el muestreo del índice de área foliar entre y por hileras.....	58
Figura 15 Estructura del componente fotosíntesis del modelo del balance de carbono del cultivo de papa	70
Figura 16. Modelo del balance de carbono: distribución de asimilados hacia los órganos, translocación hacia los tubérculos y la respiración.....	70
Figura 17. Modelo del balance de carbono: respiración de mantenimiento, mortalidad y exudación.....	73

Figura 18. Porcentaje de plantas emergidas en función de los días transcurridos después de la emergencia (DDS).....	75
Figura 19. Ejemplo de las curvas de respuesta de la fotosíntesis a la radiación en los tratamientos con diferentes niveles de fertilización de nitrógeno.....	77
Figura 20. Variación de la fotosíntesis y la respiración en hojas ubicadas en el estrato bajo y alto del dosel en el transcurso del tiempo	79
Figura 21. Área foliar específica (SLA).....	81
Figura 22. Variación de la concentración de nitrógeno foliar en función del tiempo transcurrido después de la emergencia (DDE)	83
Figura 23. Fotosíntesis foliar por unidad de peso foliar	85
Figura 24. Eficiencia en el uso del nitrógeno fotosintético (PNUE)	86
Figura 25. Relación de la fotosíntesis máxima con el área foliar específica en las diferentes etapas fenológicas del cultivo.....	88
Figura 26. Relación de la fotosíntesis máxima con la concentración de nitrógeno (%N) en las diferentes etapas fenológicas del cultivo.....	89
Figura 27. Relación de la fotosíntesis máxima con la concentración de nitrógeno expresada en peso por unidad de superficie (mg/cm ²)	91
Figura 28. Relación del porcentaje de nitrógeno foliar con la concentración de nitrógeno con el N por unidad de superficie y SLA.....	92
Figura 29. Variación de la biomasa total acumulada como peso seco y de la cantidad de nitrógeno acumulado en el biomasa total en el transcurso de los días después de la emergencia (DDE).	95
Figura 30. Dinámica temporal de la biomasa por órganos.....	97
Figura 31. Efecto de los tratamientos de fertilización nitrogenada sobre la relación de la biomasa de raíces con respecto a la biomasa de hojas.....	99
Figura 32. Variación del porcentaje de biomasa acumulado en los distintos órganos.....	100
Figura 33. Variación de la tasa de crecimiento absoluto, tasa de crecimiento de tubérculos y tasas de migración de asimilados hacia los tubérculos.....	104

Figura 34. Dinámica de la concentración de nitrógeno (%) en los órganos: hojas, tallos, raíces, estolones, tubérculos y necromasa.....	106
Figura 35. Acumulación de N en la biomasa en los diferentes tratamientos de fertilización nitrogenada.....	109
Figura 36. Variación del porcentaje de N acumulado en la biomasa de órganos.....	112
Figura 37. Efecto de los tratamientos sobre la variación de las tasas diarias de acumulación de nitrógeno en la biomasa total y en los tubérculos y tasas diarias de migración de nitrógeno hacia los tubérculos.....	114
Figura 38. Relación entre la biomasa total y la concentración de nitrógeno.....	117
Figura 39. Índice de nutrición de nitrógeno en los distintos tratamientos.....	117
Figura 40. Índice de área foliar (LAI) en el transcurso de los días.....	120
Figura 41. Relación del índice de nutrición de nitrógeno promedio con el índice de área foliar máximo	121
Figura 42. Dinámica temporal de la radiación fotosintéticamente activa interceptada (IPAR) y la eficiencia en el uso de la luz (RUE)	122
Figura 43. Relación entre el índice de nutrición de nitrógeno con la radiación fotosintéticamente activa interceptada y la eficiencia en el uso de la luz.....	123
Figura 44. Relación entre el NNI y la producción de biomasa total, biomasa de tubérculos, relación de la biomasa total con la RUE e IPAR.....	125
Figura 45. Dinámica temporal de la cantidad de nitrógeno por unidad de área foliar	126
Figura 46. la relación entre el índice de nutrición de nitrógeno y la concentración de nitrógeno foliar en las distintas etapas fenológicas del cultivo.....	127
Figura 47. Dinámica temporal de la respiración de los distintos órganos.....	131
Figura 48. Respuesta de la respiración de los tallos y hojas a las variaciones de la temperatura durante el desarrollo del cultivo.....	132
Figura 49. Respuesta de la respiración de las raíces y tubérculos a las variaciones de la temperatura durante el desarrollo del cultivo.....	133
Figura 50. Respuesta de la respiración de los distintos órganos a la temperatura.....	134

Figura 51. Respuesta de la respiración de los distintos órganos frente a las variaciones de la concentración de nitrógeno.....	135
Figura 52. Valores observados vs predichos de la respiración	136
Figura 53. Comparación métodos para calcular la respiración.....	137
Figura 54. Biomasa de los distintos órganos: tendencias simuladas y medidas.....	139
Figura 55. Coeficientes de asignación de asimilados.....	141
Figura 56. Relación de los coeficientes de asignación y el NNI.....	142
Figura 57. Coeficientes de translocación hacia los tubérculos.....	143
Figura 58. Coeficientes de mortalidad durante el desarrollo del cultivo.....	144
Figura 59. Tendencias de los distintos componentes del balance de carbono.....	146
Figura 60. Esquema sintético del efecto del déficit de nitrógeno sobre las respuestas ecofisiológicas del cultivo de papa	149
Figura 61. Relación de la fotosíntesis por unidad de área P ₂₀₀₀ con el índice de nutrición de nitrógeno (NNI).....	152

RESÚMEN

En los Andes venezolanos se practica actualmente una agricultura muy intensiva que utiliza tecnologías que no están diseñadas para aumentar la eficiencia en el uso de los recursos, sino dirigidas a un aumento de la producción, lo cual trae como consecuencia que los sistemas de producción sean altamente ineficientes y contaminantes. Con la finalidad de aportar conocimientos y alternativas con fundamentos científicos que permitan optimizar el manejo del cultivo de papa como principal rubro de producción de la región se estudió el efecto de la nutrición de nitrógeno sobre las principales respuestas ecofisiológicas asociadas al balance de carbono del cultivo de papa (*Solanum tuberosum*). La hipótesis de partida, basada en evidencias previas para este cultivo, es que la fotosíntesis no responde linealmente a la disponibilidad de N sino que mantiene tasas fotosintéticas relativamente altas aun en condiciones de déficit, produciéndose entonces un exceso de fotoasimilados. La segunda hipótesis plantea que estos asimilados producidos bajo condiciones de déficit no pueden ser transformados en biomasa con el mismo patrón que en condiciones normales debido a la insuficiencia de N y como consecuencia se producirán cambios en la asignación de los asimilados, destinándolos a la síntesis de biomasa menos costosa en N como las raíces o que estos son respirados en exceso. Un aumento de asignación a las raíces permitiría al cultivo mejorar su nutrición nitrogenada, aumentando la eficiencia de captura de N y estimularía el ciclado del mismo en el suelo a través de la exudación. Como tercera hipótesis se plantea que el cambio de asignación modifica todo el balance de carbono del cultivo, cambiando la importancia relativa de sus diferentes componentes funcionales. Para poner a prueba estas hipótesis, se establecieron tres tratamientos contrastantes de fertilización nitrogenada, utilizando un diseño de bloques al azar con tres réplicas. Los tratamientos fueron: 0-N (0 Kg N/ha), 133-N (133 Kg N/ha) y 400-N (400 Kg N/ha). Se establecieron curvas de respuesta de la fotosíntesis a la radiación en los diferentes tratamientos a lo largo del desarrollo del cultivo y se determinó el área y contenido de N de las hojas utilizadas para dichas relaciones. Se tomaron medidas del índice de área foliar (LAI) que fueron utilizadas para calcular la producción primaria bruta del cultivo en base a la intercepción de la radiación, las

tasas de asimilación neta y eficiencia en el uso de la radiación. La PPN se calculó en base a mediciones de biomasa a través del método de cosechas sucesivas; además de las mediciones de la biomasa, contenido de N y respiración de los diferentes órganos. Finalmente, se desarrolló un modelo que simula el crecimiento del cultivo utilizando prácticamente todos los datos medidos para calcular los diferentes componentes del balance de carbono. En este estudio se encontró que la fotosíntesis por unidad de área foliar presentó diferencias moderadas entre tratamientos contrastantes de fertilización. En el tratamiento 0-N se observó que la modificación del área foliar específica (SLA) permitió conservar la concentración de N por unidad de área, lo que presumiblemente se debe a cambios en la asignación de N para funciones fotosintéticas y no fotosintéticas de la hoja, influyendo así sobre la eficiencia en el uso del N. La producción de biomasa total, así como la asignación de biomasa y N a los distintos órganos presentaron diferencias significativas entre tratamientos, manteniendo el siguiente orden: 400-N > 133-N > 0-N; sin embargo la asignación de la biomasa y N a las raíces y de estolones fue mayor en los tratamientos con limitación de nitrógeno, lo que aumenta la relación raíz:vástago. Estos cambios arquitectónicos constituyen respuestas plásticas de aclimatación, que permitieron respaldar lo planteado en la segunda hipótesis. Con respecto a la tercera hipótesis los resultados corroboran que el cambio de asignación de biomasa modifica el balance de carbono afectando la importancia relativa de los distintos componentes funcionales durante el desarrollo. Por otro lado la respiración aumenta con el suministro de N, debido a la alta correlación existente con la concentración de N, así como con la temperatura; sin embargo las raíces presentaron una mayor tasa de respiración en el tratamiento con mayor déficit de nitrógeno durante todo el desarrollo. Como tendencia general se observó que las respuestas ecofisiológicas del cultivo fueron más evidentes durante la primera fase de su desarrollo y se manifestaron a través de las modificaciones de patrones estructurales y funcionales.

Palabras clave: área foliar específica, asignación, asimilación, balance de carbono, biomasa, crecimiento, eficiencia en el uso del nitrógeno, fotoasimilados, papa, raíz : vástago, respiración.

1. INTRODUCCIÓN

El nitrógeno es un nutriente esencial para alcanzar altos rendimientos en la producción de todos los cultivos, siendo el elemento que está más relacionado con el proceso de fotosíntesis y por ende con el crecimiento de las plantas (Novoa & Loomis 1981; Greenwood *et al.* 1990, 1991; Evans 1993a,b; Lambers *et al.* 1998c); además de ser clave para que las tasas de asimilación de carbono puedan ser óptimas de acuerdo a la fase de crecimiento (Brouwer 1962; Wardlaw 1990; Lawlor 2002). Por lo tanto, la ganancia de carbono se verá limitada si las plantas se encuentran en condiciones de déficit de nitrógeno, lo que influiría sobre el balance neto de carbono, la tasa de crecimiento, distribución de asimilados y sobre todo en la producción del cultivo (Novoa & Loomis 1981; Poorter *et al.* 1990; Lambers *et al.* 1998b,c; Poorter & Nagel 2000, Taub 2002, Machado 2005).

Está bien documentado que durante el desarrollo de los cultivos, a medida que aumenta la biomasa, disminuye de forma exponencial la concentración de nitrógeno, pudiéndose establecer una curva crítica de dilución que corresponde a la variación de la concentración de N a medida que aumenta la biomasa en condiciones óptimas de suministro de este nutriente. Bajo condiciones de déficit de N la concentración se sitúa por debajo de la curva crítica de dilución, lo cual puede ocurrir tanto por una disminución en la concentración de N en los diferentes órganos, como por un cambio en la repartición de materia seca entre los mismos. Por otro lado, cuando la concentración de N presenta valores superiores a la curva crítica de dilución, entonces hay un exceso de este nutriente en la biomasa producida. En este sentido, la disminución del contenido de nitrógeno en los tejidos de las plantas generalmente se debe a un incremento del carbono asimilado (Greenwood *et al.* 1991; Kage *et al.* 2002. Gastal & Lemaire 2002; Lemaire *et al.* 2007).

Aproximadamente el 90% del peso seco de las plantas proviene de productos fijados en la fotosíntesis, por lo cual es el proceso clave para el estudio y entendimiento de las variaciones en el crecimiento de las plantas. Sin embargo, la fotosíntesis es sólo una parte de la economía del carbono, ya que aproximadamente de un 30 a 60% del carbono fijado por día es respirado durante el mismo periodo (Poorter *et al.* 1990; Lambers *et al.*, 1998c). En este sentido la economía del carbono de una planta está muy relacionada con la concentración del nitrógeno en los tejidos, debido a que una alta

concentración de éste elemento puede permitir una alta tasa de fotosíntesis, pero también estimularía la respiración. Por lo tanto, diferencias en la asignación de asimilados fotosintéticos entre órganos con diferente contenido de N puede afectar el balance entre producción primaria bruta y respiración (producción primaria neta, PPN) y, también la eficiencia en el uso de nitrógeno (biomasa producida por unidad de nitrógeno absorbido). Por otra parte, las plantas no sólo pueden tener cierta plasticidad en los patrones de asignación de la biomasa, sino también en la distribución del N, que les permite a las plantas responder al estrés por déficit de nutrientes (Evans 1993ab; Poorter *et al* 1990; Poorter & Evans 1998; Lambers *et al.* 1998c; Evans & Poorter 2001; Osone & Tateno 2005; Schurr *et al* 2006).

La respiración vegetal es un componente importante de balance de carbono capaz de generar y proporcionar energía necesaria para la construcción de nueva biomasa, el mantenimiento de la biomasa existente, la absorción y transporte de nutrientes (Penning de Vries 1974, 1975; Amthor 1984, 2000; Lambers & Van der Werf 1988; Van der Werf *et al* 1988; Bouma & De Visser 1993; Bouma *et al* 1994; Lambers *et al* 1998; Scheurwater 1999, Scheurwater *et al* 2000), procesos que pueden ser afectados por las condiciones ambientales en que se desarrolla el cultivo, principalmente por el N y la temperatura (Ryan 1991a b; Byrd *et al* 1992; McCullough & Hunt 1993; Bouma *et al* 1997ab; Reich *et al* 1998; Amthor 2000; Atkin *et al* 2000ab; Xu *et al.* 2006), por lo que algunos cambios en estos factores podrían alterar la contribución relativa de cada componente sobre el balance de carbono que viene dado por la fotosíntesis, respiración, acumulación de biomasa y exudación (Lambers *et al* 1983; Lambers 1987; Lambers *et al.* 1998c; Lemaire & Millard 1999).

Los procesos que influyen en los flujos del nitrógeno, particularmente en su absorción y su efecto en la producción primaria neta, han recibido mucha atención en el estudio de diferentes sistemas productivos; sin embargo la influencia de este elemento sobre el balance de carbono en los cultivos ha sido muy poco estudiada (Lambers *et al.* 1998; Gastal & Lemaire 2002). En este sentido, nos planteamos analizar de qué manera influyen las condiciones de disponibilidad de nitrógeno sobre distintos procesos asociados al balance del carbono en el cultivo de papa. La comprensión de estos procesos podría ayudar a diseñar mejores estrategias de manejo del cultivo bajo una perspectiva agronómica y ecológica.

Por lo tanto, el objetivo de éste proyecto es analizar la respuesta del crecimiento del cultivo de papa a diferentes condiciones de disponibilidad de nitrógeno, evaluando los principales flujos de carbono a lo largo de su desarrollo. Específicamente, se pretende analizar el efecto que tienen las condiciones de déficit de nitrógeno sobre la fotosíntesis y sobre el patrón de distribución de fotoasimilados, analizando el comportamiento de la producción primaria neta. Por lo tanto tiene mucha importancia determinar cómo los gastos respiratorios de carbono influyen sobre el crecimiento y el mantenimiento de las plantas, considerando que la economía de carbono o la ganancia neta de biomasa, no sólo dependen de la fotosíntesis, sino también de la asignación de fotoasimilados para procesos que pueden implicar una salida de carbono del sistema, como la respiración y la exudación, de acuerdo a las condiciones ambientales.

2. ANTECEDENTES

En las décadas pasadas se prestó mucha atención a la relación existente entre la tasa de crecimiento en términos de asimilación de carbono y la cantidad de radiación solar interceptada por los cultivos, asociada con variables ambientales como la temperatura y el nitrógeno (Smith 1937; Monteith 1965; Dewar 1996; Gastal & Lemaire 2002; Rosati *et al.* 2004). Sin embargo, pocos estudios han considerado la sinergia de distintos procesos ecofisiológicos que también intervienen en el balance de carbono. En este sentido, Monteith (1972) mostró que la relación entre la producción anual de materia seca aérea y el total de radiación solar interceptada (parámetro conocido como eficiencia biológica o eficiencia en el uso de la radiación, RUE) era aproximadamente lineal para varios cultivos agrícolas con buena disponibilidad de agua y nutrientes; y propuso que la pendiente de esta relación es relativamente constante en diferentes especies de cultivos. Sin embargo, subsecuentes estudios han demostrado que la RUE varía considerablemente entre cultivos, estaciones y según la disponibilidad de nutrientes (Sinclair & Shiraiwa 1993; Muchow & Sinclair 1994; Bélanger *et al.* 1994; Tei *et al.* 1996; Rosati *et al.* 2004).

En este sentido, la relación entre la fotosíntesis y el crecimiento de las plantas ha sido estudiada extensivamente, pero la respiración ha sido poco comprendida, aun cuando es un componente importante para el balance de carbono. Han sido pocos los estudios que se han realizado con respecto a la determinación de la respiración de

crecimiento y mantenimiento en diferentes especies cultivadas, desde los trabajos teóricos realizados por McCree (1974), Penning de Vries *et al.* (1975) y Thornley (1971).

Uno de los primeros cultivos hortícolas estudiados al respecto fue el col, encontrándose que la tasa de asimilación neta decrecía con el incremento del índice de área foliar (LAI), además que el máximo crecimiento relativo fue alcanzado con un pequeño LAI (Leach & Watson 1967). Este fue uno de los primeros estudios que explicaba la relación entre la tasa de asimilación neta, el LAI y el crecimiento; así como la evaluación de la fotosíntesis en los diferentes estratos del dosel de los cultivos asociado a los cambios del LAI, pero sin considerar la importancia de la distribución vertical del nitrógeno, ni su efecto sobre la RUE (Leach & Watson 1967). En este sentido, es importante indicar que estos experimentos fueron repetidos para otros cultivos, como avena, sorgo, trigo, papa, tabaco y pastos forrajeros, considerando principalmente como el uso de la energía puede ser influenciado por la arquitectura del dosel y su relación con la intercepción de la luz, además de su consecuencia en la actividad fotosintética en hojas individuales (Leach & Watson 1967; Turner & Incoli 1970; Sheehy & Cooper 1972).

Actualmente son muchos los experimentos realizados donde se analiza la relación de la asimilación máxima y el nitrógeno foliar; sin embargo con respecto al impacto del contenido de nitrógeno foliar sobre la eficiencia en el uso de la luz en diferentes cultivos la información aun es insuficiente (Gastal & Lemaire 2002), posiblemente porque generalmente no se han encontrado efectos significativos en algunos estudios (Anten & Hirose 1998). Por otro lado, el limitado número de estudios donde se analiza la fotosíntesis en función de la distribución del nitrógeno por estratos del dosel en relación al suministro de nitrógeno, contrasta con el mayor número de estudios sobre la fotosíntesis foliar instantánea en relación con la luz, y en otros casos basándose en el efecto del suministro de nitrógeno sobre el índice de área foliar y el contenido de nitrógeno foliar (Dewar 1996; Drecer *et al.* 2000; Gastal & Lemaire 2002; Lemaire *et al.* 2007).

Los estudios sobre la capacidad fotosintética de la hoja utilizan la típica curva de ganancia de carbono en respuesta a la radiación, como una herramienta para vincular características fisiológicas a nivel de la hoja, con medidas de crecimiento. Sin embargo,

a pesar de su utilidad, las mediciones de la fotosíntesis a nivel foliar constituyen tan sólo mediciones del potencial de la planta para asimilar carbono, ya que en el análisis de estas curvas de respuesta a nivel de hojas individuales, no se tiene en cuenta que por diversos factores el comportamiento de la curva puede no ser en realidad lo que está ocurriendo para todas las hojas de la misma planta y del cultivo en general. Por lo tanto, la estimación de la fijación del CO₂ atmosférico por la planta individual o por una población se ha llevado a cabo mediante la utilización de métodos matemáticos y estadísticos que utilizan la respuesta fotosintética instantánea de la hoja individual a la radiación, la distribución del follaje de acuerdo con la arquitectura de la especie y la forma como la radiación es interceptada y distribuida a través del dosel (Grindlay 1997; Hirose & Bazzaz 1998; Anten *et al.* 1995ab, Anten & Hirose 1998; Lambers *et al.* 1998c; Hikosaka. & Terashima 1999; Gastal & Lemaire 2002; Thornley 2002).

En este estudio nos propusimos evaluar el efecto de diferentes dosis de fertilización de nitrógeno sobre la fotosíntesis y sobre el balance de carbono del cultivo de papa, para lo cual proponemos una metodología basada en la medición de variables ecofisiológicas (asimilación y respiración), parámetros de crecimiento (biomasa, contenido de nitrógeno en los órganos, LAI) y el uso de un modelo de simulación para pasar los flujos medidos en forma instantánea a la escala del cultivo y poder establecer el balance de carbono del mismo. Un estudio de este tipo podría contribuir a entender los mecanismos de respuesta de este cultivo al déficit de N, conocimiento que resultaría útil para el mejoramiento de las técnicas y métodos de manejo, así como para el desarrollo de importantes herramientas de apoyo como son los modelos de simulación.

2.1. Crecimiento de los cultivos y disponibilidad de nitrógeno

La captación y acumulación de nitrógeno por las plantas cultivadas es muy variable en sus diferentes fases fenológicas, entre años, entre sitios y entre variedades, aun cuando el suministro de nitrógeno pueda ser abundante (Novoa & Loomis 1981; Lemaire *et al.* 1992; Le Bot 1998; Jeuffroy *et al.* 2002). Por lo tanto, la dinámica de acumulación de este elemento en las plantas, determinante para su crecimiento y producción, depende de las condiciones ambientales que influyen sobre la fotosíntesis y sobre los diferentes flujos involucrados en el balance del carbono. Se ha encontrado que sin limitaciones ambientales para el crecimiento y con adecuada disponibilidad de

nitrógeno en el suelo, se produce una disminución exponencial en la concentración de nitrógeno a medida que aumenta la biomasa; es decir, de la cantidad de nitrógeno del cultivo por unidad biomasa, como se presenta en la figura 1 (Greenwood *et al.* 1991; Lemaire *et al* 1992; Belanger *et al.* 1992; Anten *et al.* 1995b; Gastal & Lemaire 2002).

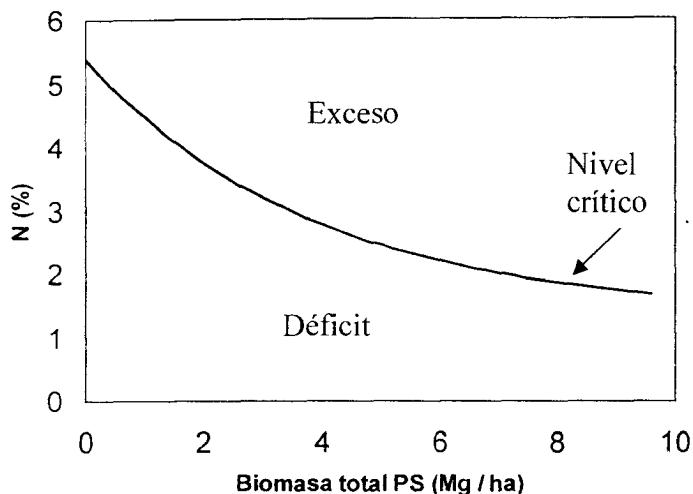


Figura 1. Curva crítica de dilución de la concentración de nitrógeno en función de la biomasa en peso seco para un cultivo creciendo en condiciones óptimas de disponibilidad de N. Por encima de la curva se presentan condiciones de exceso de N y por debajo de la curva corresponde a condiciones de déficit (Greenwood *et al.* 1990).

La relación no lineal entre la concentración de nitrógeno y la biomasa del cultivo es un fenómeno natural para los cultivos vegetales como ha sido reportado para muchas especies (Greenwood *et al.* 1990; Lemaire *et al* 2007). La concentración de nitrógeno del cultivo ha sido relacionada con su biomasa a través de la relación alométrica:

$$\%N = aW^{-b} \quad \text{Ec. 1}$$

donde W representa la biomasa del cultivo por unidad de área (Greenwood *et al.* 1990), %N la concentración de nitrógeno en la planta y a y b son constantes que dependen de las unidades adoptadas para W.

La concentración crítica de nitrógeno (%N crítico) es definida como la mínima concentración de nitrógeno requerida para que el cultivo alcance la máxima tasa de crecimiento (Greenwood *et al.* 1985,1991; Lemaire *et al* 2007). Por lo tanto, alcanzar la concentración crítica de nitrógeno es un objetivo importante durante el crecimiento del cultivo, ya que puede ser determinante en la producción. En este sentido, es necesario analizar las diferentes condiciones de nutrición de nitrógeno que puede presentar el

cultivo, tanto niveles altos (contenido de nitrógeno en exceso comparado con el contenido de nitrógeno requerido para la máxima tasa de crecimiento), como niveles bajos con respecto a la tasa de crecimiento. La discrepancia entre el porcentaje de nitrógeno real y el porcentaje de nitrógeno crítico a la misma biomasa indica la intensidad de la deficiencia o exceso de nitrógeno experimentado por un cultivo. Varios autores han demostrado que la reducción en la tasa de crecimiento es proporcional al cociente $\%N_{actual}/\%N_{crítico}$, y han propuesto su uso como un índice de nutrición de nitrógeno (Lemaire *et al.* 1989, Gastal & Bélanger 1993, Justes *et al.* 1994; Van Delden 2001, Lemaire *et al.* 2007).

Greenwood *et al.* (1990) y Lemaire *et al.* (2007), concluyen que el principal factor que discrimina curvas del %N crítico entre especies es el tipo de metabolismo, C₃ o C₄. Las especies C₄ tienen una curva más baja de la relación %N crítico a biomasa que las especies C₃, presumiblemente debido a un bajo contenido de proteínas fotosintéticas.

Todo esto permite inferir que el nitrógeno captado del suelo y el crecimiento del cultivo de papa, no sólo es regulado por la disponibilidad de este elemento en el suelo, sino que también depende de la demanda en cada una de las fases de desarrollo del cultivo, tales como la emergencia, expansión foliar y tuberización. Por lo tanto, como el nitrógeno captado por unidad de biomasa decrece cuando incrementa la masa del cultivo, esto sugiere que la dinámica del N absorbido y el crecimiento de los cultivos pueden ser estudiados y evaluados a través de procesos ecofisiológicos relacionados con el balance de carbono (Belanger *et al.* 1994, Lambers *et al.* 1998c; Le Bot 1998; Lemaire. & Millard 1999; Van Delden 2001; Gastal & Lemaire 2002; Jeuffroy *et al.* 2002).

La profundidad de las raíces tiene gran influencia en la absorción de nitrato durante periodos de lixiviación o de menor disponibilidad de nitrógeno en el suelo que puede ser importante desde una perspectiva ecológica. En este respecto, no sólo la profundidad de las raíces de cultivos maduros es importante, sino también lo es la tasa a la cual las raíces se desarrollan a profundidad. Varios estudios han indicado que la disponibilidad de nitrógeno en el suelo puede alterar el crecimiento de las raíces a profundidad (Lemaire *et al.* 1992; Zhang & Forde 2000; Poorter & Nagel 1998, 2000; Forde 2002; Lawlor 2002). En este sentido, se ha encontrado que a mayor suministro de

N hay un menor desarrollo de raíces a profundidad del suelo, en comparación al gran efecto sobre el crecimiento de los brotes, produciendo una disminución del cociente **raíces:vástagos**; ocurriendo todo lo contrario cuando la disponibilidad de nitrógeno es baja, cuando se produce un mayor desarrollo radicular (Lemaire *et al.* 1992; Zhang & Forde 2000; Poorter & Nagel 1998, 2000; Forde 2002; Lawlor 2002 De Groot 2002).

En varias especies se ha observado que bajo condiciones de déficit de nitrógeno en el suelo, se induce la proliferación de raíces a profundidad, y una mayor tasa de crecimiento de las raíces laterales, aumentando de esta manera la superficie de captura de nutrientes. En este sentido, se ha determinado que esta plasticidad morfológica en las raíces es una respuesta a la baja disponibilidad o distribución no uniforme de nitrógeno en el suelo (McDonald *et al.* 1996; Robinson 1994, 1996; Nagel 1998; Lambers *et al* 1998; Zhang & Forde 2000; Poorter & Nagel 1998, 2000; Forde 2002; Lawlor 2002).

2.2. Distribución del nitrógeno en el dosel y fotosíntesis

Muchos estudios indican que la distribución de nitrógeno en las hojas del dosel no es uniforme sino que presenta gradientes verticales (Hirose & Werger 1987; Lemaire *et al* 1991; Anten *et al* 1995a, Anten & Werger 1996; Anten *et al* 1998; Drecce *et al* 2000; Milroy *et al* 2001; Gastal & Lemaire 2002; Lötscher *et al* 2003). Estos gradientes se relacionan con las diferencias entre hojas en la radiación incidente (gradiente de distribución de luz), donde influye marcadamente la sombra producida por la superposición y la disposición de las hojas (inclinación); así como la edad de las mismas. Por otro lado, distintas hojas del dosel pueden desarrollarse bajo condiciones variables de disponibilidad de nitrógeno en el suelo, ya que la misma varía durante el crecimiento del cultivo aunque la producción foliar sea continua (Cheng 1996; Grindlay 1997; Lötscher *et al.* 2003).

La radiación, temperatura y otros factores tales como la edad de la hoja o la capacidad de removilización de nitrógeno pueden influir en la aclimatación a la luz por parte de las hojas, resultando en variaciones de la distribución de nitrógeno en el dosel (Lemaire *et al.* 1991; Hikosaka *et al.* 1994; Hikosaka 1997; Anten & Hirose 1998; Cannell & Thornley 1998). La tendencia general es que a mayor disponibilidad de nitrógeno, la amplitud de la variación en Nf del estrato alto a la parte baja del dosel es menor, que con menor suministro de N (Sinclair & Shiraiwa, 1993; Anten *et al.*, 1995b;

Dreccer *et al.*, 2000). En este sentido, otros estudios han evaluado como es el efecto del suministro de N sobre la variabilidad en la distribución de N en el dosel, considerando el incremento acumulativo del LAI y la luz transmitida dentro del dosel (Dewar 1996; Yin *et al.* 2000, 2003; Lemaire *et al.* 2007).

Se ha reportado ampliamente que la respuesta de la fotosíntesis foliar a la radiación depende principalmente del contenido de nitrógeno foliar, el cual determina la cantidad de proteínas fotosintéticas, incluyendo la enzima Rubisco, fundamental en la fotosíntesis. En este sentido, numerosos estudios han reportado que la fotosíntesis foliar a intensidades de luz saturante (A_{max}) incrementa linealmente con el contenido de nitrógeno foliar (Evans 1993a,b; Pons *et al.* 1993; Anten & Werger 1996; Anten *et al.* 1995a; Anten *et al.* 1998; Pons & Anten 2004), o también asintóticamente (Evans 1983; Hirose & Werger 1987; Muchow & Sinclair 1994; Hikosaka & Terashima 1995; Terashima & Hikosaka 1995; Schieving & Poorter 1999; Lambers *et al* 1998; Pons & Anten 2004) posiblemente cuando hay limitaciones para adquirir carbono debido a un mayor contenido de N foliar; es decir que no todo el N disponible en las hojas es utilizado para funciones fotosintéticas (regeneración de proteínas) debido a una baja asimilación de CO₂ (Hirose & Werger 1987; Lambers *et al* 1998c). Por otra parte, la relación A_{max} -nitrógeno foliar expresada por unidad de área foliar o por unidad de masa foliar, muestra una intercepción positiva con el eje de contenido de nitrógeno, indicando que cuando la fotosíntesis foliar es teóricamente cero las hojas podrían contener cantidades significativas de nitrógeno, probablemente debido al nitrógeno foliar no destinado para la fotosíntesis (Anten & Hirose 1998; Poorter & Evans 1998; Evans & Poorter 2001).

Desde la parte baja hacia la parte superior del dosel, las hojas requieren progresivamente más nitrógeno para maximizar su asimilación de carbono, debido a la atenuación de la radiación dentro del dosel; por lo tanto a bajas intensidades de luz, se requiere una baja cantidad de nitrógeno para maximizar la fotosíntesis foliar (Hirose & Werger 1987ab; Terashima & Hikosaka 1995; Anten & Hirose 1998; Yin *et al.* 2000, 2003). Por otro lado, se ha planteado que la distribución no uniforme de nitrógeno en el dosel incrementa la asimilación del carbono en un 20 a 40%, dependiendo de las especies y de la radiación incidente, en comparación con una distribución uniforme del N, permitiendo mejorar la ganancia de carbono (Sinclair & Shiraiwa 1993; Anten &

Hirose 1998). Así la relación entre el suministro de nitrógeno y la fotosíntesis en el dosel, provee una base fundamental para explicar el efecto de la distribución del nitrógeno del cultivo sobre la eficiencia en el uso de la luz (Bélanger *et al.* 1992; Muchow & Sinclair 1994; Anten *et al* 1998; Gastal & Lemaire 2002).

2.3. Fotosíntesis foliar

Para describir la respuesta de la fotosíntesis foliar a la radiación se utiliza comúnmente la ecuación de la hipérbola no rectangular, la cual es recomendada por varios autores como Lambers *et al.* (1998), Thornley (2002), Tagir *et al.* (2003):

$$Pn = \frac{1}{2}q / (mRad + Pmax) - \sqrt{(mRad + Pmax)^2 - 4mqPmaxRad} - Resp \quad \text{Ec. 2}$$

$$Pn = Pb - Resp \quad \text{Ec. 3}$$

donde **Pn** es la tasa de intercambio de CO₂ (tasa de fotosíntesis neta), **Pb** es la fotosíntesis bruta y **Resp** es la respiración de las hojas en la oscuridad. Con respecto a la hipérbola no rectangular, **Rad** es la radiación que incide sobre las hojas, **m** es la pendiente inicial de la curva de respuesta a la luz, **Pmax** es la tasa de fotosíntesis bruta cuando se alcanza la saturación de luz, **q** es el parámetro de curvatura de la curva.

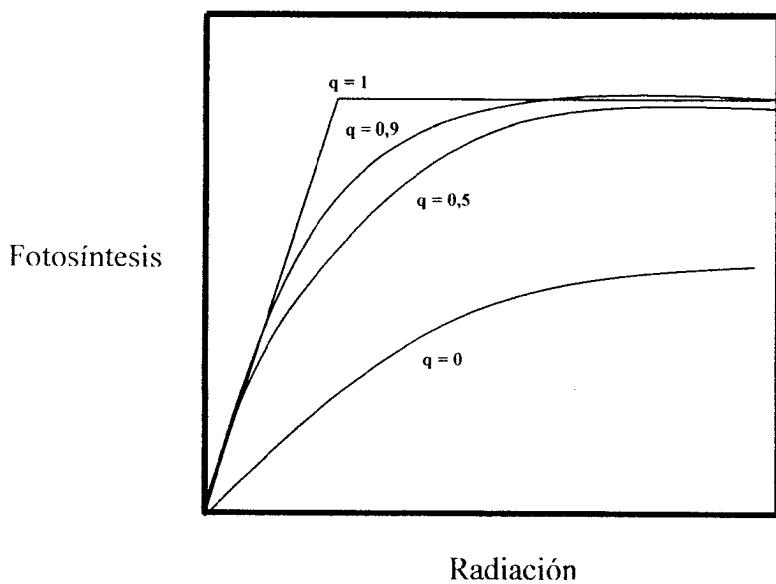


Figura 2. Curvas hipotéticas de respuesta de la fotosíntesis foliar en función de la radiación obtenida con el modelo de la hipérbola no rectangular utilizando diferentes valores de **q**. La curva con el valor **q** = 0 se obtuvo utilizando el modelo de la hipérbola rectangular (Ögren 1993; Thornley 2002).

2.4. Respiración

En la respiración de los autótrofos (R) pueden distinguirse dos componentes, la respiración de mantenimiento y la de crecimiento. La diferencia entre la producción primaria bruta y la respiración autotrófica, es la producción primaria neta. La respiración de crecimiento, refleja los costos de carbono (asimilados) necesarios para producir nueva biomasa mientras que la respiración de mantenimiento refleja los gastos de energía en procesos metabólicos que no determinan una ganancia neta de biomasa, tales como la reconstrucción de proteínas desnaturalizadas, la incorporación y transporte de nutrientes inorgánicos (Lambers 1988; Penning de Vries 1975; Bouma & De Visser 1993; Bouma *et al.* 1994; Scheurwater *et al.* 2000; Thornley 1971; Ryan 1991ab; Lambers *et al.* 1998; Schlesinger 2000; Cannell & Thornley 2000; Thornley & Cannell 2000). La PPN está dada por:

$$\text{PPN} = \text{PPB} - \text{R}$$

Ec. 4

Si la PPN es positiva entonces las plantas crecen por asignación de carbono para la construcción de nuevos órganos, e incrementa la biomasa; por el contrario si la PPN es negativa los asimilados producidos no alcanzan para la construcción de la biomasa y posiblemente apenas los asimilados se podrían utilizar para satisfacer funciones de mantenimiento, mientras que una $\text{PPN} = 0$ implica que todos los asimilados se utilizan para la respiración u otro componente que represente una salida de carbono (Ryan 1991ab; Cannell & Thornley 2000; Thornley & Cannell 2000).

En plantas jóvenes una proporción importante de la respiración se debe a la alta demanda de carbono para crear nuevas estructuras y sostener la tasa de crecimiento. A medida que la planta se desarrolla y envejece, esta demanda se reduce y comienza a predominar la respiración de mantenimiento, reduciéndose la tasa de respiración específica; es decir la salida de carbono por unidad de biomasa (Ryan 1991ab; Cannell & Thornley 2000; Thornley & Cannell 2000, Van Iersel & Seymour 2000).

