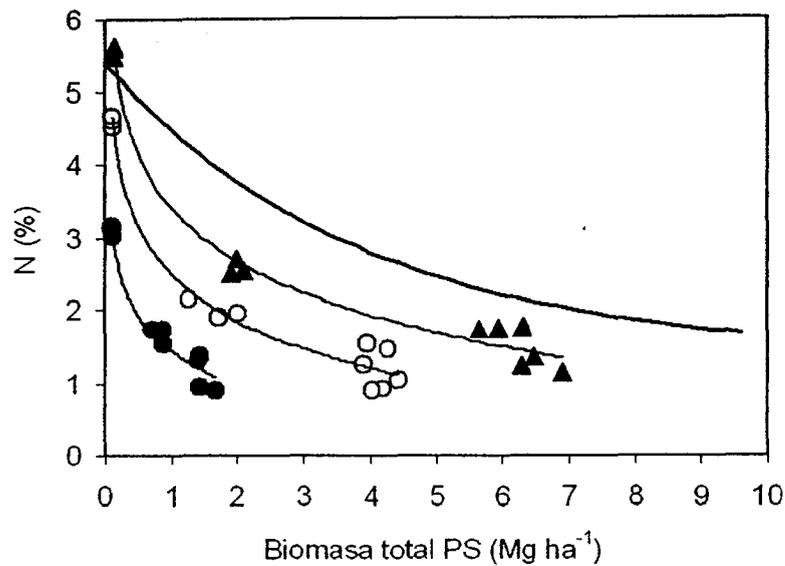


### 6.3. Índice de nutrición de nitrógeno y su relación con parámetros del crecimiento del cultivo de papa

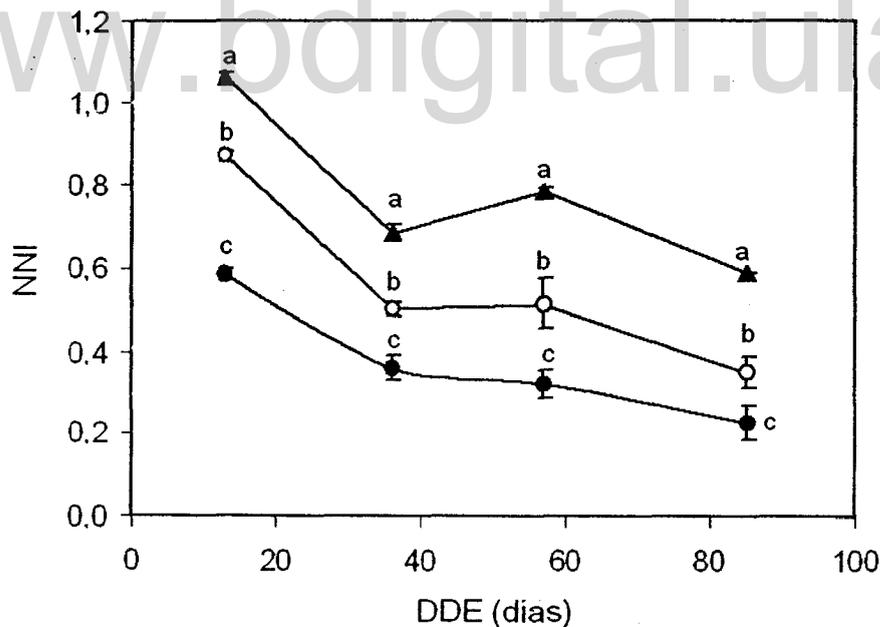
#### 6.3.1. Dilución de nitrógeno e índice de nutrición de nitrógeno

Si se analizan las curvas de dilución de nitrógeno (Figura 38) se puede observar como en las distintas réplicas de todos los tratamientos, la concentración de nitrógeno se encuentra por debajo de la curva crítica de dilución propuesta por Greenwood *et al.* (1985), excepto durante la emergencia en el tratamiento 400-N donde los valores están ligeramente por encima de la curva (Fig. 38). Estas curvas de dilución permiten analizar la disponibilidad de nitrógeno para el desarrollo del cultivo tomando como referencia la curva crítica de dilución de nitrógeno, que indica el requerimiento óptimo del cultivo a lo largo de su desarrollo.

El índice de nutrición de nitrógeno (NNI), calculado como el cociente entre las curvas medidas y la curva crítica de dilución, presentó diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre los tratamientos en todas las etapas (Tabla 17). El NNI presentó valores mayores de 1,0 sólo en el tratamiento de 400-N a los 13 DDE; por el contrario los tratamientos 133-N y 0-N en este mismo tiempo presentaron valores de 0,9 y 0,6 respectivamente; es decir un 10 % y 40 % por debajo del óptimo de disponibilidad de nitrógeno para el cultivo respectivamente (Fig. 39). También se observó una tendencia general a disminuir el NNI en el transcurso del desarrollo del cultivo para todos los tratamientos, con claras diferencias entre etapas de desarrollo (Tabla 16), con excepción de la etapa entre el segundo y tercer muestreo en que el NNI se mantuvo más estable, lo cual puede estar asociado a la aplicación de nitrógeno complementario durante el aporque. Después de los 57 DDE los valores de NNI decrecen nuevamente hasta la cosecha final donde se determinaron valores de 0,22 (0-N), 0,35 (133-N) y 0,59 (400-N), manteniéndose claras diferencias ( $p < 0,05$ ) entre los tratamientos (Figura 39).



**Figura 38.** Curvas de dilución de N en los distintos tratamientos 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▲). Los símbolos representan los valores experimentales en cada réplica (n = 3). La exponencial negativa representa los valores de la concentración de nitrógeno crítico (Nc) calculados con la ecuación (16) propuesta por Greenwood *et al* (1985) =  $[Nc] = 1,35 * (1 - 3 * e^{-0,26 * BS})$ .



**Figura 39.** Índice de nutrición de nitrógeno en los distintos tratamientos 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▲) en el transcurso de los días después de la emergencia (DDE). Los símbolos representan los valores promedios obtenidos de cada réplica de cada tratamiento (n = 3), y las barras indican la desviación normal. Letras diferentes indican que existen diferencias significativas entre tratamientos por etapa de desarrollo (Prueba de Tukey HSD  $p < 0,05$ )

### 6.3.2. Índice de área foliar

El índice de área foliar total y de la parte baja del dosel (correspondiente a la altura del dosel / 2) presentó un patrón muy similar en todos los tratamientos de fertilización tal como se muestra en la figura 40; pero con diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre los tratamientos en cuanto a los valores, excepto al los 13 días después de la emergencia (Tabla 17). Los valores máximos de LAI se alcanzaron en los distintos tratamientos cerca de los 55 días después de la siembra con valores para el tratamiento 400-N de 2,40; para el tratamiento 133-N de 1,57, y finalmente 0,47 para el tratamiento 0-N. Se puede observar como los valores de LAI medidos en el laboratorio mantienen la misma tendencia y son similares a los obtenidos en el campo validando la metodología de muestreos no destructivos con el analizador de dosel que se utilizó en campo (Fig. 40). Por otro lado, el LAI entre periodos de muestreo presentó marcadas diferencias, excepto en el tratamiento 0-N entre los 36 y 57 DDE (Tabla 18).

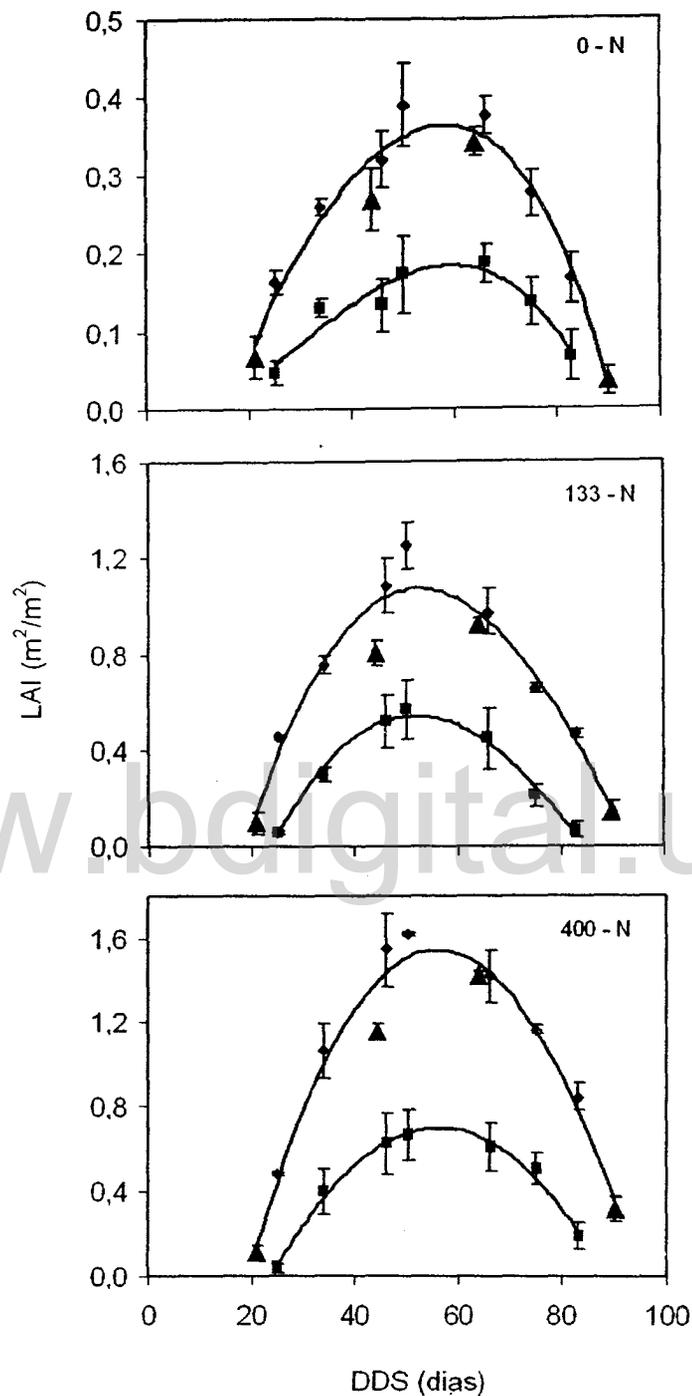
www.bdigital.ula.ve

**Tabla 17.** Efecto de los tratamientos sobre en índice de nutrición de nitrógeno (NNI), el índice de área foliar medido en el laboratorio (LAI), la eficiencia en el uso de la luz (RUE), la radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada (IPAR), y los valores de nitrógeno foliar por unidad de superficie de terreno y hoja ( $\text{g N m}^{-2}$ ), en las principales etapas fenológicas del cultivo. Letras diferentes indican que existen diferencias significativas entre los tratamientos por etapa de desarrollo, y sin letras no hay diferencias (Prueba de Tukey HSD  $p < 0,05$ ,  $n = 3$ ).

DDE	Trat.	NNI	LAI ( $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$ )	RUE ( $\text{g MJ}^{-1}$ )	IPAR ( $\text{MJ m}^{-2}$ )	$\text{g N m}^{-2}$ terreno	$\text{g N m}^{-2}$ hoja
13	0 - N	0,59 ± 0,014 c	0,07 ± 0,03	5,94 ± 0,66 a	0,70 ± 0,15	0,17 ± 0,03 b	4,04 ± 0,24 c
	133 - N	0,87 ± 0,011 b	0,10 ± 0,05	3,75 ± 0,34 b	1,32 ± 0,20	0,33 ± 0,04 b	4,71 ± 0,22 b
	400 - N	1,06 ± 0,014 a	0,11 ± 0,08	4,43 ± 0,12 b	1,44 ± 0,23	0,58 ± 0,03 a	5,27 ± 0,18 a
36	0 - N	0,36 ± 0,021 c	0,27 ± 0,04 c	2,31 ± 0,02	35,07 ± 2,25 c	0,55 ± 0,08 c	2,22 ± 0,33
	133 - N	0,50 ± 0,018 b	0,80 ± 0,05 b	2,07 ± 0,2	86,62 ± 5,42 b	1,41 ± 0,05 b	2,31 ± 0,05
	400 - N	0,69 ± 0,030 a	1,15 ± 0,04 a	2,10 ± 0,15	103,2 ± 6,5 a	2,35 ± 0,104 a	2,79 ± 0,16
57	0 - N	0,32 ± 0,010 c	0,34 ± 0,02 c	1,58 ± 0,03 c	85,1 ± 2,5 c	0,56 ± 0,062 c	1,67 ± 0,14
	133 - N	0,52 ± 0,061 b	0,92 ± 0,02 b	1,97 ± 0,02 b	200,2 ± 5,44 b	1,57 ± 0,065 b	1,69 ± 0,13
	400 - N	0,79 ± 0,033 a	1,42 ± 0,03 a	2,42 ± 0,02 a	242,7 ± 6,93 a	2,41 ± 0,056 a	1,74 ± 0,07
85	0 - N	0,23 ± 0,012 c	0,04 ± 0,02 c	1,27 ± 0,01 c	125,2 ± 0,22 c	0,08 ± 0,03 b	1,47 ± 0,02
	133 - N	0,35 ± 0,038 b	0,14 ± 0,04 b	1,45 ± 0,01 b	290,5 ± 1,27 b	0,20 ± 0,04 b	1,49 ± 0,06
	400 - N	0,59 ± 0,042 a	0,32 ± 0,06 a	1,76 ± 0,02 a	371,5 ± 2,64 a	0,50 ± 0,111 a	1,59 ± 0,08