La tasa de respiración de las raíces depende de la actividad fotosintética de la planta, y ésta a su vez de distintos factores ambientales; por lo tanto cuanto mayor es la tasa de fotosíntesis, mayor podría ser el aporte de fotoasimilados a las partes subterráneas de la planta: En este sentido, se ha observado que durante la noche o en

períodos donde la tasa fotosintética es baja, la respiración de las raíces disminuye. Al final del ciclo, las raíces dejan de crecer y la tasa respiratoria específica tiende a disminuir (Poorter *et al.* 1995; Van Iersel & Seymour 2000; Bouma *et al.* 2001).

Uno de los factores abióticos que más afectan a la tasa respiratoria es la temperatura. Independientemente de la tasa absoluta de respiración, incrementos en la temperatura generarán incrementos exponenciales de la respiración de mantenimiento, no afectando sin embargo la respiración de crecimiento (Ryan 1991ab). El efecto de la temperatura sobre la respiración se puede cuantificar a través del coeficiente de temperatura, o factor Q₁₀, el cual refleja los cambios en la tasa de respiración por cada 10 °C de cambio en la temperatura a través de la expresión:

$$R_m = R_0 \exp(Q_{10}/10 * T) \quad \text{Ec. 5}$$

Donde R_m es la respiración de mantenimiento (g C día), R₀ es la respiración de mantenimiento a 0° y Q₁₀ es el cambio de la tasa de respiración cuando la temperatura cambia en 10°C y T es la temperatura diaria (Ryan 1991ab).

La temperatura puede afectar fuertemente la respiración de mantenimiento, y la relación no lineal existente entre R_m y temperatura puede sesgar las estimaciones si las amplitudes diarias y estacionales son ignoradas; por lo tanto usando la temperatura media de la ecuación 5, sin considerar amplitudes, se sobreestimaría la respiración total diaria para una determinada amplitud de temperatura diaria; es decir temperatura máxima menos la temperatura mínima (Ryan 1991ab).

La temperatura varía con la profundidad del suelo, por lo que para estimar la respiración radicular utilizando funciones de respuesta a la temperatura como la presentada en la ecuación 5 habría que considerar estas variaciones verticales y así evitar producir algún sesgo por tomar sólo la temperatura del aire, sobre todo en un cultivo como la papa que acumula grandes cantidades de biomasa en los tubérculos.

La respiración de mantenimiento está también fuertemente correlacionada con el contenido de N en los tejidos, debido a que la mayor parte del N orgánico en las plantas está en proteínas y aproximadamente un 60% de la respiración de mantenimiento sustenta la reparación y reemplazo de proteínas desnaturalizadas (Penning de Vries 1975; Ryan 1991ab, 1995). En este sentido, Ryan (1991) propone la

siguiente ecuación para determinar la dependencia de la respiración de mantenimiento del nitrógeno:

$$Rm = 0,0106 * N \quad \text{Ec. 6}$$

Esto significa que se respiran 0,0106 moles de C por mol de N a 20 °C por hora, y combinado la ecuación 6 con la 5 tenemos lo siguiente:

$$Rm = 0,0027 * N * \exp(0,0693*T) \quad \text{Ec. 7}$$

Ecuación que permite estimar la Rm (g C h) en función de la temperatura y el contenido de nitrógeno (mol de N) para diferentes órganos de la planta (Ryan 1991 ab).

A medida que la tasa de crecimiento relativo aumenta, también aumenta la proporción de la respiración de crecimiento con respecto a la de mantenimiento. Por esta razón, en plantas cuya tasa de crecimiento es cero, toda la respiración será resultado de procesos de mantenimiento (Thornley & Cannell 2000; Van Iersel & Seymour 2000).

2.5. Modelos de respiración

Thornley & Cannell (2000) proponen dos tipos de modelos para la estimación de la respiración, cuando se da prioridad al mantenimiento sobre el crecimiento y viceversa. En la actualidad sigue siendo complicado separar ambas respiraciones a pesar de los numerosos esfuerzos realizados (van Iersel & Seymour 2000; Amthor 2000; Cannell & Thornley 2000). Sin embargo, hay que considerar que la Rc depende de la tasa de crecimiento, mientras que la Rm depende del peso seco, y también de la composición química de la planta. Esto se debe a que existen compuestos no degradables (eg. Lignina) que no requieren de mantenimiento (McCree 1982), mientras que las proteínas requieren de una cantidad importante de carbono para el mantenimiento (Penning de Vries 1974, 1975; Thornley 1977). En este sentido varios estudios han demostrado que la Rm de algunos órganos está más correlacionada con la concentración de nitrógeno, que con su masa, volumen o área (Ryan 1991ab, 1995; Cannell & Thornley 2000); sugiriendo entonces que la Rm está directamente o indirectamente relacionada con el contenido de proteínas en los tejidos, ya que la mayor

parte del N en las plantas es destinado para la reparación y reemplazo de las mismas (McCree 1974; Penning de Vries 1975; Thornley 1982; Amthor 1984; Amthor 2000). Por esta razón se ha considerado la respiración de mantenimiento como prioritaria.

2.5.1. Respiración de mantenimiento y de crecimiento

Los primeros modelos que contemplaron la respiración como proceso esencial de la economía y mantenimiento de la biomasa vegetal fueron desarrollados por McCree (1970) y Thornley (1970); y asumen que la tasa de respiración de las plantas, medida como flujo de CO₂, está afectada por el tamaño de la planta y aumenta con el incremento de la fotosíntesis. Por lo tanto, se describe la pérdida de CO₂ por respiración, R (Kg C día⁻¹), usando la siguiente ecuación:

$$R = (1-Y_G) (P - Km M) + Km M \quad \text{Ec 8A}$$

$$R = (1-Y_G) P + Y_G Km M \quad \text{Ec 8B}$$

donde Y_G es la eficiencia con la cual los fotoasimilados son convertidos en biomasa vegetal o material vegetal, P es la tasa de suministro de sustrato (Kg C día⁻¹), M (Kg C) corresponde a la materia seca de la planta y Km (d⁻¹) es el coeficiente de mantenimiento. Las tasas de respiración de mantenimiento (R_m) y crecimiento (R_G) en Kg C día⁻¹ son identificadas como se muestra a continuación basándose en la ecuación 8:

$$R_G = (1-Y_G) (P - Km M) \quad \text{Ec. 9}$$

$$Rm = Km M ; \text{ entonces } R = R_G + Rm \quad \text{Ec. 10}$$

Ahora la conservación del carbono está dada por:

$$P = dM / dt + Ks M + R \quad \text{Ec. 11}$$

donde $K_s (d^{-1})$ es la tasa de senescencia, y t es la variable tiempo. Eliminando P entre ecuaciones (8) y (11) permite lo siguiente:

$$R = I - Y_G / Y_G (dM / dt + K_s M) + Km M \quad \text{Ec. 12}$$

aquí la respiración tiene un componente que es proporcional a la tasa de crecimiento bruto de masa ($dM / dt + K_s M$) y un componente de mantenimiento el cual es proporcional a la materia seca (M). Entonces finalmente la ecuación para la tasa de crecimiento de masa es:

$$dM / dt = Y_G (P - Km M) - K_s M \quad \text{Ec. 13}$$

En esta ecuación, un costo de mantenimiento (KmM) es sustraído del suministro de sustrato bruto proveniente de la fotosíntesis.

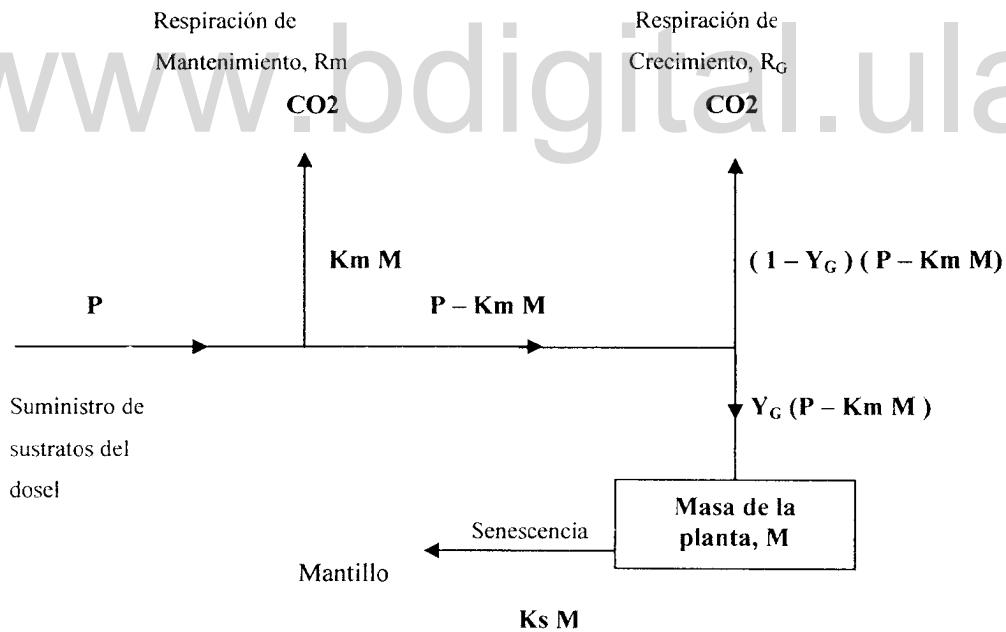


Figura 3. Flujo de carbono cuando la respiración de mantenimiento tiene prioridad sobre la de crecimiento (Thornley & Cannell, 2000).

2.6. Fenología y ecofisiología del cultivo de papa

En varios estudios agronómicos y ecológicos del cultivo de papa se han considerado las principales etapas fenológicas como los momentos indicados para la realización de mediciones y comparaciones de distintos patrones y procesos en función de los cambios ambientales y evaluando también la productividad de los mismos. En este sentido, García & Salas (2005) y Rowe (1993) proponen como las principales etapas fenológicas del cultivo las siguientes: I) **Crecimiento de brotes** donde comienza el desarrollo de las raíces en la base de los brotes emergidos a partir de los asimilados provenientes del tubérculo madre, II) **Crecimiento vegetativo** donde la mayor parte de los asimilados son destinados al desarrollo de la biomasa aérea, y provienen en su mayor parte de la fotosíntesis. En ésta etapa cobra mucha importancia la fotosíntesis para el crecimiento e inicio de la formación de estolones. III) **Inicio de la tuberización** donde empieza la formación de los tubérculos a partir de los estolones, IV) **Llenado de tubérculos**: donde la mayor parte de los asimilados son destinados a los tubérculos y el cultivo alcanza la máxima expansión foliar, y finalmente la V) **Maduración**: cuando el cultivo entra en la senescencia, con una disminución de la tasa de crecimiento de los tubérculos, capacidad fotosintética, migración de asimilados a tubérculos, y eventualmente ocurre la mortalidad de la biomasa aérea.

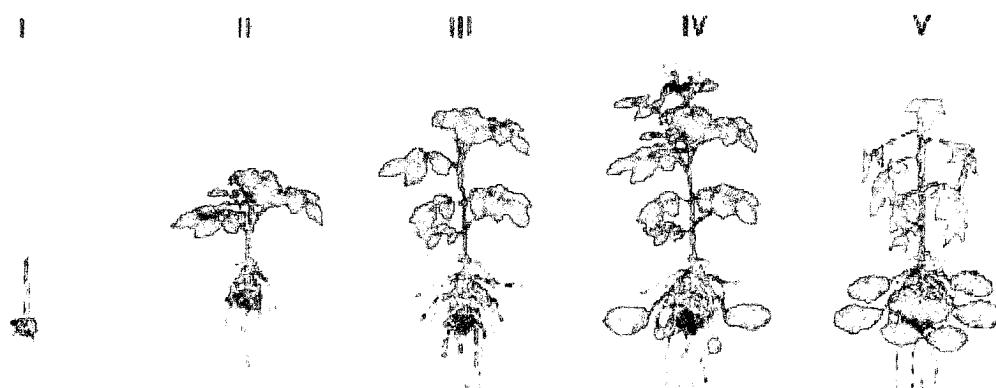


Figura 4. Principales etapas fenológicas del cultivo de papa (*Solanum tuberosum*). Tomado de Rowe (1993).

Con respecto a los distintos estudios ecofisiológicos del cultivo de papa es preciso destacar que actualmente no existe información alguna sobre un análisis detallado del balance de carbono del cultivo, por lo menos que haya sido publicado en alguna de las principales revistas científicas relacionadas. Sin embargo, son muchos los estudios que se han realizado en relación a diferentes componentes funcionales del balance de carbono pero como procesos aislados, tales como la fotosíntesis (Vos & Van der Putten 2001) y distribución de biomasa (Manrique *et al* 1991; Vos & Biemond 1992; Biemond & Vos 1992; Vos & Van der Putten 2001; Alva *et al* 2002). Por otro lado, también son muy importantes desde un punto de vista ecofisiológico aquellos estudios sobre el efecto de la fertilización de nitrógeno sobre el crecimiento y desarrollo del cultivo de papa (Millard *et al.* 1989; Vos & Biemond 1992; Biemond & Vos 1992; Sarmiento 1995; Vos & Van der Putten 2001; Machado 2005).

www.bdigital.ula.ve

3. HIPÓTESIS

3.1. Hipótesis del "exceso de asimilados":

Se propone como hipótesis que la respuesta de la fotosíntesis al déficit de nitrógeno en plantas de papa no es proporcional a la magnitud de dicho déficit, tal como se ilustra en la figura 5. Es decir, en condiciones de déficit severo la asimilación por unidad de superficie foliar sería menor e incrementaría progresivamente a medida que disminuye el déficit hasta un punto de inflexión o umbral, alcanzando el nivel crítico a disponibilidad moderada de nitrógeno, a partir de donde se presume que la asimilación empezaría a mantenerse constante independientemente del aumento de la disponibilidad de nitrógeno. Entonces es posible que bajo condiciones de déficit, se estuviera produciendo un exceso de fotoasimilados, lo que llevaría a cambios en el patrón de crecimiento de la planta al no disponer de suficiente N para transformar estos asimilados en biomasa fotosintética.

El nitrógeno foliar tiene una función fundamental en el proceso de la fotosíntesis, ya que la mayor parte está contenido en enzimas y proteínas fotosintéticas, como la rubisco que participa directamente en este proceso (Evans 1983, 1989; Pons *et al.* 1994; Westbeek 1999; Evans & Poorter 2001; Pons & Westbeek. 2004; Onoda *et al.* 2004). Por lo tanto cuando se presenta un incremento de la disponibilidad de nitrógeno para las plantas que redunda en un mayor contenido de nitrógeno foliar, se puede producir un incremento en la eficiencia en el uso de la luz, que influiría positivamente en una mayor producción de biomasa (Anten & Hirose 1998; Evans 1993).

Sin embargo, en trabajos previos realizados en el ICAE (Díaz *et al.* 1999) se evaluó el efecto de distintos tratamientos de fertilización sobre la fotosíntesis y desarrollo del cultivo de papa y no se encontraron marcadas diferencias en las tasas de asimilación bajo condiciones de déficit de nitrógeno con respecto a las plantas creciendo en condiciones óptimas de nitrógeno; aunque si se encontraron marcadas diferencias en la producción de biomasa y en la concentración de N foliar entre los tratamientos. Esto podría reflejar el alto nivel de plasticidad fotosintética, donde se presume que existe un ajuste del aparato fotosintético para lograr un uso eficiente del nitrógeno (Anten & Hirose 1998; Poorter & Evans 1998; Drecer *et al.* 2000; Evans & Poorter 2001; Pons & Westbeek. 2004; Onoda *et al.* 2004).

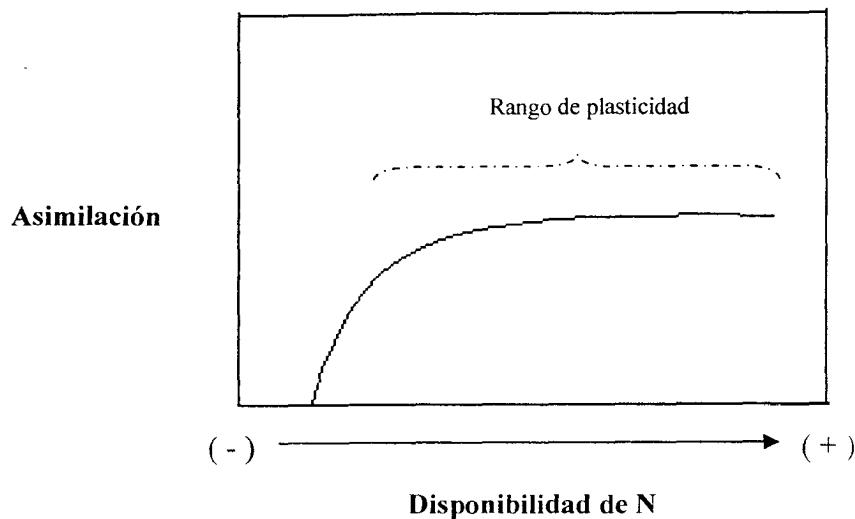


Figura 5. Respuesta hipotética de la fotosíntesis en un gradiente de disponibilidad creciente de nitrógeno.

Hemos denominado a esta hipótesis “exceso de asimilados” bajo la suposición de que si hay déficit de N y la fotosíntesis no responde proporcionalmente a este déficit, entonces no todos los asimilados podrán ser transformados en biomasa, o bien se producirá un cambio de asignación de asimilados, que es lo que se propone en la próxima hipótesis. Es decir que la fotosíntesis por unidad de área foliar podría responder muy poco a grandes cambios en el índice de nutrición del cultivo, lo que significa que las grandes respuestas de las plantas se producen a otro nivel, como en el patrón de asignación de los asimilados.

3.2. Hipótesis del "cambio de asignación":

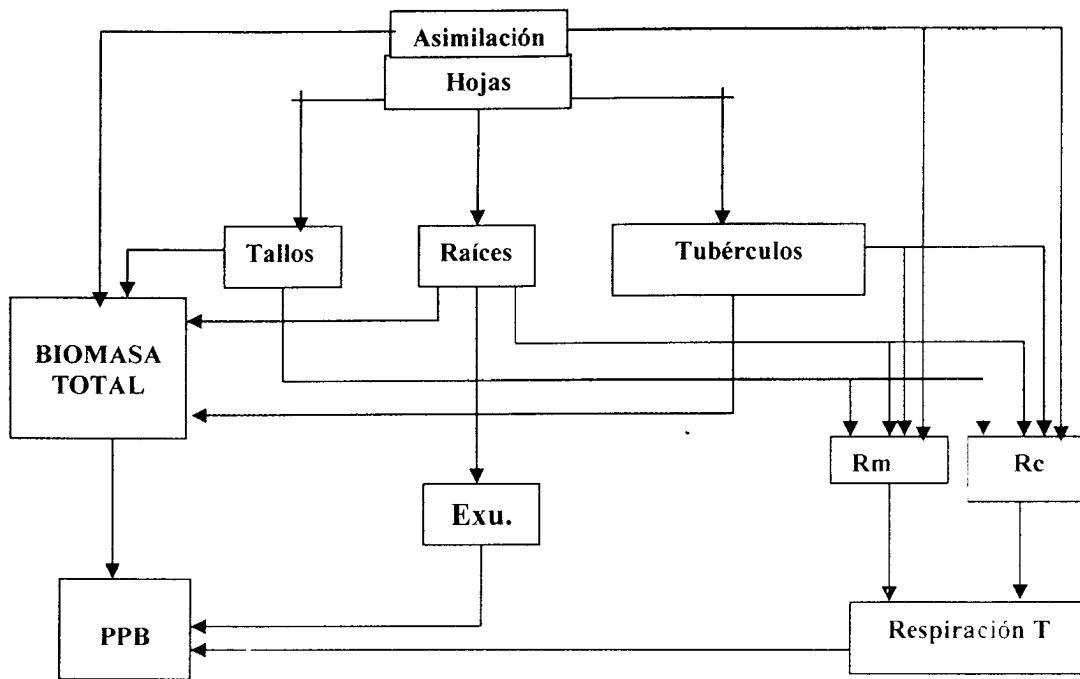
El hecho de disponer de asimilados que no pueden ser transformados en biomasa asimilatoria, debido al déficit de nitrógeno, puede generar cambios en el patrón de asignación de la biomasa entre los diferentes órganos de la planta. La hipótesis es que el déficit de N estimularía una mayor tasa de translocación de asimilados hacia las raíces debido a que éstas tienen mucho menor concentración de nitrógeno que las hojas; por lo tanto una proporción importante del carbono producido estará destinado a estos tejidos en detrimento de la biomasa asimilatoria. Así mismo se propone que a medida que aumenta el déficit de N y en consecuencia más asimilados no pueden ser transformados en biomasa vegetal,

incrementaría la tasa de exudación. El aumento en la asignación a las raíces permitiría un aumento en la captación de N y sería en este sentido aclimatación frente a las condiciones de déficit.

Una primera consecuencia de producir un exceso de fotoasimilados que no pueden ser invertidos en la biosíntesis de biomasa foliar, sería un cambio importante en el patrón de distribución de la biomasa entre los diferentes órganos, favoreciéndose los tejidos menos costosos en nitrógeno como las raíces, que incrementarían su crecimiento y biomasa en comparación con las hojas y tallos. Esto permitiría a las raíces aumentar la superficie de captura y explorar mayores volúmenes de suelo en busca de nitrógeno como mecanismo de respuesta para contrarrestar las condiciones de déficit de nitrógeno (McDonald *et al.* 1996; Robinson 1994, 1996; Nagel 1998; Lambers *et al.* 1998; Zhang & Forde 2000; Poorter & Nagel 1998, 2000; Forde 2002; Lawlor 2002). Esta respuesta podría permitir mantener la eficiencia en el uso de la luz, ya que se mantendría la producción de biomasa por unidad de radiación interceptada pero en detrimento del desarrollo del área foliar del cultivo, y por ende de la cantidad de radiación interceptada.

Un último sumidero a ser considerado para los fotoasimilados producidos en exceso, podría ser la secreción de exudados radiculares; considerando que las cantidades de carbono que entran en el subsistema suelo a través de la deposición radicular de exudados son variables; incluso se ha encontrado cantidades tan grandes como un 40% del carbono asimilado por las plantas (Lambers 1987; Van Veen *et al.* 1991; Bélanger *et al.* 1994). Por lo tanto se plantea como hipótesis que la tasa de exudación puede estar controlada por la disponibilidad relativa de nitrógeno en el suelo; es decir las plantas creciendo bajo condiciones de déficit de nitrógeno, pueden presentar un aumento en la tasa de translocación de carbono a las raíces, estimulando la tasa de exudación de sustratos de carbono comparado con las plantas creciendo con condiciones óptimas de nitrógeno donde ocurriría todo lo contrario; es decir menor tasa de translocación de fotoasimilados a las raíces y menor exudación (Figura 6).

A. Condiciones sin déficit



B. Condiciones de déficit severo

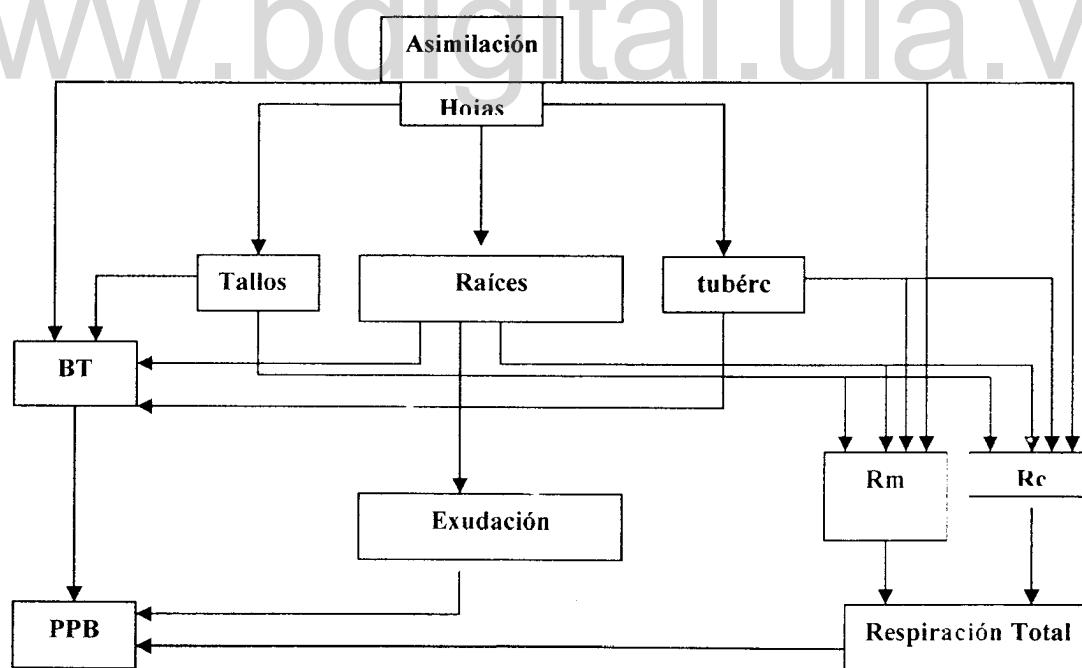


Figura 6. Tendencias hipotéticas de los diferentes flujos del balance del carbono del cultivo de la papa; tales como la asimilación (PPB), respiración de crecimiento, respiración de mantenimiento, exudación y biomasa de los órganos. El tamaño de los compartimientos indica la importancia relativa que tienen entre sí. A. sin déficit y B. déficit severo.

Los cambios en las características morfológicas de las plantas de papa, como el cociente raíz:vástago, pueden estar influenciados por el déficit de nitrógeno, lo que permite suponer que debe existir alguna capacidad de respuesta positiva para contrarrestar el efecto de dicho déficit (Fig. 7). La capacidad de respuesta puede ser a través de cambios estructurales (morfológicos) de las raíces que tenderían a aumentar su crecimiento para explorar mayores volúmenes de suelo y aumentar la superficie de captación del nitrógeno; además es de esperarse ajustes funcionales como los relacionados con la fotosíntesis (plasticidad fotosintética), para aumentar la eficiencia en el uso del nitrógeno fotosintético (PNUE, asimilación de carbono por unidad de N foliar). Por lo tanto, debe existir alguna respuesta plástica del aparato fotosintético para mantener la actividad fotosintética sin que se presenten marcadas diferencias entre los distintos tratamientos de suministro de nitrógeno. En este sentido, se ha demostrado que entre plantas cultivadas en medios con distinto grado de fertilidad, cuando el contenido de nitrógeno aumenta con la aplicación de abonos, la PNUE también tiende a aumentar (Poorter & Evans 1998; Schlesinger, 2000; Evans & Poorter 2001;). En este sentido, también se ha visto que a bajas concentraciones de N la PNUE disminuye debido a que una parte del N es siempre utilizado en otras funciones no fotosintéticas y a medida que disminuye la concentración de N esta parte tiende a ser cada vez mayor y el N que se utiliza para la fotosíntesis es menor (Poorter & Evans 1998; Evans & Poorter 2001; Lawlor 2002; Pons & Westbeek. 2004; Onoda *et al.* 2004).

Esta plasticidad de las plantas podría ser evaluada a través de los cambios en las características morfológicas ante diferentes disponibilidades de nitrógeno (cociente raíz: vástago, área foliar específica), ganancia de peso seco de los diferentes órganos y de la planta entera realizando cosechas sucesivas en las principales fases de desarrollo. Por lo tanto se esperaría que la respuesta en las tasas crecimiento, el desarrollo y producción difieran cuando hay déficit de nitrógeno, así como la proporción de asimilados destinados a diferentes sumideros (órganos).

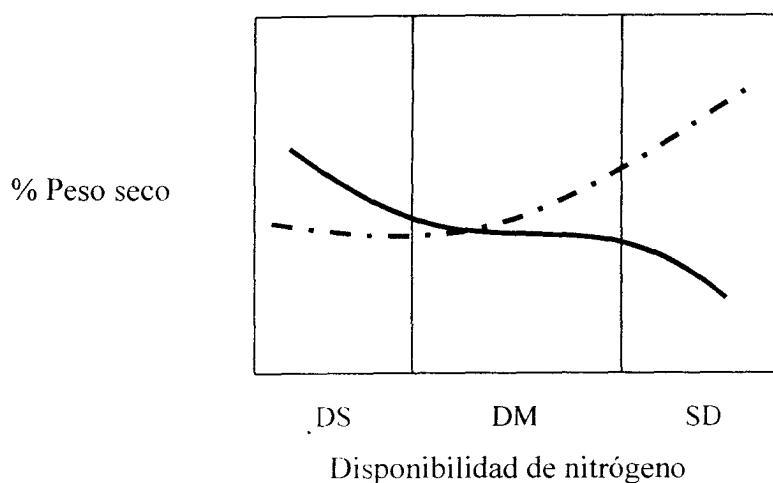


Figura 7. Tendencias hipotéticas de la distribución de biomasa entre los diferentes órganos. hojas y tallos (línea discontinua), Raíces (línea continua), de plantas creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno, con déficit severo (DS), déficit moderado (DM), sin déficit (SD).

Una de las respuestas más importantes que pueden presentar las plantas cuando el nitrógeno es limitante está asociada con cambios en el costo-beneficio entre el crecimiento foliar y la concentración de nitrógeno foliar para la fotosíntesis (Poorter & Evans 1998; Evans & Poorter 2001; Lawlor 2002; Pons & Westbeek. 2004; Onoda *et al.* 2004), así como entre la biomasa asimilatoria y no asimilatoria (Robinson 1996; McDonald *et al.* 1996; Scleible *et al.* 1997b; Lemaire & Millard, 1999; Gastal & Lemaire 2000; Forde 2002). Por lo tanto, en condiciones óptimas de nitrógeno, el incremento del área foliar durante las primeras fases de crecimiento del cultivo para posicionar hojas en la luz, puede necesitar proporcionalmente más asimilados en comparación con las raíces. Entonces el costo - beneficio entre la distribución de los asimilados y el nitrógeno para la actividad fotosintética de las hojas y para otros tejidos, puede ser variable en los diferentes tratamientos de suministro de nitrógeno y fases fenológicas.

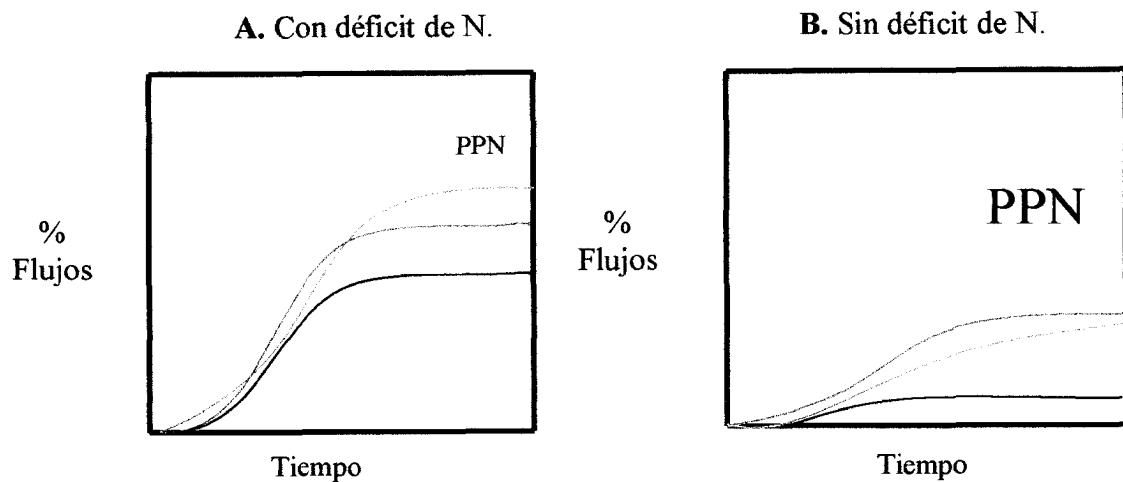


Figura 8. Tendencias hipotéticas de los diferentes flujos determinantes en el balance del carbono, como la PPB (verde), respiración de crecimiento (azul), respiración de mantenimiento (rojo) y exudación (negro), para el cultivo de la papa bajo condiciones de déficit y sin déficit de nitrógeno.

En el caso de la papa, durante la primera etapa entre la siembra y emergencia, el crecimiento de las plantas depende en gran parte de las reservas de los tubérculos semillas. Posteriormente, durante la expansión foliar, la disponibilidad de nitrógeno es determinante para la asimilación de carbono y consecuentemente para la biosíntesis. Por lo tanto a partir de esta fase de crecimiento y en condiciones de déficit de nitrógeno se esperaría que la respiración de crecimiento empiece a ser menor que la respiración de mantenimiento, trayendo como consecuencia una menor producción de biomasa asimilatoria, así como un menor índice de área foliar. Posteriormente aumentaría la tasa de exudación, y debido a estas salidas de carbono del sistema se esperaría una menor PPN (Fig. 8A).

En condiciones óptimas de disponibilidad de nitrógeno para las plantas, las respuestas de los flujos de carbono tenderían a ser completamente diferentes con respecto a las condiciones de déficit, excepto las tendencias de la asimilación durante todo el ciclo. Bajo estas condiciones, la respiración de crecimiento tiende a ser superior que en las plantas creciendo en condiciones de déficit. La exudación debería ser mínima, debido a que en condiciones óptimas de nitrógeno, no prevalece algún estímulo que permita aumentar las tasas de translocación y mayor desarrollo de las raíces, así como la liberación de exudados; por lo tanto gran parte de los fotoasimilados serían

destinados para la biosíntesis, y crecimiento de los tubérculos lo que se reflejaría en una mayor PPN (Fig. 8B).

3.3. Hipótesis del “cambio en los procesos del balance del carbono”

Se plantea hipotéticamente que el cambio de asignación de biomasa modifica todo el balance de carbono en las distintas etapas fenológicas del cultivo, cambiando la importancia relativa de los distintos componentes funcionales. Entonces a través de la determinación de los diferentes flujos asociados al balance de carbono del cultivo y los patrones de asignación de biomasa y nitrógeno, se podría analizar y entender la estrategia fisiológica de las plantas para responder a las condiciones de déficit de nitrógeno atribuyéndoselo a una posible respuesta de aclimatación.

En este sentido cobra mucha importancia evaluar de que manera son utilizados los fotoasimilados provenientes de la producción primaria bruta cuando las plantas están sometidas a diferentes disponibilidades de nitrógeno; es decir, como los gastos respiratorios de carbono se revierten en el crecimiento y el mantenimiento de la planta, considerando que la economía de carbono de las plantas o la ganancia neta de biomasa, no sólo dependen de la fotosíntesis (ganancia de carbono), sino también de la asignación de fotoasimilados para procesos que implican una salida de carbono del sistema, como la respiración y exudación.

La proporción de carbono utilizado para la respiración de crecimiento y mantenimiento no es constante, y principalmente depende de la fase de desarrollo de las plantas y la concentración de nitrógeno. En este sentido cuando las plantas están en sus primeras fases de desarrollo, su crecimiento tiende a ser rápido y su biomasa baja, por lo tanto la respiración de crecimiento tendería a ser mayor que la respiración de mantenimiento. Esta situación va cambiando a medida que las plantas disminuyen su tasa relativa de crecimiento y se encuentran en etapas maduras de su desarrollo (Figura 6a y 6b). Entonces las plantas de papa en fases de crecimiento rápido pueden tener una demanda energética grande y sus tasas respiratorias tenderán a aumentar si hay buena disponibilidad de asimilados. En este sentido se esperaría que la respiración de crecimiento para los órganos aéreos disminuya en la última fase de desarrollo del cultivo después de alcanzar la máxima expansión foliar, donde empieza a cobrar

importancia la respiración de mantenimiento, y el uso de fotoasimilados para el proceso de llenado y crecimiento de los tubérculos los cuales requieren menor gasto en respiración de crecimiento debido al predominio de carbohidratos en su composición (Vivek, 2000; Thornley & Cannell, 2000; Van Iersel & Seymour, 2000).

La acumulación de biomasa a través del desarrollo del cultivo depende tanto de la biomasa asimilatoria como de la relación existente entre la biomasa asimilatoria y la biomasa total producida por las plantas, debido a que la cantidad de biomasa asimilatoria existente determina la producción de fotoasimilados, pero la biomasa total determina los gastos de mantenimiento. Por lo tanto, la biomasa no asimilatoria será mantenida por los productos energéticos obtenidos por la biomasa asimilatoria, entonces cuanto mayor sea la proporción relativa de biomasa no asimilatoria menor será la producción neta en relación con la producción bruta, siendo el nitrógeno un factor determinante en dicho patrón de asignación de biomasa.

La PPN diaria puede ser proporcionalmente mayor a medida que las condiciones de nitrógeno sean óptimas; por el contrario la respiración de mantenimiento disminuiría y la exudación incrementaría, en términos relativos del carbono total asimilado, cuando se presentan condiciones de déficit de nitrógeno, lo que representaría una salida de carbono que no se destinaría para la PPN. Entonces en condiciones óptimas de nitrógeno disponible para las plantas, se esperaría una mayor acumulación de biomasa, y por lo tanto mayor producción primaria neta del cultivo y contenido de nitrógeno en los tejidos, en comparación con las plantas creciendo en condiciones de déficit.

4. OBJETIVOS DE LA INVESTIGACIÓN Y ESTRUCTURA DE LA TESIS

4.1. Objetivo General

Estudiar la respuesta del cultivo de papa al déficit de nitrógeno en sus diferentes fases fenológicas, principalmente en su efecto sobre el balance de carbono y sus componentes funcionales.

4.2. Objetivos Específicos

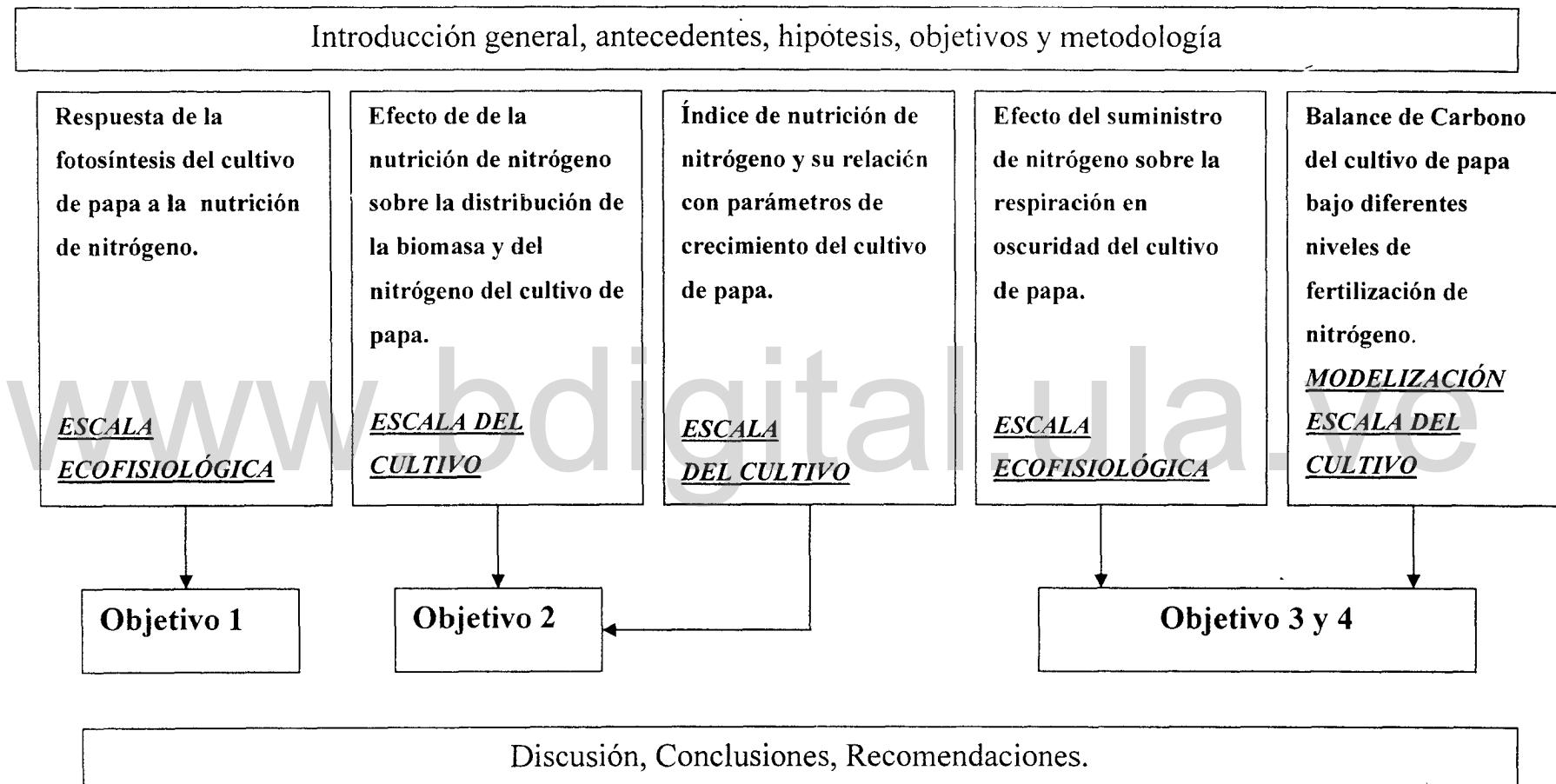
4.2.1. Analizar la respuesta de la fotosíntesis a la concentración de nitrógeno foliar durante el desarrollo del cultivo, para poner a prueba la hipótesis del "Exceso de asimilados".

4.2.2. Determinar los cambios en el patrón de distribución de asimilados producidos por el déficit de nitrógeno durante el desarrollo del cultivo, evaluando la hipótesis de que el déficit estimula la asignación de biomasa a órganos que requieren menos nitrógeno (Hipótesis del "cambio de asignación").

4.2.3. Realizar un balance de carbono de las plantas de papa a lo largo de su crecimiento para diferentes condiciones de déficit de nitrógeno. Este objetivo permitirá evaluar si parte del carbono asimilado por el proceso de la fotosíntesis, que no puede ser transformado en biomasa bajo condiciones de déficit, estaría siendo respirado o exudado por las raíces, analizando la hipótesis del "cambio en los procesos del balance de carbono".

4.2.4. Establecer las bases ecofisiológicas para el diseño de un modelo de simulación mecanístico del cultivo de papa que simule la respuesta del crecimiento a diferentes situaciones de disponibilidad de N.

4.3. Estructura de la tesis



5. METODOLOGÍA

5.1. Área de estudio

Los ensayos fueron establecidos en la estación experimental de Santa Rosa, del Instituto de Investigaciones Agropecuarias (IIAP - ULA), ubicada en la ciudad de Mérida, capital del estado Mérida a $8^{\circ} 35' 30''$ N - $71^{\circ} 08' 30''$ O, con una altitud de 1920 msnm. Las principales ventajas que presentó esta estación experimental fueron sus condiciones climáticas adecuadas para el desarrollo del cultivo de papa, terrenos con adecuado manejo fitosanitario, suelos con una estructura franco-arenosa y pH de 5,8 apropiados para este cultivo; además de la presencia de una estación climatológica y la cercanía a las instalaciones de la Facultad de Ciencias que favoreció la frecuencia de mediciones y muestreos.

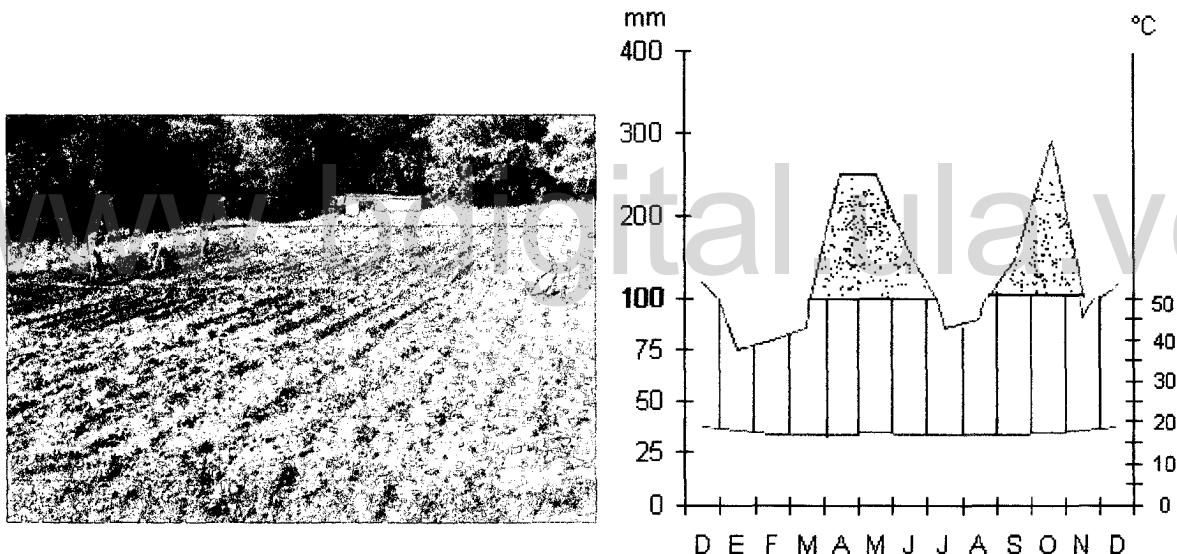


Figura 9. Parcela donde se estableció el ensayo y climadiagrama de la estación experimental de Santa Rosa, del Instituto de Investigaciones Agrícolas (IIAP-ULA). Datos de precipitación (línea verde) y temperatura media mensual (línea azul) obtenidos del promedio anual de los años 1995-2003, tomado de Jaimez (2004).

El suelo de la estación experimental de Santa Rosa fue clasificado como Humic Dystrudepts, de acuerdo con el sistema de clasificación de suelos del USDA. Las clases de textura hasta una profundidad de 80 cm son similares y están entre franco-arenosa a franca. El horizonte superficial (0-27 cm) presenta una densidad aparente de $0,94 \text{ g cm}^{-3}$ de acuerdo a la metodología de excavación. La profundidad neta del perfil es de aproximadamente 60 cm (Añez 1980).

5.2. Cultivo

El cultivo seleccionado fue la papa (*Solanum tuberosum tuberosum*), variedad Granola que es una de las más utilizadas en la región, debido a su importancia económica. Esta variedad tiene un ciclo de desarrollo que dura de 3 ½ a 4 meses hasta la cosecha, posee de 3 a 4 tallos por individuo, la formación de los tubérculos se inicia después del primer mes del cultivo. Los tubérculos son de tamaño mediano en comparación a otras variedades y su rendimiento es alto, pudiendo acercarse a las 100 t/ha en condiciones óptimas (Machado, 2005).

5.3. Diseño experimental

Se estableció un diseño de bloques al azar con tres tratamientos de fertilización nitrogenada y tres réplicas por tratamiento. Las parcelas tenían un área de 27 m² (6 m x 4,5 m), separadas a un metro entre sí, mientras que los bloques tenían una separación de 2 m entre sí (Figura 10). A cada parcela se le asignó un tratamiento de fertilización con diferentes niveles de aplicación de nitrógeno (sulfato de amonio), manteniendo la misma dosificación de fósforo y potasio en todas ellas, con el fin de evitar algún déficit de dichos nutrientes que pueda incidir en el desarrollo del cultivo, y por lo tanto en los resultados de la investigación.

Se aplicaron 100 kg/ha de P₂O₅ como roca fosfórica acidulada (FOSFOPODER), a una dosis de 400 kg/ha (1,08 kg/parcela); y 200 kg/ha de K₂O como sulfato de potasio, cuya dosis fue de 476 kg/ha (1,29 kg/parcela). Los tratamientos fueron los siguientes:

Condiciones de déficit severo (0-N): sin aplicación de nitrógeno. En este tratamiento el cultivo dependió únicamente del nitrógeno nativo y/o residual del suelo y se esperaba que se presentara un déficit pronunciado de este elemento.

Condiciones de déficit moderado (133-N): con una aplicación de 133,3 kg de N/ha, 100 Kg N/ha en el momento de la siembra y 33,3 Kg N/ha aplicados en el aporque. Los 100 kg N/ha de nitrógeno aplicados con la siembra, fueron repartidos como 66,6 kg de N/ha como Gallinazo y 33,3 kg N/ha como sulfato de amonio. La aplicación del gallinazo fue de 2220 kg/ha, lo que equivale a 5,99 kg/parcela; y la aplicación del

sulfato de amonio fue a una dosis de 158,6 kg/ha; es decir 0,42 kg/parcela. En el aporque se aplicaron 33,3 kg N/ha adicionales como fertilizante mineral (Sulfato de amonio).

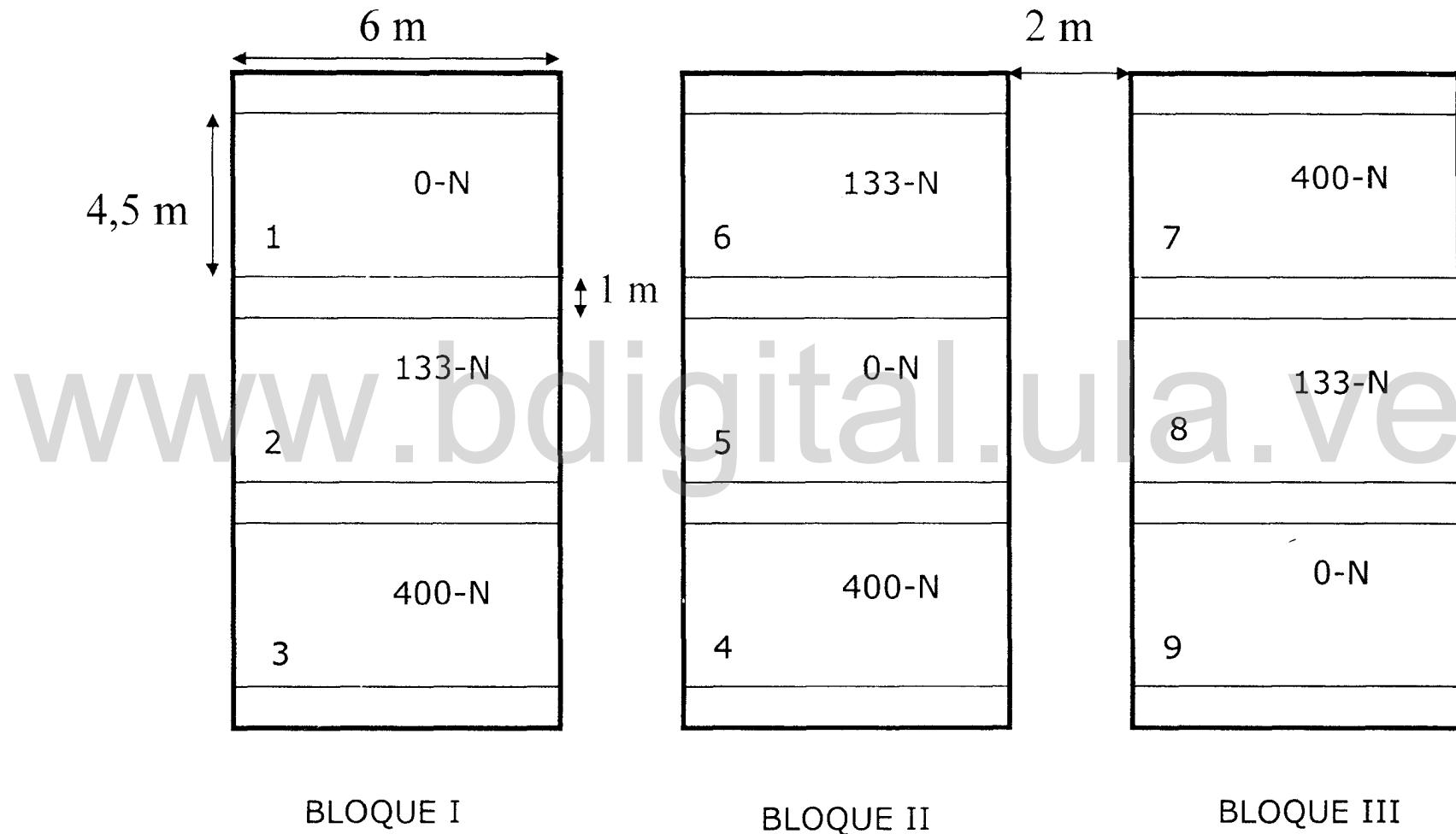
Condiciones sin déficit (400-N): con una aplicación de 400 kg de N/ha, 300 Kg N/ha en el momento de la siembra y 100 Kg N/ha aplicados en el aporque. Los 300 kg/ha aplicados inicialmente, estaban repartidos como 200 kg de N/ha como gallinazo y 100 kg N/ha como sulfato de amonio. La aplicación del gallinazo fue de 6666,6 kg/ha, lo que equivale a 18 kg/parcela; y la aplicación del sulfato de amonio fue a una dosis de 476 Kg/ha; es decir, 1,28 kg/parcela. En el aporque se aplicaron 100 kg N/ha adicionales como fertilizante mineral (Sulfato de amonio).

Se utilizó gallinazo como fertilizante orgánico, marca FERTIAGRO, cuyas características y composición de nutrientes por saco (40 Kg) son las siguientes: 60 -65 % de materia orgánica, 3 % de nitrógeno total (medido en el laboratorio), 10 – 12 % de humedad, 4-5% de P₂O₅, 4-5 % de K₂O, 5-8 % de Ca, 1-2 % Mg y pH = 6,5 – 7,5.

Se utilizaron los siguientes fertilizantes minerales: Sulfato de amonio, Sulfato de potasio, y fósforo como roca fosfórica acidulada (Fosfopoder). La composición de minerales es la siguiente: 50% de nitrógeno, 17% de K₂O asimilable y 25% de P₂O₅ asimilable respectivamente.

La aplicación de 400 kg de nitrógeno por hectárea fue considerada debido a los resultados favorables en los rendimientos de la producción del cultivo de papa obtenidos de diferentes investigaciones y prácticas agronómicas realizadas en los Andes venezolanos. Esta consideración estará reflejada específicamente en el tercer tratamiento, donde se esperaba que la producción por unidad de área fuera similar a muchas unidades de producción de papa de la zona, bajo las mismas técnicas de manejo del cultivo (Añez 1980; González 1989).

Figura 10. Diseño de bloques al azar. Se indica el número de las parcelas y sus respectivos tratamientos.

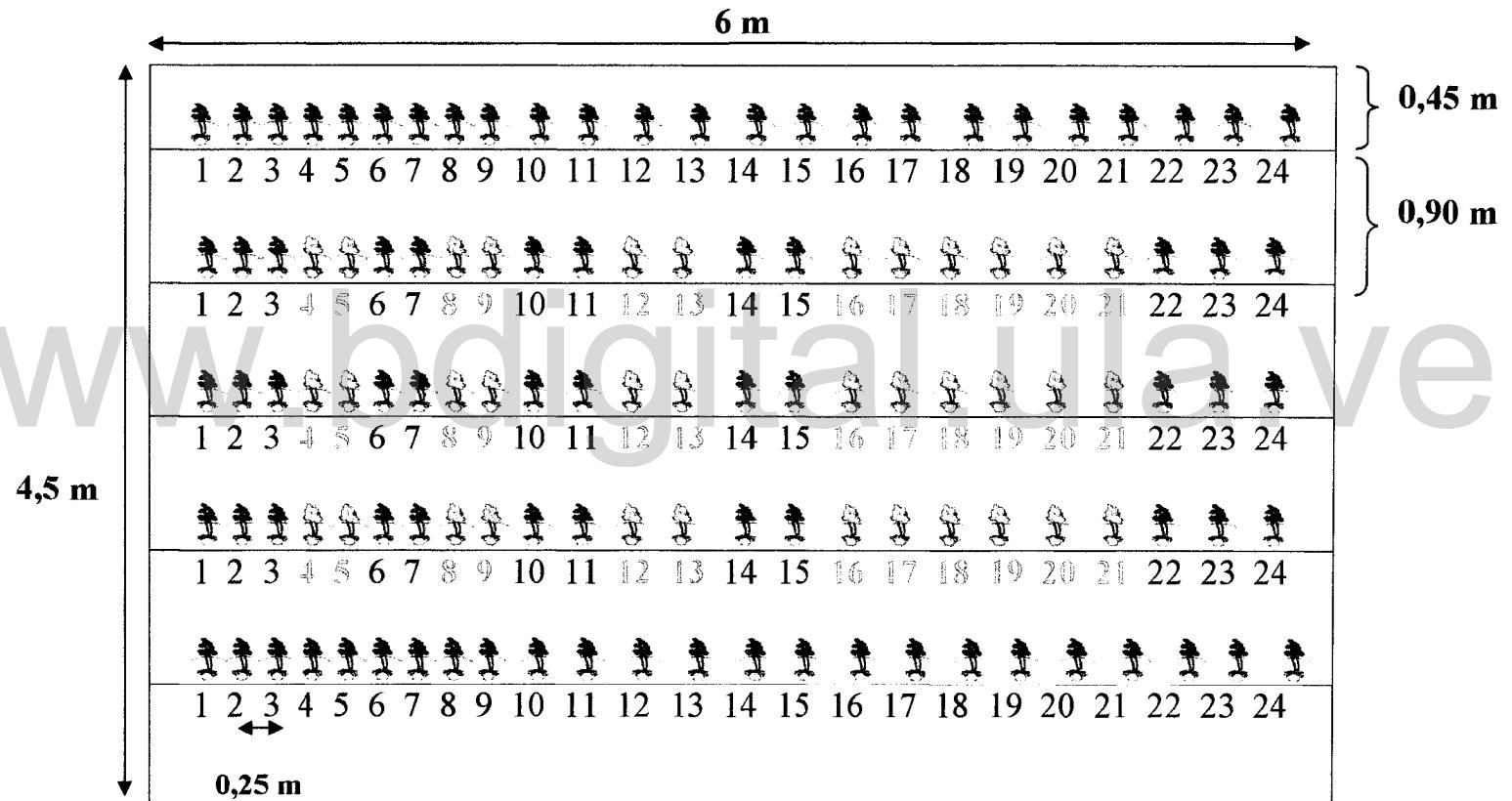


La razón por la que se utilizó una combinación de gallinazo y fertilizante mineral, es que la aplicación de materia orgánica como única fuente de nitrógeno, aún en altas dosis, no es suficiente para la obtención de altos rendimientos en el cultivo de la papa. En este sentido, en la región andina las mejores dosis han resultado cuando dicha fertilización orgánica va acompañada de una buena fertilización química complementaria (Añez & Pereyra, 1974; Machado 2005).

5.4. Diseño de la parcela

Los tratamientos fueron establecidos en parcelas con un área de 27 m² (6 m x 4,5 m); dimensiones que fueron calculadas en función de los muestreos destructivos planificados (figura 11). Las semillas certificadas fueron sembradas a una distancia de 0,25 m a lo largo del surco, es decir con 24 tubérculos por surco. Se establecieron cinco surcos en cada parcela a una distancia de 0,90 m entre surcos o hileras de plantas, lo que corresponde a 120 plantas por parcela y a una densidad de siembra de 44.444 plantas por hectárea. Las dos hileras externas de la parcela, así como las tres primeras y las tres últimas plantas de cada hilera, no fueron consideradas para los muestreos y mediciones realizados durante el desarrollo del cultivo, con el fin de prevenir el efecto de borde; es decir, de factores externos diferentes a la homogeneidad de la parcela que pudiera generar algún ruido sobre el análisis de los resultados. El diseño de la parcela para la toma de las muestras en las cuatro principales fases fenológicas del cultivo, se realizó seleccionando las plantas **4 y 5, 8 y 9, 12 y 13, 16 a 21** de cada uno de los tres surcos centrales correspondientes a las plantas que fueron tomadas para las fases de emergencia, inicio de la tuberización y expansión foliar respectivamente, completando seis plantas en cada sesión de muestreo por parcela. Las plantas **16 a 21** corresponden al último muestreo que se realizó en la cosecha final para cada parcela (18 plantas por parcela). Para la realización de las mediciones de parámetros ecofisiológicos se seleccionaron aleatoriamente plantas que no fueron asignadas para la determinación de biomasa vegetal, teniendo cuidado de no tomar plantas de los bordes que pueden estar influenciadas por factores externos de la parcela o efecto de borde (Figura 11).

Figura 11. Diseño de la parcela para la toma de las muestras en las cuatro fases fenológicas seleccionadas. Los números 4-5, 8-9, 12-13 corresponden a las plantas que fueron muestreadas para las fases emergencia, expansión foliar y llenado de tubérculos respectivamente, completando 6 plantas en cada muestreo por parcela. Las plantas 16 – 21 corresponden al último muestreo que se realizó en la cosecha (las plantas en color rojo fueron muestreadas).



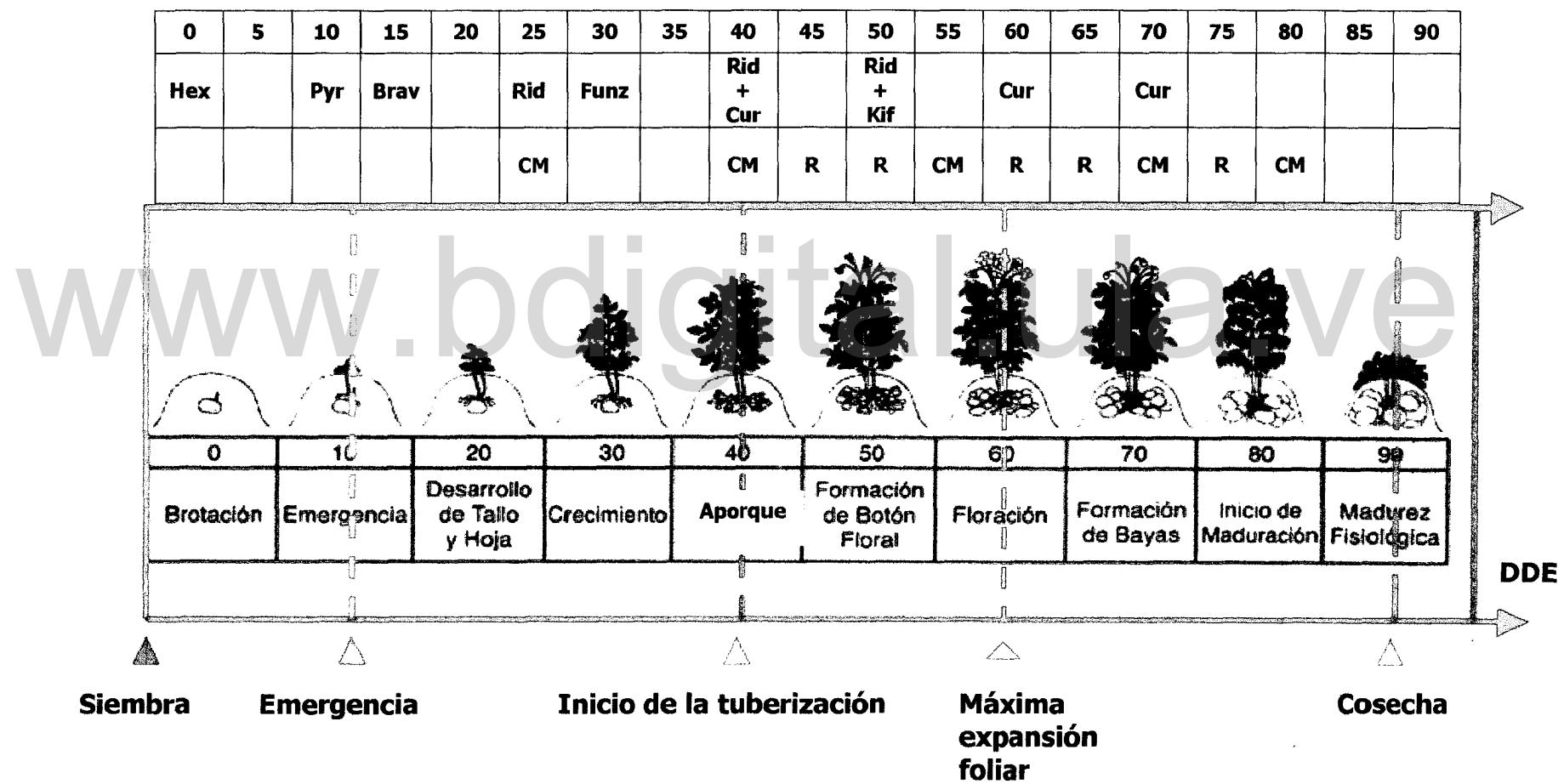
5.5. Prácticas agronómicas

La preparación del suelo se realizó con el fin de asegurar una rápida emergencia, una penetración profunda de las raíces y un buen drenaje; por lo tanto se aró el terreno 15 días antes de la siembra, a una profundidad entre 25 y 30 cm, pasando los discos o la rastra dos veces para que el suelo quedara en una condición que facilite la preparación de los surcos. El abono orgánico fue aplicado en los surcos de acuerdo a las cantidades establecidas en cada tratamiento, manteniendo una repartición uniforme entre los surcos.

Al momento de la siembra (21 de marzo de 2005), la semilla tenía un grado de madurez que pudo permitir un rápido desarrollo y formación de tallos por planta. El aporque se realizó el 2 de junio de 2005, cubriendo los tallos subterráneos. Se realizó un constante control de malezas, para evitar una posible competencia por nutrientes y una disminución en la producción del cultivo. El control de malezas se llevó a cabo por medio de métodos manuales, a través de la implementación de herramientas como escardillas y palines. Además se aplicó Hexone durante la siembra que es un herbicida selectivo especial para el cultivo de papa y tiene un efecto inhibitorio en la germinación de semillas de malezas sin afectar la emergencia del cultivo (Figura 12).

Se mantuvo un riguroso control fitosanitario en el cultivo para evitar y prevenir la incidencia de agentes patógenos, principalmente los de origen fúngico, tales como *Phytophthora infestans*, *Alternaria solani*, *Rhizoctonia solani*, los cuales son de alta incidencia en la zona debido al clima húmedo. Por otro lado, también se manejó la influencia de plagas con los respectivos pesticidas químicos. Se aplicó un fungicida preventivo a los 15 días después de la siembra, Bravo 500, con una dosis de 2 l/ha utilizando una asperjadora manual; sin embargo también se alternó con otros fungicidas como Ridomil (sistémico y curativo), Curazin (sistémico, curativo y preventivo), Funzeb (preventivo, curativo) y Kifun (curativo) aplicándolos con dosis de 3,75 g/l, 2,5 g/l, 2,5 g/l y 2 g/l respectivamente. Para el control de insectos se realizó

Figura 12. Prácticas agronómicas realizadas durante el desarrollo del cultivo. Aplicación de herbicidas (Hexone, Hex), insecticidas (Pyrenex, Pyr) y fungicidas como Bravo 500 (brav), Ridomil (Rid), Curazin (Cur) y Kifun (kif); además de un continuo control de malezas (CM) y aplicación de riego complementario (R) en el transcurso de los días después de la siembra (DDS).



una aplicación de Pyrenex granulado con una dosis de 0,20 ml/l sólo a los 10 días después de la emergencia. Se aplicó riego por aspersión complementario en los días 45, 50, 60, 65 y 75 después de la siembra (DDS). En la figura 12 se presenta una síntesis del conjunto de actividades agronómicas realizadas durante el desarrollo del cultivo.

5.6. Mediciones

Se realizaron mediciones de distintas variables y parámetros ecofisiológicos y del cultivo a lo largo del ciclo del cultivo en las nueve parcelas.

5.6.1. Emergencia del cultivo

Se consideró como fecha de emergencia del cultivo cuando el 50% de las plantas estaban emergidas (IBSNAT 1990). Se determinó el porcentaje total de plantas emergidas a través de conteos visuales del número de plantas emergentes en cada una de las hileras de las parcelas de cada tratamiento los días 3, 5, 10, 13, 16 y 20 después de la siembra.

5.6.2. Biomasa vegetal

Durante el desarrollo del cultivo se realizaron cuatro muestreos para cuantificar la biomasa y el contenido de nitrógeno en los diferentes órganos de las plantas en función de los días después de la emergencia (DDE, Tabla 3). Los muestreos se llevaron a cabo en las siguientes etapas de desarrollo del cultivo:

Etapa 1: Cerca de la emergencia (13 DDE).

Etapa 2: En la tuberización (36 DDE).

Etapa 3: En la máxima expansión foliar (57 DDE).

Etapa 4: En la cosecha (85 DDE).

En cada una de estas etapas se determinó la biomasa de la parte aérea y subterránea de las plantas seleccionadas en cada parcela, cosechando seis plantas por parcela, excepto en el último muestreo que se cosecharon dieciocho plantas por parcela, debido a que desde un punto de vista agronómico la producción alcanzada en esta etapa es la más importante. En el momento de la cosecha se determinó la producción de tubérculos en peso fresco, y subsecuentemente el peso seco, así como el contenido de nitrógeno. En cada etapa fenológica se separaron cada uno de los órganos de las plantas

recolectadas (hojas, tallos, raíces, estolones, tubérculos); así como la necromasa a partir de la máxima expansión foliar. Las raíces se separaron y lavaron cuidadosamente para eliminar restos de tierra; posteriormente cada uno de los órganos se colocó en bolsas de papel previamente identificadas. Las muestras se secaron en una estufa a 70°C hasta que alcanzaron un peso constante, posteriormente fueron pesadas y finalmente se obtuvieron muestras compuestas de cada órgano por parcela y en cada muestreo. Estas muestras fueron molidas y se les determinó la concentración de nitrógeno total por duplicado por el método de Kjeldahl utilizando 100 mg por réplica (Bremner & Mulvaney 1982; Acevedo 1994).

5.6.4. Ángulo foliar

Las mediciones del ángulo foliar, necesarias para calcular el coeficiente de extinción de la luz utilizado en el modelo de simulación, se realizaron en hojas de 3 individuos por parcela, para un total de 27 mediciones en las principales fases fenológicas del cultivo: cerca de los 13 días después de la emergencia (DDE), inicio de la tuberización (36 DDE), máxima expansión foliar (57 DDE) y antes de la cosecha (85 DDE, Tabla 3).

Los ángulos se obtuvieron considerando los grados existentes entre el pecíolo y la lamina foliar con respecto al eje del tallo. La medición de los ángulos se realizó tratando de no tocar a la planta. Se colocó una hoja de papel paralela al plano formado por los pecíolos y el tallo principal, luego se proyectó sobre la hoja usando un lápiz, el punto de inserción del pecíolo en dicho tallo, un punto de tallo principal, el punto de inserción del pecíolo en la lámina, un punto de la nervadura principal de dicha lámina. Después de marcar todos los puntos en la hoja de papel, se trazó una recta entre los dos primeros puntos (tallos principales) y la otra recta entre los otros dos puntos (lámina). Las rectas fueron prolongadas hasta formar los ángulos por la intersección de ambas.

5.6.5. Índice de Área Foliar

El índice de área foliar (LAI) se determinó a través de métodos de campo y laboratorio (Tabla 3). En el campo se utilizó un analizador de dosel marca LICOR (LAI-2000, ver apéndice 13) haciendo mediciones a dos alturas del dosel (método no

destructivo), y en el laboratorio se utilizó un medidor de área LICOR modelo LI-3100 determinando el área foliar de las plantas cosechadas (método destructivo).

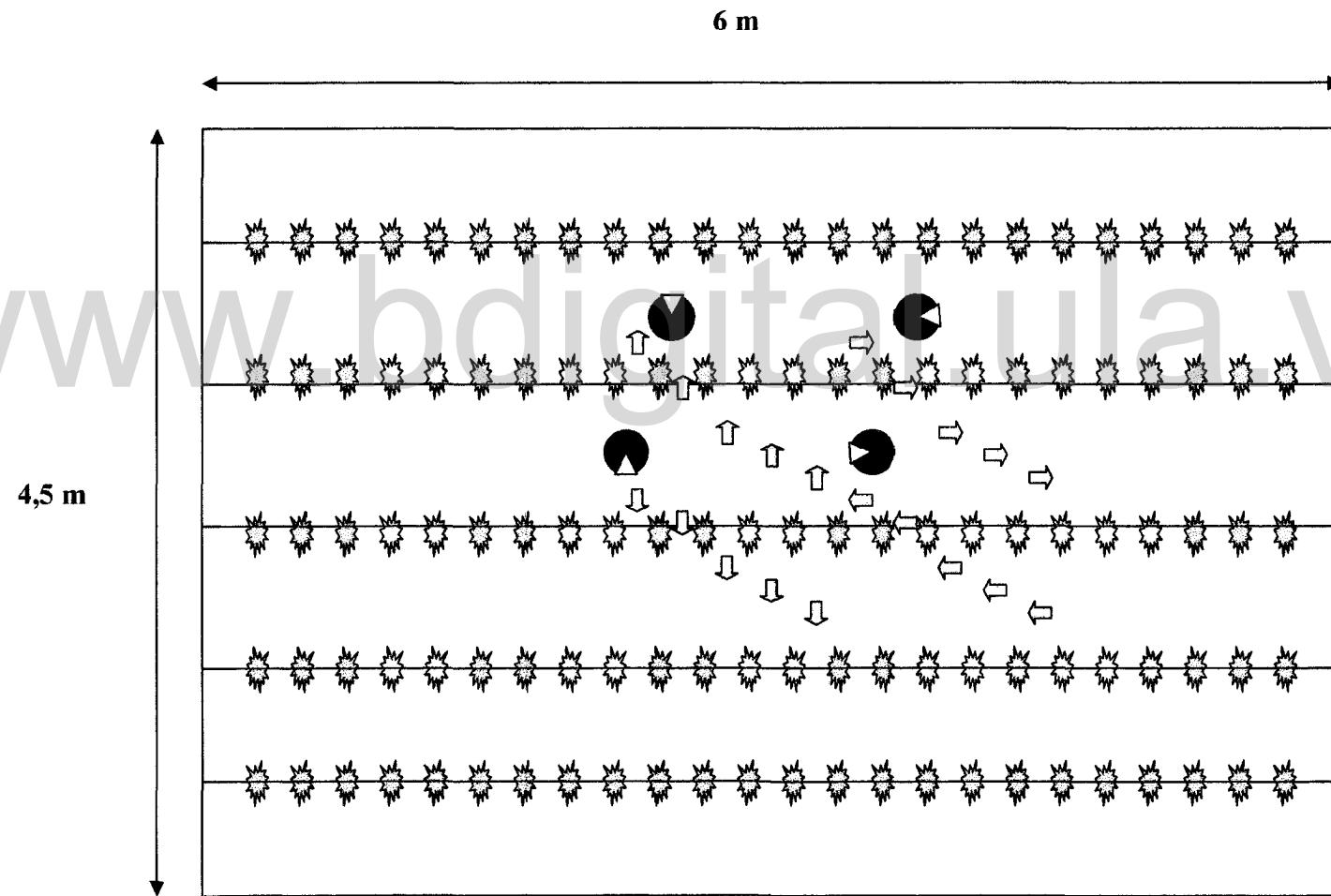
Las mediciones con el método de campo se basan en la medida de la radiación difusa. Se realizaron 8 mediciones del índice de área foliar (m^2/m^2) a lo largo del ciclo del cultivo, correspondiente a los días 25, 34, 46, 50, 59, 66, 75 y 83 después de la emergencia (Tabla 3). Con este instrumento se tomaron medidas de radiación por encima y por debajo de la cobertura vegetal o follaje, para determinar la intercepción de la luz por dicha cobertura con un sensor que considera diferentes ángulos de incidencia y que está cubierto con una tapa negra que deja sólo descubierto un ángulo de 45 grados, para evitar que el operador interfiera en la medición (figura 13). En cada muestreo se realizaron 32 medidas por parcela a dos alturas diferentes: en la parte media del dosel (para medir el LAI del estrato alto del dosel) y en la parte baja al nivel del suelo (para medir el LAI de todo el dosel); es decir, 16 medidas por estrato del dosel y 8 medidas por encima del follaje. Las medidas tomadas en cada parcela se realizaron seleccionando aleatoriamente las hileras sin considerar las del borde, así como partes de las parcelas donde se habían hecho cosechas de biomasa (extracción de plantas). En cada hilera seleccionada se tomaron 2 medidas por encima del dosel y 4 en cada estrato del dosel, diagonalmente entre las hileras y con una separación de 22 cm entre medidas partiendo desde la hilera y variando perpendicularmente los sentidos de orientación del sensor de radiación en cada hilera (Figura 13). Al momento de realizar las mediciones se tuvo en consideración la disposición espacial del sensor de radiación difusa del analizador del dosel en las parcela (entre en las hileras y entre las plantas) con el fin de evitar algún efecto de la tierra acumulada por el aporque, que produce un desnivel entre el pasillo y las hileras; además fue importante posicionar sistemáticamente el sensor por estrato y entre puntos respetando las respectivas distancias para que el muestreo fuera espacialmente representativo y considerará la distribución por surcos del cultivo (Figura 14). El instrumento tiene un software que en base al conjunto de mediciones realizadas calcula el LAI y su desviación estándar.