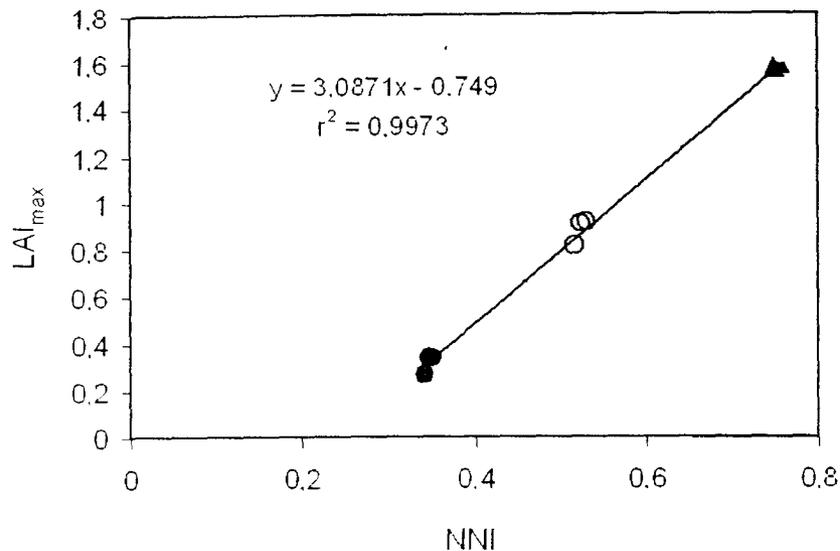
**Tabla 18.** Variaciones a lo largo del desarrollo del cultivo del índice de nutrición de nitrógeno (NNI), índice de área foliar medido en el laboratorio (LAI), eficiencia en el uso de la luz (RUE), radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada (IPAR), y los valores de nitrógeno foliar por unidad de superficie de terreno y hoja ( $\text{g N m}^{-2}$ ). Letras diferentes en cada etapa indican que existen diferencias significativas entre los tratamientos, entre etapas de desarrollo (Tukey HSD  $p < 0,05$ ,  $n = 3$ ).

Trat	DDE	NNI	LAI ( $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$ )	RUE ( $\text{g MJ}^{-1}$ )	IPAR ( $\text{MJ m}^{-2}$ )	$\text{g N m}^{-2}$ terreno	$\text{g N m}^{-2}$ hoja
0-N	13	0,59 ± 0,014 a	0,07 ± 0,03 b	5,94 ± 0,66 a	0,70 ± 0,15 d	0,17 ± 0,03 b	4,04 ± 0,24 a
	36	0,36 ± 0,021 b	0,27 ± 0,04 a	2,31 ± 0,02 b	35,07 ± 2,25 c	0,55 ± 0,08 a	2,22 ± 0,33 b
	57	0,32 ± 0,010 c	0,34 ± 0,02 a	1,58 ± 0,03 c	85,1 ± 2,5 b	0,56 ± 0,062 a	1,67 ± 0,14 b
	85	0,23 ± 0,012 d	0,04 ± 0,02 c	1,27 ± 0,01 d	125,2 ± 0,22 a	0,08 ± 0,03 b	1,47 ± 0,02 b
133-N	13	0,87 ± 0,011 a	0,10 ± 0,05 c	3,75 ± 0,34 a	1,32 ± 0,20 d	0,33 ± 0,04 c	4,71 ± 0,22 a
	36	0,50 ± 0,018 b	0,80 ± 0,05 b	2,07 ± 0,2 c	86,62 ± 5,42 c	1,41 ± 0,05 b	2,31 ± 0,05 b
	57	0,52 ± 0,061 b	0,92 ± 0,02 a	2,10 ± 0,01 b	200,2 ± 5,44 b	1,57 ± 0,065 a	1,69 ± 0,13 b
	85	0,35 ± 0,038 c	0,14 ± 0,04 c	1,58 ± 0,01 d	290,5 ± 1,27 a	0,20 ± 0,04 c	1,49 ± 0,06 b
400-N	13	1,06 ± 0,014 a	0,11 ± 0,03 d	4,43 ± 0,12 a	1,44 ± 0,23 d	0,58 ± 0,03 b	5,27 ± 0,18 a
	36	0,69 ± 0,030 c	1,15 ± 0,04 b	2,10 ± 0,15 c	103,2 ± 6,5 c	2,35 ± 0,104 a	2,79 ± 0,16 b
	57	0,79 ± 0,033 b	1,42 ± 0,03 a	2,42 ± 0,02 b	242,7 ± 6,93 b	2,41 ± 0,056 a	1,74 ± 0,07 b
	85	0,59 ± 0,042 d	0,32 ± 0,06 c	1,76 ± 0,02 d	371,5 ± 2,64 a	0,50 ± 0,111 b	1,59 ± 0,08 b



**Figura 40.** Índice de área foliar (LAI) en el transcurso de los días después de la siembra (DDS) en los diferentes tratamientos de fertilización, 0-N, 400-N y 133-N. Se presentan las mediciones de LAI realizadas en el campo (♦ y ■) y en el laboratorio (▲). Las parábolas grandes representan el LAI total y las parábolas pequeñas el LAI de la parte baja del dosel ( $Altura/2$ ) obtenidas por ajustes polinómicos de tercer grado. Los valores representan las Medias  $\pm$  DE,  $n = 3$ .

Existe una relación altamente significativa entre el LAI máximo ( $LAI_{max}$ ) de cada tratamiento y el índice de nutrición de nitrógeno a los 57 DDE (figura 41), indicando que la respuesta de área foliar al déficit de N es lineal.



**Figura 41.** Relación del índice de nutrición de nitrógeno (NNI) a los 57 DDE y el índice de área foliar máximo ( $LAI_{max}$ ), en los distintos tratamientos de fertilización: 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▲). Los símbolos representan los valores promedio obtenidos de cada parcela,  $n=3$ .

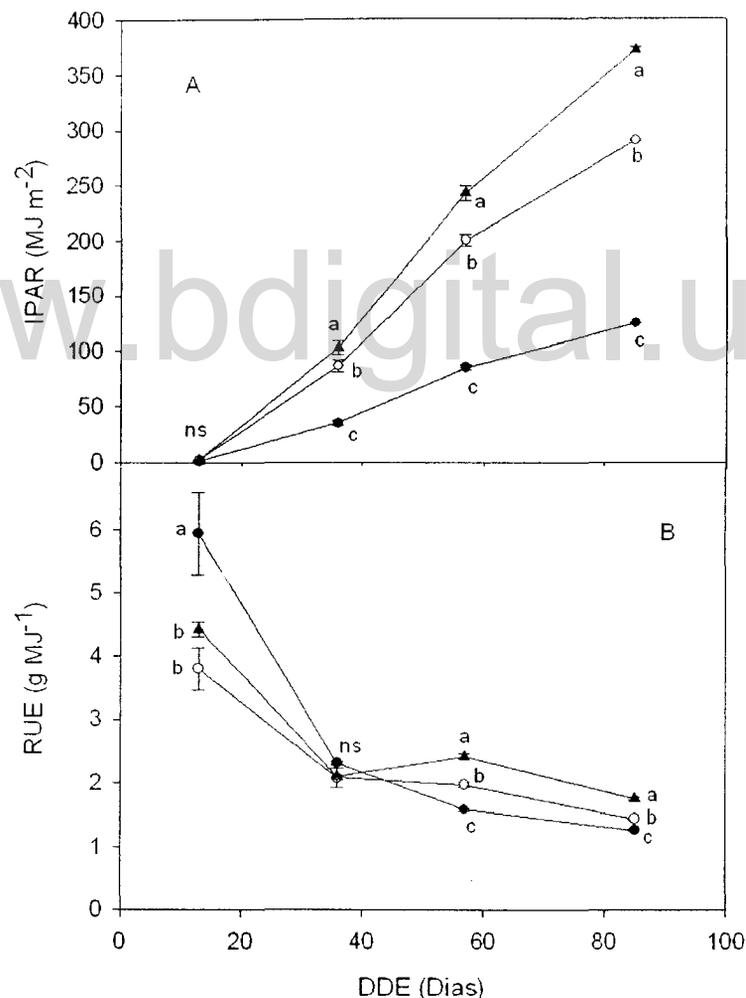
### 6.3.3. Radiación interceptada y eficiencia en el uso de la radiación

En las tablas 17 y 18 se presentan valores promedio de la eficiencia en el uso de la luz (RUE) y radiación interceptada (IPAR) en los distintos tratamientos de fertilización nitrogenada y en las diferentes etapas fenológicas del cultivo. La IPAR acumulada en general presentó diferencias significativas ( $p<0,05$ ) en todos los tratamientos y en casi todas las etapas de desarrollo (Tabla 17, Figura 42A), excepto durante la primera etapa, a los 13 DDE, lo que se debe a que tampoco hubo diferencia significativas en el LAI y por lo tanto la interceptación de la radiación fue casi la misma en todo los tratamientos (Tabla 17). En este sentido, la IPAR acumulada presentó diferencias significativas entre periodos de desarrollo en todos los tratamientos, con valores en la cosecha de  $125 \text{ MJ m}^{-2}$  en el tratamiento 0-N,  $291 \text{ MJ m}^{-2}$  en 133-N y  $371 \text{ MJ m}^{-2}$  en el tratamiento 400-N (Tabla 18).

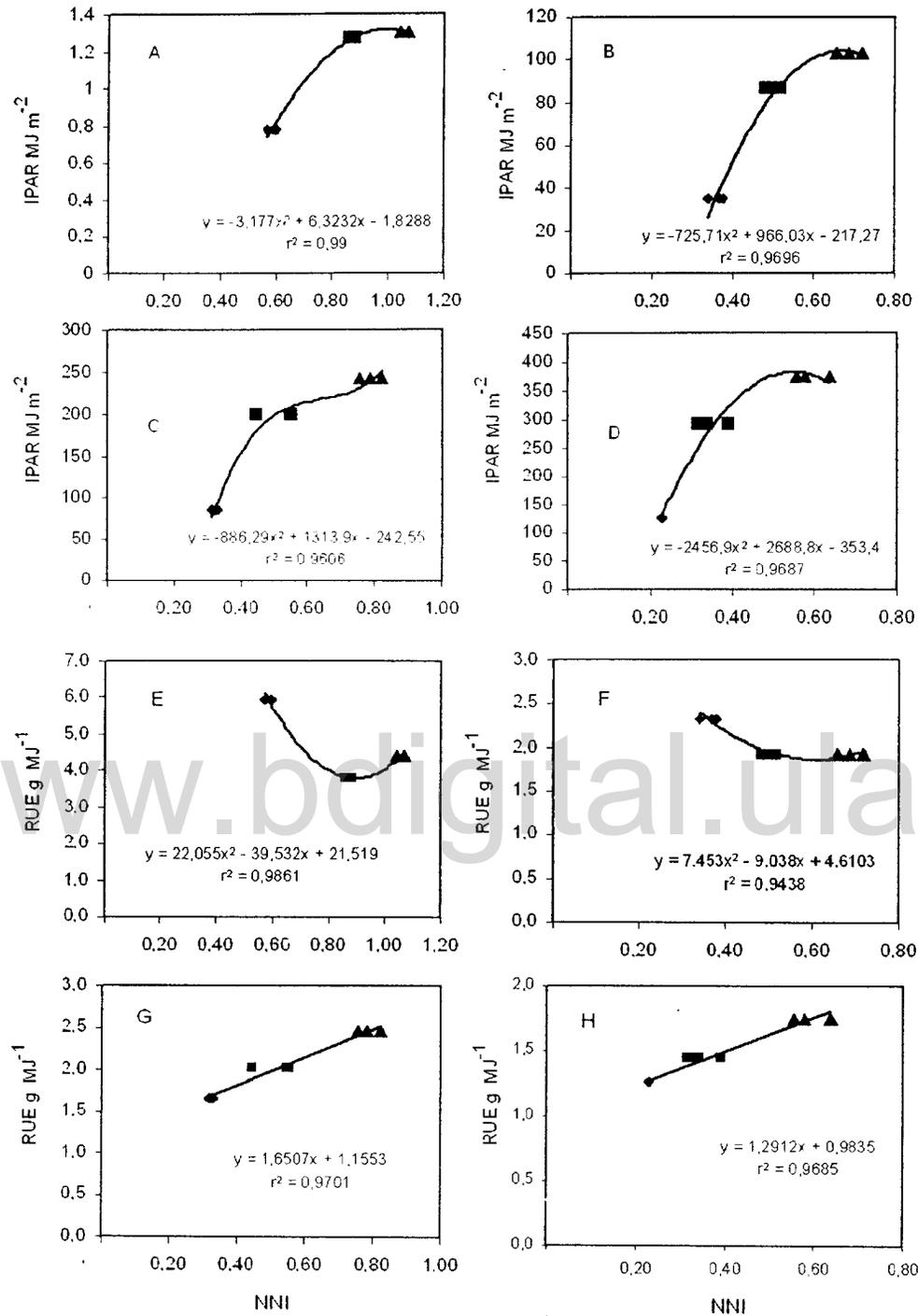
Con respecto a la RUE, el tratamiento 0-N presentó una eficiencia significativamente mayor a los 13 DDE con respecto a los tratamientos 133-N y 400-N (Tabla 17, Figura 42B), con un valor de  $5.94 \text{ g MJ}^{-1}$  que pudiera estar asociada a la

producción de mayor biomasa radicular, la cual es de menor costo energético que la foliar debido a su menor contenido de N. Con respecto a la segunda etapa fenológica (36 DDE) no hubo diferencias significativas ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos. En contraste, se observaron diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) durante la etapa de la máxima expansión foliar (57 DDE) y cosecha final (85 DDE), donde los valores de RUE mantuvieron el siguiente orden: 400-N > 133-N > 0-N.