El analizador de dosel se utilizó en las primeras horas de la mañana o cuando se presentaban días seminublados, ya que sólo bajo luz difusa funciona correctamente el instrumento.

Las mediciones del área foliar con el método del laboratorio se realizaron en cada una de las etapas en que se cosecharon individuos, pasándose por el medidor de área ya sea la totalidad del follaje de cada individuo o bien una muestra del mismo, cuando las plantas eran muy grandes. Se efectuaron las medidas de las hojas de las 6 plantas cosechadas en cada parcela durante los tres primeros muestreos y en la cosecha final se seleccionaron 9 plantas, para posteriormente determinar el peso seco (Tabla 3)

www.bdigital.ula.ve

Figura 13. Diseño de muestreo para la medición índice de área foliar (LAI) en el campo. Las flechas azules indican las medidas tomadas sobre el dosel y las flechas naranja indican las medidas tomadas bajo el dosel, para un total de 16 medidas por estrato y 4 medidas por encima del dosel. En este sentido, durante la emergencia se tomó un total de 20 puntos, y en las siguientes etapas 40 puntos por parcela. Se presenta el sensor hemisférico  con su respectiva apertura de 45°.



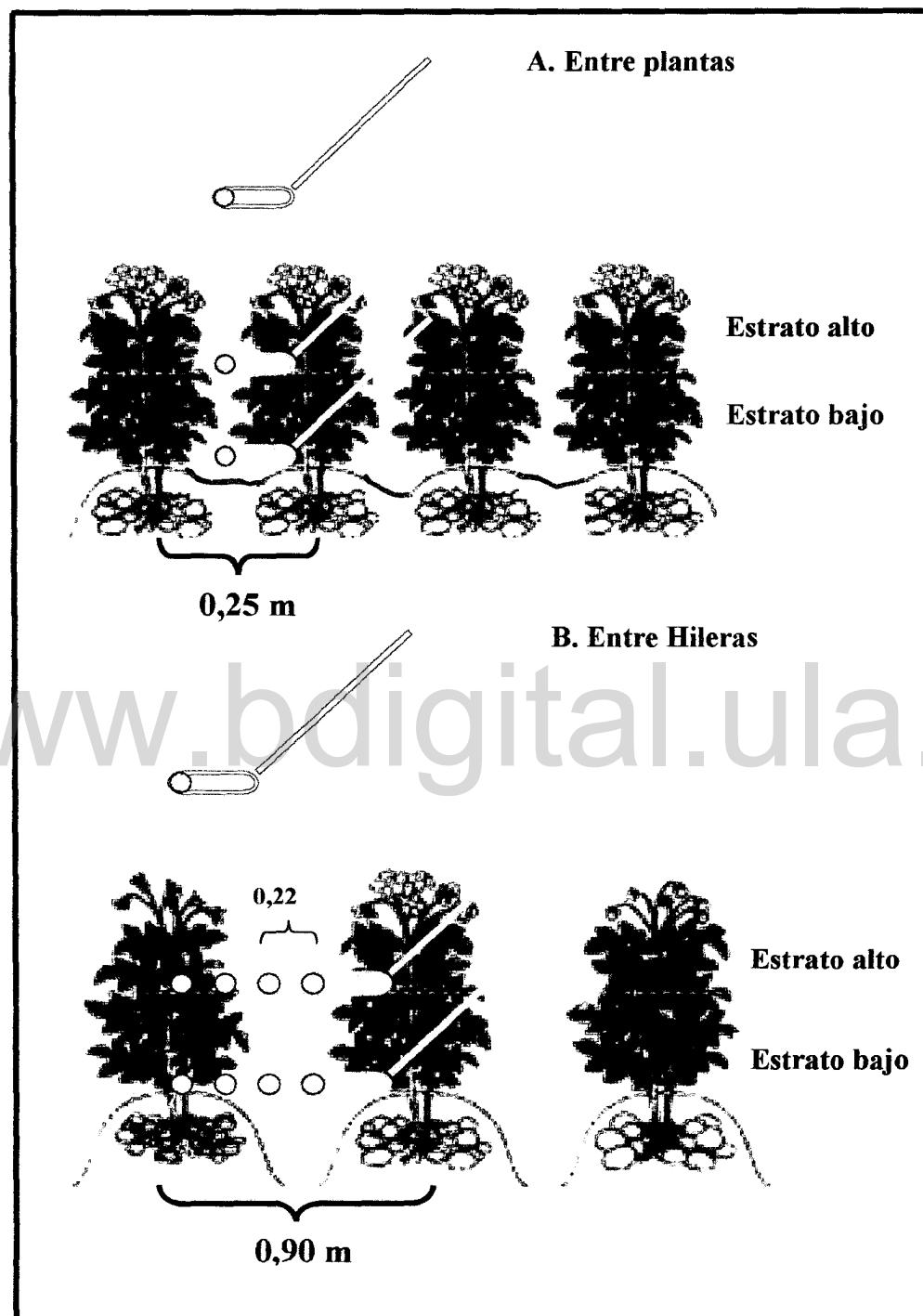


Figura 14. Diseño para el muestreo del índice de área foliar. Se muestra la disposición espacial del sensor de radiación difusa del analizador del dosel (LAI-2000), **A.** entre plantas de un mismo surco y **B.** entre hileras, donde se observa la ubicación de las distintas medidas realizadas en los respectivos estratos del dosel.

5.6.6. Fotosíntesis

Se realizaron mediciones de fotosíntesis foliar con el fin de obtener las curvas de respuesta de la asimilación a la radiación de las plantas que crecían en diferentes condiciones de fertilización de nitrógeno utilizando la ecuación de la hipérbola no rectangular (**Ec. 2**); además se evaluó el comportamiento en el tiempo de los diferentes parámetros de esta ecuación. Las mediciones de fotosíntesis foliar se realizaron en cuatro etapas, correspondientes a las principales fases fenológicas del cultivo: cerca de los 8 días después de la emergencia, inicio de la tuberización (28 DDE), máxima expansión foliar (54 DDE) y cerca de la cosecha (75 DDE, Tabla 3).

Se utilizó un sistema portátil de medición de intercambio de gases (ADC marca LICOR, LCA4, ver apéndice 13) para determinar las tasas de asimilación neta de CO₂ en hojas maduras y senescentes del estrato alto y bajo del dosel; es decir bajo dos condiciones, con hojas a plena exposición solar y hojas autosombreadas (hojas de la parte baja del dosel) de un individuo en cada parcela, para un total de nueve individuos por muestreo (tres por tratamiento). Durante la máxima expansión foliar se encontraron hojas maduras y senescentes en la parte baja del dosel, mientras que en la cosecha todas las hojas de la parte baja del dosel estaban en senescencia (coloración amarilla). El sistema portátil (ADC) permitió hacer mediciones de parámetros ecofisiológicos como densidad de flujo de fotones (DFF), conductancia estomática (gs), CO₂ interno (Ci) y asimilación neta (A).

Se colocaron por encima de la cámara del ADC, de uno a cuatro trozos de mallas sombra con la misma densidad y dimensiones de 20 x 20 cm a una altura de 3 cm, con el propósito de reducir la radiación a medida que se superponían las mallas, con el fin de obtener valores de fotosíntesis a diferentes niveles de radiación y lograr construir las curvas de respuesta. Finalmente, se colocó un trozo de polietileno negro con las mismas dimensiones sobre la última malla para interrumpir por completo la incidencia de la radiación sobre las hojas y obtener valores negativos de intercambio de CO₂, correspondientes a la respiración. Al iniciar las mediciones de fotosíntesis foliar, no se colocó ninguna malla, es decir con disponibilidad total de la radiación solar, cerca de los 2500 umol m⁻² s⁻¹. Posteriormente se colocó la primera malla, y después de haber tomado de 3 a 5 puntos de asimilación se colocó la segunda malla, y así sucesivamente hasta colocar el trozo de polietileno que cubría toda la hoja.

Se tomaron en promedio 3 puntos de asimilación para los diferentes niveles de densidad de flujos de fotones (desde 2500 a 20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ DFF), disminuyendo la radiación cada 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aproximadamente; para un total aproximado de 45 puntos en cada estrato del dosel (cerca de 90 puntos por individuo en cada parcela considerando ambos estratos del dosel). En el primer muestreo, sólo se tomaron puntos para un único estrato, ya que las plantas eran de pequeño porte.

Todas las hojas seleccionadas para medir fotosíntesis fueron cosechadas para determinar el área foliar en el laboratorio con el medidor de área LICOR modelo LI-3100, posteriormente se secaron en la estufa a 70 °C, determino el peso seco y luego se molieron, para finalmente determinar el contenido de nitrógeno total a través del método de micro-Kjeldahl.

5.6.7. Respiración

Se realizaron mediciones de respiración en el laboratorio en condiciones de oscuridad de los diferentes órganos (hojas, tallos, raíces, estolones y tubérculos) de una planta por cada parcela de cada tratamiento (Tabla 3). Los órganos fueron previamente lavados y separados. Para el caso de las hojas, inicialmente se midió la respiración de una porción de tallos y hojas a la vez (vástago) de las plantas de cada parcela de cada tratamiento. Después de separadas las hojas del tallo se midió el área foliar, y finalmente se determinó la respiración de los tallos solos. La respiración foliar fue calculada como la diferencia entre el tallo y el vástagos (hoja + tallo). Los órganos se colocaron en una cámara sellada de 0,0135 m^3 , con ventilación interna y un radiador con una manguera conectada al refrigerador, con el cual la temperatura fue modificándose de manera decreciente a intervalos de 5°C; aproximadamente desde los 30°C a los 10°C y medida con un multímetro digital conectado a termopares que estaban dentro de la cámara. La respiración (cambio en la concentración de CO₂), fue medida con un analizador de gas infrarrojo (ADC-marca LICOR) conectado a la cámara, a intervalos de un minuto durante cinco minutos para cada temperatura. Este sistema tiene la ventaja de que se pueden medir continuamente la liberación del dióxido de carbono y las condiciones dentro del contenedor; es decir, desde concentraciones iniciales de CO₂ de 350 ppm, humedad relativa entre 80 y 90 % y la temperatura dentro de la cámara.

Luego los órganos se identificaron y fueron colocados en la estufa a 70°C. para la posterior determinación del peso seco y nitrógeno.

5.6.8. Parámetros climáticos

Durante el ciclo del cultivo se realizaron mediciones de las principales variables climáticas necesarias para la modelización del crecimiento del cultivo, tales como: temperatura del aire (°C), radiación solar (MJ / m²) y precipitación (mm), variables que fueron medidas a intervalos de 30 min, las dos primeras, y de cinco minutos la última. Las mediciones se realizaron con una estación climática marca CAMPBELL. Se midió la radiación total incidente diaria con un piranómetro LICOR, modelo LI-200x, colocado a una altura de 2,5 m sobre el suelo y conectado a un almacenador de datos CAMPBELL modelo CR10X, que es parte de la estación climática ubicada en el área de estudio al lado del ensayo experimental.

5.9. Procesamiento de datos

5.9.1. Parámetros de la hipérbola no rectangular

El cálculo de los parámetros de la hipérbola no rectangular (Lambers *et al.* 1998) utilizando la respuesta de la fotosíntesis a la radiación medida en campo (*Pn* y *Rad* desde 0 a 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) fue realizado utilizando el software STATISTIC 6.0 para Windows (StatSoft, Inc., Tulsa USA).

5.9.2. Índice de área foliar (LAI) y área foliar específica (SLA)

Se realizaron cálculos para conocer el LAI por estrato del dosel, así como estimar el LAI diariamente en cada réplica de cada tratamiento a lo largo del desarrollo del cultivo. El LAI del estrato bajo del dosel se obtuvo como la diferencia en el LAI de todo el dosel menos el LAI del estrato alto en las respectivas fechas de muestreo. Para conocer el LAI diario del cultivo por estrato, necesario para la modelización, se ajustaron los datos a ecuaciones polinómicas de tercer grado utilizando los puntos de campo y laboratorio a la vez.

Con los valores de área y peso foliar se calculó el área foliar específica (SLA, cm²/g) como el cociente entre el área foliar y el peso foliar tanto de las hojas

seleccionadas para las mediciones de fotosíntesis como de las cosechadas para la determinación de biomasa.

5.9.3. Concentración de N por unidad de área foliar

La concentración de nitrógeno por unidad de área foliar (mg N/cm^2), se calculó como el cociente entre la concentración de N por unidad de peso y el área foliar específica para cada una de las réplicas de cada tratamiento durante las principales fases fenológicas del cultivo.

5.9.4. Coeficiente de extinción de luz

Se estimó el coeficiente de extinción de la radiación, mejor conocido como “ k_c ” (Sinoquet *et al* 2000, Martineau 2004) con la utilización de los ángulos foliares (w) mediante la fórmula:

$$K_c = 0,988 * \cos^{2,4} [w/2] \quad \text{Ec. 14}$$

5.9.5. Índice de Nutrición de Nitrógeno (NNI)

El NNI se calculó, en cada etapa del desarrollo del cultivo para cada réplica de cada tratamiento, como el cociente entre la concentración de nitrógeno en la biomasa total del cultivo y la concentración crítica de nitrógeno (Lemaire *et al* 1989). El índice es el siguiente:

$$\text{NNI} = [\text{Nc}] / [\text{Ncc}] \quad \text{Ec. 15}$$

donde [Nc] es la concentración de nitrógeno medida en la biomasa total del cultivo, y [Ncc] es la concentración de nitrógeno crítica para alcanzar el máximo crecimiento. La concentración nitrógeno ([Nc]) en el cultivo fue calculada como el contenido porcentual de N en toda la planta considerando todos los compartimientos, y la concentración crítica de N se calculó por medio de la ecuación propuesta por Greenwood *et al* (1985):

$$[\text{Ncc}] = 1,35 * (1 + 3 * e^{-0,26 * \text{BS}}) \quad \text{Ec. 16}$$

donde se relaciona la cantidad de N acumulado por el cultivo y su biomasa en peso seco (BS) por unidad de área de terreno (Mg ha^{-1}).

5.9.6. Radiación fotosintéticamente activa interceptada (IPAR)

La cantidad diaria de radiación fotosintéticamente activa incidente (PAR) se calculó como el 48% de la radiación total incidente diaria medida con el piranómetro (Martineau 2004). Utilizando la radiación fotosintéticamente activa incidente, el coeficiente de extinción de luz y el índice de área foliar, la radiación fotosintéticamente activa interceptada por el cultivo se calculó con la ecuación de Monsi y Saeki 1960 (Lambers 1998):

$$\text{IPAR} = \text{PAR} * (1 - e^{-kc*LAI}) \quad \text{Ec. 17}$$

donde **IPAR** es la cantidad de radiación fotosintéticamente activa interceptada, **PAR** la radiación fotosintéticamente activa incidente, **kc** el coeficiente de extinción, **LAI** es el índice de área foliar. Posteriormente se calcularon los valores de IPAR acumulados expresado en MJ m^{-2} para todas las etapas fenológicas del cultivo. La IPAR fue correlacionada con el índice de nutrición de nitrógeno (NNI) para analizar el efecto que tienen los tratamientos de fertilización.

5.9.7. Eficiencia en el uso de la luz (RUE) y del nitrógeno (PNUE)

La eficiencia en el uso de la luz (RUE) fue calculada como el cociente entre la cantidad de biomasa seca (g m^{-2}) y la IPAR acumulada (MJ m^{-2}) en las principales fases fenológicas del cultivo (Manrique *et al.* 1991; Tei *et al.* 1996; Rosati *et al.* 2004).

La eficiencia en el uso del nitrógeno fotosintético (PNUE) fue calculada como el cociente entre la fotosíntesis a $2000 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de radiación, utilizando la ecuación de la hipérbola no rectangular, y la cantidad de nitrógeno foliar expresada en mol N m^{-2} de superficie foliar. Para la realización del cálculo fue necesario determinar ambos parámetros en la misma hoja, de cada réplica de cada tratamiento. El cálculo se realizó estrato bajo y alto del dosel y en las diferentes etapas fenológicas del cultivo (Tabla 3).

5.9.8. Respiración

Para calcular la tasa de respiración en la oscuridad (R , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), en base a las medidas de CO_2 dentro de la cámara obtenidas con el ADC, se utilizó la siguiente formula:

$$R = V \times \Delta\text{CO}_2 / P \times \Delta t \quad \text{Ec. 18}$$

donde V es el volumen de la cámara ($0,0135 \text{ m}^3$), P es el peso del órgano (g) y ΔCO_2 es el cambio en la concentración de CO_2 ($\mu\text{mol m}^{-3}$), y Δt el intervalo de tiempo en segundos.

5.9.9. Migración de asimilados y nitrógeno

Los datos de biomasa y nitrógeno en los distintos órganos a lo largo del tiempo se ajustaron a funciones polinómicas con el fin de estimar las cantidades producidas y acumuladas en función de los DDS (Tabla 3). Para la biomasa total y de tubérculos, el N acumulado en la biomasa total y en los tubérculos, los datos se ajustaron a funciones de Gompertz:

$$Y = a * \exp^{-b * \exp{-c * t}} \quad \text{Ec. 19}$$

donde Y es la biomasa, t el tiempo, a, b y c son parámetros obtenidos por ajuste de los datos experimentales (Hunt 1982). Derivando dichas funciones (Apéndice 4) se calcularon las tasas diarias de crecimiento absoluto (AGR), crecimiento de tubérculos (TGR) y acumulación de N en la biomasa total (NAR) y en los tubérculos (TNAR). Posteriormente se calcularon las tasas diarias de migración de asimilados (TMA = TGR-AGR) y las tasas diarias de migración de N (TMN = TNAR-NAR). El total de asimilados y N que migran se calculó como la integración del área bajo la curva de la tasa de migración en el tiempo (Sarmiento 1995, Machado 2005).

5.10. Análisis estadístico

Debido a que parte de los datos no cumplían con las condiciones o supuestos del ANOVA paramétrico (normalidad, homogeneidad de las varianzas, no correlación entre las medias y desviación normal) se realizó la prueba no paramétrica de Friedman,

utilizando como factores los tratamientos y tomando en cuenta el efecto de los bloques. Esta prueba es ideal para diseños de bloques al azar y datos con distribución no normal. La comparación múltiple de medias se realizó con la prueba de Tukey no paramétrico. Para determinar diferencias de los parámetros de la hipérbola no rectangular y parámetros foliares entre períodos se realizó un ANOVA de medidas repetidas, con su respectiva prueba a posteriori de Tukey para determinar las diferencias entre medias (Sokal & Rohlf 1981; Zar 1998).

5.11. Modelo ecofisiológico

Se desarrolló un modelo de simulación con el objetivo de calcular diferentes flujos y coeficientes asociados a procesos del balance de carbono del cultivo de papa en los diferentes tratamientos de fertilización (Apéndice 10). Para cada tratamiento se realizaron calibraciones para conseguir los mejores ajustes entre los valores obtenidos en campo con los simulados en función de la PPB, distribución de biomasa y respiración. Para este fin se utilizó el software Vensim versión 4.2., el cual permitió calcular los coeficientes de asignación de biomasa a los diferentes órganos, translocación, mortalidad y exudación (tabla 2). Todos estos componentes funcionales permitieron hacer inferencias con respecto a la respuesta del balance de carbono frente a las variaciones del nitrógeno, y así tratar de explicar las hipótesis planteadas.

El modelo representa la secuencia de lo que ocurre en el sistema planta con respecto al balance del carbono, desde la captación de luz para la fotosíntesis (figura 15), la asignación de fotoasimilados a los diferentes órganos como el principal flujo del modelo (figura 16), así como los procesos que implican transferencias y salida de carbono del sistema tales como la respiración, exudación y mortalidad (figura 17). La principal variable de estudio fue la biomasa de los distintos órganos, que representan las cajas rectangulares como se muestra en la figura 16.

Tabla 1. Parámetros y variables utilizadas en el modelo del balance de carbono del cultivo de papa. * calculados ** calibrados y sin asterisco indica datos de entrada.

Intercepción de la radiación		
Símbolo	Variables y parámetros	Unidades
<i>Rad</i>	Radiación total	MJ m ⁻² día ⁻¹
<i>Kc</i>	coeficiente de extinción de luz	-
<i>LAI_(e)</i>	Índice de área foliar por estrato	-
<i>PAR</i>	Radiación fotosintéticamente activa	MJ m ⁻² día ⁻¹
* <i>IPAR</i>	Radiación fotosintéticamente activa interceptada	MJ m ⁻² día ⁻¹
Fotosíntesis y productividad		
* <i>Pn_(e)</i>	Fotosíntesis bruta foliar en cada estrato del dosel	μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹
<i>Pmax</i>	Fotosíntesis foliar a saturación de luz	μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹
<i>m</i>	Rendimiento cuántico	μmol CO ₂ μmol ⁻¹
<i>q</i>	Factor de curvatura de la hipérbola no rectangular	adimensional
* <i>PPB</i>	Producción primaria bruta	g m ⁻² día ⁻¹
* <i>A_(ij)</i>	Producción primaria bruta asignada a órganos	g m ⁻² día ⁻¹
** <i>Q_(ij)</i>	Coeficiente de asignación de asimilados a órganos	día ⁻¹
* <i>PPN</i>	Producción primaria neta	g m ⁻² día ⁻¹
Respiración		
* <i>R</i>	Respiración total	g m ⁻² día ⁻¹
* <i>Rm_(ij)</i>	Respiración de mantenimiento	g m ⁻² día ⁻¹
* <i>Rc_(ij)</i>	Respiración de crecimiento	g m ⁻² día ⁻¹
* <i>Crm_(ij)</i>	Coeficiente de respiración de mantenimiento	día ⁻¹
* <i>Crc_(ij)</i>	Coeficiente de respiración de crecimiento	día ⁻¹
Translocación, mortalidad y exudación		
* <i>T_(ij)</i>	Translocación desde hojas, tallos y raíces hacia tubérculos	g m ⁻² día ⁻¹
** <i>Ct_(ij)</i>	Coeficiente de translocación	día ⁻¹
* <i>Tm</i>	Translocación desde el tubérculo madre (semilla)	g m ⁻² día ⁻¹
** <i>Ctm</i>	Coeficiente de translocación desde el tubérculo madre	día ⁻¹
* <i>M_(ij)</i>	Mortalidad de hojas y tallos	g m ⁻² día ⁻¹
** <i>Cm_(ij)</i>	Coeficiente de mortalidad	día ⁻¹
* <i>E</i>	Exudación radicular	g m ⁻² día ⁻¹
** <i>Ce</i>	Coeficiente de exudación	día ⁻¹

Tabla 1. Continuación, parámetros y variables utilizadas en el modelo del balance de carbono del cultivo de papa. * calculados ** calibrados y sin asterisco indica datos de entrada.

Concentración de nitrógeno	
<i>Nh</i>	N hojas
<i>Nta</i>	N tallos
<i>Nr</i>	N raíces
<i>Ne</i>	N estolones
<i>Ntu</i>	N tubérculos

Biomasa (dato de entrada y variable del modelo)	
<i>B_o</i>	Biomasa de órganos
<i>B_h</i>	Biomasa hojas
<i>B_{ta}</i>	Biomasa tallos
<i>B_{ra}</i>	Biomasa raíces
<i>B_{est}</i>	Biomasa estolones
<i>B_{tu}</i>	Biomasa tubérculo
<i>B_{tm}</i>	Biomasa tubérculo madre
<i>B_T</i>	Biomasa total
<i>Ne</i>	Necromasa

5.11.1. Descripción del modelo

Las distintas variables y parámetros utilizados en el modelo se muestran en la tabla 1; y la caracterización de los diferentes procesos asociados al balance del carbono están representados en el modelo de la siguiente manera: la fotosíntesis (figura 15), distribución de asimilados a la biomasa y translocación (figura 16) y componentes funcionales que implican salida de carbono como respiración, mortalidad y exudación (Figura 16 y 17).

Intercepción de la radiación y fotosíntesis

La intercepción de la radiación en el estrato alto del dosel fue calculada cada media hora en función de la radiación incidente (Rad), el coeficiente de extinción de luz (Kc) y el índice de área foliar (Ec A2). La radiación que llega al estrato bajo del dosel se calculó como la diferencia de la radiación total menos la que se intercepta en el estrato alto (Ec. A3).

Tabla 2. Ecuaciones del modelo para describir procesos asociados al balance del carbono. La descripción está hecha por órganos (**i**) y estratos del dosel (**e**).

Coeficiente de extinción de luz:

$$Kc = 0,988 * \cos^{2,4} [w/2] \quad (\text{A1}) \quad (\text{Sinoquet et al 2000})$$

Radiación interceptada arriba:

$$IPAR_{(arr)} = PAR * (1 - e^{-kc*LAlarr}) \quad (\text{A2})$$

Radiación interceptada abajo:

$$IPAR_{(aba)} = (PAR - IPAR_{(arr)}) * (1 - e^{-kc*LAlaba}) \quad (\text{A3})$$

Fotosíntesis foliar en cada estrato del dosel:

$$Pn_{(e)} = LAI * 1/2q [(mPAR + Pmax) - \sqrt{(mPAR + Pmax)^2 - 4mqPmaxPAR}] * (1800 * 12) / (1 \times 10^6 * 0,4) \quad (\text{A4}) \quad (\text{Lambers et al 1998})$$

Translocación del tubérculo madre:

$$Ttm = Btm * Ctm \quad (\text{A5})$$

Producción primaria bruta:

$$PPB = SUM (Pn \text{ arriba} + Pn \text{ abajo}) + Ttm \quad (\text{A6})$$

Asignación de asimilados por órgano:

$$A_{(ij)} = PPB * Q_{(ij)} \quad (\text{A7})$$

Coeficiente respiración de crecimiento:

$$Crc_{(ij)} = 1 - 1 / (((Nh * 5.25) / 0.472) + ((1 - Nh * 5.25) / 0.9)) \quad (\text{A8}) \quad (\text{Modificado de Penning de Vries 1974 y 1975; Cannell & Thornley 2000})$$

Respiración de crecimiento:

$$Rc_{(ij)} = Crc_{(ij)} * Q_{(ij)} * PPB \quad (\text{A9})$$

Respiración de mantenimiento:

$$Rm_{(ij)} = 0,0027 * N_{(ij)} * \exp(-0,0693 * T) \quad (\text{A10}) \quad (\text{Ryan 1991})$$

$$Rm_{(ij)} = Crm * B_{(ij)} \quad (\text{A11})$$

Respiración total:

$$Rt_{(ij)} = (Rm_{(ij)} + Rc_{(ij)}) \quad (\text{A12})$$

$$Rt = \sum Rt_{(ij)}$$

Translocación desde hojas, tallos y estolones hacia tubérculos:

$$T_{(ij)} = Ct_{(ij)} * B_{(ij)} \quad (\text{A13})$$

Mortalidad hojas y tallos:

$$M_{(ij)} = Cm_{(ij)} * B_{(ij)} \quad (\text{A14})$$

Necromasa:

$$Ne/dt = Mtallos + Mhojas \quad (\text{A15})$$

Exudación radicular:

$$E = Ce * Braiz \quad (\text{A16})$$

Biomasa de hojas y tallos:

$$B_{(ij)}/dt = A_{(ij)} - R_{(ij)} - T_{(ij)} - M_{(ij)} \quad (\text{A17})$$

Biomasa de raíz:

$$Braiz/dt = Ar - Rr - E \quad (\text{A18})$$

Biomasa de tubérculos:

$$Btu/dt = (Atu + Ttu + Tta + Test) - Rtu \quad (\text{A19})$$

Biomasa total:

$$BT/dt = Bh + Bta + Bra + Best + Btu \quad (\text{A20})$$

Producción primaria neta:

$$PPN = PPB - Rt \quad (\text{A21})$$

Utilizando valores de LAI diario por estrato que fueron obtenidos utilizando ecuaciones polinómicas de tercer grado y la radiación incidente (medida cada media hora, y multiplicada por 0,48 para pasar a PAR) se calculó la asimilación cada media hora por estrato del dosel, y posteriormente se sumó la asimilación de estrato alto y bajo para obtener la producción primaria bruta diaria del cultivo (Ec A6). En este sentido, la fotosíntesis bruta diaria (sin respiración) en cada estrato del dosel fue simulada utilizando los parámetros de la hipérbola no rectangular medidos en 4 muestreos (tabla 1, Ec A4), y que permitieron describir la respuesta de la asimilación a la radiación a lo largo del desarrollo. Entre muestreos los parámetros se extrapolaron linealmente (figura 15). Con la suma de la fotosíntesis del estrato bajo y alto del dosel conjuntamente con los asimilados provenientes del tubérculo madre por translocación (Ec A5), se determinó la PPB diaria del cultivo (Ec A6). La transformación de los datos puntuales de fotosíntesis expresados en $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en PPB diaria del cultivo se hizo

multiplicando la ecuación de la hipérbola no rectangular por el $\text{LAI} \times 10000$ para llevar de cm^2 a m^2 , por 1800 para llevar de segundos a media hora, dividido entre 10000 para transformar de μmol a mol, multiplicado por 12 para llevar de mol de CO_2 a g de C y finalmente dividido por 0,40 para llevar g de carbono a g de biomasa.

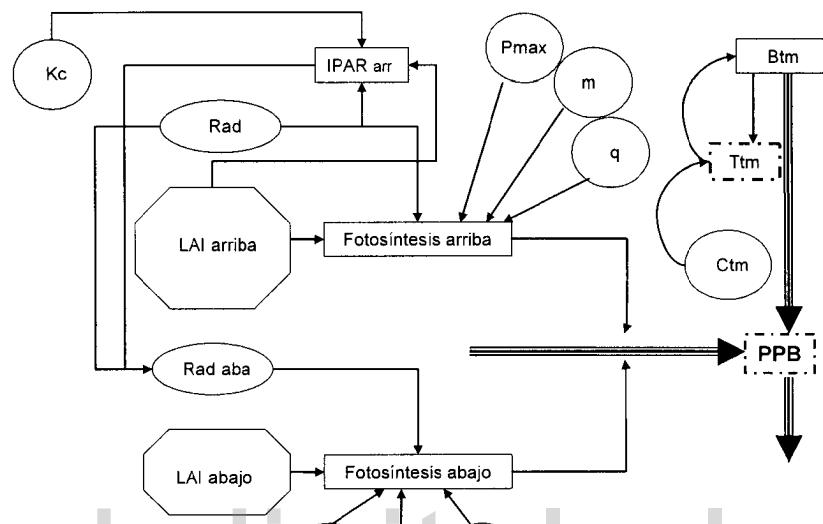


Figura 15. Estructura del componente fotosíntesis del modelo del balance de carbono del cultivo de papa. Se muestran parámetros (círculos), variables auxiliares (rectángulos líneas continuas) y flujos (rectángulos líneas discontinuas). Paso de tiempo de 30 min.

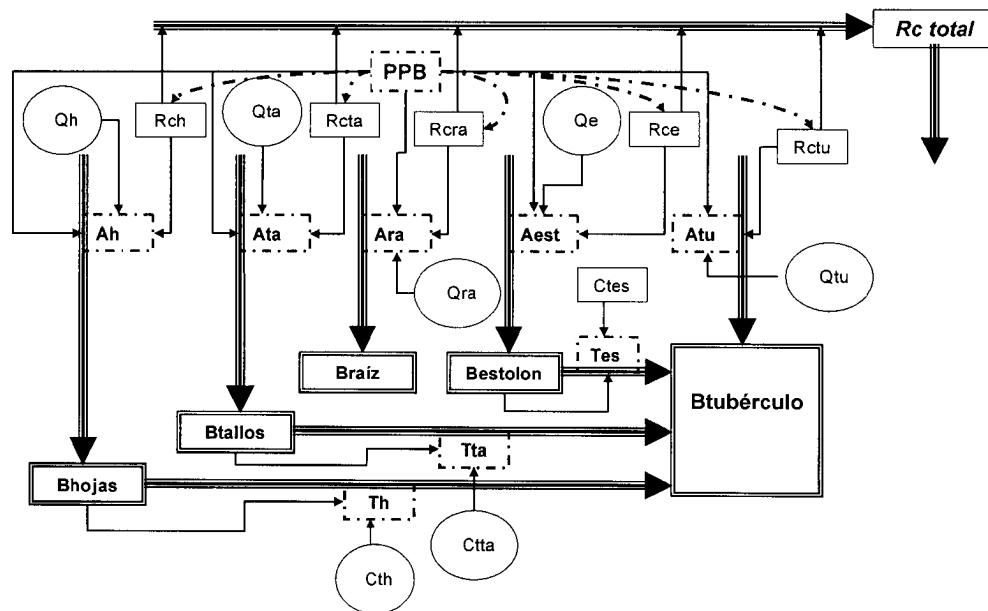


Figura 16. Estructura del modelo del balance de carbono del cultivo de papa: distribución de asimilados hacia los órganos, translocación hacia los tubérculos y la respiración de crecimiento. Se muestran parámetros (círculos), variables de estado (rectángulos líneas gruesas) y flujos (rectángulos líneas discontinuas). Paso de tiempo de 1 día.

Distribución de los asimilados

Los coeficientes de asignación de asimilados a los diferentes órganos fueron calculados para cada tratamiento de fertilización a través de un proceso de calibración interactivo, para que la biomasa simulada se ajustará lo mejor posible a la biomasa medida a lo largo del desarrollo y en cada compartimiento (Ec A7). Estos coeficientes se consideraron variables en el tiempo y se calibraron utilizando valores a lo largo del desarrollo, con interpolación lineal.

Respiración

Se realizaron cálculos de respiración para cada órgano y tratamiento, pero se calculó por separado la respiración de crecimiento (R_c) y mantenimiento (R_m) de cada órgano. La R_c está directamente relacionada con la asignación de asimilados, producción de biomasa y el coeficiente de respiración de crecimiento (Ec A9). El C_{rc} depende de la composición química de la biomasa producida, por lo tanto fue simulada en base a los planteamientos de Penning de Vries (1974, 1975), pero simplificando la composición de los órganos como si estos estuvieran formados principalmente de proteínas y carbohidratos (con costos de producción de 0,528 y 0,1 respectivamente). Las proteínas se calcularon en función de la concentración de N del órgano multiplicada por 5,25 y los carbohidratos como el total de biomasa producida menos las proteínas (Ec. A8).

La R_m en los distintos órganos se calculó a través de dos métodos utilizando las ecuaciones A10 y A11. Con el primer método la R_m fue simulada en base a los planteamientos de Ryan (1991) que toma en consideración la influencia del nitrógeno y temperatura debido a la fuerte correlación que presentan dichos factores con la respiración. El efecto de la temperatura sobre la respiración se cuantificó a través del coeficiente de temperatura, o factor Q_{10} , el cual reflejó los cambios en la tasa de respiración por cada 10°C de cambio en la temperatura (desde 10°C hasta 35°C, utilizando como promedio 18°C). Se utilizaron los valores de concentración de N medidos en cada órgano.

En el segundo método se utilizaron los datos medidos de respiración en la oscuridad, suponiendo que en estas condiciones se representa únicamente la respiración de mantenimiento. Donde la R_m depende de la relación proporcional del coeficiente de

respiración de mantenimiento (C_{rm}) y la biomasa (McCree 1970; Thornley 1970, 1971; Ec A11). Posteriormente se realizaron comparaciones de la R_m calculada con los dos métodos en cada uno de los tratamientos y etapas fenológicas; y finalmente se calculó la respiración total que corresponde a la suma de la respiración de crecimiento y mantenimiento de los distintos órganos (Ec. A12, Figura 17).

Translocación, mortalidad y exudación

La translocación, mortalidad representan procesos que implican transferencias de carbono, mientras que la exudación una salida de carbono del sistema; por lo tanto fueron calculados en función de la biomasa de sus respectivos órganos y a través de la calibración de los distintos coeficientes utilizando los valores medidos de biomasa de hojas, tallos y necromasa. Entonces se asume que el exceso de asimilados que no pudieron destinarse a la biomasa fueron transferidos o liberados como exudados radiculares (Ecuaciones A13, A14, A16).

Distribución de biomasa y balance de carbono

La producción de biomasa fue calculada en función del tiempo considerando el balance completo; es decir lo que se asigna de la PPB, menos lo que sale por respiración y mortalidad (Ec A17). Por otro lado, para calcular la biomasa radicular se tomó en consideración lo que se puede perder por exudación como flujo de salida (Ec A18). Mientras que la biomasa total se calculó como la suma de la biomasa acumulada en cada compartimiento (Ec A20), aunque también se podría calcular a través de la PPN como se indica en la ecuación A21.