Analizando la RUE en función del tiempo se observa que mantiene una tendencia decreciente en el transcurso de los días después de la emergencia (Figura 42B), presentando diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre etapas de desarrollo en todos los tratamientos (Tabla 18).



**Figura 42.** Dinámica de A. la radiación fotosintéticamente activa interceptada (IPAR) y B. la eficiencia en el uso de la luz (RUE) en el transcurso de los días después de la emergencia (DDE) y en los distintos tratamientos de fertilización, 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▲). Se presentan los valores medios  $\pm$  DE,  $n = 3$ . Letras diferentes indican que existen diferencias significativas entre tratamientos por etapa de desarrollo.



**Figura 43.** Relación entre el índice de nutrición de nitrógeno (NNI) y la radiación fotosintéticamente activa interceptada (IPAR) y entre el NNI y la eficiencia en el uso de la radiación (RUE) a los 13 DDE (A y E), 36 DDE (B y F), 57 DDE (C y G) y 85 DDE (D y H). Se indican los puntos correspondientes a cada tratamiento de fertilización, 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▲).

La radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada (IPAR) presenta una respuesta no lineal al índice de nutrición de nitrógeno (NNI), con un incremento pronunciado de IPAR en la medida que el NNI va disminuyendo con el desarrollo del cultivo y dilución de N. Los mayores valores de IPAR a la cosecha fueron para el tratamiento 400-N, cerca de los 370 MJ m<sup>-2</sup> a un NNI a la cosecha de 0,59 aproximadamente; en el tratamiento 133-N se alcanzaron cerca de 290 MJ m<sup>-2</sup> a un NNI de 0,50 aproximadamente, y finalmente el tratamiento 0-N se observaron valores alrededor de los 125 MJ m<sup>2</sup> con un NNI de 0,23 (Figura 43 A,B,C).

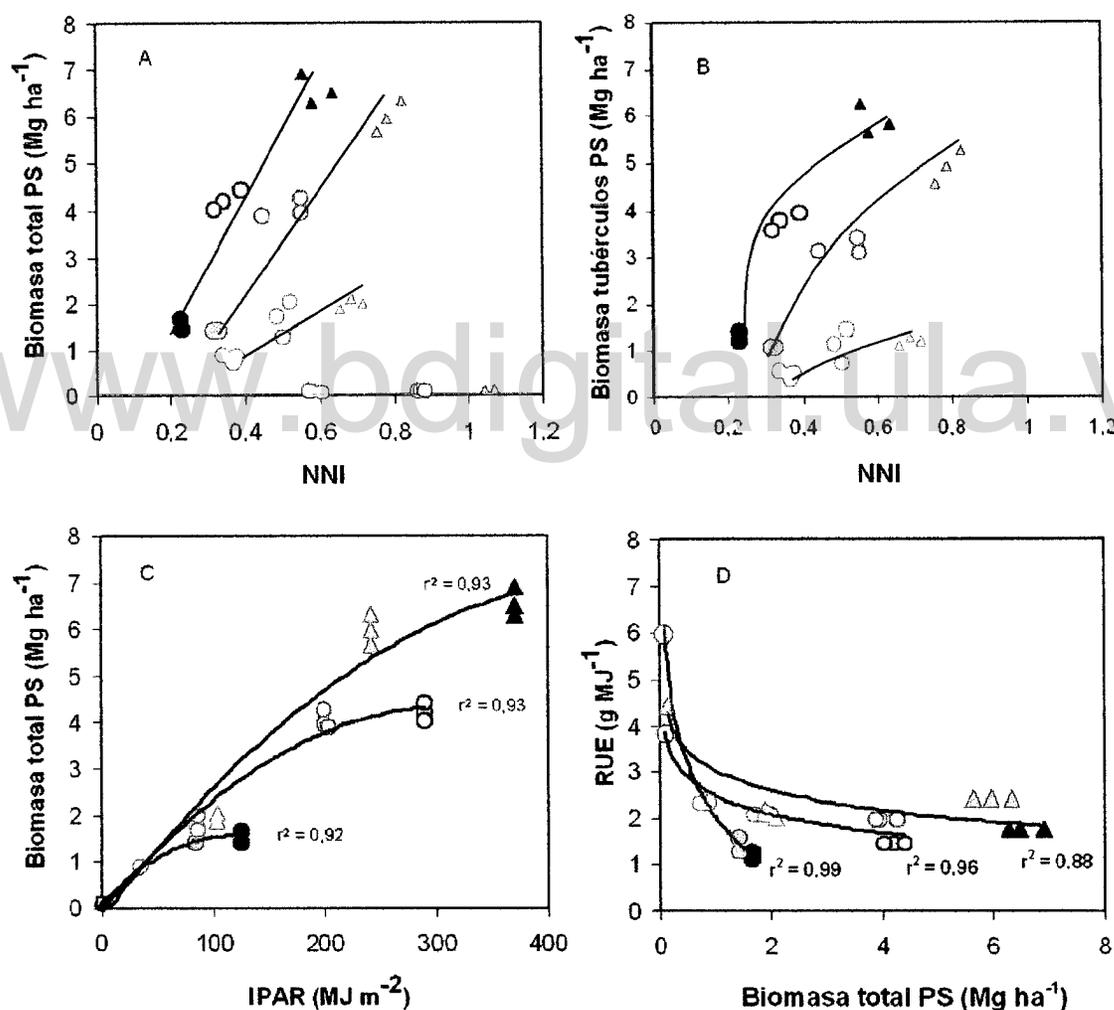
Analizando la relación entre la RUE y el NNI por etapas de desarrollo, no se observa una clara relación durante las primeras etapas (Figura 43 E y F); sin embargo durante las subsiguientes etapas se observa que el NNI tiene una marcada influencia en la eficiencia en el uso de la radiación (Figura 43 G y H), al menos en estas etapas de llenado de tubérculos, en las cuales el patrón de asignación de la biomasa es similar entre tratamientos. Por el contrario durante la emergencia (13 DDE) e inicio de la tuberización (36 DDE), no se encontró una relación positiva entre estas dos variables. La RUE fue más alta en el tratamiento con menor NNI y presentó valores más o menos similares en los otros dos tratamientos. Esto puede deberse a la gran diferencia en el patrón de asignación de la biomasa entre tratamientos al inicio del desarrollo, con una RUE mayor en el tratamiento que asigna más biomasa a las raíces. Durante el inicio de la tuberización (36 DDE), la RUE del tratamiento 0-N estuvo ligeramente por encima de los demás tratamientos (sin diferencias significativas como se indica en la tabla 15); observándose como a pesar de las variaciones del NNI con valores de 0,36 (0-N) 0,55 (133-N) y 0,69 (400-N), no hubo cambios importantes en la RUE.

#### **6.3.4. Relación de la biomasa total con el NNI, IPAR y RUE**

En la sección anterior se describe como la producción de biomasa total y de tubérculos presentó diferencias marcadas y significativas entre los tratamientos en las distintas etapas fenológicas del cultivo (Tabla 8). En este sentido, analizando la respuesta de la producción de biomasa total y de tubérculos al índice de nutrición de nitrógeno por etapas de desarrollo (Fig. 44 A y B), también se observa una clara relación durante el inicio de la tuberización, la máxima expansión foliar y la cosecha, indicando que la biomasa aumenta en la medida que el NNI es mayor. En contraste,

durante la emergencia la producción de biomasa total es similar y no muestra una clara respuesta a las variaciones del NNI, debido a que precisamente las plántulas están iniciando su crecimiento y no se presenta una respuesta inmediata al déficit de nitrógeno.

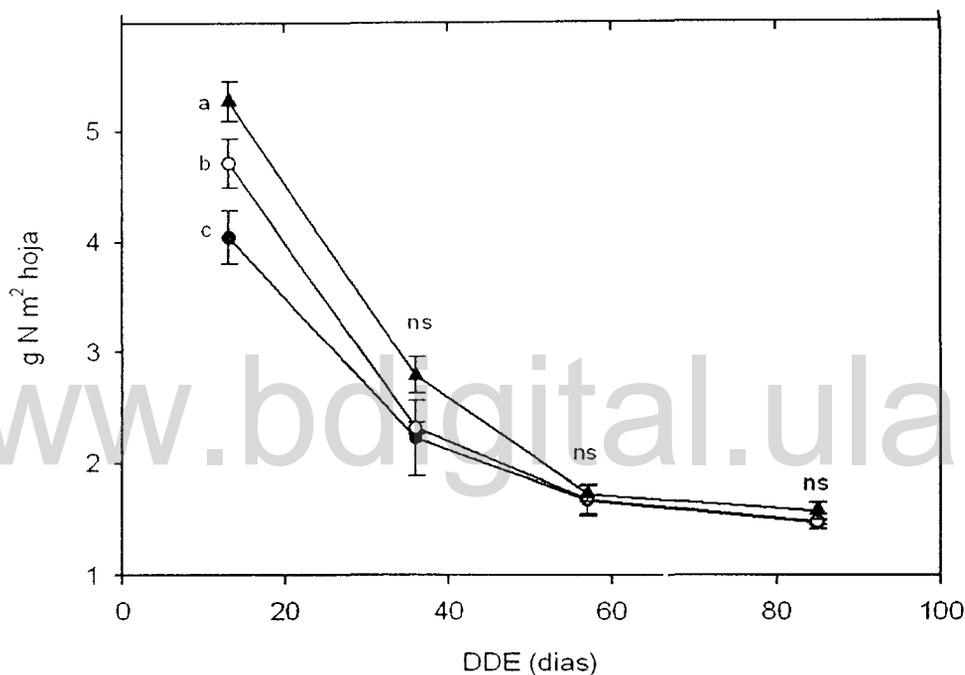
Al analizar la respuesta de la producción de biomasa total con respecto a la radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada (IPAR), se observa que las curvas son diferentes para cada tratamiento (Fig. 44C), lo que se debe a las diferencias en RUE entre los mismos (Fig. 44D).



**Figura 44.** Efecto de los tratamientos, 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▲) sobre la relación entre el índice de nutrición de nitrógeno y la producción de biomasa total (A), biomasa de tubérculos (B). Relación de la IPAR con la biomasa total (C) y relación de la biomasa total con la RUE (D) en las distintas etapas fenológicas del cultivo: emergencia (azul), inicio de la tuberización (rojo), máxima expansión foliar (verde) y cosecha final (negro). Se presentan los valores de cada replica (n = 3).

### 6.3.5. Nitrógeno por unidad de área foliar

La cantidad de N por unidad de área foliar presenta diferencias entre tratamientos únicamente durante la emergencia (Fig. 45), donde el tratamiento 0-N ( $4,04 \text{ g N m}^{-2}$ ) y 400-N ( $5,27 \text{ g N m}^{-2}$ , tabla 17) son diferentes entre sí. Después de los 36 DDE la cantidad de nitrógeno por unidad de área foliar tiende a mantenerse constante sin presentar diferencias significativas con las siguientes etapas (Fig. 45), ratificando lo presentado anteriormente a nivel de hojas individuales.

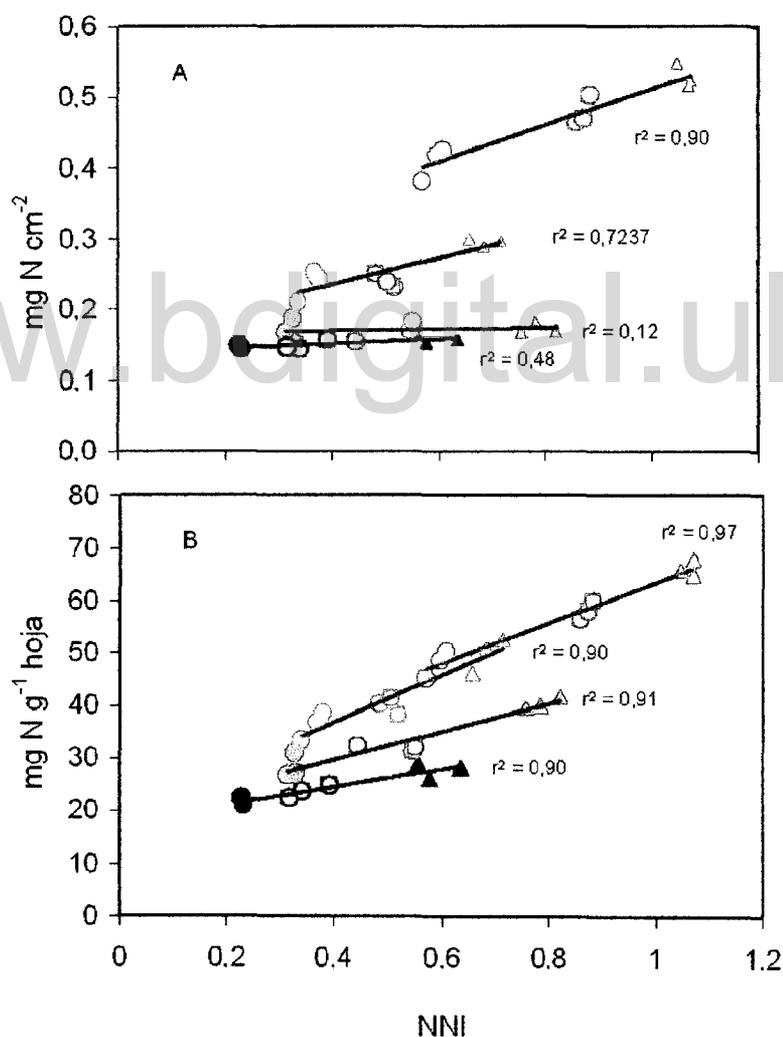


**Figura 45.** Dinámica temporal de la cantidad de nitrógeno por unidad de área foliar ( $\text{g N m}^{-2}$  hoja) en el transcurso de los días después de la emergencia (DDE) y en los distintos tratamientos 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▲). Se presentan los valores medios  $\pm$  DE,  $n = 3$ .

### 6.3.6. Relación entre el índice de nutrición de nitrógeno y el nitrógeno foliar

El nitrógeno foliar por unidad de área ( $\text{mg N cm}^{-2}$ ) un coeficiente de regresión bajo con el NNI a excepción del muestreo realizado durante la emergencia, y una vez más corroboramos que el nitrógeno por unidad de área tiende a conservarse independientemente de la variación del NNI (Figura 46A). En este sentido, se observa como entre las siguientes etapas los cambios de la concentración de nitrógeno se mantienen cerca de  $0,15 \text{ mg N cm}^{-2}$  a pesar de las notables variaciones del NNI entre los tratamientos, con un amplio rango que va desde  $0,2$  a  $0,8 \text{ mg N cm}^{-2}$ .

En contraste a lo observado en la figura 46A, la cantidad de nitrógeno por unidad de peso ( $\text{mg N g hoja}^{-1}$ ) varía en función del NNI en todas las etapas de desarrollo (Fig. 46B). Esto indica que el déficit de nitrógeno si tiene un efecto directo sobre la cantidad de N cuando se evalúa por peso foliar (Figura 46B). Sólo durante la cosecha final los valores tienden a ser similares, sin presentar diferencias significativas (Ver tabla 6), con valores alrededor de  $25 \text{ mg N g hoja}^{-1}$  independientemente de las notables variaciones del NNI que oscilan entre 0,2 y 0,7 para los tratamientos 0-N y 400-N respectivamente (Fig. 46B), aunque en este momento todo el follaje estaba senescente.



**Figura 46.** Relación entre el NNI y la concentración de nitrógeno por unidad de área foliar  $\text{mg N / cm}^2 \text{ hoja}^{-1}$  A y de N por unidad de peso foliar ( $\text{mg N / g}$ ) B, en las distintas etapas fenológicas del cultivo: emergencia (azul), inicio de la tuberización (rojo), máxima expansión foliar (verde) y cosecha final (negro). Los diferentes tratamientos se representan con los símbolos 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▲).

### 6.3.7. Distribución de nitrógeno en el dosel

En la tabla 19 se puede observar el efecto que tuvieron los diferentes niveles de suministro de nitrógeno en el transcurso de los días después de la emergencia (DDE) sobre la distribución del índice de área foliar (LAI) y cantidad de nitrógeno ( $\text{g N m}^{-2}$ ) en los distintos estratos del dosel durante el desarrollo del cultivo; encontrándose que todos estos parámetros foliares en general presentaron una distribución no uniforme. El porcentaje del área foliar que se encontraba en la mitad superior del dosel tiende a ser mayor en el tratamiento con mayor suministro de N y tiende a disminuir con el tiempo. Otro aspecto a resaltar es que la distribución del N resultó más heterogénea que la del LAI, tendiendo a concentrarse más en la parte superior del dosel. Por ejemplo, en el tratamiento 0-N, a los 25 días después de la siembra, el 77,78% del LAI se encontraban en la mitad superior del dosel; mientras que un porcentaje mayor del N (87,21 %).

**Tabla 19.** Efecto de la nutrición nitrogenada sobre la distribución vertical del índice área foliar (LAI) y de cantidad de nitrógeno foliar en las principales fases fenológicas del cultivo. Arriba: mitad superior del dosel y Abajo: mitad inferior del dosel). Los valores representan el porcentaje del área foliar y del N total del dosel que se encuentran en cada estrato.

Arriba	Altura (cm)			LAI (%)			N (%)		
	0-N	133-N	400-N	0-N	133-N	400-N	0-N	133-N	400-N
25	17	28	36	77,78	88,89	92,31	87,21	93,68	94,59
34	19	33	42	66,67	71,52	72,83	77,94	80,70	79,45
37	23	37	46	67,28	66,70	69,69	77,73	75,39	76,51
46	23	38	46	70,59	67,64	71,27	78,58	75,16	76,70
50	26	41	48	69,23	68,81	70,85	76,66	75,59	75,86
59	28	44	50	64,53	64,75	69,47	70,79	69,28	74,13
60	30	45	52	66,82	68,02	69,83	72,31	70,41	74,54
66	31	45	53	59,71	59,39	65,73	65,14	62,58	71,31
75	31	46	52	54,95	68,97	62,56	59,65	73,80	71,57
86	32	46	53	65,27	68,49	62,51	80,68	84,19	82,55
Abajo	Altura (cm)			LAI (%)			N (%)		
25	8,5	14	18	22,22	11,11	7,69	12,79	6,32	5,41
34	9,5	16,5	21	33,33	28,48	27,17	22,06	19,30	20,55
37	11,5	18,5	23	32,72	33,30	30,31	22,27	24,61	23,49
46	11,5	19	23	29,41	32,36	28,73	21,42	24,84	23,30
50	13	20,5	24	30,77	31,19	29,15	23,34	24,41	24,14
59	14	22	25	35,47	35,25	30,53	29,21	30,72	25,87
60	15	22,5	26	33,18	31,98	30,17	27,69	29,59	25,46
66	15,5	22,5	26,5	40,29	40,61	34,27	34,86	37,42	28,69
75	15,5	23	26	45,05	31,03	37,44	40,35	26,20	28,43
86	16	23	26,5	34,73	31,51	37,49	19,32	15,81	17,45

## **6.4. Efecto del suministro de nitrógeno sobre la respiración en oscuridad del cultivo de papa**

### **6.4.1. Efecto de la fertilización nitrogenada**

La respiración en la oscuridad de los distintos órganos de la papa presentó en general marcadas y significativas ( $p < 0,05$ ) diferencias entre tratamientos (Tabla 20, figura 47). La tendencia para todos los órganos excepto las raíces fue  $400\text{-N} > 133\text{-N} > 0\text{-N}$ , mientras que en el caso de las raíces la tendencia fue la opuesta, con el tratamiento  $0\text{-N}$  presentando las mayores tasas de respiración. Las diferencias entre tratamientos extremos (0 y  $400\text{-N}$ ) fue de aproximadamente 50% para hojas, tallos y raíces y algo menor para tubérculos (aprox. 20%), excepto en el muestreo final en el que los tubérculos del tratamiento  $400\text{-N}$  respiraron 92% más que los del tratamiento  $0\text{-N}$ .

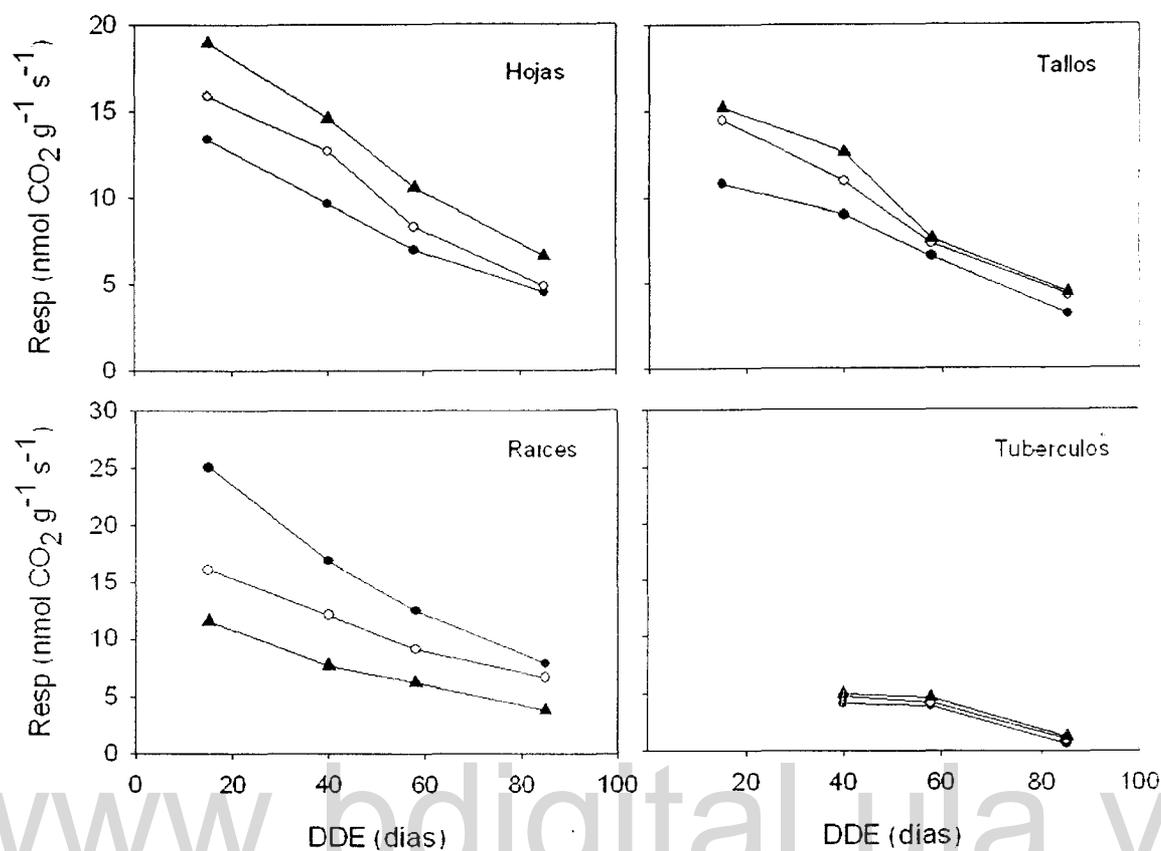
Analizando la respiración en la oscuridad de los órganos en función de los días transcurridos después de la emergencia, también se observaron diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre las etapas de desarrollo (Tabla 21). En este sentido, se observa como la respiración tiende a disminuir en el transcurso de los días, desde la emergencia hasta la cosecha final para todos los órganos (figura 47). La disminución porcentual de la tasa de respiración fue de alrededor del 70% entre el muestreo inicial y el final, aunque tiende a disminuir más fuertemente entre los 58 y 85 días, correspondiendo con la etapa de senescencia de la parte aérea. Con respecto a la respiración de las raíces fue mucho mayor durante todo el desarrollo del cultivo en comparación con las hojas y tallos solo en el tratamiento de déficit severo ( $0\text{-N}$ ), así como en el tratamiento  $133\text{-N}$  únicamente durante los 15 DDE (Tabla 21).

**Tabla 20.** Efecto de los tratamientos de fertilización sobre la respiración ( $\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) de los distintos órganos a 18 °C, en las principales etapas fenológicas del cultivo. Letras diferentes en cada etapa indican que existen diferencias significativas entre los tratamientos (Tukey HSD  $p < 0,05$ ;  $n = 3$ ).