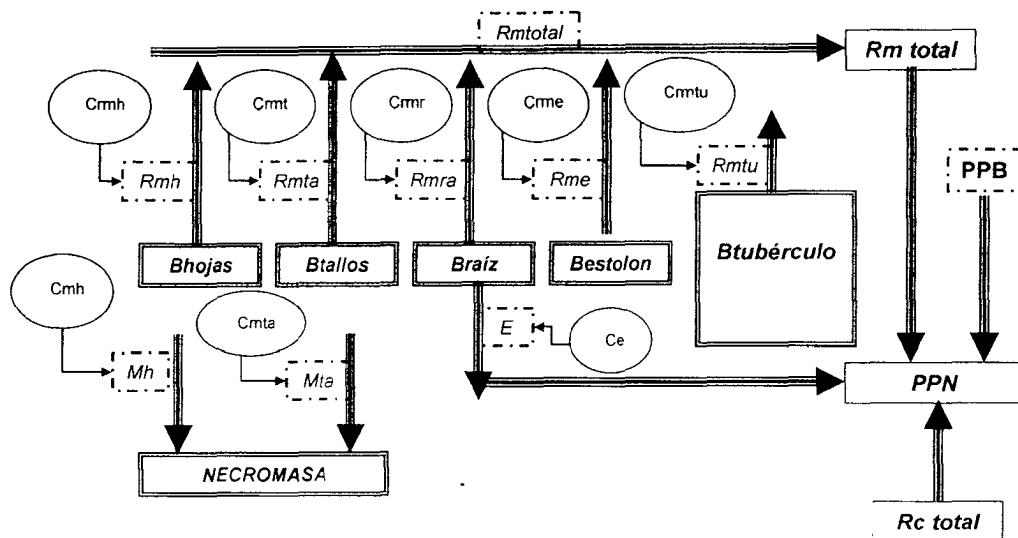


Figura 17. Estructura del modelo del balance de carbono del cultivo de papa: flujos de salida a través de la respiración de mantenimiento, mortalidad y exudación. Se muestran parámetros (círculos), variables de estado (rectángulos líneas gruesas) y flujos (rectángulos líneas discontinuas). Paso de tiempo de 1 día.

Tabla 3. Esquema sintético de las principales mediciones, diseño de muestreo y cálculos realizados.

Mediciones y cálculos a nivel de hojas individuales			
Símbolo	Variables y parámetros	Réplicas y diseño de muestreo	Objetivo
Pn	Fotosíntesis	4 muestreos, 1 planta por parcela, a los 8, 28,54 y 75 DDE.	Calcular la PPN y evaluar el efecto de la fertilización de N.
Nf	Nitrógeno foliar	4 muestreos, 1 planta por parcela, a los 8, 28,54 y 75 DDE.	Para correlacionarlo con la asimilación, respiración, SLA
Pf	Peso foliar	4 muestreos, 1 planta por parcela, a los 8, 28,54 y 75 DDE.	Para calcular el SLA
SLA	Área foliar específica	4 muestreos, 1 planta por parcela, a los 8, 28,54 y 75 DDE.	Para calcular la cantidad de N por unidad de área foliar, y correlacionar con el Nf, A y R.

Mediciones y cálculos a nivel de plantas y el cultivo

B	Biomasa por órgano	4 muestreos, 6 plantas por parcela, a los 13, 36,57 DDE y 18 plantas por parcela a los 85 DDE.	Evaluar el efecto de la fertilización de N sobre asignación de biomasa. Utilizar para la calibración del modelo.
R	Respiración por órgano	4 muestreos, 1 planta por parcela, a los 15, 40,58 y 85 DDE.	Para utilizar en el modelo de simulación del balance de carbono.
N	Nitrógeno por órgano	4 muestreos, 6 plantas por parcela a los 13, 36,57 DDE y 18 plantas por parcela a los 85	Determinar asignación de N. Cálculo de respiración de

		DDE.	crecimiento y de mantenimiento en el modelo.
LAI	Índice de área foliar	En campo: 8 muestreos, a los días 25, 34, 46, 50, 59, 66, 75, 83 DDE. En el laboratorio: 4 muestreos; 6 planta por parcela a los 16, 37,60 DDE y 18 plantas a los 85 DDE.	Calcular la radiación interceptada en el modelo.
SLA	Área foliar específica	4 muestreos, 6 plantas por parcela, a los 13, 36,57 DDE y 18 plantas por parcela a los 85 DDE.	Para calcular la cantidad de N foliar por unidad de área y relacionar con las tasas de asimilación.
mg N/cm ²	N por unidad de área foliar	4 muestreos, 6 plantas por parcela, a los 13, 36,57 DDE y 18 plantas por parcela a los 85 DDE.	Relacionar con las tasas de asimilación.
w	Ángulo foliar	4 muestreos, 3 plantas por parcela, a los 13, 36,57 y 85 DDE.	Calcular el coeficiente de extinción de luz
Kc	Coeficiente de extinción de luz	4 muestreos, 3 plantas por parcela, a los 13, 36,57 y 85 DDE.	Calcular la radiación interceptada para calcular RUE y para la modelización
NNI	Índice de nutrición de nitrógeno	4 muestreos, 6 plantas por parcela, a los 13, 36,57 DDE y 18 plantas por parcela a los 85 DDE.	Evaluar el estado de nutrición de N del cultivo. Correlacionar con RUE, IPAR
IPAR	Radiación interceptada	Calculado con PAR cada 30 minutos y registros diarios, Kc y LAI desde los 13 DDE.	Calcular RUE y utilizar para estimar PPB en el modelo.
RUE	Eficiencia en el uso de la radiación	4 muestreos, 6 plantas por parcela, a los 13, 36,57 DDE y 18 plantas por parcela a los 85 DDE.	Evaluar el efecto de los tratamientos
NUE	Eficiencia en el uso del nitrógeno	4 muestreos, 6 plantas por parcela, a los 13, 36,57 DDE y 18 plantas por parcela a los 85 DDE.	Evaluar el efecto de los tratamientos
TMA	Migración de asimilados	Calculado con la diferencia de la tasa de crecimiento absoluto menos el crecimiento de tubérculos.	Evaluar el efecto de los tratamientos
TMN	Migración de N	Calculado con la diferencia de la tasa de acumulación de N en la biomasa total menos el N acumulado en tubérculos.	Evaluar el efecto de los tratamientos

6. Resultados

6.1. Respuesta de la fotosíntesis del cultivo de papa a la nutrición de nitrógeno

6.1.1. Emergencia del cultivo

La dinámica del proceso de emergencia no presentó diferencias significativas ($p>0,05$) entre los tratamientos con diferentes niveles de fertilización de nitrógeno (Figura 18). Se consideró como fecha de emergencia del cultivo para los distintos tratamientos el día 8 después de la siembra, debido a que más del 50% de las plantas de todas las parcelas estaban emergidas. Para el día 16 después de la siembra las parcelas alcanzaron porcentajes promedios de emergencia de 91,2; 91,3 y 92,1 para los tratamientos 0-N, 133-N y 400-N respectivamente; y finalmente el 100% de emergencia en todas las réplicas de todos los tratamientos fue alcanzado el día 21 después de la siembra, manteniéndose una densidad de 4,44 plantas/m².

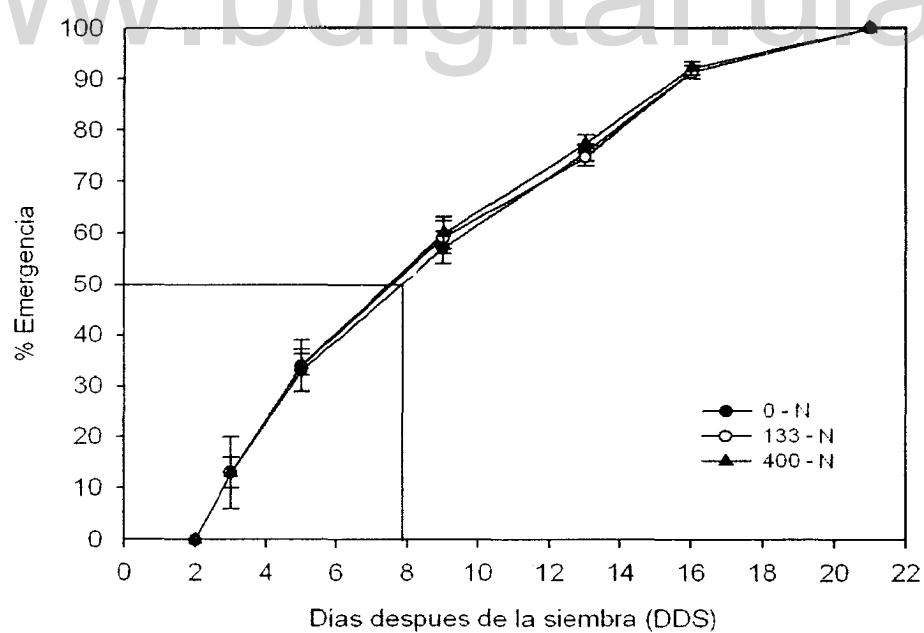


Figura 18. Porcentaje de plantas emergidas en función de los días transcurridos después de la siembra (DDS), en los tratamientos con diferentes niveles de fertilización de nitrógeno, 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▲). Media ± desviación normal. Los valores medios fueron calculados por tratamiento, después de los conteos de plántulas emergidas en cada parcela, $n = 3$.

6.1.2. Fotosíntesis foliar

En la figura 19 se muestra un ejemplo de las curvas de respuesta de la asimilación neta de CO₂ a la intensidad de radiación fotosintéticamente activa (densidad de flujos de fotones fotosintéticos, DFF) obtenidas en campo en plantas creciendo bajo distintos niveles de fertilización de nitrógeno. Se observa que con la metodología utilizada es posible obtener valores de asimilación regularmente distribuidos a lo largo del rango de radiación fotosintéticamente activa, entre 0 y 2500 μmol m⁻² s⁻¹, lo cual valida la metodología empleada en el campo. Asimismo, se observa la baja dispersión de los puntos de cada tratamiento, lo cual le da solidez a la estimación de los parámetros calculados con la hipérbola no rectangular. En el campo se establecieron un total de 81 curvas como las mostradas en la figura 19, correspondientes a los diferentes tratamientos, estratos del dosel (arriba y abajo) y fechas de muestreo (Apéndice 2).

En la tabla 4 se presentan los diferentes parámetros de la hipérbola no rectangular: fotosíntesis neta máxima a saturación de luz (**P_{max}**), respiración (**Resp**), rendimiento cuántico (**m**) y el factor de curvatura (**q**); para los distintos tratamientos y etapas del cultivo con los respectivos valores de regresión (r^2) de los ajustes estadísticos. También se presentan los valores de fotosíntesis neta a una radiación de 2000 μmol m⁻² s⁻¹ (P_{2000}), ya que éstos representan una forma mas realista de hacer comparaciones entre tratamientos dentro del rango posible de radiación, debido a que el parámetro **P_{max}** es la asimilación a radiación infinita y tiende a dar valores muy altos y alejados de las condiciones reales de campo.

Al comparar hojas equivalentes, es decir del mismo periodo y estrato, se observa que en general los cuatro parámetros de la hipérbola no rectangular tienden a aumentar con el suministro de nitrógeno. En este sentido, las diferencias no siempre fueron significativas. En el caso de P_{max} sólo se presentaron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos durante la emergencia. Sin embargo en todos los muestreos se mantuvo una tendencia consistente a valores entre 1 y 2 μmol m⁻² s⁻¹ más altos en el tratamiento 400-N, mientras que para los otros tres parámetros las diferencias entre tratamientos extremos (0-N y 400 N), fueron significativas ($p < 0,05$) sólo en algunas etapas. El parámetro (**q**) fue el que presentó una respuesta más significativa al suministro de N, con diferencias entre tratamientos extremos que fueron siempre

significativas, al menos para las hojas del estrato alto, indicando que a mayor suministro de N se alcanza la saturación en la curva de asimilación a menor radiación.

Contrariamente al efecto del suministro de N, el efecto del estrato del dosel sobre los parámetros de la fotosíntesis fue mucho más acentuado, con valores de Pmax, Resp y m significativamente ($p < 0,05$) mayores en el estrato alto para casi todos los periodos y tratamientos. El coeficiente de curvatura (q) fue el que presentó una tendencia menos clara entre estratos. Así mismo, se observa en la tabla 4 que las hojas senescentes presentan valores para todos los parámetros más bajos que los de las hojas no senescentes.

Finalmente, si analizamos el efecto del tiempo, vemos claramente que a lo largo del desarrollo todos los parámetros de la hipérbola no rectangular, con excepción de q, tienden a disminuir. En la tabla 5 se presenta la estadística para las diferencias entre etapas de desarrollo de algunos de los parámetros de la hipérbola no rectangular. En la figura 20 pueden visualizarse gráficamente las tendencias temporales de P_{2000} y Resp en los diferentes tratamientos, estratos y tipos de hojas.

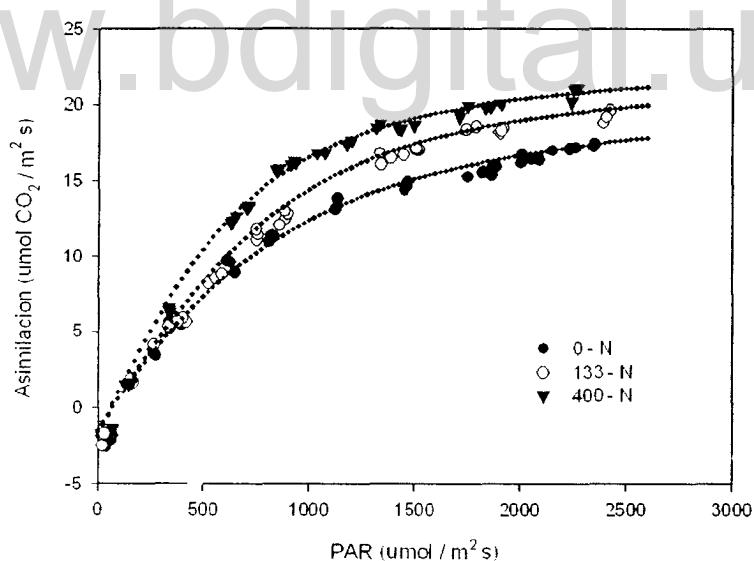


Figura 19. Ejemplo de las curvas de respuesta de la fotosíntesis neta a la radiación (PAR) en los tratamientos con diferentes niveles de fertilización de nitrógeno. Cada curva corresponde a los valores de las mediciones de fotosíntesis obtenidos en una hoja y su respectiva curva de ajuste calculada con la ecuación de la hipérbola no rectangular ($n = 39$ para 0-N, $n = 41$ para 133-N y $n = 43$ para 400-N). Estas curvas corresponden al primer muestreo realizado a los 8 DDE.

Tabla 4. Efecto de los tratamientos de fertilización sobre los parámetros de la hipérbola no rectangular, fotosíntesis máxima (Pmax.), respiración (Resp.), rendimiento cuántico (m) y el factor de curvatura (q). Los valores representan la media de cada tratamientos en las distintas etapas, estrato del dosel (arriba arr. abajo aba) y tipo de hoja \pm DE Letras iguales en las columnas significa que no existen diferencias significativas entre los tratamientos por etapa (Prueba Tipo Tukey, $p < 0,05$, $n = 3$).

DDE	Trat.	Pmax ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		Resp ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	$p < 0,05$	q	$p < 0,05$	m	$p < 0,05$	r^2	P_{2000} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
8	0-N	25,29 \pm 1,02 b				0,617 \pm 0,010 b					
	133-N	26,28 \pm 0,93 b	$X_r^2 = 6$ $p = 0,049$	1,15 \pm 0,01 b	$X_r^2 = 6$ $p = 0,041$	0,731 \pm 0,097 a	$X_r^2 = 4,09$ $p = 0,04$	0,022 \pm 0,006 b	$X_r^2 = 4,66$ $p < 0,02$	0,99	17,54 \pm 0,29 b
	400-N	28,28 \pm 1,94 a		1,48 \pm 0,10 a		0,766 \pm 0,014 a		0,023 \pm 0,004 b		0,99	20,21 \pm 0,24 a
28	0-N arr	19,57 \pm 0,35 a		1,04 \pm 0,30 a		0,652 \pm 0,116 c		0,022 \pm 0,002 a		0,99	14,31 \pm 0,84 a
	133-N arr	20,91 \pm 0,68 a		1,21 \pm 0,04 a		0,783 \pm 0,006 b		0,024 \pm 0,001 a		0,98	15,33 \pm 0,54 a
	400-N arr	22,08 \pm 0,94 b	$X_r^2 = 15,01$ $p = 0,0104$	1,54 \pm 0,25 a		0,874 \pm 0,039 a	$X_r^2 = 13,09$ $p = 0,032$	0,025 \pm 0,001 a	$X_r^2 = 5,875$ $p < 0,0320$	0,95	16,87 \pm 0,75 a
	0-N ab	11,79 \pm 1,10 d		0,40 \pm 0,43 b	$X_r^2 = 10,05$ $p = 0,0439$	0,888 \pm 0,103 a		0,011 \pm 0,003 b		0,98	10,12 \pm 0,11 b
	133-N ab	12,32 \pm 0,43 d		0,62 \pm 0,10 b		0,816 \pm 0,058 ab		0,014 \pm 0,001 b		0,99	10,40 \pm 0,44 b
	400-N ab	15,35 \pm 0,32 c		0,99 \pm 0,10 ab		0,621 \pm 0,060 c		0,016 \pm 0,002 b		0,98	11,23 \pm 0,52 b
54	0-N arr	14,23 \pm 0,63 a		0,84 \pm 0,05 b		0,679 \pm 0,051 c		0,018 \pm 0,001 a		0,96	11,56 \pm 0,30 a
	133-N arr	15,25 \pm 0,45 a		1,10 \pm 0,31 a		0,790 \pm 0,063 b		0,024 \pm 0,002 a		0,99	12,69 \pm 0,45 a
	400-N arr	16,48 \pm 0,07 a		1,30 \pm 0,13 a		0,917 \pm 0,017 a		0,026 \pm 0,002 a		0,99	12,88 \pm 0,37 a
	0-N ab	10,02 \pm 1,49 b		0,35 \pm 0,03 c		0,697 \pm 0,149 c		0,015 \pm 0,001 ab		0,82	7,21 \pm 0,40 b
	133-N ab	10,34 \pm 1,40 b		0,51 \pm 0,15 b		0,651 \pm 0,069 c		0,020 \pm 0,001 a		0,85	8,76 \pm 0,24 b
	400-N ab	10,54 \pm 0,34 b	$X_r^2 = 23,825$ $p = 0,00246$	0,81 \pm 0,01 b	$X_r^2 = 21,956$ $p = 0,005$	0,544 \pm 0,002 d	$X_r^2 = 22,04$ $p = 0,041$	0,024 \pm 0,002 a	$X_r^2 = 22,75$ $p < 0,0036$	0,87	8,75 \pm 0,23 b
	0-N sen	4,04 \pm 0,45 c		0,33 \pm 0,17 c		0,429 \pm 0,021 e		0,007 \pm 0,003 b		0,92	3,36 \pm 0,31 c
	133-N sen	4,74 \pm 0,01 c		0,49 \pm 0,39 b		0,491 \pm 0,068 e		0,012 \pm 0,002 b		0,97	3,66 \pm 0,33 c
	400-N sen	5,66 \pm 0,05 c		0,53 \pm 0,03 b		0,588 \pm 0,050 d		0,013 \pm 0,004 b		0,98	4,30 \pm 0,06 c
75	0-N arr	6,47 \pm 1,62 b		0,62 \pm 0,50 b		0,642 \pm 0,05 b		0,011 \pm 0,001 b		0,92	4,98 \pm 0,73 b
	133-N arr	8,52 \pm 0,30 a		0,90 \pm 0,27 ab		0,672 \pm 0,11 b		0,020 \pm 0,002 a		0,96	6,52 \pm 0,64 a
	400-N arr	8,89 \pm 0,44 a		1,07 \pm 0,14 a		0,815 \pm 0,04 a		0,021 \pm 0,003 a		0,97	7,50 \pm 0,44 a
	0-N sen	2,79 \pm 0,21 c	$X_r^2 = 15,01$ $p = 0,01036$	0,26 \pm 0,12 b	$X_r^2 = 8,904$ $p = 0,01129$	0,357 \pm 0,05 c	$X_r^2 = 11,95$ $p = 0,0352$	0,005 \pm 0,001 b	$X_r^2 = 14,23$ $p < 0,01417$	0,94	2,55 \pm 0,32 c
	133-N sen	3,51 \pm 0,17 c		0,35 \pm 0,16 b		0,446 \pm 0,16 c		0,010 \pm 0,006 b		0,95	2,50 \pm 0,10 c
	400-N sen	3,86 \pm 0,50 c		0,43 \pm 0,13 b		0,458 \pm 0,10 c		0,016 \pm 0,002 b		0,96	3,71 \pm 0,04 c

Con respecto a la conductancia estomática se observan diferencias significativas entre tratamientos, lo que parece indicar este es un parámetro sensible a la variación en la disponibilidad del nitrógeno, partiendo de la premisa de que las condiciones hídricas del cultivo fueron controladas. Sin embargo, hay que realizar un estudio mas detallado para evaluar la posible influencia de la g_s sobre la respuesta de la fotosíntesis, por ejemplo considerando las concentraciones de CO₂ interno al respecto (Apéndice 3).

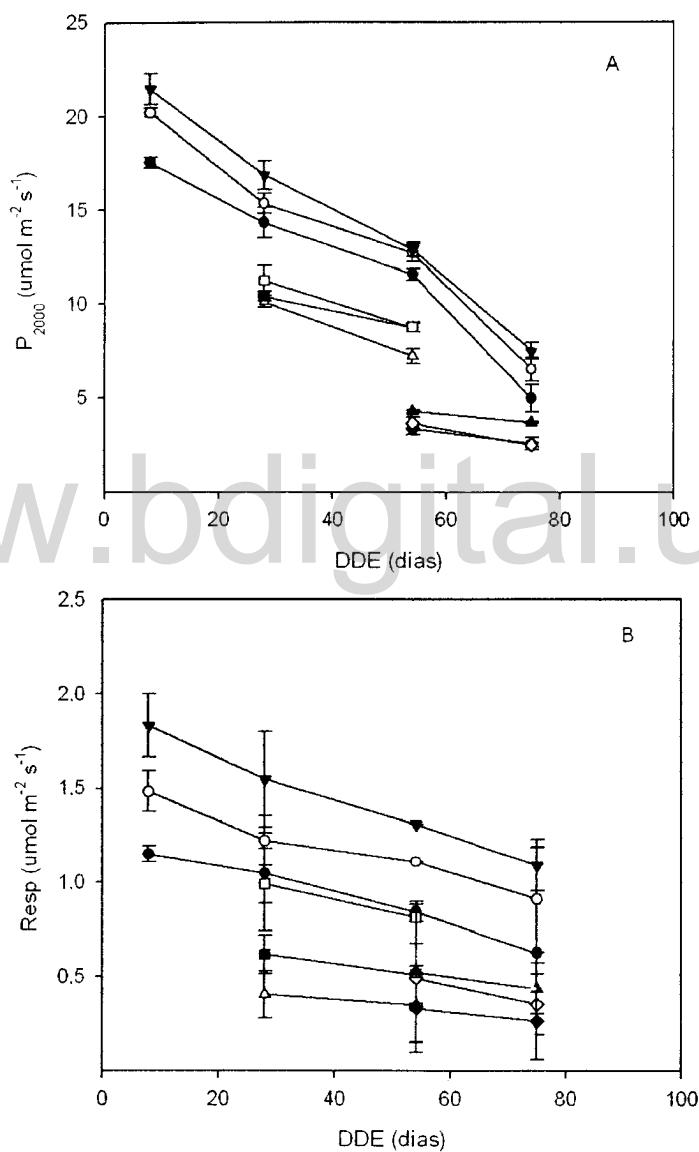


Figura 20. Variación de la fotosíntesis neta a una PAR de 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (A) y de la respiración (B) en hojas ubicadas en el estrato de arriba y abajo del dosel, así como en hojas senescentes (\bullet 0-N arr, \circ 133-N arr, \blacktriangledown 400-N arr, \square 0-N aba, \blacksquare 133-N aba, \square 400-N aba, \blacklozenge 0-N sen, \lozenge 133-N sen y \blacktriangle 400-N sen) en el transcurso del tiempo después de la emergencia del cultivo (DDE) calculados con los ajustes de la hipérbola no rectangular. Se presentan los valores medios y la desviación estándar.

Tabla 5. Efecto de los tratamientos de fertilización sobre algunos parámetros de la hipérbola no rectangular como fotosíntesis máxima (P_{max} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), respiración (Resp, $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), fotosíntesis por área ($P_{2000} \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) el porcentaje de nitrógeno foliar (% Nf), nitrógeno por unidad de superficie foliar (mg N/cm^2), área foliar específica (SLA, cm^2/g), eficiencia en el uso del nitrógeno fotosintético (PNUE, $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol N s}^{-1}$), y fotosíntesis por unidad de peso ($P_{2000} \mu\text{mol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{s}^{-1}$) en el transcurso de los DDE. Los valores representan la media de los diferentes tratamientos en las distintas etapas \pm DE. Letras iguales en las columnas significa que no existen diferencias significativas entre los DDE (Prueba Tipo Tukey, $p < 0,05$, $n=3$).

Trat.	DDE	P_{max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Resp ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	P_{2000} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Nf (%)	N (mg N / cm^2)	SLA (cm^2/g)	PNUE ($\mu\text{mol CO}_2 \text{mol N s}^{-1}$)	P_{2000} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{s}^{-1}$)
0-N arr	8	25,29 \pm 1,02 a	1,15 \pm 0,01 a	17,5 \pm 0,29 a	4,51 \pm 0,82 a	0,431 \pm 0,08 a	106,0 \pm 4,4 c	57,2 \pm 5,6 b	0,19 \pm 0,01 a
	28	19,57 \pm 0,35 b	1,04 \pm 0,30 a	14,3 \pm 0,84 b	4,50 \pm 0,11 a	0,31 \pm 0,03 b	143,3 \pm 4,6 b	70,0 \pm 8,8 a	0,21 \pm 0,02 a
	54	14,23 \pm 0,63 c	0,84 \pm 0,05 ab	11,6 \pm 0,30 c	3,85 \pm 0,06 ab	0,22 \pm 0,01 c	174,9 \pm 6,0 a	73,6 \pm 3,3 a	0,250 \pm 0,01 a
	75	6,47 \pm 1,62 d	0,62 \pm 0,50 b	4,98 \pm 0,73 d	2,45 \pm 0,27 b	0,20 \pm 0,02 c	134,1 \pm 6,4 b	34,9 \pm 2,4 c	0,07 \pm 0,03 b
133-N arr	8	26,28 \pm 0,93 a	1,48 \pm 0,10 a	20,2 \pm 0,24 a	5,55 \pm 0,68 a	0,450 \pm 0,01 a	123,4 \pm 3,1 c	62,9 \pm 2,1 b	0,26 \pm 0,01 a
	28	20,91 \pm 0,68 b	1,21 \pm 0,04 a	15,3 \pm 0,54 b	5,22 \pm 0,40 b	0,32 \pm 0,03 b	164,7 \pm 7,1 b	73,7 \pm 9,9 ab	0,25 \pm 0,02 a
	54	15,25 \pm 0,45 c	1,10 \pm 0,31 ab	12,7 \pm 0,45 c	4,26 \pm 0,26 c	0,21 \pm 0,01 c	207,4 \pm 8,1 a	86,4 \pm 3,8 a	0,26 \pm 0,02 a
	75	8,52 \pm 0,30 d	0,90 \pm 0,27 b	6,5 \pm 0,64 d	2,84 \pm 0,18 d	0,21 \pm 0,02 c	136,2 \pm 3,5 c	44,1 \pm 4,9 c	0,09 \pm 0,01 b
400-N arr	8	28,28 \pm 1,94 a	1,82 \pm 0,16 a	21,1 \pm 0,82 a	5,59 \pm 0,28 a	0,45 \pm 0,02 a	134,2 \pm 1,2 c	72,2 \pm 2,9 a	0,29 \pm 0,01 a
	28	22,08 \pm 0,94 b	1,54 \pm 0,25 a	16,9 \pm 0,75 b	5,82 \pm 0,13 a	0,33 \pm 0,01 b	175,0 \pm 5,4 b	79,4 \pm 3,8 ab	0,28 \pm 0,01 a
	54	16,48 \pm 0,07 c	1,30 \pm 0,13 ab	12,9 \pm 0,37 c	4,79 \pm 0,08 b	0,21 \pm 0,02 c	235,8 \pm 3,3 a	87,4 \pm 5,9 b	0,29 \pm 0,02 a
	75	8,89 \pm 0,44 d	1,07 \pm 0,14 b	7,5 \pm 0,44 d	3,05 \pm 0,32 c	0,16 \pm 0,02 d	146,7 \pm 0,5 c	50,8 \pm 2,8 c	0,12 \pm 0,01 b
0-N aba	28	11,79 \pm 1,10 a	0,40 \pm 0,43 a	10,1 \pm 0,11 a	3,36 \pm 0,11 b	0,18 \pm 0,01 a	183,2 \pm 7,8 b	57,5 \pm 1,1 a	0,18 \pm 0,01 a
	54	11,02 \pm 1,49 a	0,35 \pm 0,03 a	7,2 \pm 0,40 b	3,59 \pm 0,08 a	0,16 \pm 0,02 a	218,8 \pm 2,9 a	61,6 \pm 6,4 a	0,13 \pm 0,02 a
133-N aba	28	12,32 \pm 0,43 a	0,62 \pm 0,10 a	10,4 \pm 0,44 a	4,36 \pm 0,17 a	0,20 \pm 0,02 a	210,5 \pm 7,9 a	60,1 \pm 6,8 a	0,21 \pm 0,02 a
	54	10,34 \pm 1,40 a	0,51 \pm 0,15 a	8,8 \pm 0,24 b	4,25 \pm 0,21 a	0,18 \pm 0,02 a	232,1 \pm 3,3 a	67,2 \pm 6,2 a	0,20 \pm 0,02 a
400-N aba	28	15,35 \pm 0,32 a	0,99 \pm 0,10 a	11,2 \pm 0,52 a	5,28 \pm 0,30 a	0,23 \pm 0,02 a	222,3 \pm 4,2 b	65,4 \pm 5,2 a	0,24 \pm 0,02 a
	54	8,54 \pm 0,34 a	0,81 \pm 0,01 a	8,8 \pm 0,22 b	4,33 \pm 0,17 b	0,17 \pm 0,01 a	259,9 \pm 3,6 a	70,7 \pm 5,7 a	0,22 \pm 0,01 a
0-N sen	54	4,04 \pm 0,45 a	0,33 \pm 0,17 a	3,4 \pm 0,31 a	2,63 \pm 0,21 a	0,16 \pm 0,02 a	163,7 \pm 1,3 a	29,7 \pm 6,1 a	0,06 \pm 0,02 a
	75	2,79 \pm 0,21 a	0,26 \pm 0,12 a	2,6 \pm 0,32 a	2,49 \pm 0,10 a	0,17 \pm 0,01 a	147,9 \pm 1,3 a	21,3 \pm 4,8 a	0,03 \pm 0,01 a
133-N sen	54	4,74 \pm 0,01 a	0,49 \pm 0,39 a	3,7 \pm 0,33 a	3,78 \pm 0,13 a	0,20 \pm 0,01 a	187,7 \pm 1,2 a	25,4 \pm 1,3 a	0,07 \pm 0,01 a
	75	3,51 \pm 0,17 a	0,35 \pm 0,16 a	2,5 \pm 0,10 a	2,50 \pm 0,08 b	0,16 \pm 0,01 a	152,1 \pm 1,9 b	21,3 \pm 1,8 a	0,04 \pm 0,01 a
400-N sen	54	5,66 \pm 0,05 a	0,53 \pm 0,03 a	4,3 \pm 0,06 a	3,81 \pm 0,52 a	0,19 \pm 0,02 a	211,6 \pm 0,8 a	31,8 \pm 8,4 a	0,10 \pm 0,01 a
	75	4,86 \pm 0,50 a	0,43 \pm 0,13 a	3,7 \pm 0,04 a	2,57 \pm 0,09 b	0,16 \pm 0,01 a	158,9 \pm 1,1 b	32,2 \pm 5,2 a	0,05 \pm 0,01 a

6.1.3. Área foliar específica (SLA)

Como patrón general se observa que el SLA tiende a aumentar con el suministro de N, presentando diferencias significativas entre etapas fenológicas, estratos del dosel y tipos de hojas de los distintos tratamientos; excepto cerca de la cosecha (Tabla 5 y 6). En la primera etapa de desarrollo el SLA fue marcadamente diferente ($p<0,05$) entre todos los tratamientos, mientras que en la segunda etapa se presentaron diferencias significativas ($p<0,05$) entre los tratamientos 133-N y 400-N con respecto al tratamiento 0-N en las hojas de arriba. En la cuarta etapa fenológica no se presentaron diferencias ($p>0,05$) significativas del SLA ni entre tratamientos, ni entre estratos, ni entre tipos de hojas (Tabla 6, Figura 21). Los mayores valores de SLA fueron alcanzados en las hojas de abajo del tratamiento 400-N, lo que puede estar asociado a una respuesta de aclimatación al efecto del autosombreamiento o poca luz.

Cuando el SLA fue analizado por etapas fenológicas también se observaron diferencias significativas ($p<0,05$) entre estratos del dosel y tipos de hojas de los distintos tratamientos, excepto cerca de la cosecha (Tabla 5).

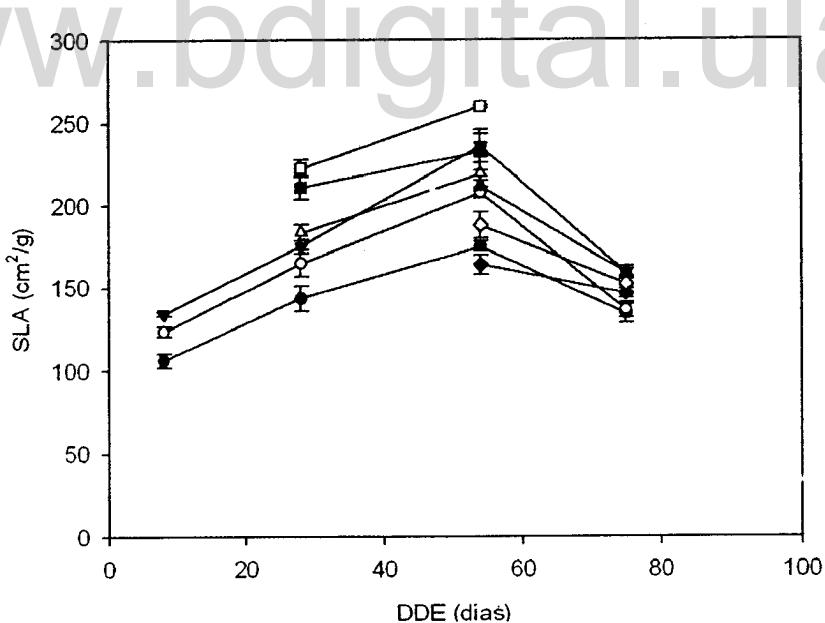


Figura 21. Área foliar específica (SLA) de las hojas seleccionadas para las mediciones de fotosíntesis en los distintos tratamientos de fertilización nitrogenada, en las principales fases fenológicas del cultivo y en hojas ubicadas en la parte alta del dosel (arr), parte baja del dosel (aba) y hojas senescentes (sen). (● 0-N arr, ○ 133-N arr, ▼ 400-N arr, △ 0-N aba, ■ 133-N aba, □ 400-N aba, ♦ 0-N sen, ◇ 133-N sen y ▲ 400-N sen). Los valores representan las Medias ± DE (n = 3 por muestreo).

6.1.4. Nitrógeno foliar

La concentración de nitrógeno foliar (%) resultó mayor en el tratamiento con alto nivel de suministro de nitrógeno (400-N) durante todo el desarrollo del cultivo, considerando tanto las hojas de la parte alta y baja del dosel como las hojas senescentes. Sin embargo, sólo se presentaron diferencias significativas ($P<0,05$) entre tratamientos durante la emergencia, inicio de la tuberización y máxima expansión foliar (a los 8, 28 y 54 DDE respectivamente), donde las hojas de abajo del tratamiento 0-N presentaron los valores más bajos con respecto a los demás tratamientos (133-N y 400-N) y estratos altos del dosel (Tabla 6). Durante la cosecha, cuando se alcanza la senescencia total, no se presentan diferencias en la concentración de nitrógeno entre tratamientos, estratos de dosel y tipo de hoja (Figura 22A).

También se presentaron diferencias significativas del % Nf en las hojas del estrato bajo del dosel (hojas de abajo) entre los tratamientos 0-N y 400-N, así como entre el inicio de la tuberización y máxima expansión foliar (28 y 54 DDE respectivamente); mientras que en las hojas senescentes hubo diferencias entre las etapas de máxima expansión foliar y cerca de la cosecha en los tratamientos 133-N y 400-N (Tabla 5). Estos son algunos de los ejemplos más resaltantes con respecto a las tendencias del %Nf.

La concentración de nitrógeno foliar expresada en porcentaje mantuvo una tendencia decreciente en el transcurso del tiempo después de la emergencia presentando diferencias significativas en las hojas de arriba de todos los tratamientos (Tabla 5 y 6). Los valores mas bajos fueron alcanzados cerca de la cosecha (75 DDE), los cuales fueron diferentes ($p<0,05$) a los obtenidos en las demás etapas de desarrollo en los respectivos tratamientos.

Cuando se analiza la variación del N por unidad de área (mg/cm^2) se observa como tendencia general que no se presentan diferencias significativas entre tratamientos a lo largo del desarrollo; mientras que si hay diferencias entre el estrato alto y bajo del dosel (Tabla 6 y figura 22B), donde las hojas de abajo presentan valores de N por unidad de área ligeramente inferiores a los obtenidos en la hojas de arriba. En este sentido, se infiere que las plantas podrían presentar ajustes fenotípicos en las hojas modificando el SLA para conservar el N foliar necesario para la fotosíntesis.

Cuando se analiza el efecto del tiempo sobre la concentración de N por unidad de área foliar se observa que esta disminuye durante el desarrollo del cultivo para todos los tratamientos con una tendencia similar, presentándose diferencias significativas ($p<0,05$) entre etapas de desarrollo únicamente en las hojas del estrato alto del dosel; mientras que en las hojas de abajo y senescentes no existen diferencias entre los respectivos periodos (Tabla 5).

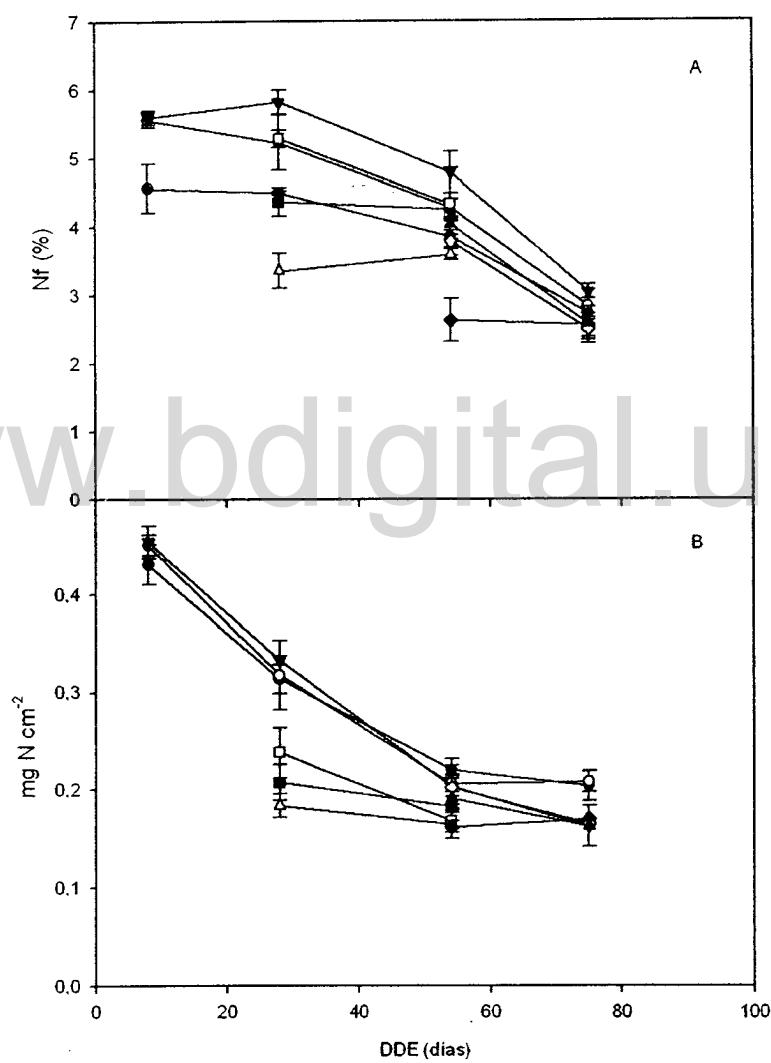


Figura 22. Variación de la concentración de nitrógeno foliar en función del tiempo transcurrido después de la emergencia (DDE) en los tratamientos con diferentes niveles de fertilización y en hojas ubicadas en la parte alta del dosel (arr), parte baja del dosel (aba) y hojas senescentes (sen). (● 0-N arr, ○ 133-N arr, ▼ 400-N arr, Δ 0-N aba, ■ 133-N aba, □ 400-N aba, ♦ 0-N sen, ♪ 133-N sen y ▲ 400-N sen) Media ± DE ($n = 3$ por muestreo).

Tabla 6. Efecto de los tratamientos de fertilización sobre el porcentaje de nitrógeno foliar (% Nf), nitrógeno por unidad de superficie foliar (mg N/cm^2), área foliar específica (SLA, cm^2/g), y eficiencia en el uso del nitrógeno fotosintético (PNUE, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol N s}^{-1}$). Los valores representan la media de los diferentes tratamientos en las distintas etapas \pm DE. Letras iguales en las columnas significa que no existen diferencias significativas entre los parámetros por etapa (Prueba Tipo Tukey, $p < 0,05$, $n=3$).

DDE	Trat.	Nf (%)	p < 0,05	N (mg N/cm^2)	p < 0,05	SLA (cm^2/g)	p < 0,05	PNUE ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol N s}^{-1}$)	P < 0,05
8	0-N	4,51 \pm 1,82 b	$X_r^2 = 4,67$ $p = 0,036$	0,43 \pm 0,083 a	$X_r^2 = 6,00$ $p = 0,097$	106,0 \pm 4,4 c	$X_r^2 = 6,00$ $p = 0,049$	57,2 \pm 5,6 b	$X_r^2 = 4,67$ $p = 0,04$
	133-N	5,55 \pm 0,68 a		0,45 \pm 0,010 a		123,4 \pm 3,1 b		62,9 \pm 2,1 b	
	400-N	5,59 \pm 0,28 a		0,45 \pm 0,017 a		134,2 \pm 1,2 a		72,2 \pm 2,9 a	
28	0-N arr	4,50 \pm 0,11 b	$X_r^2 = 14,04$ $p = 0,03$	0,31 \pm 0,025 a	$X_r^2 = 13,29$ $p = 0,02$	143,3 \pm 4,6 c	$X_r^2 = 14,62$ $p = 0,012$	70,0 \pm 8,8 a	$X_r^2 = 13,09$ $p = 0,02$
	133-N arr	5,22 \pm 0,40 a		0,32 \pm 0,033 a		164,7 \pm 7,1 b		73,7 \pm 9,9 a	
	400-N arr	5,82 \pm 0,13 a		0,33 \pm 0,009 a		175,0 \pm 5,4 b		79,4 \pm 3,8 a	
	0-N aba	3,36 \pm 0,11 c		0,18 \pm 0,004 b		183,2 \pm 7,8 b		57,5 \pm 1,1 b	
	133-N aba	4,36 \pm 0,17 b		0,20 \pm 0,020 b		210,5 \pm 7,9 a		60,1 \pm 6,8 b	
	400-N aba	5,28 \pm 0,30 a		0,23 \pm 0,024 b		222,3 \pm 4,2 a		65,4 \pm 5,2 b	
54	0-N arr	3,85 \pm 0,06 b	$X_r^2 = 22,57$ $p = 0,034$	0,22 \pm 0,005 a	$X_r^2 = 21,60$ $p = 0,07$	174,9 \pm 6,0 c	$X_r^2 = 23,47$ $p = 0,0028$	73,6 \pm 3,3 a	$X_r^2 = 21,60$ $p = 0,0057$
	133-N arr	4,26 \pm 0,26 b		0,21 \pm 0,010 a		207,4 \pm 8,1 b		86,4 \pm 3,8 a	
	400-N arr	4,79 \pm 0,08 a		0,21 \pm 0,021 a		235,8 \pm 3,3 b		87,4 \pm 5,9 a	
	0-N aba	3,59 \pm 0,08 c		0,16 \pm 0,015 a		218,8 \pm 2,9 b		61,6 \pm 6,4 b	
	133-N aba	4,25 \pm 0,21 b		0,18 \pm 0,023 a		232,1 \pm 3,3 b		67,2 \pm 6,2 b	
	400-N aba	4,33 \pm 0,17 b		0,17 \pm 0,008 a		259,9 \pm 3,6 a		70,7 \pm 5,7 b	
	0-N sen	2,63 \pm 0,21 c		0,16 \pm 0,017 a		163,7 \pm 1,3 c		29,7 \pm 6,1 c	
	133-N sen	3,78 \pm 0,13 bc		0,20 \pm 0,005 a		187,7 \pm 1,2 c		25,4 \pm 1,3 c	
	400-N sen	3,81 \pm 0,52 bc		0,19 \pm 0,024 a		211,6 \pm 0,8 b		31,8 \pm 8,4 c	
75	0-N arr	2,45 \pm 0,27 a	$X_r^2 = 7,76$ $p = 0,069$	0,20 \pm 0,018 a	$X_r^2 = 4,71$ $p = 0,054$	134,1 \pm 6,4 a	$X_r^2 = 14,04$ $p = 0,06$	34,9 \pm 2,4 b	$X_r^2 = 13,28$ $p = 0,021$
	133-N arr	2,84 \pm 0,18 a		0,21 \pm 0,019 a		136,2 \pm 3,5 a		44,1 \pm 4,9 a	
	400-N arr	3,05 \pm 0,32 a		0,16 \pm 0,019 a		146,7 \pm 0,5 a		50,8 \pm 2,8 a	
	0-N sen	2,49 \pm 0,10 a		0,17 \pm 0,013 a		147,9 \pm 1,3 a		21,3 \pm 4,8 c	
	133-N sen	2,50 \pm 0,08 a		0,16 \pm 0,009 a		152,1 \pm 1,9 a		21,3 \pm 1,8 c	
	400-N sen	2,57 \pm 0,09 a		0,16 \pm 0,010 a		158,9 \pm 1,1 a		32,2 \pm 5,2 b	

6.1.5. Fotosíntesis por unidad de biomasa y eficiencia en el uso del nitrógeno

La asimilación de CO₂ expresada por unidad de peso seco de la hoja (P₂₀₀₀ PS) presentó diferencias significativas entre tratamientos cuando fue analizada por estratos del dosel y por etapas del cultivo (Tabla 6 y figura 23). Entre etapas de desarrollo en general no existen diferencias significativas en la P₂₀₀₀PS, manteniéndose relativamente constante en el transcurso de los DDE, excepto en las hojas del estrato alto de todos los tratamientos que a los 75 DDE presentaron una asimilación menor ($p<0,05$) en comparación a las demás etapas fenológicas (Tabla 5). La P₂₀₀₀PS de las hojas de arriba durante las primeras fenofases de desarrollo tiende ha mantenerse hasta los 54 DDE que empieza a disminuir pronunciadamente hasta cerca de la cosecha a los 75 DDE llegando a valores de 0,12 (400-N), 0,09 (133-N) y 0,07 (0-N) $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mg PS s}^{-1}$ (Figura 23).

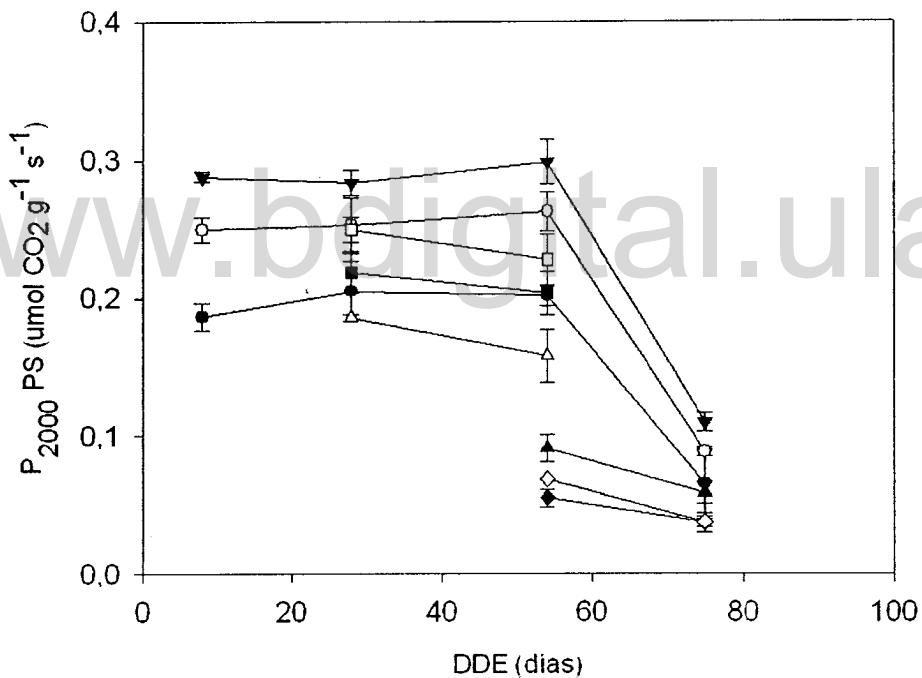


Figura 23. Variación de la fotosíntesis foliar neta a 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ por unidad de peso foliar en los distintos tratamientos de fertilización nitrogenada, en las principales fases fenológicas del cultivo en hojas ubicadas en el estrato alto del dosel (arr), estrato bajo del dosel (aba) y hojas senescentes (sen). (● 0-N arr, ○ 133-N arr, ▼ 400-N arr, △ 0-N aba, ■ 133-N aba, □ 400-N aba, ♦ 0-N sen, ♢ 133-N sen y ▲ 400-N sen). Los valores representan las Medias \pm DE.

La eficiencia en el uso del nitrógeno fotosintético (PNUE) por periodos de muestreo presentó diferencias significativas ($p<0,05$) en todas las réplicas de todos los tratamientos sólo entre estratos del dosel, como entre tipos de hojas (Tabla 6). En este sentido, se observa como durante la primera etapa del cultivo no existen diferencias ($p>0,05$) en la PNUE entre los tratamientos 0-N y 133-N, pero si entre estos con respecto al tratamiento 400-N; mientras que durante el inicio del la tuberización y en la máxima expansión foliar (28 y 54 DDE respectivamente) no hubo diferencias de la PNUE entre tratamientos cuando se analiza cada uno de los estratos del dosel (Tabla 6).

La PNUE en el transcurso de los días después de la emergencia en general presentó diferencias por tratamientos (Tabla 5). La PNUE tiende a aumentar hasta la máxima expansión foliar (54 DDE) presentando marcadas diferencias entre etapas de desarrollo, y posteriormente empieza a disminuir hasta la cosecha. Por el contrario, en las hojas de abajo y senescentes no se presentaron diferencias ($p>0,05$) entre periodos (figura 24, Tabla 5).

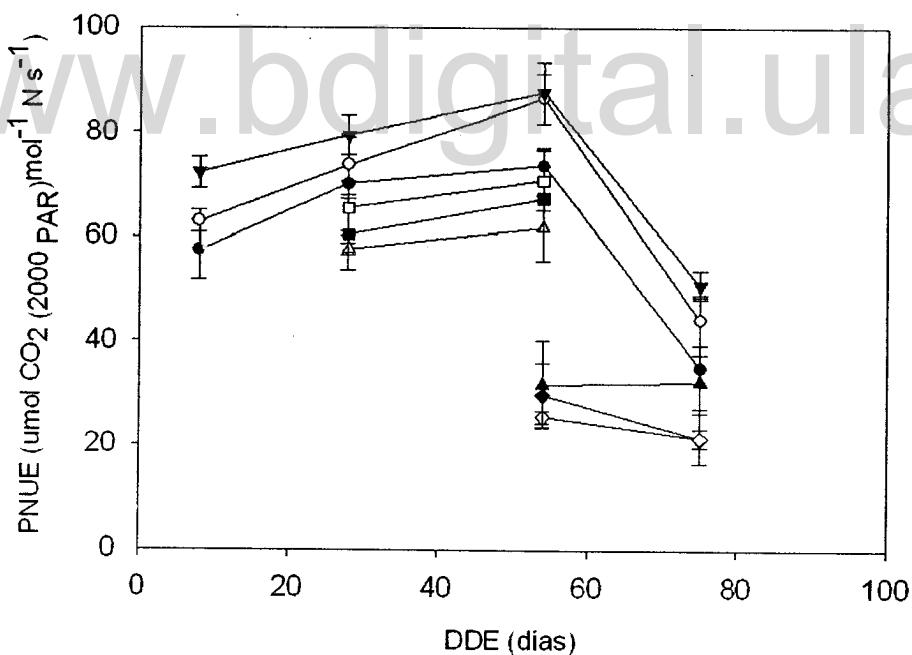


Figura 24. Variación de la eficiencia en el uso del nitrógeno fotosintético (PNUE) en los distintos tratamientos de fertilización nitrogenada, en las principales fases fenológicas del cultivo en hojas ubicadas en el estrato alto del dosel (arr), estrato bajo del dosel (aba) y hojas senescentes (sen). (● 0-N arr, ○ 133-N arr, ▼ 400-N arr, △ 0-N aba, ■ 133-N aba, □ 400-N aba, ♦ 0-N sen, ◇ 133-N sen y ▲ 400-N sen). Los valores representan las Medias ± DE.

Al analizar la relación de la fotosíntesis neta a $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ expresada por unidad de área foliar tiende a variar ligeramente en función del SLA (Fig. 25A), en contraste con la fotosíntesis por unidad de peso foliar que presenta una respuesta más marcada al SLA por etapas fenológicas del cultivo (Fig 25B). En general se observa como esta relación tiende a presentar en el siguiente orden: 400-N > 133-N > 0-N, y posteriormente desaparece durante la senescencia.

Con respecto a la fotosíntesis por unidad de peso y área de las hojas senescentes durante la máxima expansión foliar; así como las hojas de estrato alto y senescente durante la cosecha mantuvieron tendencias similares. Por otro lado, se observa una relación positiva entre la PNUE en función del SLA cuando se analiza por etapa fenológica del cultivo, donde los tratamientos de mayor fertilización presentan los mayores valores de ambos parámetros (Fig. 25C).

6.1.6. Relación entre la fotosíntesis y concentración de nitrógeno

La asimilación de CO_2 a una radiación de $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (P_{2000}) presentó una relación positiva ($r^2 = 0,72$) con la concentración de nitrógeno cuando se consideran todos los tratamientos, etapas de desarrollo del cultivo y estratos del dosel simultáneamente (Figura 26A). Sin embargo el análisis se realiza por etapa de desarrollo del cultivo y por estrato se observa que el efecto de la concentración de N sobre la fotosíntesis por unidad de área tiende a ser mucho menor (pendientes más bajas), pero no existe ninguna respuesta en las hojas senescentes. En el transcurso del desarrollo del cultivo se observa que la asimilación de CO_2 disminuye en todos los tratamientos, y la concentración de N también pero en menor proporción en comparación con la gran la variación de la asimilación (Figura 26A).

Cuando se analiza la relación entre la fotosíntesis por unidad de peso ($P_{2000} \text{ PS}$) y la concentración de nitrógeno foliar, se observa una relación positiva más fuerte que cuando se compara por unidad de área (Fig. 26B). Esta relación positiva se mantiene con pendientes similares al analizar por separado los datos de cada muestreo y estrato. Esto indica que la fotosíntesis por unidad de peso foliar es la variable fisiológica que está respondiendo más directa, fuerte y consistentemente a la concentración de nitrógeno.

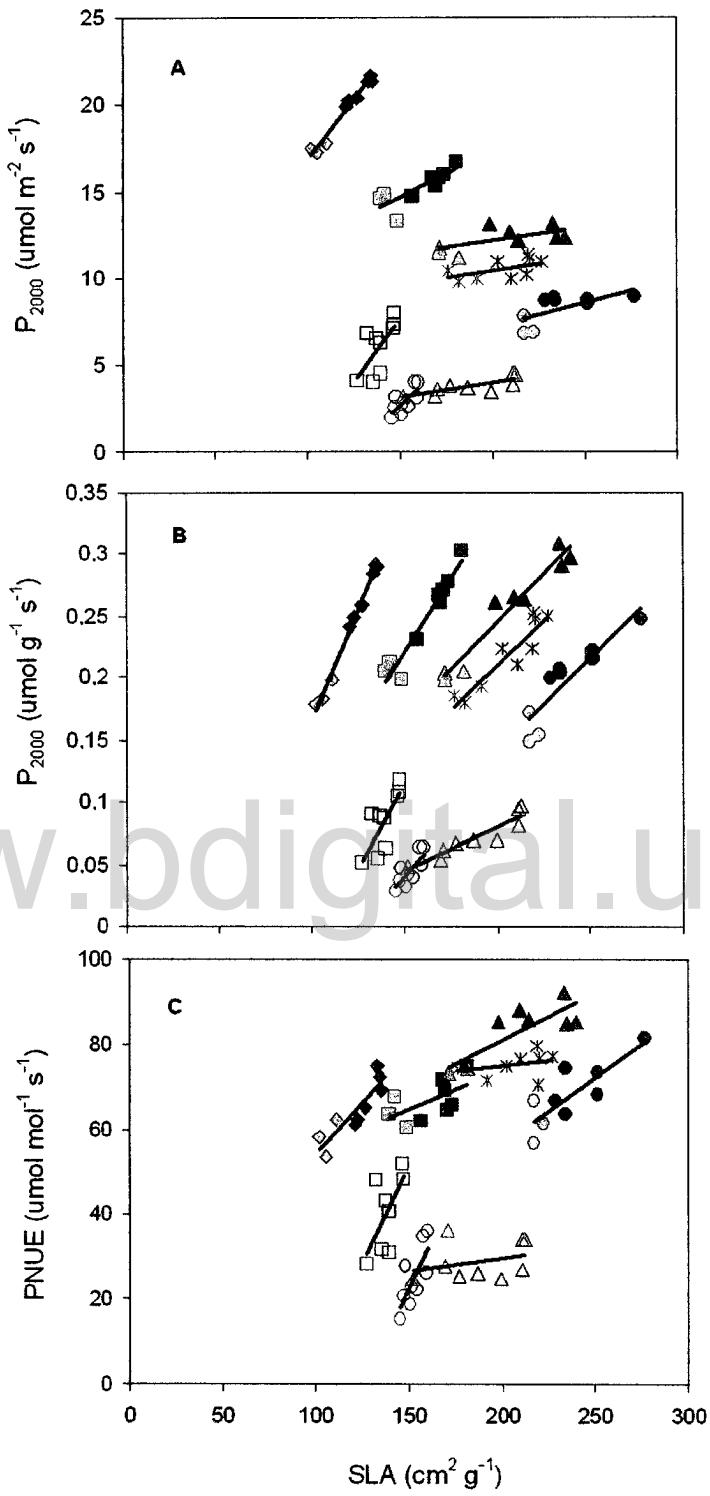


Figura 25. Relación entre P_{2000} por unidad de área foliar (A) y peso foliar (B), PNUE (C) con el área folia específica (SLA) en las diferentes etapas fenológicas del cultivo (E1= emergencia, E2 = inicio de la tuberización, E3 = máxima expansión foliar, E4 = cosecha) y en los distintos tratamientos de fertilización nitrogenada (Rojo 0-N, Negro 133-N, Azul 400-N), de hojas ubicadas en la parte alta del dosel (arr), parte baja del dosel (aba) y hojas senescentes (sen). Las etapas y disposición en el estrato están señaladas de la siguiente manera: ◆ E1 arr, ■ E2 arr, ▲ E3 arr, □ E4 arr, * E2 aba, ● E3 aba, △ E3 sen y ○ E4 sen.

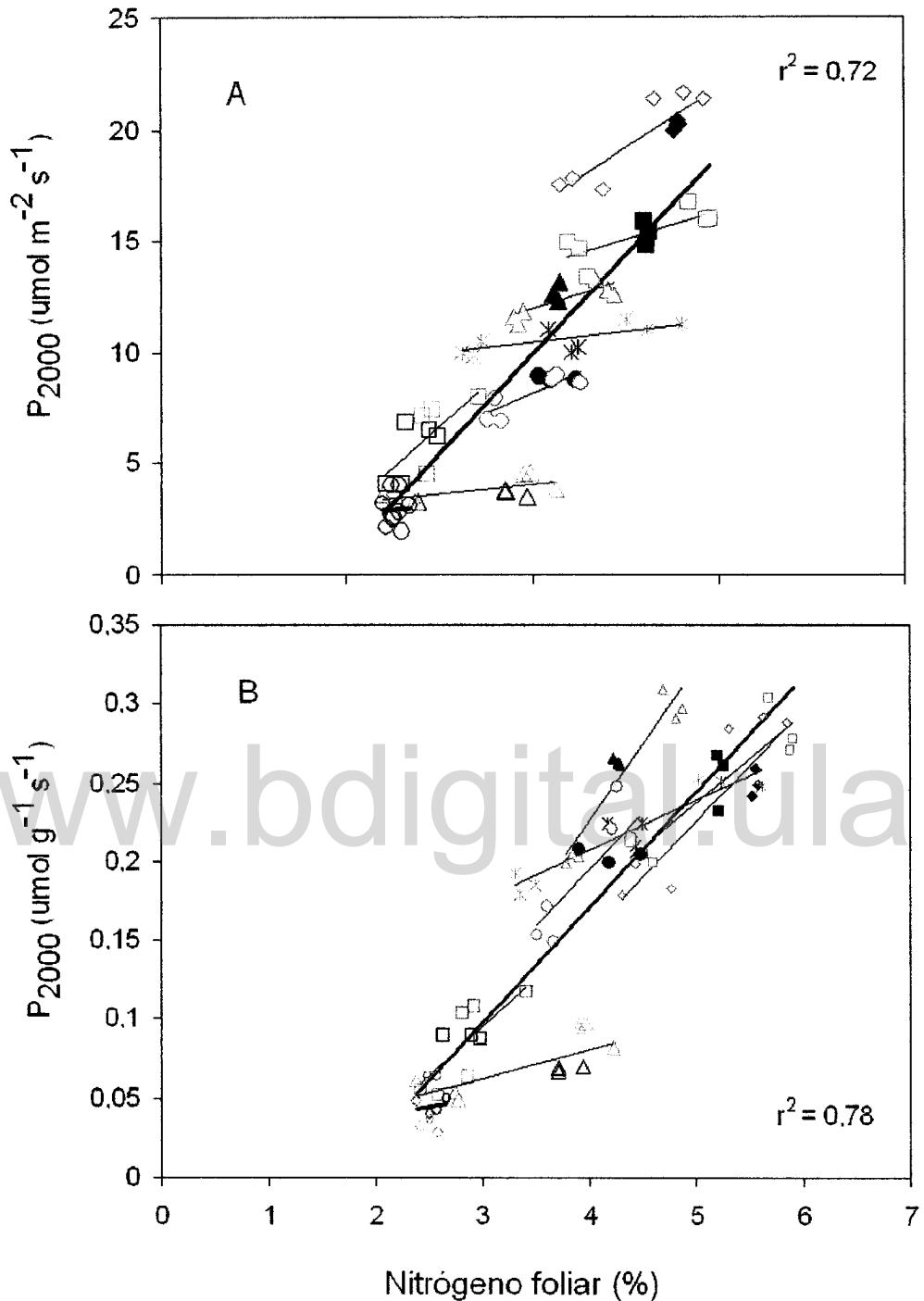


Figura 26. Relación entre P_{2000} por unidad de área (A), de peso (B) con la concentración de nitrógeno foliar (%Nf) en las diferentes etapas fenológicas del cultivo y en los distintos tratamientos de fertilización nitrogenada (Rojo 0-N, Negro 133-N, Azul 400-N), de hojas ubicadas en la parte alta del dosel (arr), parte baja del dosel (aba) y hojas senescentes (sen). Las etapas y disposición en el estrato están señaladas de la siguiente manera: ♦ E1 arr, ■ E2 arr, ▲ E3 arr, □ E4 arr, * E2 aba, ● E3 aba, Δ E3 sen y ○ E4 sen. Se presentan los coeficientes de regresión obtenidos al relacionar todos los puntos de P_{2000} y Resp con %Nf de todos los tratamientos, etapas fenológicas, estratos del dosel y tipos de hojas.

En la figura 27A se muestra la relación entre la P₂₀₀₀ y la cantidad de nitrógeno expresada esta vez por unidad de área foliar, la cual fue positiva al considerar todos los puntos simultáneamente ($r^2 = 0,65$). Sin embargo, al considerar las hojas de cada estrato y periodo se observa como no hay una relación consistente, y contrariamente a lo que ocurría con la relación de la asimilación con el N por unidad de peso, en este caso las variaciones de N por unidad de área foliar son muy pequeñas; mostrando como aparentemente la respuesta de la planta es conservar el N por unidad de área modificando el SLA para mantener las tasas de fotosíntesis. En contraste, cuando se analiza la relación de la fotosíntesis por unidad de peso con la cantidad de N por unidad de área, no se observa un patrón claro (Fig. 27B).

Cuando se analiza la relación existente entre la cantidad de nitrógeno por unidad de área foliar (mg N/cm^2) y por unidad de masa foliar (%N), se observa claramente como las plantas tienden a mantener constante el nitrógeno por unidad de área entre los tratamientos cuando se compara una misma etapa fenológica, estrato del dosel y tipo de hoja, a pesar de la marcada variación del %Nf (figura 28A). Esta tendencia permite respaldar los análisis previos realizados sobre la relación entre la fotosíntesis y concentración de nitrógeno, como se muestran en las figuras 26A y 27A.

La respuesta del área foliar específica a las variaciones de la concentración de nitrógeno foliar (%) muestra una clara relación positiva cuando se comparan etapas, estratos del dosel y tipos de hojas similares (Figura 28B). Esto significa que las hojas tienden a ser más gruesas (< SLA) cuando hay menos N disponible y de esta forma posiblemente tienden a regular la concentración de N por unidad de área foliar y consecuentemente las tasas de asimilación en los tratamientos.

En las figuras 25, 26, 27 y 28 se observa que puede llegarse a conclusiones muy diferentes sobre las respuestas ecofisiológicas del cultivo al déficit de N según se comparan hojas similares (mismo estrato y etapa) de los diferentes tratamientos o se establezcan las relaciones con todos los puntos simultáneamente. Al analizar hojas similares se ve claramente como la asimilación tiene una respuesta moderada entre tratamientos con niveles de N diferentes gracias al cambio en el SLA, que permite mantener niveles de N similares por unidad de área.

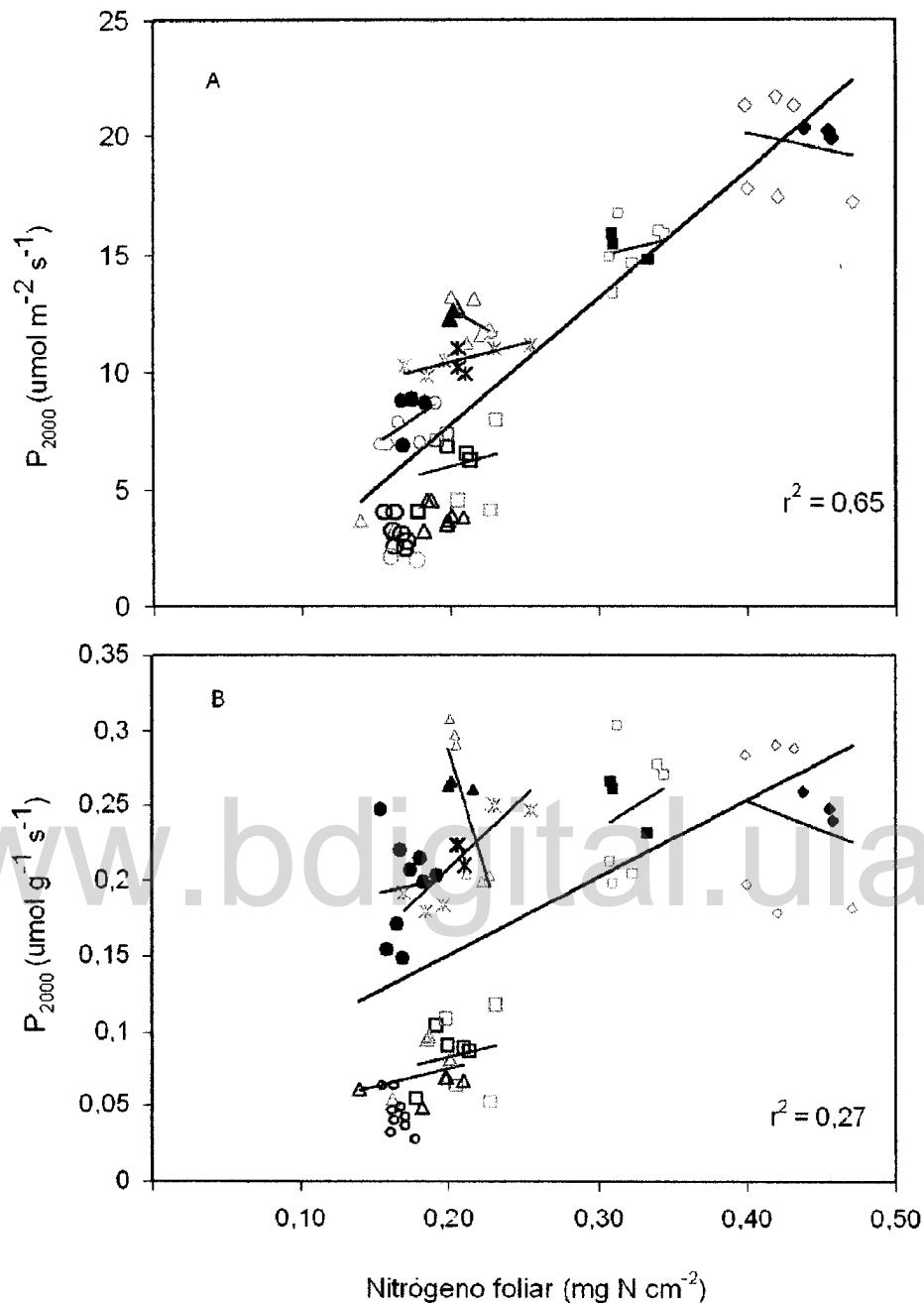


Figura 27. Relación de la P_{2000} por unidad de área (A) y peso (B) con la concentración de nitrógeno expresada en peso por unidad de área foliar (mg N/cm^2) en las diferentes etapas fenológicas del cultivo (E1= emergencia, E2 = inicio de la tuberización, E3 = máxima expansión foliar, E4 = cosecha) y en los distintos tratamientos de fertilización nitrogenada (Rojo 0-N, Negro 133-N, Azul 400-N), de hojas ubicadas en la parte alta del dosel (arr), parte baja del dosel (aba) y hojas senescentes (sen). Las etapas y disposición en el estrato están señaladas de la siguiente manera: ♦ E1 arr, ■ E2 arr, ▲ E3 arr, □ E4 arr, * E2 aba, ● E3 aba, Δ E3 sen y ○ E4 sen. Se presentan los coeficientes de regresión obtenidos al relacionar todos los puntos de P_{2000} con %Nf de todos los tratamientos, etapas fenológicas, estratos del dosel y tipos de hojas.

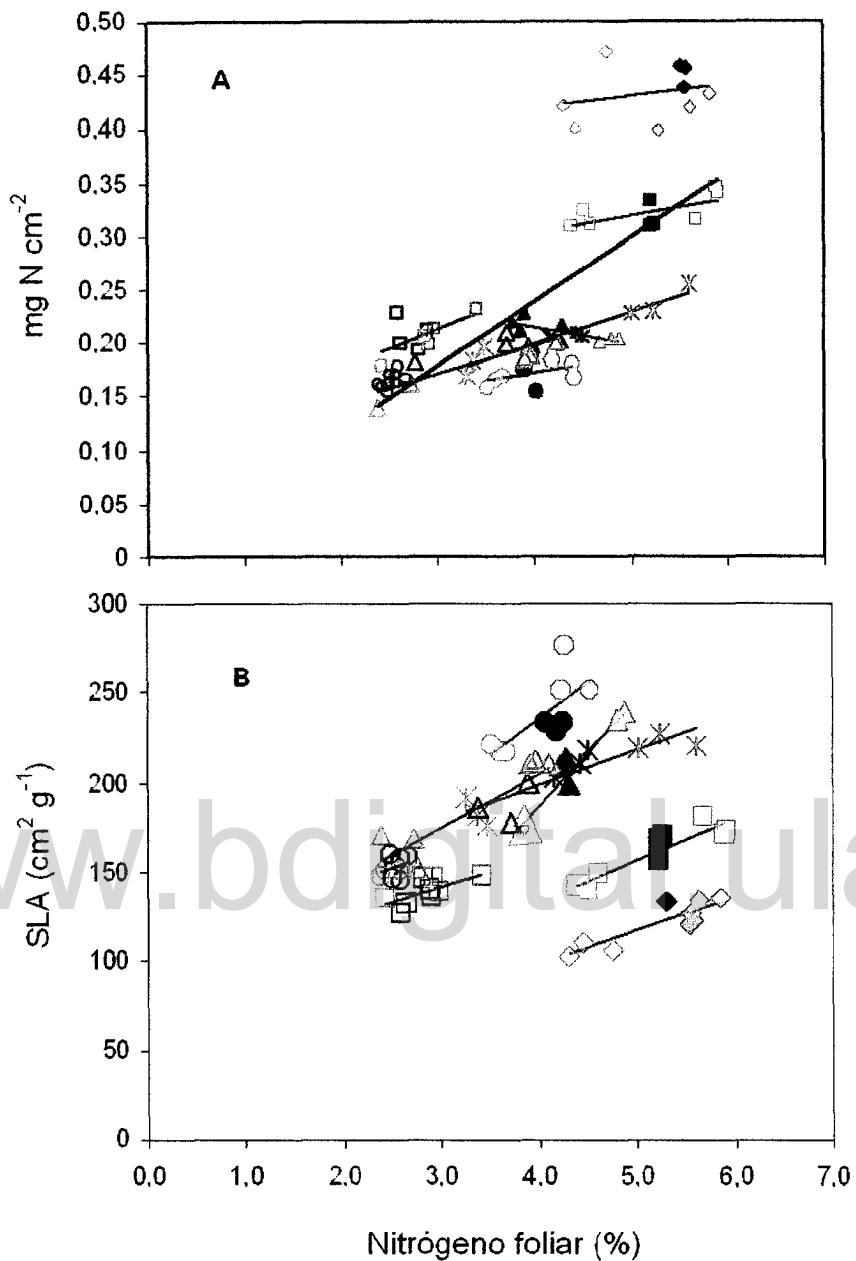


Figura 28. Relación de la concentración de nitrógeno foliar por unidad de masa (%) y la cantidad de nitrógeno por unidad de área foliar, mg/cm^2 (A), y el SLA (B) en las diferentes etapas fenológicas del cultivo (E1= emergencia, E2 = inicio de la tuberización, E3 = máxima expansión foliar, E4 = cosecha) y en los distintos tratamientos de fertilización nitrogenada (Rojo 0-N, Negro 133-N, Azul 400-N), de hojas ubicadas en la parte alta del dosel (arr), parte baja del dosel (aba) y hojas senescentes (sen). Las etapas y disposición en el estrato están señaladas de la siguiente manera: ♦ E1 arr, ■ E2 arr, ▲ E3 arr, □ E4 arr, * E2 aba, ● E3 aba, Δ E3 sen y ○ E4 sen.