DDE	Trat.	Hojas	Tallos	Raíces	Tubérculos
15	0-N	13,38 ± 0,01 c	10,76 ± 0,02 b	25,11 ± 0,04 a	-
	133-N	15,90 ± 0,01 b	14,51 ± 0,02 a	16,06 ± 0,03 b	-
	400-N	18,94 ± 0,02 a	15,26 ± 0,03 a	11,57 ± 0,03 c	-
40	0-N	9,6 ± 0,03 c	8,95 ± 0,02 c	16,79 ± 0,03 a	4,14 ± 0,01 b
	133-N	12,70 ± 0,01 b	10,89 ± 0,03 b	12,09 ± 0,04 b	4,77 ± 0,01 ab
	400-N	14,61 ± 0,04 a	12,62 ± 0,01 a	7,67 ± 0,04 c	5,01 ± 0,01 a
58	0-N	6,95 ± 0,01 c	6,50 ± 0,02 b	12,47 ± 0,02 a	3,94 ± 0,01 c
	133-N	8,32 ± 0,02 b	7,27 ± 0,03 ab	9,07 ± 0,02 b	4,24 ± 0,01 b
	400-N	10,54 ± 0,02 a	7,53 ± 0,02 a	6,14 ± 0,03 c	4,64 ± 0,01 a
85	0-N	4,48 ± 0,03 b	3,13 ± 0,03 c	7,83 ± 0,04 a	0,68 ± 0,01 c
	133-N	4,83 ± 0,01 b	4,25 ± 0,01 b	6,60 ± 0,03 a	1,02 ± 0,02 b
	400-N	6,59 ± 0,03 a	4,43 ± 0,01 a	3,83 ± 0,03 b	1,31 ± 0,02 a

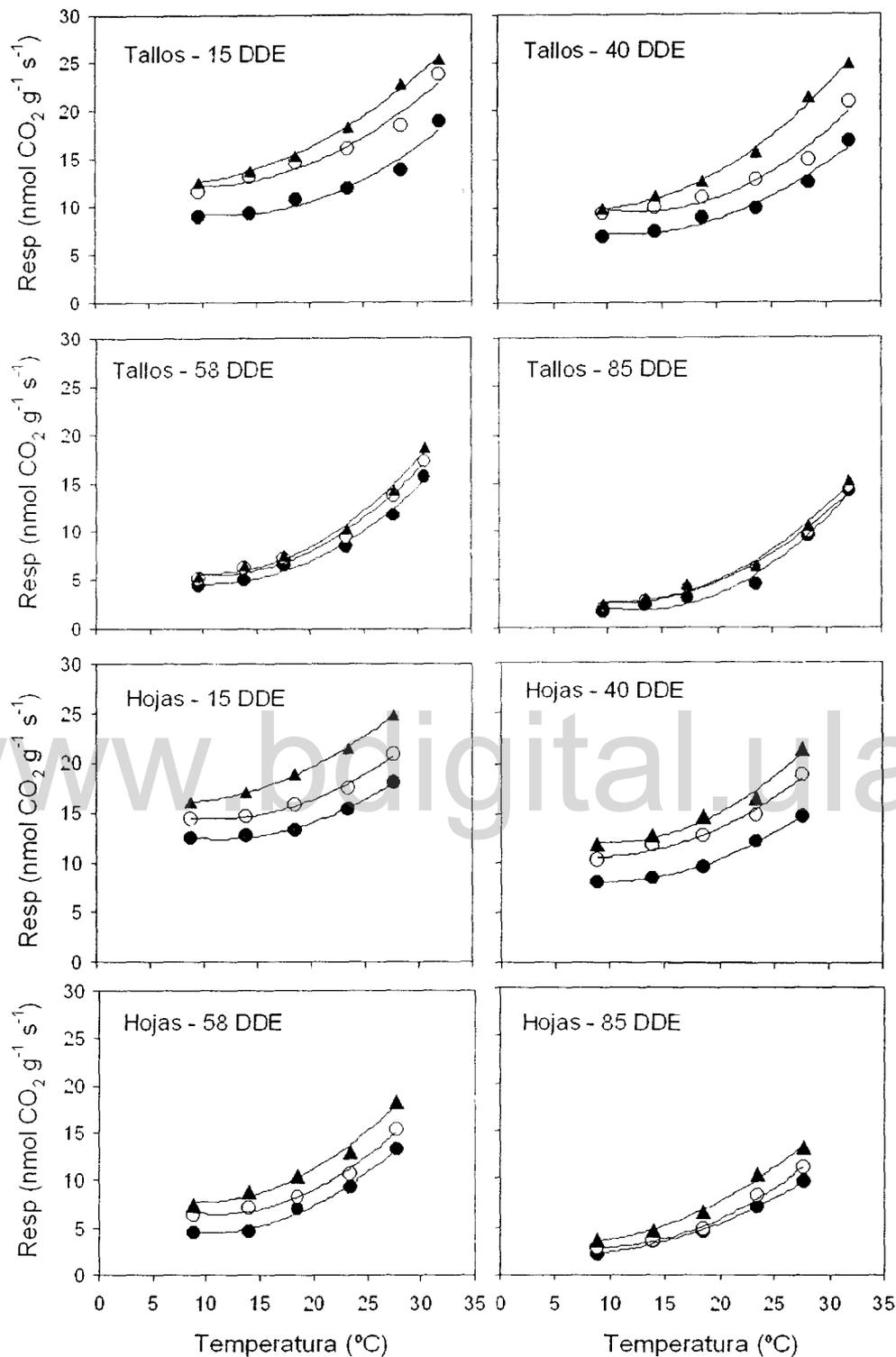
**Tabla 21.** Efecto de los tratamientos sobre la respiración ( $\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) de los distintos órganos a 18 °C, en las principales etapas fenológicas del cultivo. Letras diferentes indican que existen diferencias significativas en cada tratamiento entre etapas de desarrollo del cultivo (Tukey HSD  $p < 0,05$ ;  $n = 3$ ).

Trat	DDE	Hojas	Tallos	Raíces	Tubérculos
0-N	15	13,38 ± 0,01 a	10,76 ± 0,02 a	25,11 ± 0,04 a	-
	40	9,6 ± 0,03 b	8,95 ± 0,02 b	16,79 ± 0,03 b	4,14 ± 0,01 a
	58	6,95 ± 0,01 c	6,50 ± 0,02 c	12,47 ± 0,02 c	3,94 ± 0,01 b
	85	4,48 ± 0,03 d	3,13 ± 0,03 d	7,83 ± 0,04 d	0,68 ± 0,01 c
133-N	15	15,90 ± 0,01 a	14,51 ± 0,02 a	16,06 ± 0,03 a	-
	40	12,70 ± 0,01 b	10,89 ± 0,03 b	12,09 ± 0,04 b	4,77 ± 0,01 a
	58	8,32 ± 0,02 c	7,27 ± 0,03 c	9,07 ± 0,02 c	4,24 ± 0,01 b
	85	4,83 ± 0,01 d	4,25 ± 0,01 d	6,60 ± 0,03 d	1,02 ± 0,02 c
400-N	15	18,94 ± 0,02 a	15,26 ± 0,03 a	11,57 ± 0,03 a	-
	40	14,61 ± 0,04 b	12,62 ± 0,01 b	7,67 ± 0,04 b	5,01 ± 0,01 a
	58	10,54 ± 0,02 c	7,53 ± 0,02 c	6,14 ± 0,03 c	4,64 ± 0,01 b
	85	6,59 ± 0,03 d	4,43 ± 0,01 d	3,83 ± 0,03 d	1,31 ± 0,02 c

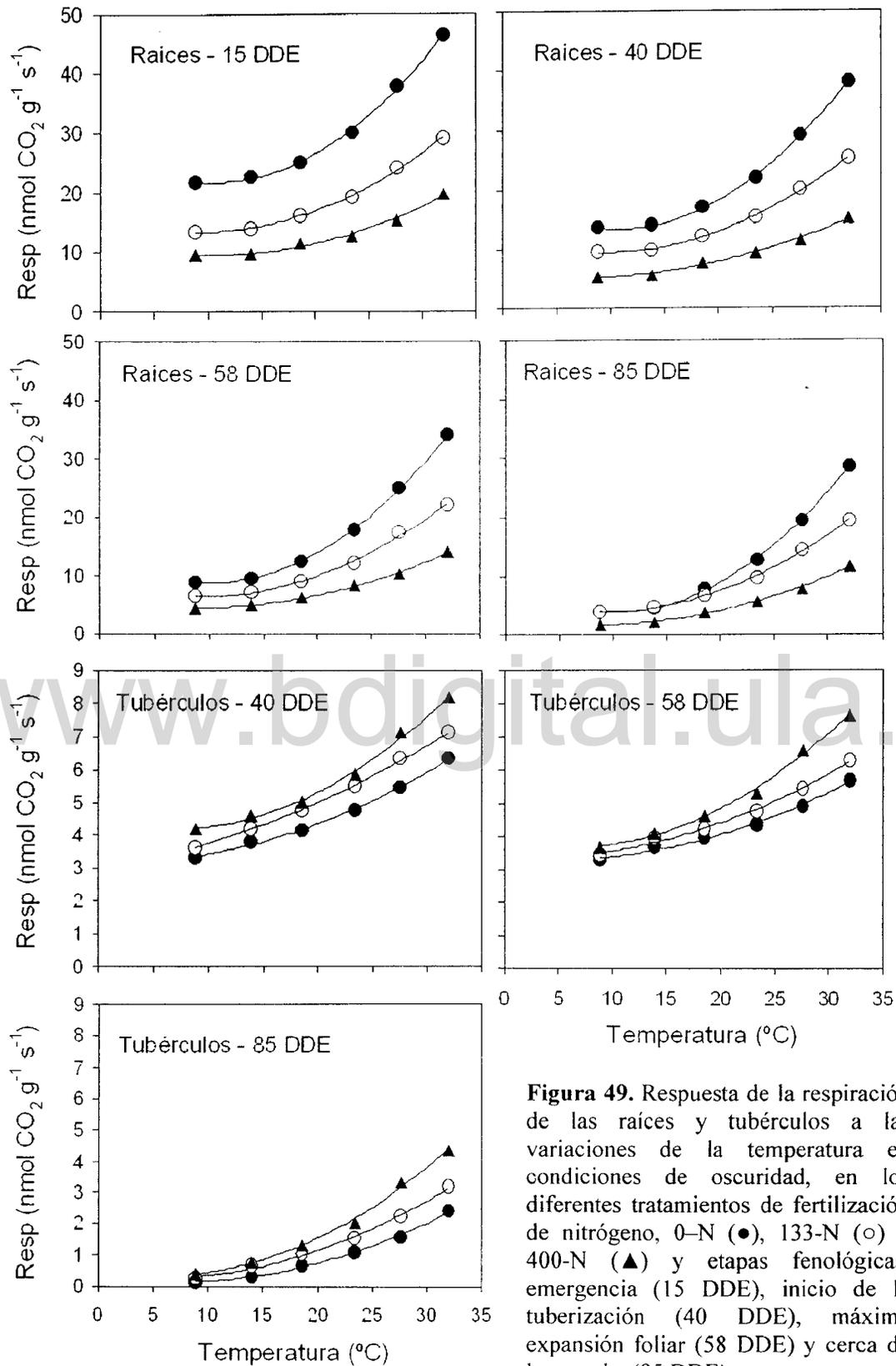


**Figura 47.** Dinámica temporal de la respiración a 18 °C de los distintos órganos en los tres tratamientos de fertilización de nitrógeno, 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▲).

La respuesta de la respiración a la temperatura fue bastante marcada en todos los órganos y tratamientos de fertilización, manteniendo una tendencia exponencial de incremento de la respiración con la temperatura (figura 48 y 49). Las raíces presentaron los mayores valores de respiración como respuesta al incremento de la temperatura durante las distintas etapas fenológicas del cultivo (figura 49).

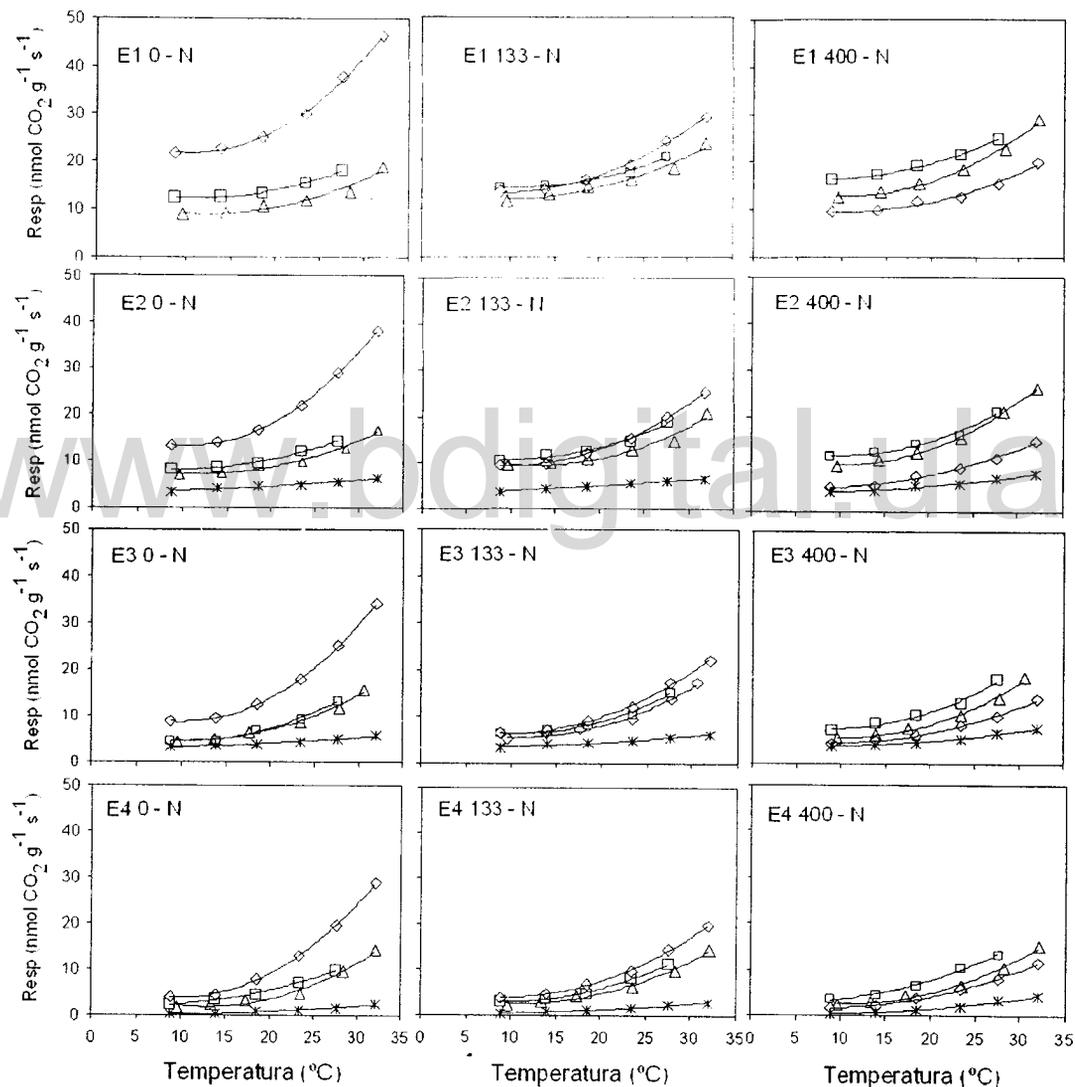


**Figura 48.** Respuesta de la respiración de los tallos y hojas a las variaciones de la temperatura en condiciones de oscuridad, en los diferentes tratamientos de fertilización de nitrógeno, 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▲) y etapas fenológicas, emergencia (15 DDE), inicio de la tuberización (40 DDE), máxima expansión foliar (58 DDE) y cerca de la cosecha (85 DDE).



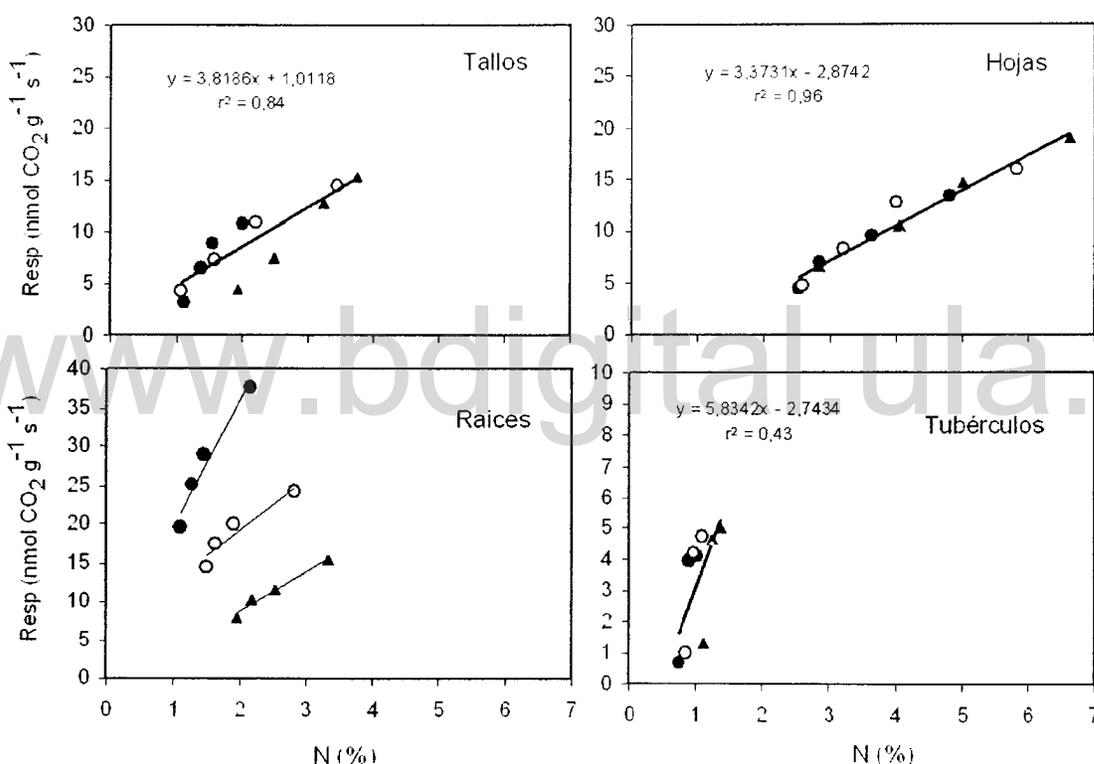
**Figura 49.** Respuesta de la respiración de las raíces y tubérculos a las variaciones de la temperatura en condiciones de oscuridad, en los diferentes tratamientos de fertilización de nitrógeno, 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▲) y etapas fenológicas, emergencia (15 DDE), inicio de la tuberización (40 DDE), máxima expansión foliar (58 DDE) y cerca de la cosecha (85 DDE).

Comparando la respuesta de la respiración de los distintos órganos a la temperatura, se observó que en el tratamiento 0-N las raíces presentaron los mayores valores durante el desarrollo del cultivo, manteniendo el siguiente orden: raíces > hojas > tallos > tubérculos, en contraste con el tratamiento 400-N; mientras que en el tratamiento 133-N se mantiene una tendencia muy similar (figura 50).



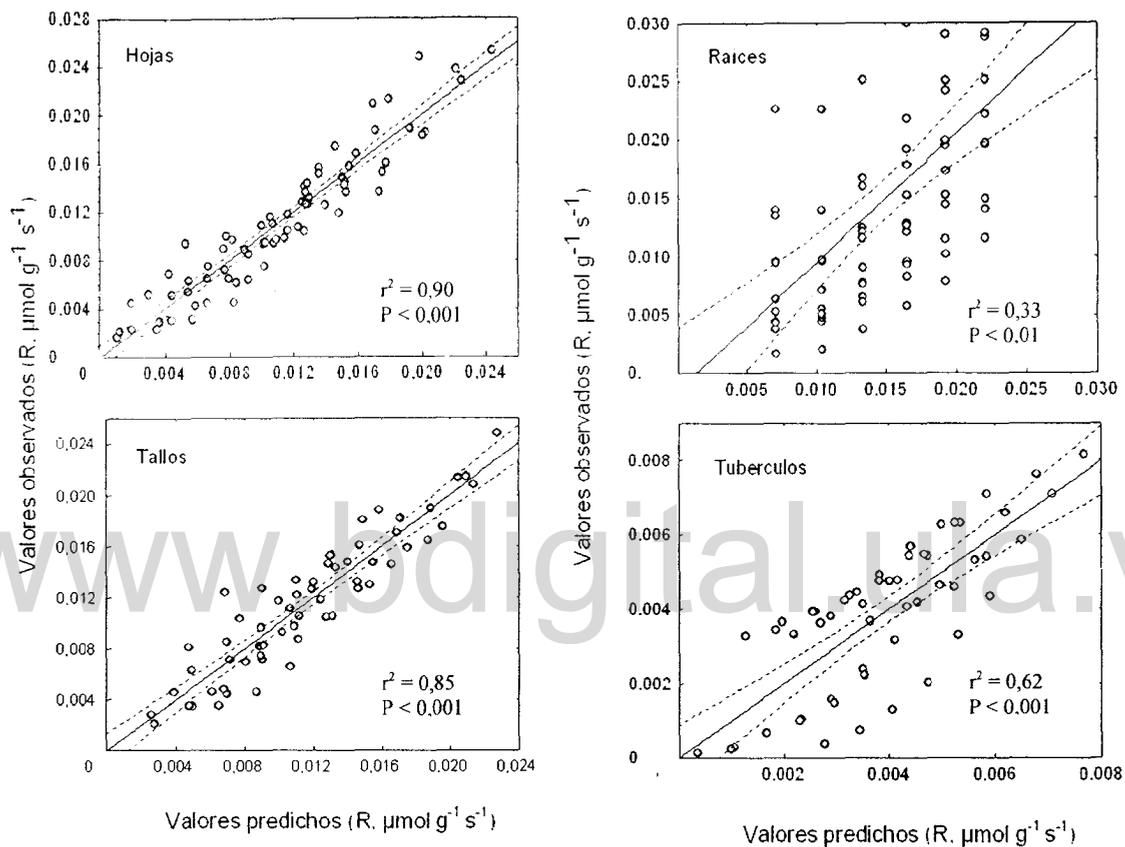
**Figura 50.** Respuesta de la respiración de los distintos órganos, hojas (□), tallos (Δ), raíces (◇) y tubérculos (\*) a las variaciones de la temperatura en condiciones de oscuridad, en los diferentes tratamientos de fertilización de nitrógeno, 0-N, 133-N y 400-N; y etapas fenológicas, emergencia (E1), inicio de la tuberización (E2), máxima expansión foliar (E3) y la cosecha (E4).

Por otro lado, la respuesta de la respiración de los órganos frente a la variación de la concentración de nitrógeno mantuvo una relación alta y positiva principalmente con los tallos y hojas; en contraste con las raíces que no presentó una clara respuesta, excepto cuando fue analizada separando los tratamientos (figura 51). Con respecto a la respiración de los tubérculos se presentó una relación baja con la concentración de nitrógeno, presumiblemente por la poca demanda y baja concentración de nitrógeno por parte de estos órganos de reserva para la respiración (Figura 51).



**Figura 51.** Respuesta de la respiración de los distintos órganos: tallos, hojas, raíces y tubérculos a los 18 °C frente a las variaciones de la concentración de nitrógeno (% N), en los diferentes tratamientos de fertilización de nitrógeno, 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▲).

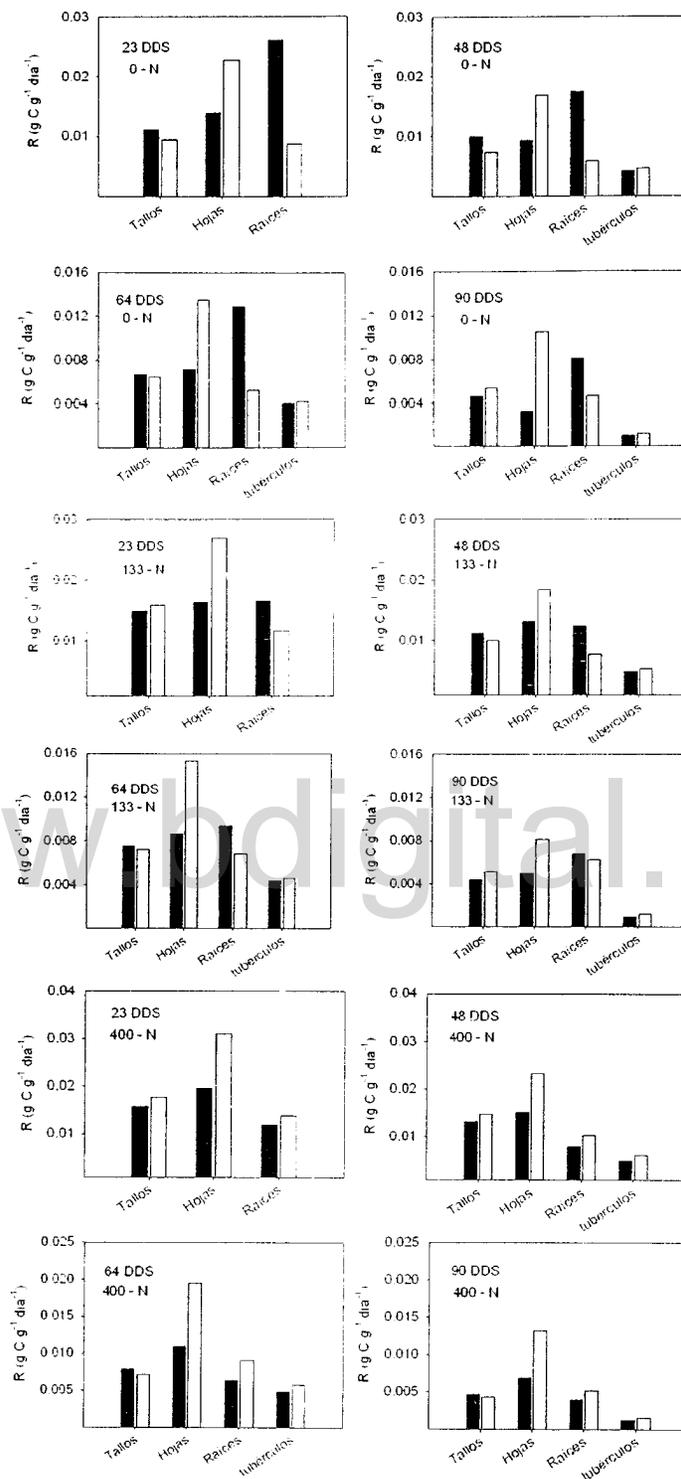
En este sentido, cuando se analizaron las correlaciones múltiples de la respiración como variable dependiente de la temperatura y nitrógeno, se presentó una alta correlación entre los valores observados y predichos únicamente en las hojas y tallos; no siendo muy clara en los tubérculos (Figura 52).



**Figura 52.** Valores observados vs predichos de la respiración en los distintos órganos, hojas ( $n = 72$ ), tallos ( $n = 72$ ) y tubérculos ( $n = 54$ ). Las ecuaciones producto de las regresiones múltiples entre la respiración (R) con la temperatura (Temp,  $^{\circ}\text{C}$ ) y el nitrógeno foliar (%Nf) son las siguientes: hojas ( $-0,01115 + 0,000517*\text{Temp} + 0,002864*N$ ), tallos ( $-0,00607 + 0,00453*\text{Temp} + 0,00043*N$ ), raíces ( $-0,000081 + 0,000715*\text{Temp}$ ) y tubérculos ( $-0,005878 + 0,006684*\text{Temp} + 0,000135*N$ ).