Al analizar los coeficientes de correlación entre el área foliar específica (SLA) con la cantidad de nitrógeno por unidad de área foliar y la concentración de nitrógeno foliar (%Nf), se observa una mayor correlación positiva y significativa con la concentración de N (%Nf) en las diferentes etapas fenológicas del cultivo; excepto en las hojas senescentes durante la cosecha (Tabla 7). Por otro lado, la asimilación de CO₂ a 2000 μmol m² s⁻¹ de PAR, tanto por unidad de peso (P₂₀₀₀ peso) como de área (P₂₀₀₀ área) en general presentan altas correlaciones significativas con el SLA. Pero lo mas importante que hay que resaltar de la tabla 7, es que la fotosíntesis por unidad de peso se correlaciona mucho mas con el %N y con el SLA, en comparación con la fotosíntesis por unidad de área.

Tabla 7. Coeficientes de correlación entre el área foliar específica (SLA) con la cantidad de nitrógeno (mg N/cm²) y el nitrógeno foliar (%Nf), y de la fotosíntesis en la Emergencia (E1), inicio de la tuberización (E2), máxima expansión foliar (E3) y cosecha (E4), y de hojas ubicadas en la parte alta del dosel (arr), parte baja del dosel (aba) y hojas senescentes (sen). n = 9 para cada variable en cada sesión de muestreo. *, **, *** Significa que hay diferencias significativas a un nivel de probabilidad de p < 0,05; p < 0,01 y p < 0,001 respectivamente. ns indica que no hay diferencias significativas (p>0,05).

Coeficientes de correlación								
Etapa fenológica, estrato del dosel y tipo de hoja								
SLA	E1 arr	E2 arr	E3 arr	E4 arr	E2 aba	E3 aba	E3 sen	E4 sen
mg N/cm ²	- 0,24 ns	0,25 ns	- 0,84*	- 0,07 ns	0,76*	- 0,22 ns	- 0,23 ns	- 0,60 ns
% Nf	0,88**	0,91**	0,96**	0,70*	0,91**	0,72*	0,81*	0,34 ns
P ₂₀₀₀ área								
% Nf	0,80**	0,57*	0,59*	0,50*	0,52*	0,67**	0,35 ns	0,05 ns
mg N/cm ²	-0.19 ns	0.24 ns	-0.45 ns	0.18 ns	0.77*	0.35 ns	0.23 ns	-0.60 ns
SLA	0,98***	0,81*	0,63*	0,69*	0,56*	0,66*	0,79*	0,73*
P ₂₀₀₀ peso								
% Nf	0,88**	0,89**	0,96**	0,74*	0,94 **	0,85*	0,78*	0,12 ns
mg N/cm ²	-0.22 ns	0.25 ns	-0.79*	0.16 ns	0.86*	0.07 ns	0.32 ns	-0.58 ns
SLA	0,99***	0,97***	0.97***	0,78*	0,92**	0,90**	0,93**	0,78*

6.2. Efecto de la nutrición nitrogenada sobre la distribución de la biomasa y del nitrógeno del cultivo de papa

6.2.1. Biomasa y nitrógeno total en el cultivo

La biomasa de tubérculos en peso fresco y seco en la cosecha final presentó diferencias significativas ($p<0,05$) entre los distintos tratamientos de fertilización nitrogenada (Tabla 8). El rendimiento de tubérculos siguió el orden 400-N > 133-N > 0-N. La diferencia entre los extremos fue de 338% más en el tratamiento 400-N comparado con el de 0-N. La biomasa total presentó marcadas y significativas diferencias entre tratamientos durante los períodos de máxima expansión foliar (57 DDE) y cosecha final a los 85 DDE (Fig. 29A); por el contrario durante la emergencia no se presentaron diferencias entre tratamientos, presumiblemente porque las plántulas todavía dependían en gran parte de las reservas del tubérculo madre y no del nitrógeno disponible en el suelo. La biomasa total en la cosecha final (Tabla 8) sigue claramente el siguiente orden: 400-N > 133-N > 0-N, con diferencias muy marcadas entre ellos.

La cantidad de nitrógeno en la biomasa del cultivo presentó diferencias significativas entre los tratamientos en todas las fases de desarrollo, excepto cerca de la emergencia (Fig. 29B). En los tres tratamientos el nitrógeno total contenido en la biomasa tiende a aumentar hasta la fase de máxima expansión foliar (57 DDE), a partir de allí el nitrógeno total del cultivo disminuye hasta la cosecha final, lo que se podría asumir como posibles pérdidas de nitrógeno de la biomasa. Para el tratamiento 0-N se observó la misma tendencia pero con una acumulación de N mucho menor. Sin embargo, a pesar de dichas variaciones la cantidad de nitrógeno en el tratamiento 400-N fue significativamente mayor en comparación con los demás tratamientos (Tabla 8).

El índice de nutrición de nitrógeno calculado en la cosecha (NNI) también presentó diferencias significativas entre los tratamientos de fertilización nitrogenada (Tabla 8), observándose el mayor valor en el tratamiento de 400-N, seguido del tratamiento 133-N y finalmente 0-N. A pesar de la alta dosis de nitrógeno aplicada en el tratamiento 400-N se observó un valor relativamente bajo de NNI en la cosecha final. Estos resultados muestran como los tratamientos aplicados fueron exitosos para los fines de esta investigación, por lograr conseguir tres niveles de déficit de N contrastantes para evaluar la respuesta del cultivo.

Tabla 8. Efecto de los tratamientos de fertilización sobre la producción del cultivo, en peso fresco de tubérculos (PF), peso seco de tubérculos (PS), biomasa total del cultivo (BT) e índice de nutrición de nitrógeno (NNI) en la cosecha final. Los valores entre paréntesis corresponden a la desviación normal. Letras diferentes en las columnas indican que hay diferencias significativas entre los tratamientos (Tukey HSD, $p < 0,05$; $n = 3$).

Trat.	Rendimiento	Rendimiento	Biomasa	N acumulado en	NNI
	Tubérculos	Tubérculos	Total	la biomasa total	
	PF Mg ha ⁻¹	PS Mg ha ⁻¹	Mg ha ⁻¹	Kg Nha ⁻¹	
0 - N	7,87 (0,78) c	1,35 (0,03) c	1,59 (0,08) c	14,5 (0,08) c	0,23 (0,001) c
133 - N	22,01 (1,23) b	3,76 (0,04) b	4,22 (0,18) b	39,9 (0,5) b	0,35 (0,03) b
400 - N	34,44 (1,37) a	5,89 (0,07) a	6,55 (0,16) a	80,6 (0,5) a	0,59 (0,04) a

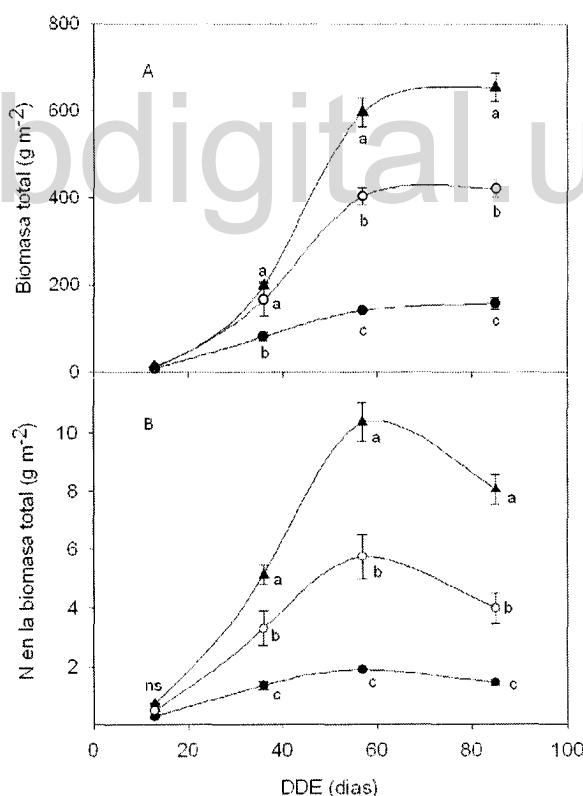


Figura 29. Variación de la biomasa total en peso seco (A) y de la cantidad de nitrógeno en la biomasa total (B) en el transcurso de los días después de la emergencia (DDE) en los distintos tratamientos de fertilización nitrogenada, 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▲). Media ± desviación normal. Las letras diferentes indican que hay diferencias significativas entre los tratamientos por periodo de muestreo (Tukey HSD, $p < 0,05$; $n = 3$).

6.2.2. Distribución de biomasa entre los órganos

El patrón de asignación de biomasa entre los distintos órganos de las plantas presentó marcadas diferencias como respuesta a los tratamientos de fertilización nitrogenada (Figura 30). La biomasa de los vástagos (hojas y tallos) aumentó desde la primeras etapas (emergencia, inicio tuberización) hasta alcanzar la máxima expansión foliar (57 DDE), y posteriormente tiende a disminuir hasta la cosecha final debido a la progresiva senescencia (Fig. 30A). La biomasa de los vástagos presentó diferencias altamente significativas debido a los tratamientos ($p < 0,05$) en las distintas etapas de desarrollo del cultivo, con los mayores valores promedios según el orden decreciente 400-N > 133-N > 0-N (Tabla 9). La necromasa empieza a aumentar a partir de los 57 días después de la emergencia (Fig. 30A) presentándose una acumulación de necromasa significativamente mayor en el tratamiento 400-N, obviamente por la mayor acumulación de biomasa de vástagos que se presentó en dicho tratamiento.

Se observa como la biomasa de raíces (Fig. 30B) presenta un patrón de distribución contrastante al observado en los vástagos, con una mayor acumulación de biomasa radicular en el tratamiento de déficit severo (0-N) y en las primeras etapas de desarrollo del cultivo (emergencia e inicio de la tuberización), presentando diferencias significativas ($p < 0,05$) con respecto a los demás tratamientos (Tabla 9). Se interpreta que esta respuesta puede ser un mecanismo para contrarrestar los efectos negativos del déficit de nitrógeno sobre el crecimiento del cultivo. A partir del inicio de la tuberización, aproximadamente a los 36 DDE, la biomasa de las raíces tiende a disminuir hasta la cosecha final, presentándose diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0,05$; Tabla 10).

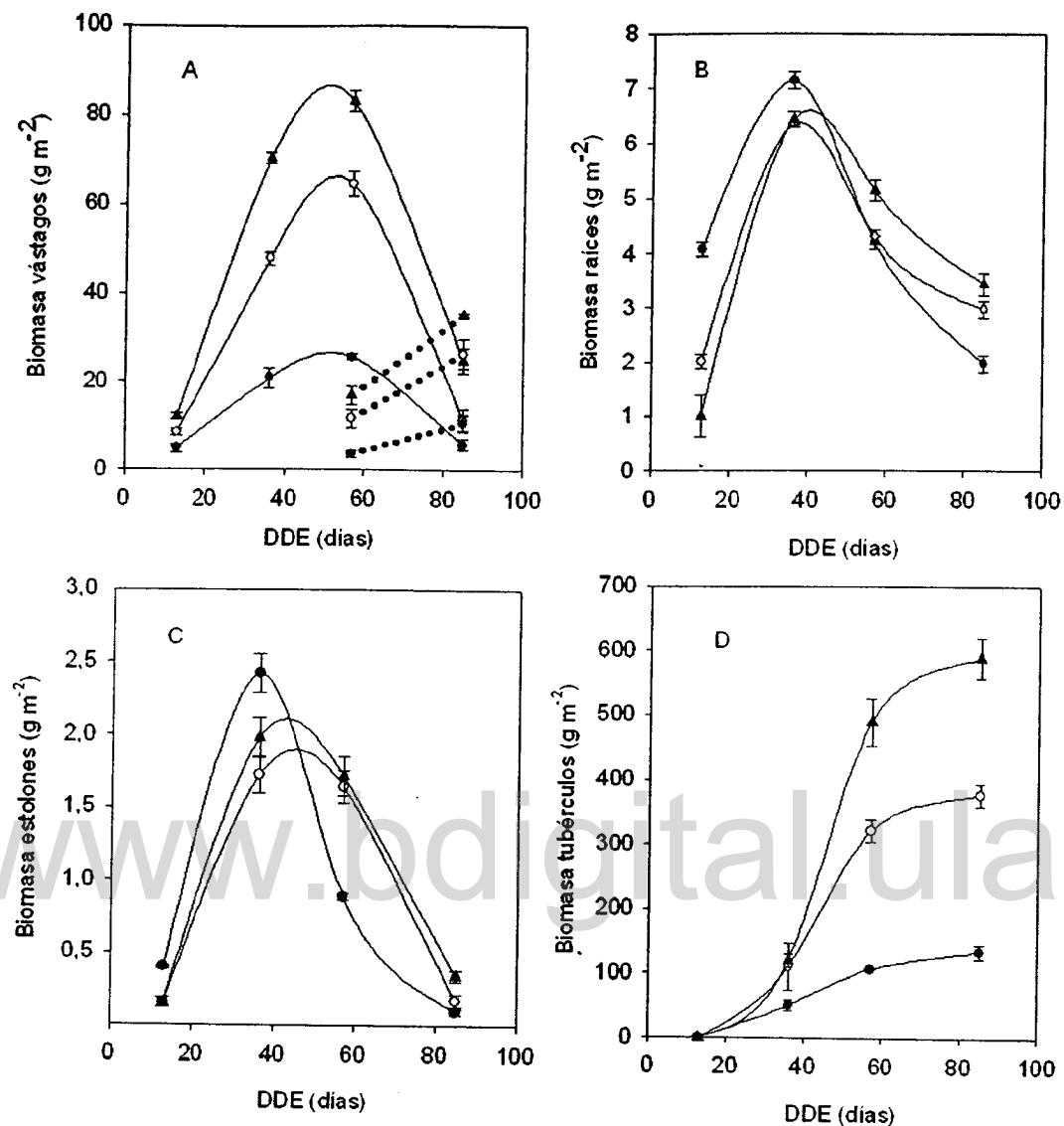


Figura 30. Dinámica de la biomasa de diferentes órganos del cultivo, expresada en peso seco (g m^{-2}) para los tres tratamientos de fertilización, 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▲). Las curvas corresponden a los ajustes con las funciones de Gompertz (D) y polinómicas (A,B,C). Las líneas punteadas representan la necromasa. Se presentan los valores medios y su desviación normal ($n = 3$).

Tabla 9. Efecto de los tratamientos de fertilización sobre la producción de biomasa en peso seco (g m^{-2}) de los distintos órganos, la relación raíz/hoja, y relación raíz/vástago. Se presentan los valores medios \pm desviación normal. Letras diferentes en cada etapa indica que existen diferencias significativas entre los tratamientos por etapas de desarrollo (Tukey HSD, $p < 0,05$; $n = 3$).

DDE	Trat.	Vástagos	Raíces	Estolones	Tubérculos	Raíz/Hojas	Raíz/Vástagos
13	0-N	4,9 \pm 0,96 c	4,07 \pm 0,14 a	0,40 \pm 0,01 a	0,0 \pm 0,0	1,14 \pm 0,15 a	0,84 \pm 0,92 a
	133-N	8,5 \pm 0,85 b	2,02 \pm 0,13 b	0,16 \pm 0,03 b	0,0 \pm 0,0	0,36 \pm 0,13 b	0,24 \pm 0,51 b
	400-N	12,1 \pm 0,75 a	1,01 \pm 0,39 c	0,16 \pm 0,03 b	0,0 \pm 0,0	0,11 \pm 0,82 b	0,08 \pm 0,93 b
36	0-N	20,8 \pm 2,22 c	7,14 \pm 0,16 a	2,42 \pm 0,43 a	51,5 \pm 8,68 b	0,47 \pm 0,19 a	0,35 \pm 0,73 a
	133-N	47,9 \pm 1,57 b	6,36 \pm 0,01 b	1,72 \pm 0,22 a	111,2 \pm 3,4 a	0,18 \pm 0,19 b	0,13 \pm 0,15 b
	400-N	70,3 \pm 1,28 a	6,44 \pm 0,15 b	1,98 \pm 0,51 a	120,3 \pm 2,3 a	0,14 \pm 0,05 b	0,09 \pm 0,04 b
57	0-N	25,7 \pm 0,65 c	4,20 \pm 0,12 b	0,89 \pm 0,02 b	107,6 \pm 0,8 c	0,21 \pm 0,12 a	0,16 \pm 0,15 a
	133-N	64,6 \pm 2,70 b	4,29 \pm 0,13 b	1,64 \pm 0,11 a	321,4 \pm 7,4 b	0,09 \pm 0,06 b	0,07 \pm 0,06 b
	400-N	83,1 \pm 2,18 a	5,13 \pm 0,19 a	1,72 \pm 0,13 a	475,5 \pm 9,3 a	0,09 \pm 0,13 b	0,06 \pm 0,07 b
85	0-N	5,9 \pm 1,14 c	1,97 \pm 0,16 c	0,10 \pm 0,02 b	134,4 \pm 2,7 c	0,59 \pm 0,25 a	0,34 \pm 0,21 a
	133-N	11,5 \pm 2,41 b	2,9 \pm 0,16 b	0,18 \pm 0,04 b	375,9 \pm 4,18 b	0,37 \pm 0,06 b	0,26 \pm 0,05 b
	400-N	24,9 \pm 2,77 a	3,43 \pm 0,21 a	0,35 \pm 0,04 a	588,5 \pm 7,01 a	0,20 \pm 0,11 b	0,14 \pm 0,14 b

Tabla 10. Efecto de los tratamientos de fertilización sobre la producción de biomasa en peso seco (g m^{-2}) de los distintos órganos y en las principales etapas fenológicas del cultivo. Se presentan los valores medios \pm desviación normal. Letras diferentes en cada tratamiento indica que existen diferencias significativas entre los tratamientos entre las etapas de desarrollo, y valores sin letras indica que no hay diferencias significativas (Tukey HSD, $p < 0,05$; $n = 3$).

Trat.	DDE	Hojas	Tallos	Raíces	Estolones	Tubérculos	Necromasa
0-N	13	3,36 \pm 0,92 b	1,26 \pm 0,04 b	4,07 \pm 0,14 b	0,40 \pm 0,01 b	0,0 \pm 0,0	0,00 \pm 0,00
	36	15,22 \pm 1,25 a	5,59 \pm 1,10 a	7,14 \pm 0,16 a	2,42 \pm 0,43 a	51,5 \pm 8,68 c	0,00 \pm 0,00
	57	19,85 \pm 0,81 a	5,80 \pm 0,25 a	4,20 \pm 0,12 b	0,89 \pm 0,02 b	107,6 \pm 0,8 b	3,67 \pm 0,84 b
	85	3,31 \pm 0,94 b	2,54 \pm 0,39 b	1,97 \pm 0,16 c	0,10 \pm 0,02 c	134,4 \pm 2,7 a	10,58 \pm 1,95 a
133-N	13	5,71 \pm 0,82 b	2,81 \pm 0,04 b	2,02 \pm 0,13 d	0,16 \pm 0,03 b	0,0 \pm 0,0	0,00 \pm 0,00
	36	35,19 \pm 0,71 a	12,7 \pm 0,86 a	6,36 \pm 0,01 a	1,72 \pm 0,22 a	111,2 \pm 3,4 c	0,00 \pm 0,00
	57	49,06 \pm 1,84 a	15,5 \pm 1,49 a	4,29 \pm 0,13 b	1,64 \pm 0,11 a	321,4 \pm 7,4 b	11,65 \pm 2,07 b
	85	7,91 \pm 1,66 b	3,63 \pm 0,80 b	2,9 \pm 0,16 c	0,18 \pm 0,04 b	375,9 \pm 4,2 a	26,45 \pm 3,28 a
400-N	13	8,84 \pm 0,74 d	3,31 \pm 0,14 c	1,01 \pm 0,39 d	0,16 \pm 0,03 b	0,0 \pm 0,0	0,00 \pm 0,00
	36	47,02 \pm 1,16 b	23,2 \pm 0,88 a	6,44 \pm 0,15 a	1,98 \pm 0,51 a	120,3 \pm 2,3 c	0,00 \pm 0,00
	57	59,46 \pm 0,31 a	23,6 \pm 1,95 a	5,13 \pm 0,19 b	1,72 \pm 0,13 a	475,5 \pm 9,3 b	16,94 \pm 2,16 b
	85	17,65 \pm 3,05 c	7,26 \pm 0,39 b	3,43 \pm 0,21 c	0,35 \pm 0,04 b	588,5 \pm 7,01 a	35,16 \pm 0,51 a

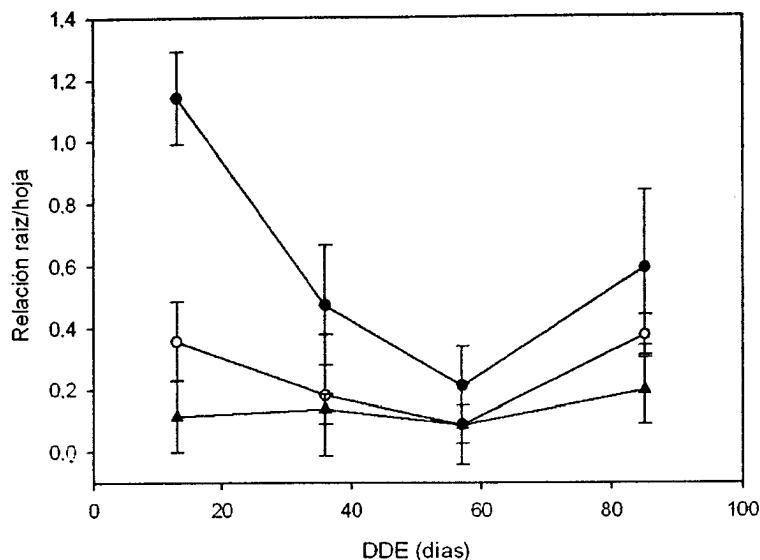


Figura 31. Efecto de los tratamientos de fertilización nitrogenada [0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▲)] sobre la relación biomasa de raíces/biomasa de hojas en el transcurso de los días después de la emergencia (DDE). Se presentan valores medios ± desviación normal.

La biomasa de estolones presenta una tendencia parecida a la observada en la biomasa de raíces en el transcurso del desarrollo del cultivo (Fig. 30B y C), por el hecho de presentar valores superiores en el tratamiento de déficit severo en las primeras etapas del cultivo (emergencia e inicio de la tuberización), aunque no se presentan diferencias ($p > 0,05$) en la emergencia; sin embargo para la siguiente etapa hay un aumento significativo ($p < 0,05$). Con respecto a la biomasa de los tubérculos (Fig. 30D) se observa como a partir de los 36 DDE hasta la cosecha final (85 DDE) se presentan diferencias ($p < 0,05$) debido a los tratamientos, excepto entre los tratamientos 400-N y 133-N en la segunda etapa (inicio de la tuberización, Tabla 9). Entre períodos la biomasa de tubérculos también presenta diferencias significativas entre todas las réplicas de todos los tratamientos (Tabla 10).

Los cocientes raíz/vástago y raíz/hojas fueron diferentes ($p < 0,05$) durante todo el desarrollo del cultivo en el tratamiento 0-N con respecto a los tratamientos 133-N y 400-N. En condiciones de déficit severo se produce mayor proporción de biomasa de raíces por unidad de biomasa asimilatoria, presentando marcadas diferencias ($p < 0,05$) en relación a los demás tratamientos de fertilización donde la proporción es menor, es decir, 0-N > 133-N y 400-N (Tabla 9). En este sentido, el cociente raíz/hoja representa una relación más precisa entre la cantidad de biomasa asimilatoria y no asimilatoria

(Fig. 31). Esto podría explicarse considerando que los cambios proporcionales entre la biomasa aérea y subterránea son respuestas a las variaciones de disponibilidad de nitrógeno en el suelo.

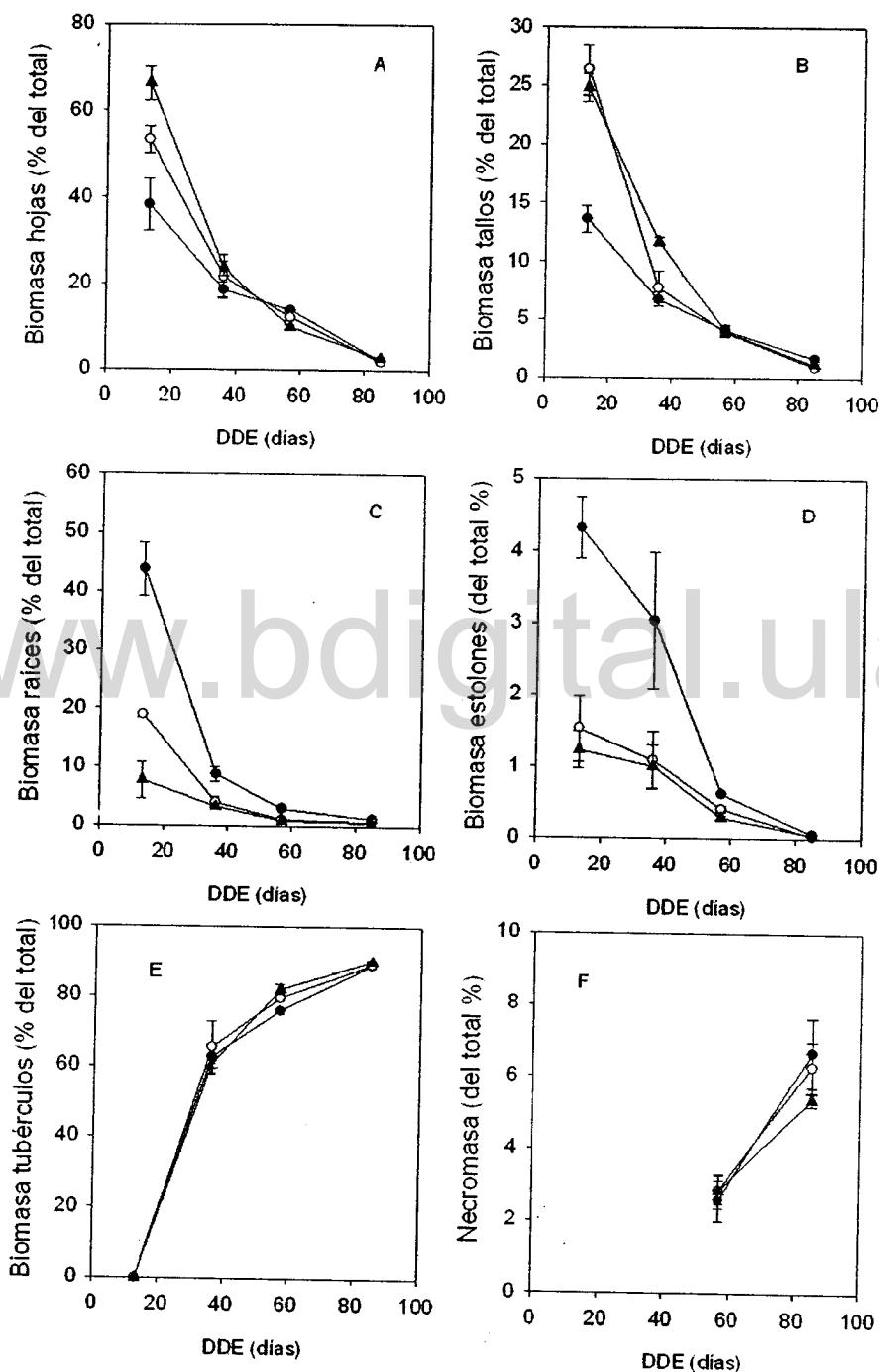


Figura 32. Porcentaje de la biomasa total en los distintos órganos durante el desarrollo del cultivo en los distintos tratamientos de fertilización nitrogenada, 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▲). A. Hojas B. Tallos C. Raíces D. Estolones E. Tubérculos F. Necromasa, en el transcurso de los días después de la emergencia (DDE). Se presentan valores medios ± desviación normal.

Tabla 11. Efecto de los tratamientos de fertilización sobre la distribución porcentual de la biomasa entre los distintos órganos, en las principales etapas fenológicas del cultivo. Se presentan los valores medios ± desviación normal. Letras diferentes en cada etapa indica que existen diferencias significativas entre los tratamientos por etapa de desarrollo, y etapas con valores sin letras indica que no hay diferencias significativas (Tukey HSD, $p < 0,05$; $n = 3$).

DDE	Trat.	Hojas	Tallos	Raíces	Estolones	Tubérculos	Necromasa
13	0-N	38,3 ± 6,02 c	13,6 ± 1,18 b	43,73 ± 4,5 a	4,33 ± 0,42 a	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
	133-N	53,2 ± 3,06 b	26,4 ± 2,17 a	18,9 ± 0,46 b	1,52 ± 0,46 b	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
	400-N	66,3 ± 3,82 a	24,8 ± 1,22 a	7,61 ± 3,12 c	1,23 ± 0,25 b	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
36	0-N	18,7 ± 1,86	6,8 ± 0,63	8,81 ± 1,29 a	3,03 ± 0,95	62,66 ± 3,43	0,0 ± 0,0
	133-N	21,8 ± 4,88	7,8 ± 1,35	3,95 ± 0,95 b	1,09 ± 0,40	65,38 ± 7,38	0,0 ± 0,0
	400-N	23,7 ± 1,62	11,7 ± 0,36	3,24 ± 0,08 b	1,0 ± 0,30	60,40 ± 2,25	0,0 ± 0,0
57	0-N	14,0 ± 0,57	4,1 ± 0,15	2,96 ± 0,07	0,63 ± 0,01	75,76 ± 0,82	2,58 ± 0,57
	133-N	12,2 ± 0,78	3,8 ± 0,23	1,06 ± 0,05	0,41 ± 0,05	79,63 ± 1,01	2,88 ± 0,41
	400-N	10,2 ± 0,30	4,1 ± 0,44	0,88 ± 0,05	0,29 ± 0,02	81,64 ± 1,22	2,92 ± 0,45
85	0-N	2,1 ± 0,72	1,6 ± 0,2	1,25 ± 0,18	0,07 ± 0,02	88,81 ± 0,57	6,67 ± 0,97
	133-N	1,8 ± 0,43	0,2 ± 0,18	0,70 ± 0,03	0,04 ± 0,02	89,16 ± 0,85	6,27 ± 0,70
	400-N	2,7 ± 0,30	1,1 ± 0,11	0,52 ± 0,04	0,05 ± 0,01	89,88 ± 0,36	5,38 ± 0,18

El porcentaje de biomasa de hojas, tallos, raíces y estolones con respecto a la biomasa total tienden a disminuir con el transcurso de los días después de la emergencia, mientras que el porcentaje de tubérculos tiende a aumentar (Fig. 32). En el porcentaje de biomasa en hojas y tallos (Fig. 32A y B) sólo se observaron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los tratamientos durante la primera etapa (alrededor de los 13 DDE) cuando la biomasa foliar representó 38 %, 53 % y 66 % del total para los tratamientos 0-N, 133-N y 400-N respectivamente. En la biomasa de tallos los tratamientos 133-N y 400-N no presentaron diferencias significativas entre si, pero si con respecto al tratamiento 0-N. A partir de los 36 DDE el porcentaje de biomasa asignada a estos órganos no presentan diferencias significativas entre tratamientos (Tabla 11).

En cuanto al porcentaje de raíces y estolones se observan las marcadas diferencias ($p < 0,05$) existentes entre el tratamiento sin fertilización (0-N), que presenta valores mayores durante las primera etapa de desarrollo del cultivo, y los demás tratamientos, presentando incluso porcentajes de biomasa de raíces mayores que de

biomasa foliar (Fig. 32C y D). Sin embargo, a partir de los 57 DDE ya no hay diferencias entre tratamientos ($p > 0,05$, Tabla 11). El porcentaje de la biomasa total en estolones osciló entre 4,32 % y 0,06 % entre la emergencia y la cosecha, para el tratamiento de déficit severo, quien presentó los mayores valores con respecto a los demás tratamientos durante todo el ciclo del cultivo, pero con diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos sólo a los 13 DDE (Fig. 32D).

El porcentaje de tubérculos con respecto a la biomasa total (Fig. 32E) no presentó diferencias significativas ($p > 0,05$) entre tratamientos durante el ciclo del cultivo. Por otro lado, la relación de necromasa con respecto a la biomasa total tampoco presentó diferencias significativas entre tratamientos ni a los 57 ni a los 85 DDE, con valores que oscilaron entre 2,5 y 6,5 respectivamente (Figura 32F, Tabla 11).

6.2.3. Crecimiento y migración de asimilados

La diferencia entre la tasa de crecimiento absoluto del cultivo (AGR) y la tasa de crecimiento absoluto de los tubérculos (TGR) nos da una idea de la migración de asimilados desde el resto de los órganos a los tubérculos. Cuando $AGR < TGR$ quiere decir que los tubérculos sólo pueden crecer a expensas de los otros órganos. Por lo tanto, la comparación entre AGR y TGR permitió calcular la cantidad de asimilados que migran hacia los tubérculos desde los vástagos, analizando las áreas bajo las curvas como se observa en la figura 33.

Las tasas de crecimiento absoluto (AGR) aumentaron hasta aproximadamente los 40 DDS a 48 DDS donde alcanzaron sus máximos valores y luego disminuyeron hasta la cosecha final (Fig. 33). Los valores de AGR alcanzaron valores máximos de 4, 12 y $21 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ para los tratamientos 0-N, 133-N y 400-N respectivamente. También se observó que el tratamiento 400-N tarda aproximadamente 8 días más que los otros en alcanzar su máxima AGR. Se observó un marcado efecto de los tratamientos sobre la tasa de crecimiento absoluto de las plantas y el tiempo para alcanzar el máximo crecimiento, presentando grandes diferencias entre el tratamiento con mayor aplicación de N con respecto a la menor aplicación manteniendo el siguiente orden: 400-N > 133-N > 0-N. Con respecto a la tasa de crecimiento de tubérculos (TGR) también se observan marcadas diferencias entre tratamientos. Las maximas tasas de TGR se alcanzan a los 45 DDS para los tratamientos 0-N y 133-N y aproximadamente 52 DDS

para el tratamiento 400-N, con valores de $3 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (0-N), $10 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (133-N) y $20 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (400-N).

La migración de asimilados de los demás órganos hacia los tubérculos (AGR – TGR) empieza cerca de los 50 DDS (Fig. 33), presentándose las mayores tasas en el siguiente orden 400-N > 133-N > 0-N. En el tratamiento de 400-N el valor máximo de migración de asimilados fue de $1,80 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ cerca de los 60 DDS, disminuyendo hasta la cosecha. Los máximos valores alcanzados en los tratamientos 133-N y 0-N fueron $0,64$ y $0,22 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ respectivamente. La cantidad de asimilados total que migran desde la parte aérea hacia los tubérculos durante un tiempo aproximado de 40 días fue diferente en los distintos tratamientos: $5,71 \text{ g m}^{-2}$ (0-N), $17,56 \text{ g m}^{-2}$ (133-N) y $38,86 \text{ g m}^{-2}$ (400-N), lo que representa aproximadamente el 4 %, 5% y 6% para los respectivos tratamientos en términos de porcentaje de la biomasa total de tubérculos (Fig. 33).

www.bdigital.ula.ve

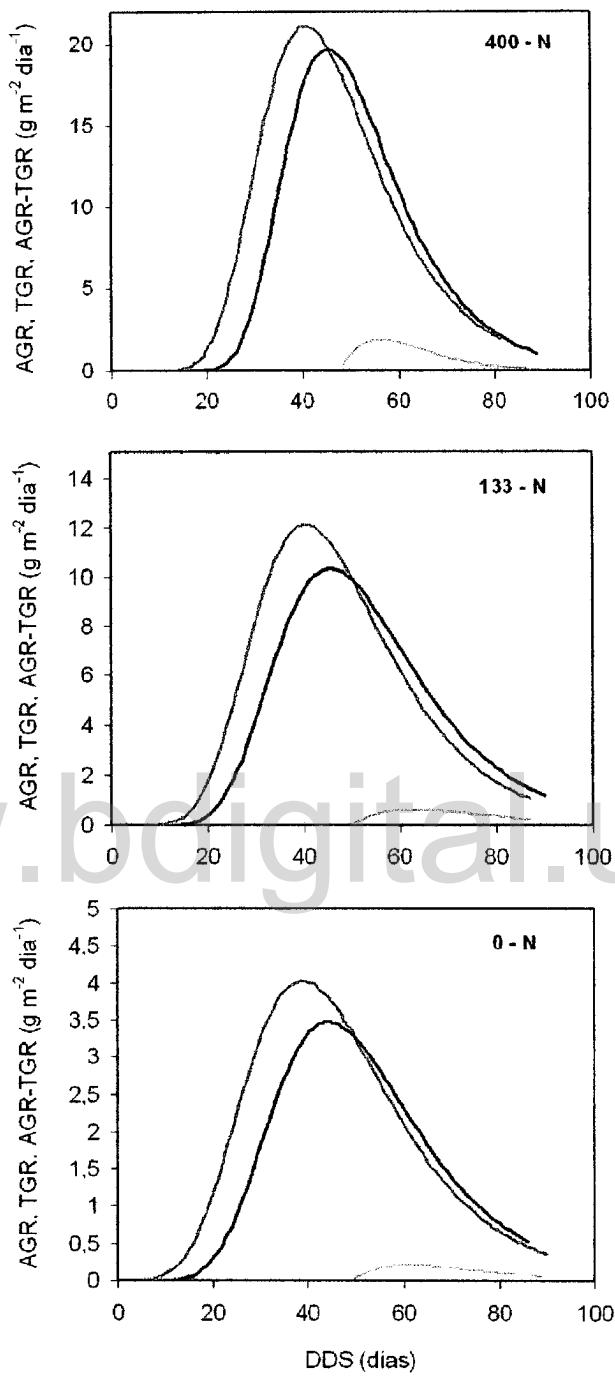


Figura 33. Tasa de crecimiento absoluto (AGR, línea azul), tasa de crecimiento de tubérculos (TGR, línea negra) y tasa de migración de asimilados hacia los tubérculos (TGR – AGR, línea roja) en el transcurso de los días después de la siembra (DDS) para los diferentes tratamientos.