#### 6.4.2. Comparación de la respiración medida y simulada.

Cuando se compararon los valores medidos de respiración a oscuridad asumiendo que fue de mantenimiento y los calculados con la ecuación de Ryan (1991) en base a la cantidad de N del órgano y la temperatura (Apéndice 5) en los distintos órganos, tratamientos y etapas fenológicas del cultivo, se observó que solo en los tallos y tubérculos se presentaron valores similares de respiración entre los dos métodos.



**Figura 53.** Respiración medida en el laboratorio (barras negras) y respiración de mantenimiento calculada con la ecuación de Ryan (barras grises) a  $18^{\circ} \text{C}$  en los distintos órganos, tratamientos y etapas fenológicas del cultivo.

En contraste, la respiración calculada de las hojas fue mucho mayor por una aparente subestimación del método en comparación con la medida; mientras que la respiración radicular calculada tiende a ser menor (Figura 59). Debido a las diferencias encontradas entre ambos métodos, todas las simulaciones fueron corridas tomando las tasas de respiración medidas en el laboratorio; es decir la que es considerada de mantenimiento debido a la ausencia del crecimiento durante dichas mediciones.

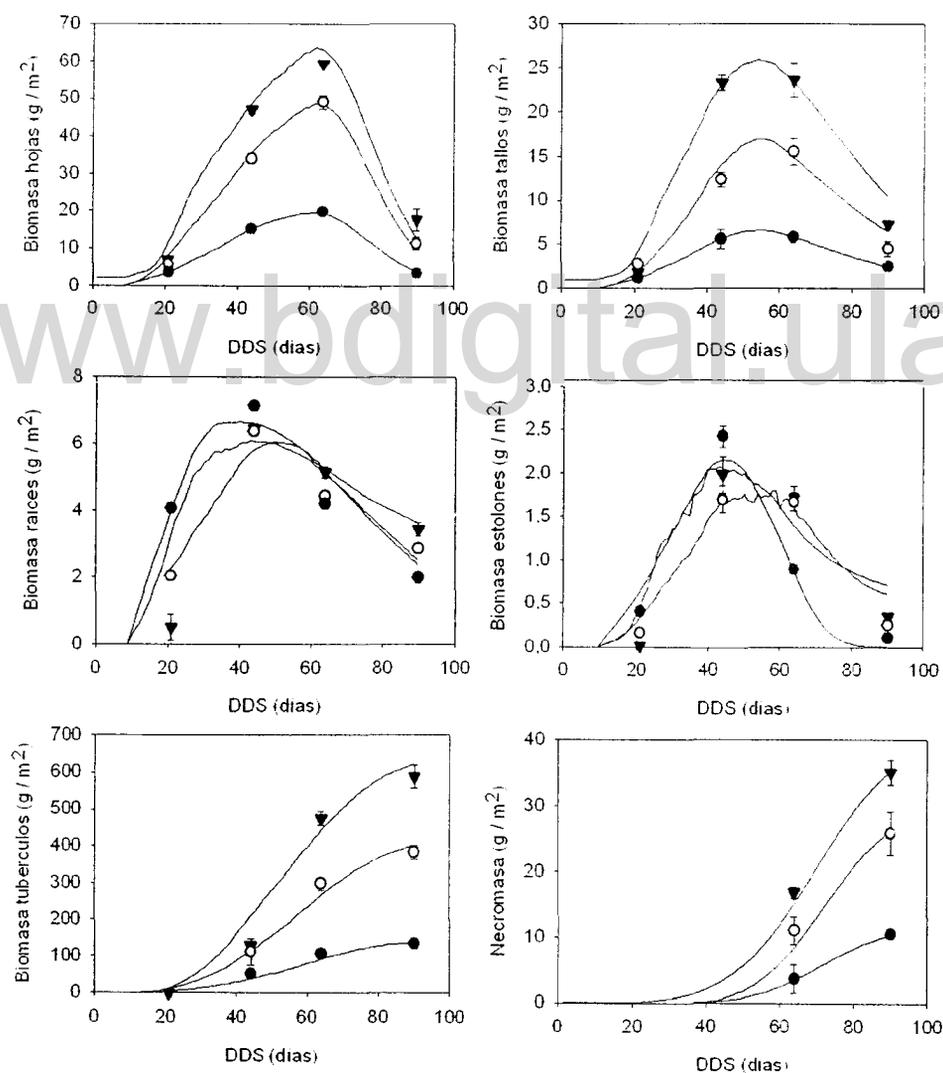
#### **6.4.3. Oscilación de la temperatura**

La fluctuación de la temperatura en el suelo y aire no presentaron tendencias tan contrastantes en el transcurso del día. La temperatura del suelo fue ligeramente superior que la del aire durante noche, y viceversa durante el día; e incluso al comparar los valores promedios la temperatura del aire fue de 18,14 °C y la del suelo fue de 18,68 °C (Apéndice 9). Cuando se calcula y compara la respiración de mantenimiento de las hojas y raíces (Ryan 1991) utilizando los valores promedios diarios de temperatura del aire y suelo versus el promedio de la  $R_m$  calculada con las temperaturas horaria, no se observan mayores diferencias entre si. La  $R_m$  para hojas utilizando el promedio de temperatura diaria del aire fue de 0,0244 g C g día<sup>-1</sup> y la  $R_m$  promedio calculada con la temperatura horaria del aire fue de 0,0248 g C g día<sup>-1</sup>. Las raíces presentaron valores de 0,01013 y 0,01017 g C g día<sup>-1</sup> respectivamente, pero utilizando los valores de temperatura del suelo.

## 6.5 Simulación del crecimiento y del balance de carbono en el cultivo de papa

### 6.5.1. Calibración del modelo

La calibración del modelo se realizó optimizando de manera iterativa los coeficientes de asignación de los asimilados entre órganos, mortalidad de tallos y hojas, la translocación desde los distintos órganos hacia los tubérculos, y la exudación en cada tratamiento hasta lograr el mejor ajuste con los valores medidos de la biomasa por compartimientos. La evaluación de la bondad del ajuste fue realizada visualmente.



**Figura 54.** Biomasa de los distintos órganos en el transcurso de los días después de la siembra (DDS). Las líneas representan las tendencias simuladas después de la calibración de los coeficientes, y los símbolos corresponden a los valores puntuales medidos en las principales etapas fenológicas del cultivo. 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▼). Se presentan los valores medios  $\pm$  DE,  $n = 3$ .

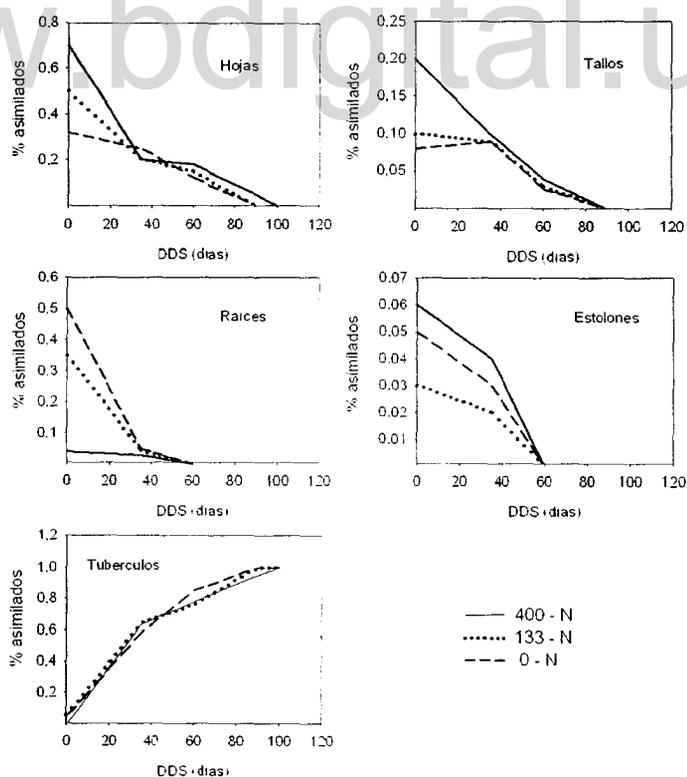
En la figura 54 se muestran los valores medidos (puntos) y simulados (líneas) de la biomasa de los distintos compartimientos en los tres tratamientos de fertilización. Se observa que se logró una buena calibración para los tres tratamientos, con discrepancias menores entre los datos medidos y simulados. Esto nos indica que el cambio de escala de la fotosíntesis a nivel de hoja a la PPB del cultivo y luego, al estimar y restar la respiración a la PPN, produce resultados compatibles con la biomasa del cultivo. Es decir que utilizando las mediciones de fotosíntesis foliar a lo largo del tiempo en dos estratos del dosel y el modelo de simulación desarrollado en esta tesis, puede realizarse un cálculo aceptable de la producción primaria del cultivo. Esta constatación nos permite seguir adelante con la utilización del modelo para analizar el balance de carbono del cultivo y sus respuestas al déficit de N. Es importante aclarar que en el proceso de calibración los asimilados que no se requerían para la respiración o crecimiento fueron dirigidos al flujo de exudación.

#### **6.5.2. Coeficientes de asignación de asimilados**

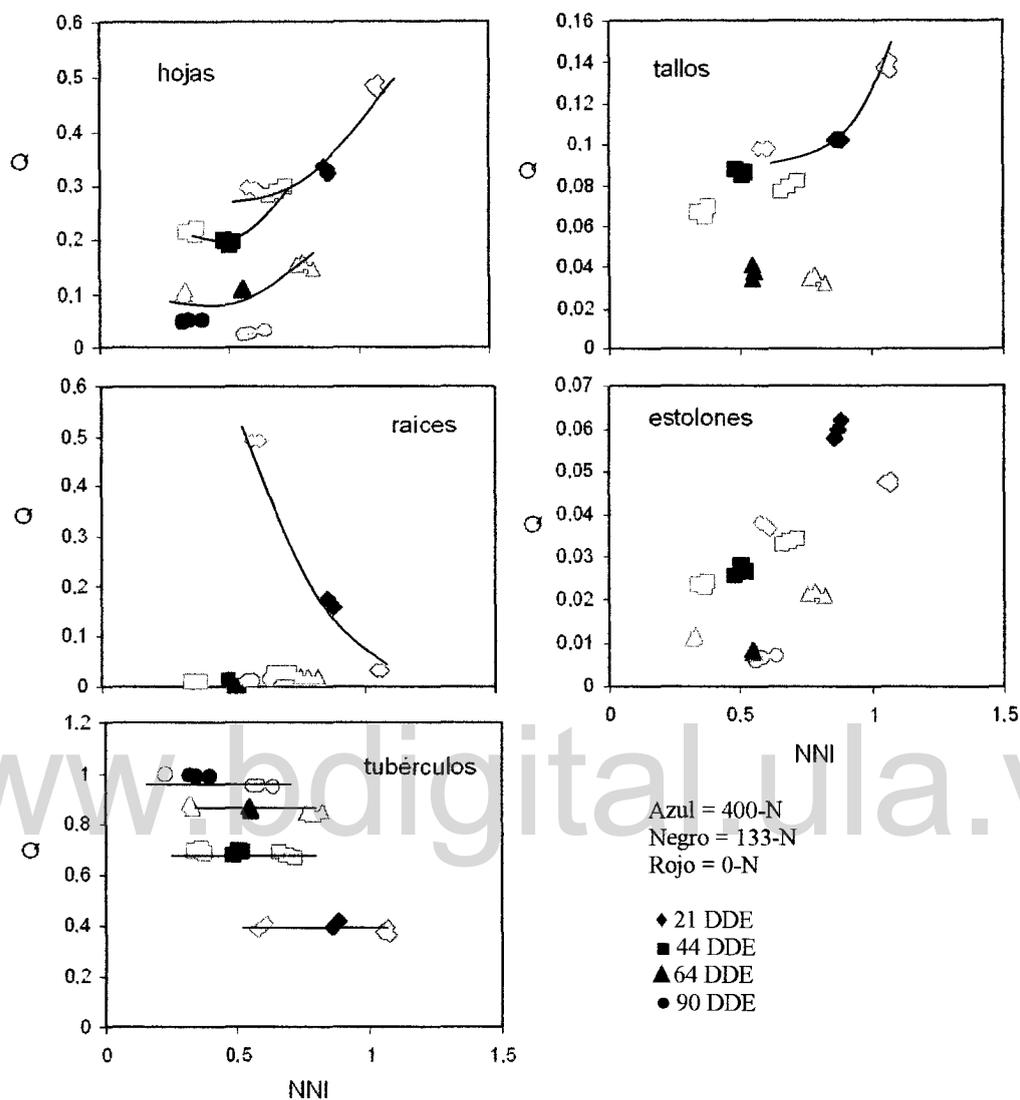
Los coeficientes de asignación de asimilados a los diferentes órganos que fueron calculados en el proceso de calibración del modelo para cada uno de los tres tratamientos, se presentaron en la figura 55. Puede observarse que se presentaron marcadas diferencias entre los tratamientos en la asignación porcentual de asimilados a hojas, tallos, raíces y estolones durante las primeras fases de desarrollo del cultivo (0 a 40 días). Durante esta fase, la asignación a hojas y tallos fue mayor en los tratamientos con menor déficit de N, mientras que la asignación a raíces presentó la tendencia contraria, siendo mayor en la medida que aumentaba el déficit, lo que coincide con los datos de distribución de biomasa entre órganos que se mostraron anteriormente. En fases posteriores del desarrollo, coincidiendo con el llenado de tubérculos, las diferencias entre tratamientos tienden a desaparecer. Estos resultados muestran como los coeficientes de asignación de los asimilados a los órganos presentan una alta respuesta al déficit de N, pero esta alta plasticidad está restringida al periodo previo a la tuberización. Posteriormente, los tubérculos devienen el principal sumidero de carbono, independientemente del nivel de déficit y no se presenta más plasticidad en la asignación. También puede observarse como tendencia general que durante los 23 DDS se asignan las mayores proporciones de asimilados hacia los órganos aéreos, y en la

medida que avanza el desarrollo del cultivo dicho coeficiente disminuye; al mismo tiempo que aumenta la asignación a los tubérculos. A partir de los 44 DDS estos órganos demandan más de la mitad de los asimilados sin presentar mayores diferencias entre tratamientos (Figura 55).