6.2.4. Concentración de nitrógeno en el cultivo

La concentración de nitrógeno foliar (%) en los distintos tratamientos y etapas fenológicas del cultivo fue mucho mayor que en los demás órganos. En orden decreciente los órganos con mayor concentración de N son las hojas, tallos, raíces, estolones y tubérculos (Tabla 12). En general, la concentración de nitrógeno en los distintos órganos de todos los tratamientos tiende a disminuir significativamente en el transcurso del tiempo por efecto de dilución al incrementarse la biomasa (tabla 13). También se presentan diferencias muy claras entre tratamientos siguiendo el orden 400-N > 133-N > 0-N (Tabla 12). Las altas concentraciones de N en las hojas en los distintos tratamientos en comparación a los demás órganos, podría deberse a la gran demanda para procesos asociados con la fotosíntesis.

Los órganos que constituyen la biomasa subterránea (raíces, estolones y tubérculos) presentaron concentraciones de N más bajas que los órganos de la biomasa aérea (hojas y tallos, Tabla 12). Asimismo, la concentración de N en raíces y estolones en general presentan diferencias significativas entre tratamientos en todas las etapas de desarrollo del cultivo (Tabla 12).

Por otro lado, el %N de los estolones y tubérculos mantuvo una tendencia decreciente menos marcada que en los demás órganos analizados (Fig. 34), aunque presentando diferencias significativas ($p<0,05$) entre las etapas fenológicas (Tabla 13). Con respecto a la concentración de N en la necromasa se encontraron valores relativamente altos en comparación a las concentraciones de los órganos subterráneos. La tendencia decreciente de la concentración de N en la necromasa entre los 57 y 85 DDE, permite inferir que el N podría estar perdiéndose o que la nueva necromasa producida tenga menos %N debido a una mayor translocación a los tubérculos (Fig. 34).

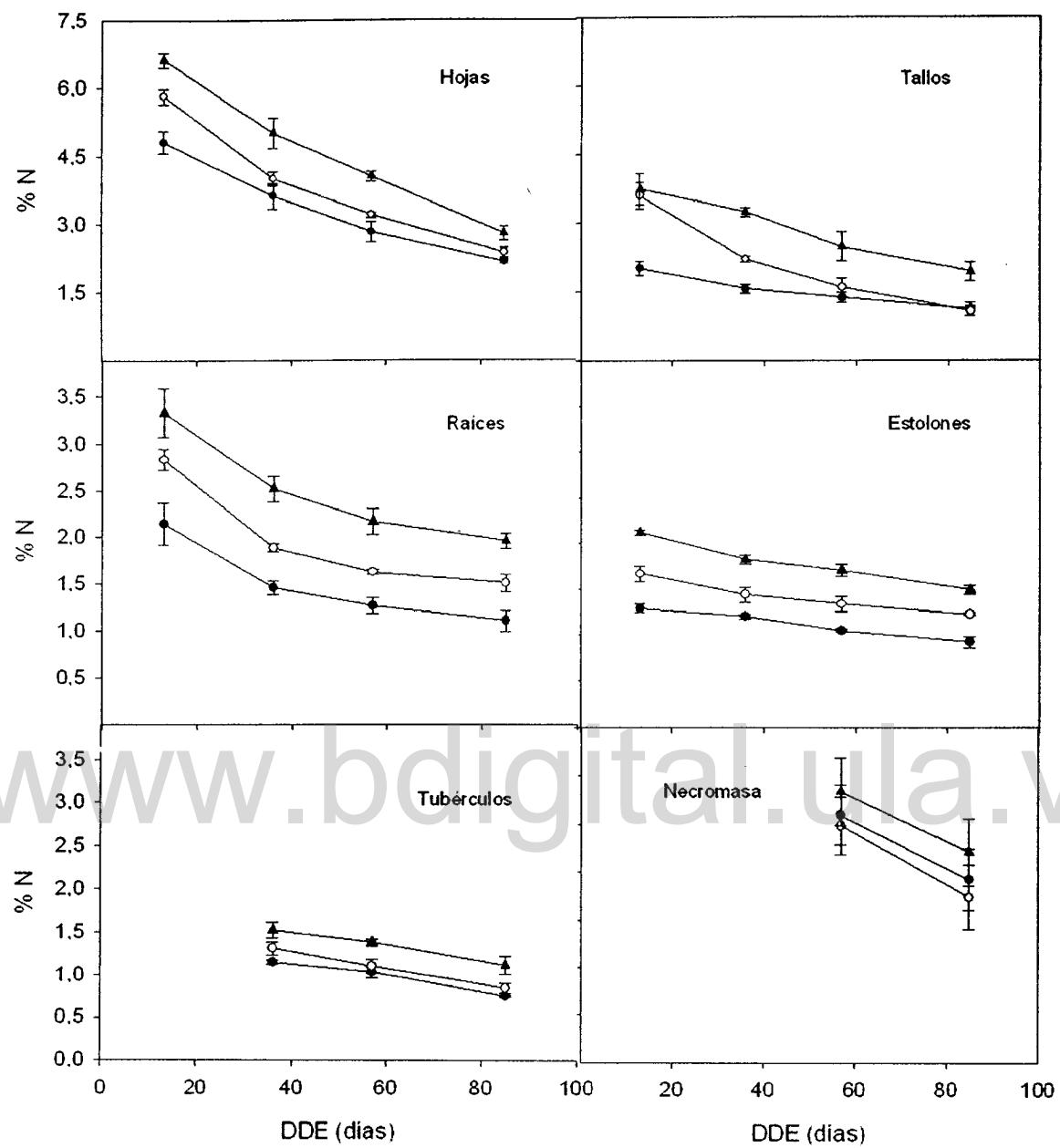


Figura 34. Dinámica de la concentración de nitrógeno (%) en hojas, tallos, raíces, estolones, tubérculos y necromasa, en los distintos tratamientos de fertilización nitrogenada, 0–N (●), 133-N (○) y 400-N (▲). Las barras representan el valor de la desviación normal.

Tabla 12. Efecto de los tratamientos de fertilización sobre la concentración de nitrógeno (% N) de los distintos órganos en las principales etapas fenológicas del cultivo. Se presentan los valores medios ± desviación normal. Letras diferentes en cada etapa indican que existen diferencias significativas entre los tratamientos por etapa de desarrollo (Prueba de Tukey p < 0,05; n = 3).

DDE	Trat.	Hojas	Tallos	Raíces	Estolones	Tubérculos	Necromasa
13	0-N	4,81 ± 0,25 c	1,99 ± 0,16 b	2,15 ± 0,22 c	1,29 ± 0,05 c	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00
	133-N	5,82 ± 0,16 b	3,60 ± 0,28 a	2,83 ± 0,11 b	1,67 ± 0,09 b	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00
	400-N	6,62 ± 0,16 a	3,73 ± 0,34 a	3,33 ± 0,25 a	2,12 ± 0,03 a	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00
36	0-N	3,62 ± 0,27 b	1,55 ± 0,01 c	1,45 ± 0,08 c	1,20 ± 0,03 c	1,14 ± 0,02 b	0,00 ± 0,00
	133-N	4,01 ± 0,16 b	2,20 ± 0,07 b	1,89 ± 0,04 b	1,44 ± 0,08 b	1,31 ± 0,13 ab	0,00 ± 0,00
	400-N	5,01 ± 0,34 a	3,23 ± 0,09 a	2,52 ± 0,33 a	1,83 ± 0,05 a	1,52 ± 0,09 a	0,00 ± 0,00
57	0-N	2,83 ± 0,23 b	1,35 ± 0,11 b	1,27 ± 0,08 c	1,05 ± 0,02 c	1,02 ± 0,06 b	2,59 ± 0,31
	133-N	3,20 ± 0,05 b	1,58 ± 0,30 b	1,62 ± 0,03 b	1,34 ± 0,08 b	1,10 ± 0,18 ab	2,48 ± 0,40
	400-N	4,05 ± 0,12 a	2,47 ± 0,52 a	2,16 ± 0,14 a	1,71 ± 0,06 a	1,38 ± 0,04 a	2,84 ± 0,56
85	0-N	2,51 ± 0,29 a	1,11 ± 0,14 b	1,10 ± 0,11 c	0,92 ± 0,06 c	0,75 ± 0,01 b	1,91 ± 0,32
	133-N	2,57 ± 0,31 a	1,06 ± 0,11 b	1,51 ± 0,09 b	1,22 ± 0,01 b	0,84 ± 0,06 b	1,73 ± 0,01
	400-N	2,82 ± 0,18 a	1,92 ± 0,20 a	1,96 ± 0,08 a	1,49 ± 0,05 a	1,11 ± 0,14 a	2,21 ± 0,46

Tabla 13. Concentración de nitrógeno (% N) de los distintos órganos entre las principales etapas fenológicas del cultivo. Se presentan los valores medios ± desviación normal. Letras diferentes en cada etapa fenológica indican que existen diferencias significativas entre las etapas (Prueba de Tukey p < 0,05; n = 3).

Trat.	DDE	Hojas	Tallos	Raíces	Estolones	Tubérculos	Necromasa
0-N	13	4,81 ± 0,25 a	1,99 ± 0,16 a	2,15 ± 0,22 a	1,29 ± 0,05 a	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00
	36	3,62 ± 0,27 b	1,55 ± 0,01 b	1,45 ± 0,08 b	1,20 ± 0,03 a	1,14 ± 0,02 a	0,00 ± 0,00
	57	2,83 ± 0,23 c	1,35 ± 0,11 bc	1,27 ± 0,08 b	1,05 ± 0,02 b	1,02 ± 0,06 b	2,59 ± 0,31
	85	2,51 ± 0,29 c	1,11 ± 0,14 c	1,10 ± 0,11 b	0,92 ± 0,06 c	0,75 ± 0,01 c	1,91 ± 0,32
133-N	13	5,82 ± 0,16 a	3,60 ± 0,28 a	2,83 ± 0,11 a	1,67 ± 0,09 a	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00
	36	4,01 ± 0,16 b	2,20 ± 0,07 b	1,89 ± 0,04 b	1,44 ± 0,08 b	1,31 ± 0,13 a	0,00 ± 0,00
	57	3,20 ± 0,05 c	1,58 ± 0,30 c	1,62 ± 0,03 c	1,34 ± 0,08 bc	1,10 ± 0,18 ab	2,48 ± 0,40 a
	85	2,57 ± 0,31 d	1,06 ± 0,11 c	1,51 ± 0,09 c	1,22 ± 0,01 c	0,84 ± 0,06 c	1,73 ± 0,01 b
400-N	13	6,62 ± 0,16 a	3,73 ± 0,34 a	3,33 ± 0,25 a	2,12 ± 0,03 a	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00
	36	5,01 ± 0,34 b	3,23 ± 0,09 ab	2,52 ± 0,33 b	1,83 ± 0,05 b	1,52 ± 0,09 a	0,00 ± 0,00
	57	4,05 ± 0,12 c	2,47 ± 0,52 b	2,16 ± 0,14 b	1,71 ± 0,06 b	1,38 ± 0,04 a	2,84 ± 0,56 a
	85	2,82 ± 0,18 d	1,92 ± 0,20 c	1,96 ± 0,08 b	1,49 ± 0,05 a	1,11 ± 0,14 b	2,21 ± 0,46 a

6.2.5. Distribución de nitrógeno entre los órganos

La cantidad de nitrógeno acumulado en la biomasa aérea (g m^{-2}) mantuvo un patrón similar en los distintos tratamientos aunque con marcadas diferencias ($p < 0,05$) en las distintas etapas fenológicas del cultivo (Tabla 14, Figura 35A). En los vástagos la cantidad de N empezó a aumentar desde las primeras etapas de desarrollo (emergencia) alcanzando los máximos valores alrededor de los 50 DDE, y posteriormente al inicio de la senescencia las cantidades de N empiezan a disminuir rápidamente hasta la cosecha final (Fig. 35A y tablas 14 y 15).

Es importante destacar que la cantidad de nitrógeno en hojas y tallos por etapa fenológicas presentó en general marcadas y significativas diferencias ($p < 0,05$) entre tratamientos, excepto en las hojas durante la cosecha entre los tratamientos 0-N y 133-N, y en los tallos durante los 57 y 85 DDE en los mismos tratamientos (Tabla 14). Con respecto a la dinámica temporal de la cantidad de N en las hojas y tallos en todos los tratamientos, también se observan diferencias significativas entre períodos.

En condiciones de déficit severo a los 13 DDE se destinó más cantidad de N hacia las raíces en comparación con los demás tratamientos, manifestándose una respuesta inmediata a dicho déficit con un incremento en la asignación de nitrógeno que puede repercutir sobre el crecimiento radicular como se refleja en la figura 35B, pudiéndose considerar una posible respuesta de aclimatación del cultivo. Esta misma tendencia se observó en los estolones, considerando además que los valores del nitrógeno acumulado en este órgano en el tratamiento 0-N siempre se mantuvieron por encima de los demás a lo largo del desarrollo del cultivo (Tabla 14). En este sentido en los estolones (Fig. 35C) hubo diferencias significativas ($p > 0,05$) entre los tratamientos 0-N con respecto al de 133-N y 400-N cerca de los 13 DDE, así como durante los 57 y 85 DDE entre todos los tratamientos.

Analizando la acumulación de nitrógeno por etapas de desarrollo, se observaron diferencias significativas ($p < 0,05$) en los distintos tratamientos de fertilización nitrogenada cerca de los 36, 57 y 85 DDE. Sin embargo, durante los 36 DDE el tratamiento 133-N y 400-N no presentaron marcadas diferencias entre sí (Tabla 14). Los tubérculos presentaron una acumulación contrastante de nitrógeno en la cosecha final con valores de $1,02 \text{ g m}^{-2}$ (0-N), $3,19 \text{ g m}^{-2}$ (133-N) y $6,52 \text{ g m}^{-2}$ (400-N); además se observa como aproximadamente partir de los 60 DDE hay una ligera disminución del

contenido de nitrógeno en este órgano de todos los tratamientos que se mantiene hasta la cosecha final (Fig. 35D).

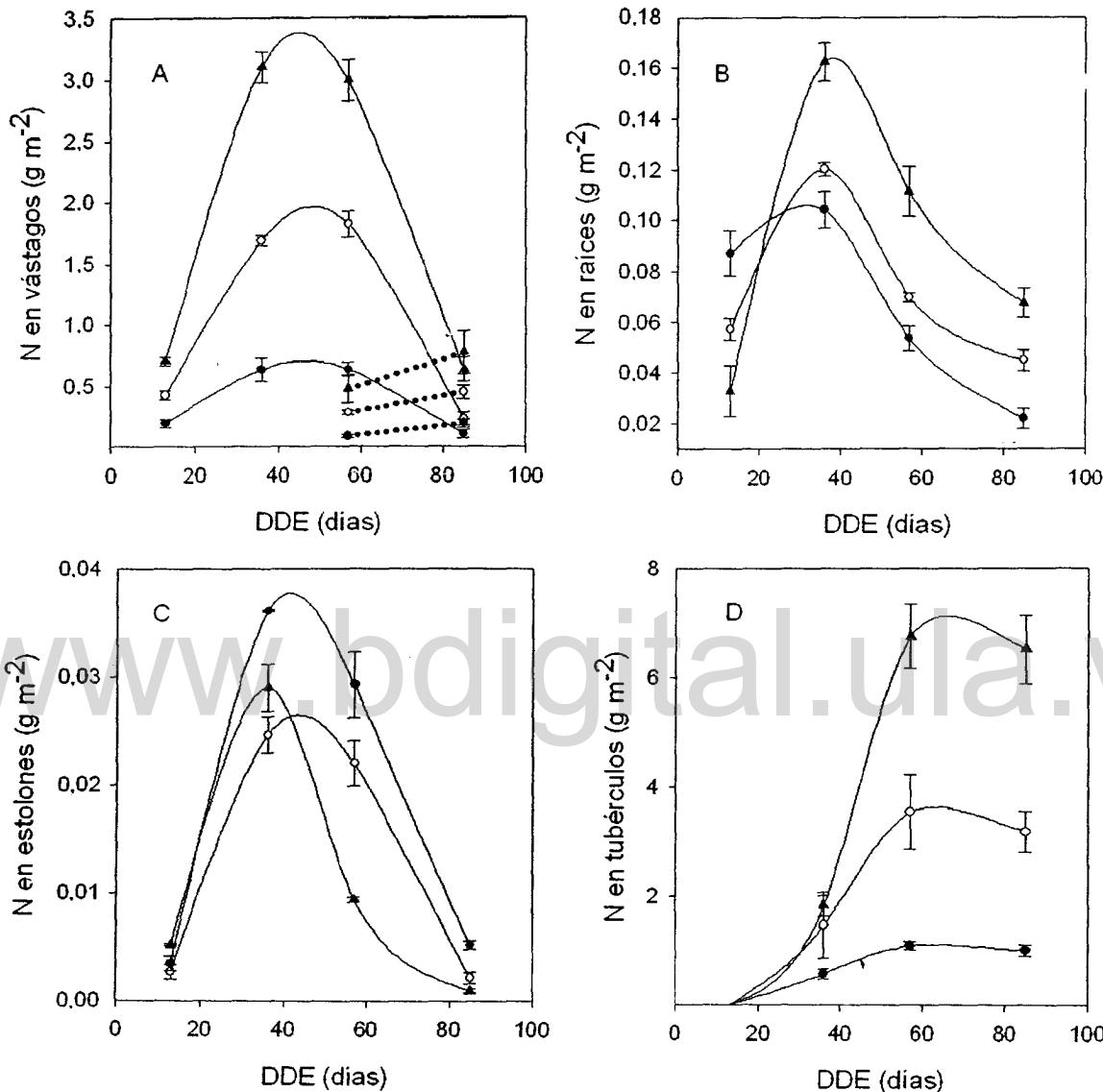


Figura 35. Acumulación de N en la biomasa de A. Vástagos B. Raíces C. Estolones D. Tubérculos, en los diferentes tratamientos de fertilización nitrogenada, 0-N (◆), 133-N (■) y 400-N (▲) en función de los días después e la siembra (DDE). Las curvas corresponden a los ajustes con las funciones de Gompertz (D) y polinómicas (A,B,C) y las líneas punteadas representan la necromasa. Se presentan los valores medios \pm DE, $n = 3$.

Tabla 14. Efecto de los tratamientos de fertilización sobre la cantidad de nitrógeno (g m^{-2}) de los distintos órganos en las principales etapas fenológicas del cultivo. Se presentan los valores medios \pm desviación normal. Letras diferentes en cada etapa indica que existen diferencias significativas entre los tratamientos por etapa de desarrollo (Prueba de Tukey $p < 0,05$, $n = 3$).

DDE	Trat	Hojas	Tallos	Raíces	Estolones	Tubérculos	Necromasa
13	0-N	0,17 \pm 0,04 c	0,025 \pm 0,01 c	0,087 \pm 0,01 a	0,0052 \pm 0,001 a	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00
	133-N	0,33 \pm 0,05 b	0,10 \pm 0,08 b	0,057 \pm 0,01 b	0,0026 \pm 0,007 b	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00
	400-N	0,58 \pm 0,03 a	0,12 \pm 0,01 a	0,03 \pm 0,01 c	0,0034 \pm 0,007 b	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00
36	0-N	0,55 \pm 0,08 c	0,087 \pm 0,02 c	0,10 \pm 0,01 b	0,029 \pm 0,005 a	0,59 \pm 0,09 c	0,00 \pm 0,00
	133-N	1,04 \pm 0,05 b	0,28 \pm 0,03 b	0,12 \pm 0,01 b	0,024 \pm 0,002 a	1,47 \pm 0,61 ab	0,00 \pm 0,00
	400-N	2,35 \pm 0,10 a	0,75 \pm 0,05 a	0,16 \pm 0,03 a	0,036 \pm 0,009 a	1,83 \pm 0,19 a	0,00 \pm 0,00
57	0-N	0,56 \pm 0,06 c	0,079 \pm 0,01 c	0,05 \pm 0,01 c	0,009 \pm 0,002 c	1,10 \pm 0,08 c	0,09 \pm 0,02 c
	133-N	1,57 \pm 0,07 b	0,25 \pm 0,07 b	0,07 \pm 0,02 b	0,022 \pm 0,002 b	3,55 \pm 0,68 b	0,28 \pm 0,02 b
	400-N	2,41 \pm 0,06 a	0,58 \pm 0,12 a	0,11 \pm 0,01 a	0,03 \pm 0,003 a	6,76 \pm 0,59 a	0,48 \pm 0,12 a
85	0-N	0,08 \pm 0,03 b	0,028 \pm 0,01 b	0,02 \pm 0,01 c	0,001 \pm 0,002 c	1,01 \pm 0,11 c	0,20 \pm 0,03 c
	133-N	0,20 \pm 0,04 b	0,039 \pm 0,01 b	0,05 \pm 0,01 b	0,002 \pm 0,005 b	3,19 \pm 0,37 b	0,46 \pm 0,06 bc
	400-N	0,50 \pm 0,11 a	0,14 \pm 0,02 a	0,07 \pm 0,01 a	0,005 \pm 0,004 a	6,52 \pm 0,63 a	0,78 \pm 0,17 a

Tabla 15. Efecto de los tratamientos de fertilización sobre la cantidad de nitrógeno (g m^{-2}) de los distintos órganos en las principales etapas fenológicas del cultivo. Se presentan los valores medios \pm desviación normal. Letras diferentes en cada tratamiento indica que existen diferencias significativas entre los tratamientos entre etapas de desarrollo (Prueba de Tukey $p < 0,05$, $n = 3$).

Trat	DDE	Hojas	Tallos	Raíces	Estolones	Tubérculos	Necromasa
0-N	13	0,17 \pm 0,04 b	0,025 \pm 0,01 b	0,087 \pm 0,01 b	0,0052 \pm 0,001 b	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00
	36	0,55 \pm 0,08 a	0,087 \pm 0,02 a	0,10 \pm 0,01 a	0,029 \pm 0,005 a	0,59 \pm 0,09 b	0,00 \pm 0,00
	57	0,56 \pm 0,06 a	0,079 \pm 0,01 a	0,05 \pm 0,01 c	0,009 \pm 0,002 b	1,10 \pm 0,08 a	0,09 \pm 0,02 b
	85	0,08 \pm 0,03 b	0,028 \pm 0,01 b	0,02 \pm 0,01 d	0,001 \pm 0,002 b	1,01 \pm 0,11 a	0,20 \pm 0,03 a
133-N	13	0,33 \pm 0,05 c	0,10 \pm 0,08 b	0,057 \pm 0,01 c	0,0026 \pm 0,007 b	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00
	36	1,04 \pm 0,05 b	0,28 \pm 0,03 a	0,12 \pm 0,01 a	0,024 \pm 0,002 a	1,47 \pm 0,61 b	0,00 \pm 0,00
	57	1,57 \pm 0,07 a	0,25 \pm 0,07 a	0,07 \pm 0,02 b	0,022 \pm 0,002 a	3,55 \pm 0,68 a	0,28 \pm 0,02 b
	85	0,20 \pm 0,04 c	0,039 \pm 0,01 b	0,05 \pm 0,01 d	0,002 \pm 0,005 b	3,19 \pm 0,37 a	0,46 \pm 0,06 a
400-N	13	0,58 \pm 0,03 b	0,12 \pm 0,01 b	0,03 \pm 0,01 c	0,0034 \pm 0,007 b	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00
	36	2,35 \pm 0,10 a	0,75 \pm 0,05 a	0,16 \pm 0,03 a	0,036 \pm 0,009 a	1,83 \pm 0,19 b	0,00 \pm 0,00
	57	2,41 \pm 0,06 a	0,58 \pm 0,12 a	0,11 \pm 0,01 b	0,03 \pm 0,003 a	6,76 \pm 0,59 a	0,48 \pm 0,12 b
	85	0,50 \pm 0,11 b	0,14 \pm 0,02 b	0,07 \pm 0,01 c	0,005 \pm 0,004 b	6,52 \pm 0,63 a	0,78 \pm 0,17 a

En los muestreos posteriores el porcentaje de nitrógeno asignado a las hojas no presentó marcadas diferencias entre los tratamientos ($p>0,05$). En las primeras etapas del cultivo, alrededor de los 13 DDE se observaron diferencias entre los tratamientos, cuando el tratamiento 400-N presentó 80% del N en las hojas, comparado con 65 % y 58 % en los tratamientos 133-N y 0-N respectivamente (Fig. 36A, Tabla 16). La proporción de N asignado a los tallos fue significativamente menor que la asignada a las hojas y presentó diferencias entre los tratamientos en los dos primeros muestreos, siguiendo el orden 400-N > 133-N > 0-N (Tabla 16).

El porcentaje de N en raíces y estolones con respecto a la cantidad total de N en toda la planta fue mayor ($p < 0,05$) para el tratamiento de déficit severo durante todo el ciclo del cultivo (Fig. 36C y 36D). Con respecto a la proporción de N en tubérculos se observa una acumulación en el transcurso de los días después de la emergencia sin presentar marcadas diferencias entre los tratamientos, salvo en la cosecha (Fig. 36E, Tabla 16). Finalmente la proporción de N en la necromasa tiende a aumentar rápidamente para todos los tratamientos representando en la cosecha entre 9 % y 14 % del N total (Fig. 36 F, Tabla 16).

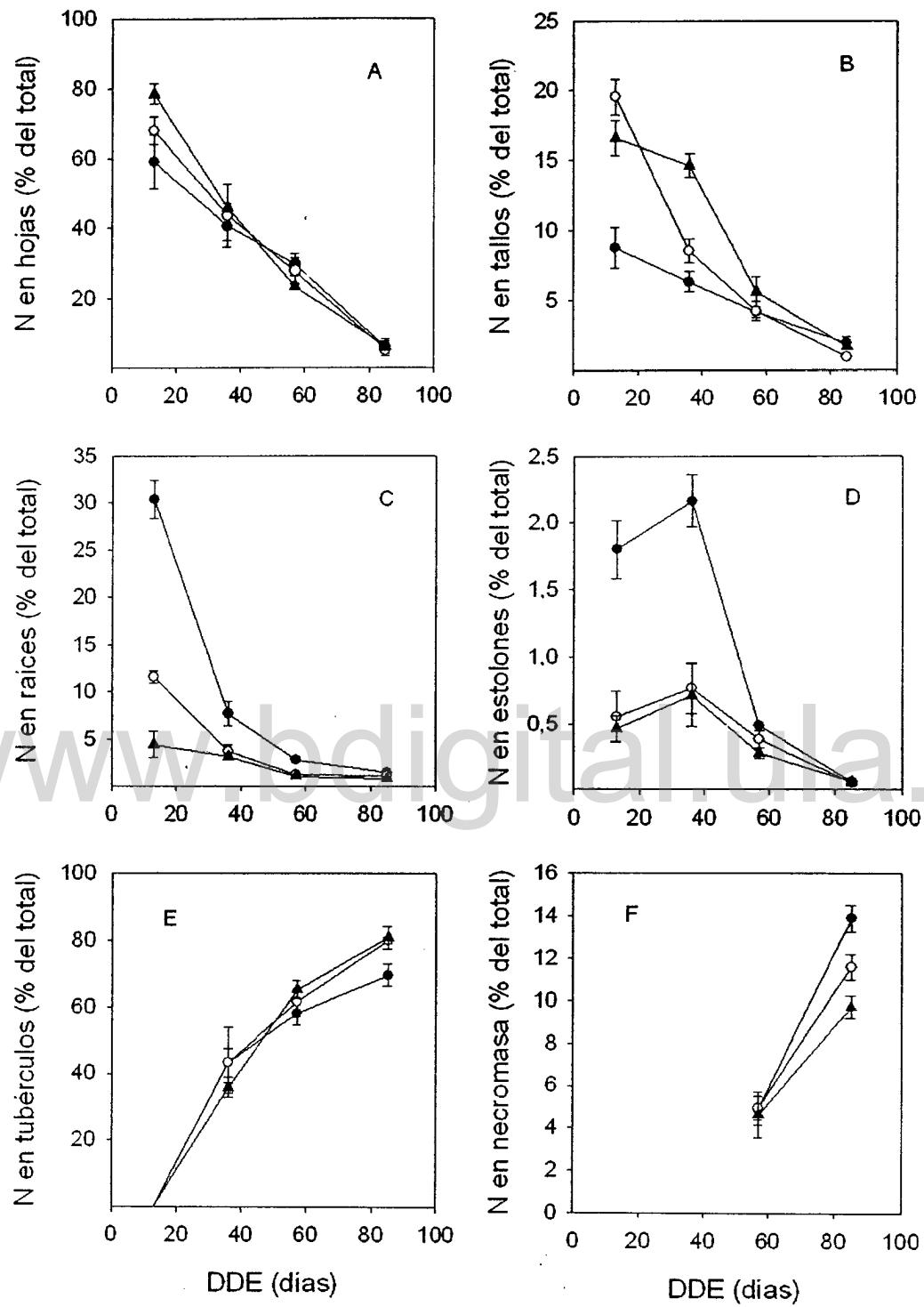


Figura 36. Porcentaje de N total del cultivo asignado a los distintos órganos A. Hojas B. Tallos C. Raíces D. Estolones E. Tubérculos F. Necromasa; en el transcurso de los días después de la emergencia (DDE) en los distintos tratamientos de fertilización nitrogenada, 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▲). Se presentan valores medios ± desviación normal. n = 3.

Tabla 16. Efecto de los tratamientos de fertilización sobre la distribución porcentual del nitrógeno entre los distintos órganos en las principales etapas fenológicas del cultivo. Se presentan los valores medios \pm desviación normal. Letras diferentes en cada etapa indica que existen diferencias significativas entre los tratamientos por etapa de desarrollo, y valores sin letras indica que no hay diferencias significativas (Prueba de Tukey $p < 0,05$).

DDE	Trat	Hojas	Tallos	Raíces	Estopnes	Tubérculos	Necromasa
13	0-N	59,06 \pm 7,5b	8,77 \pm 1,45 b	30,36 \pm 6,01 a	1,80 \pm 0,22 a	0,00 \pm 0,0	0,00 \pm 0,00
	133-N	67,86 \pm 4,0 ab	19,53 \pm 3,26 a	11,74 \pm 0,69 b	0,56 \pm 0,19 b	0,00 \pm 0,0	0,00 \pm 0,00
	400-N	78,51 \pm 2,8 a	16,58 \pm 1,27 a	4,44 \pm 1,43 b	0,47 \pm 0,10 b	0,00 \pm 0,0	0,00 \pm 0,00
36	0-N	40,59 \pm 4,1	6,32 \pm 0,72 c	7,71 \pm 1,27 a	2,17 \pm 0,60 a	43,2 \pm 4,3	0,00 \pm 0,00
	133-N	43,63 \pm 9,0	8,53 \pm 0,82 b	3,71 \pm 0,68 b	0,77 \pm 0,19 b	43,4 \pm 10,6	0,00 \pm 0,00
	400-N	45,83 \pm 1,2	14,64 \pm 0,81 a	3,16 \pm 0,36 b	0,71 \pm 0,24 b	35,7 \pm 1,6	0,00 \pm 0,00
57	0-N	29,54 \pm 3,1	4,13 \pm 0,39	2,79 \pm 0,18 a	0,49 \pm 0,01 a	58,1 \pm 3,5	4,93 \pm 0,79
	133-N	27,66 \pm 3,8	4,24 \pm 0,65	1,22 \pm 0,15 b	0,39 \pm 0,06 ab	61,5 \pm 3,9	4,98 \pm 0,55
	400-N	23,25 \pm 1,0	5,61 \pm 1,09	1,08 \pm 0,16 b	0,28 \pm 0,04 b	65,1 \pm 2,6	4,65 \pm 1,09
85	0-N	5,92 \pm 2,5	1,91 \pm 0,47 a	1,51 \pm 0,29 a	0,07 \pm 0,017	69,5 \pm 3,4 b	13,8 \pm 2,63
	133-N	5,07 \pm 1,0	0,96 \pm 0,21 b	1,12 \pm 0,04 ab	0,057 \pm 0,020	79,9 \pm 1,1 a	11,57 \pm 1,60
	400-N	6,22 \pm 1,4	1,74 \pm 0,26 ab	0,84 \pm 0,12 b	0,06 \pm 0,01	80,8 \pm 3,4 a	9,71 \pm 2,53

6.2.6. Acumulación y migración de nitrógeno

Para los distintos tratamientos las tasas diarias de acumulación de N en la biomasa total del cultivo (NAR) aumentaron hasta aproximadamente los 28 DDS cuando alcanzaron sus máximos valores de aproximadamente $0,43 \text{ g N m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (400-N), $0,23 \text{ g N m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (133-N) y $0,058 \text{ g N m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (0-N) presentando marcadas diferencias por tratamientos. Posteriormente los valores disminuyeron rápidamente hasta aproximadamente a los 50 DDS para los tratamientos 133-N y 400-N y los 60 DDS para el tratamiento 0-N, a partir de donde empiezan a presentarse valores negativos de acumulación de N hasta la cosecha final (Fig. 37). Esta respuesta debe estar asociada a posibles pérdidas de nitrógeno del cultivo, tal vez por el proceso de pluviolavado.

Las tasas diarias de acumulación de N en los tubérculos (TNAR) tendieron a aumentar desde la emergencia hasta alcanzar los máximos valores alrededor de los 50 DDS disminuyendo posteriormente con el inicio de la senescencia hasta la cosecha final. Los valores máximos de TNAR fueron de $0,35$; $0,15$ y $0,042 \text{ g N m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ para los tratamientos 400-N, 133-N y 0-N respectivamente: Asimismo la TNAR

aproximadamente a los 70 DDS tiende a disminuir con valores negativos en todos los tratamientos (Fig. 37).

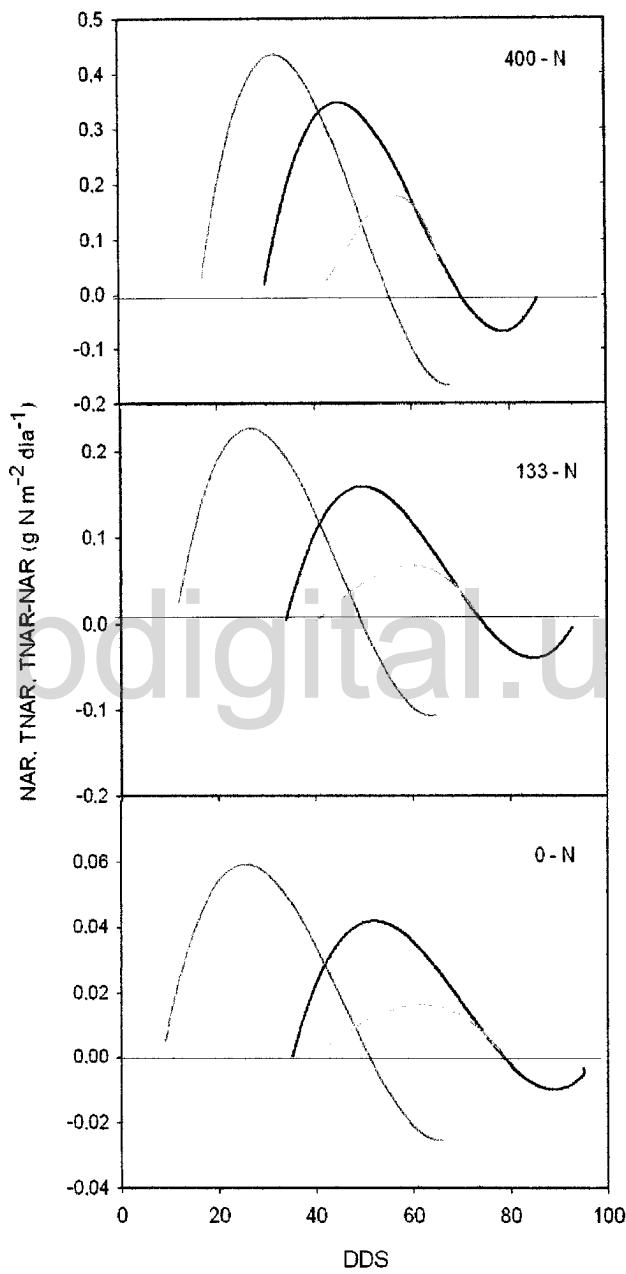


Figura 37. Efecto de los tratamientos sobre las tasas diarias de acumulación de nitrógeno en la biomasa total (NAR, línea azul), en los tubérculos (TNAR, línea negra) y sobre las tasas diarias de migración de nitrógeno hacia los tubérculos (TNAR-NAR, línea roja) en el transcurso de los días después de la siembra (DDS), para cada uno de los tratamientos: 0-N, 133-N, 400-N. El área bajo la curva roja corresponde a la cantidad de N que migra hacia los tubérculos.

Las migración de nitrógeno desde el resto de la planta hacia los tubérculos comienza a partir de los 41 DDS hasta alcanzar los máximos valores alrededor de los 60 DDS para los tratamientos 400-N y 133-N, por el contrario el tratamiento 0-N alcanzó sus máximos valores alrededor de los 65 DDS; disminuyendo lentamente hasta la cosecha final. Los valores máximos alcanzados fueron de 0,17; 0,065 y 0,015 g N m⁻² día⁻¹ para los tratamientos 400-N, 133-N y 0-N respectivamente. Las cantidades de nitrógeno que migraron hacia los tubérculos durante este lapso de tiempo, fueron calculadas por la integración del área bajo la curva, presentando diferencias entre los tratamientos: 3,03 g N m⁻² (400-N), 1,48 g N m⁻² (133-N) y 0,38 g N m⁻² (0-N). Esto representa el 38 % (400-N), 37 % (133-N), y el 26 % (0-N) del N acumulado en los tubérculos (Fig. 37).

www.bdigital.ula.ve