Cuando se analiza la relación entre los coeficientes de asignación a los distintos órganos y el NNI (figura 56), puede observarse que la asignación a las hojas y tallos aumenta con el NNI en las primeras fases de desarrollo, y contrariamente la asignación a las raíces disminuye a medida que aumenta el NNI. Es importante destacar que particularmente en la raíces los mayores coeficientes de asignación se observaron durante las primeras etapas de desarrollo y en condiciones de déficit; mientras que en las demás etapas de desarrollo la asignación tiende a mantenerse relativamente constante a pesar de las grandes variaciones del NNI (Figura 56). Estas relaciones entre los coeficientes de asignación y el NNI tendrían que ser incorporadas en el modelo para el cálculo de los coeficientes de asignación a partir del estado nutricional del cultivo y así no se requeriría una calibración para cada tratamiento.



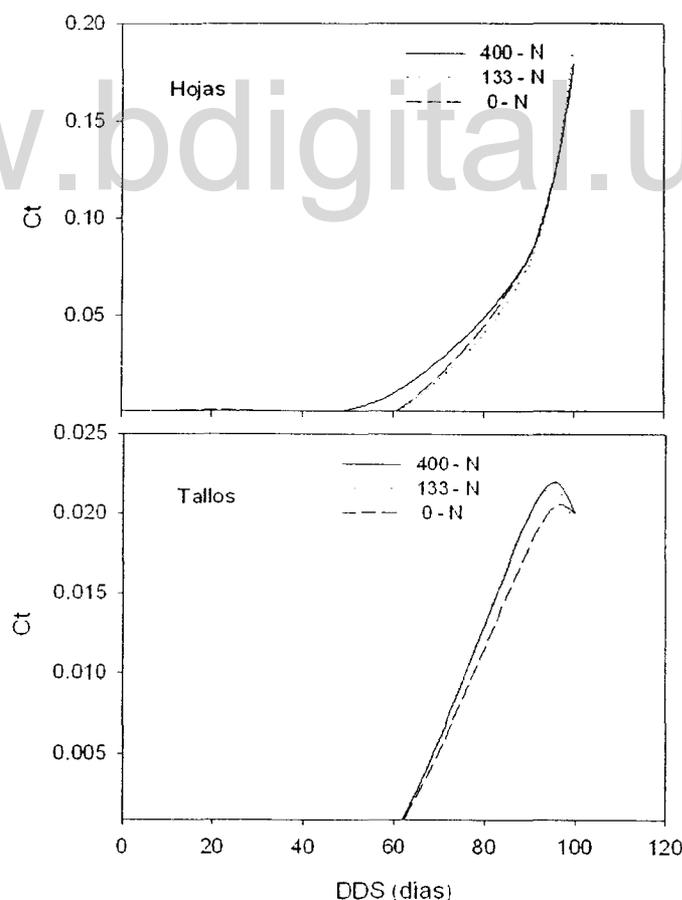
**Figura 55.** Coeficientes de asignación de asimilados a los diferentes órganos de la planta en el transcurso de los días después de la siembra (DDS), calculados por optimización utilizando el modelo de simulación para los tres tratamientos de fertilización nitrogenada. Estos coeficientes representan la proporción de la PPB que es asignada a cada órgano por día.



**Figura 56.** Relación de los coeficientes de asignación a los distintos órganos calculados por interpolación a partir de los valores obtenidos por calibración del modelo ( $Q_i$ ) y el índice de nutrición de nitrógeno (NNI) en las principales etapas fenológicas del cultivo y para los distintos tratamientos de fertilización nitrogenada. La ausencia de símbolos por tratamientos en alguna de la etapas fenológicas indica que no hubo asignación (ver texto).

### 6.5.3. Coeficientes de translocación

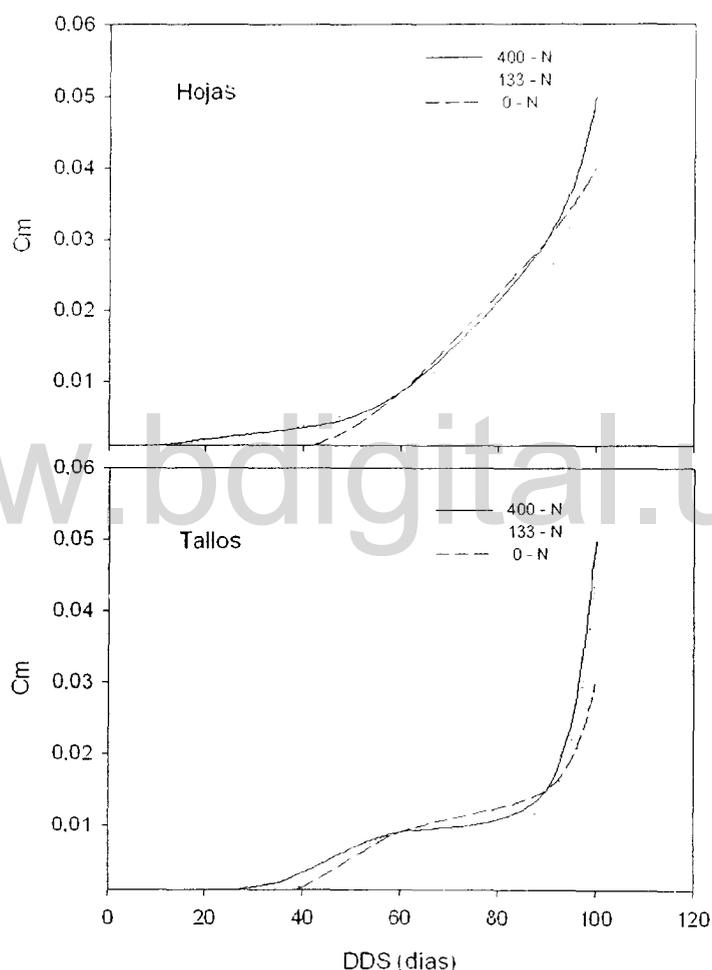
Los coeficientes de translocación de la biomasa de hojas y tallos hacia los tubérculos también fueron calculados por calibración del modelo en los tres tratamientos (Figura 57). Puede observarse que la tendencia de este proceso coincide con el análisis realizado anteriormente de la translocación, basado en la comparación de las curvas de crecimiento absoluto del cultivo con el crecimiento de los tubérculos. Es decir que después de la máxima expansión foliar y con la entrada de la senescencia (entre los 60 y 90 DDS) la tasa de translocación de asimilados hacia los tubérculos desde los órganos aéreos tiende a aumentar en todos los tratamientos. Sin embargo, el tratamiento de déficit de nitrógeno es similar en comparación con el de 400-N. Otro aspecto interesante es que el modelo indica que las hojas presentan tasas o coeficientes de translocación mayores que los tallos.



**Figura 57.** Coeficientes de translocación hacia los tubérculos desde hojas, tallos y estolones en el transcurso de los días después de la siembra (DDS) calculados por calibración del modelo en los tres tratamientos de fertilización. Estos coeficientes representan la proporción de la biomasa de hojas y tallos que es translocada por día.

#### 6.5.4. Coeficientes de mortalidad

Los coeficientes de mortalidad de hojas y tallos calculados por calibración en los diferentes tratamientos se presentan en la figura 58. Puede observarse como los mismos incrementaron progresivamente desde etapas tempranas de desarrollo hasta la cosecha siendo siempre mayor la mortalidad en las hojas, así como en los tratamientos de mayor fertilización nitrogenada.



**Figura 58.** Coeficientes de mortalidad de hojas y tallos en el transcurso de los días después de la siembra (DDS) calculados por calibración del modelo en los tres tratamientos de fertilización. Estos coeficientes representan la proporción de los compartimientos hojas y tallos que mueren por día.

### **6.5.5. Exudación**

Finalmente, la exudación radicular calculada por calibración del modelo se muestra en la tabla 22. Puede observarse que durante todo el desarrollo del cultivo los valores de exudación mantuvieron la siguiente tendencia: 0-N > 133-N > 400-N. En los tratamientos 0-N y 133-N la exudación comienza a incrementar aproximadamente a partir de los 25 DDS y en el tratamiento 400-N a partir de los 35 DDS. Todos los tratamientos alcanzaron los máximos valores cerca de los 60 DDS, y posteriormente disminuyen hasta la cosecha final. Es de hacer notar que el cálculo de la exudación con el procedimiento utilizado es el que absorbe todas las posibles fuentes de error, ya que toda la PPB que no es respirada ni incorporada en ningún órgano se direcciona hacia este flujo. En este sentido, los resultados del modelo no mostraron un posible aumento de este flujo como una respuesta al estrés por las condiciones limitantes de nitrógeno.

### **6.5.6. Respiración**

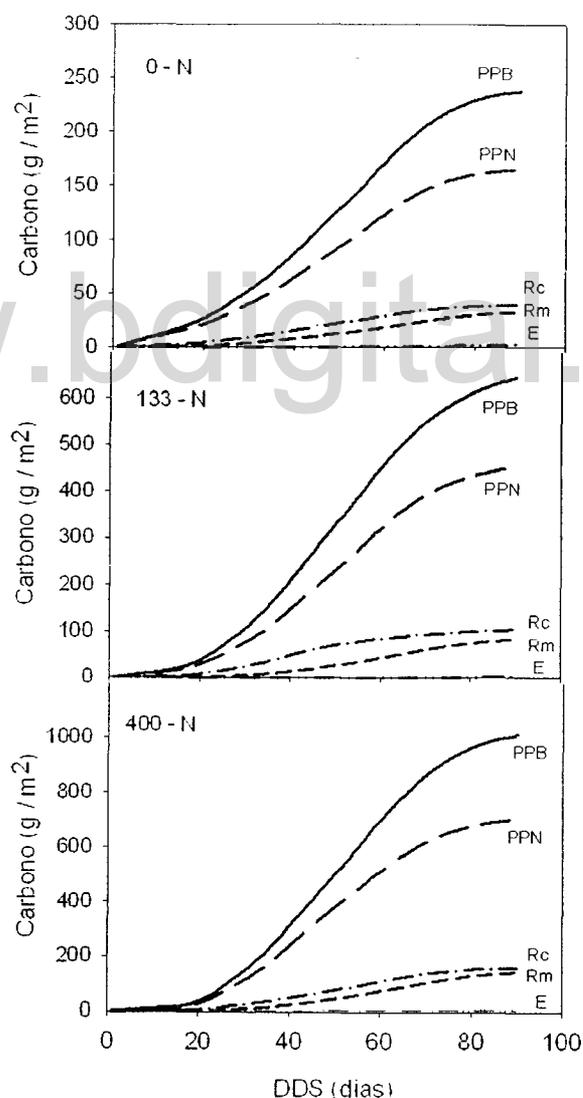
La respiración fue un componente funcional simulado con los datos medidos en el laboratorio (presentados en la sección anterior, 8.4) en cada uno de los órganos de los distintos tratamientos y etapas fenológicas del cultivo. Se observó un patrón de respiración en función de la dinámica de acumulación de biomasa de los distintos órganos (Tabla 22).

### **6.5.7. Procesos del balance de carbono**

Una vez calibrado el modelo para cada uno de los tres tratamientos pudo correrse para analizar los componentes funcionales del balance de carbono. Se pudo observar que el tratamiento 400-N presentó los mayores valores acumulados en el transcurso del tiempo (Figura 59, Tabla 22). Sin embargo, cuando se analizan en términos porcentuales las respiraciones de mantenimiento y crecimiento, se observa que no hay diferencias entre tratamientos, como ocurre con otros flujos (Tabla 22).

**Tabla 22.** Componentes del balance de carbono acumulados cerca de los 90 días después de la siembra del cultivo de papa expresado en cantidad ( $\text{g} / \text{m}^2$ ) y porcentajes (%). Producción primaria bruta (PPB), respiración de crecimiento (Rc), respiración de mantenimiento (Rm), respiración total ( $R_{\text{total}}$ ), exudación (E) y producción primaria neta (PPN).

Parámetro	0 - N	133 - N	400 - N
PPB	238,29 (100 %)	642,93 (100 %)	1012,1 (100 %)
Rc	38,79 (16,28 %)	104,29 (16,22 %)	160,79 (15,88 %)
Rm	32,73 (13,73 %)	82,89 (12,89 %)	144,34 (14,26 %)
$R_{\text{total}}$	71,52 (30,04 %)	186,42 (29,11 %)	292,09 (30,15 %)
E	2,20 (0,92 %)	2,24 (0,35 %)	6,76 (0,66 %)
PPN	164,57 (69,05 %)	453,52 (70,53 %)	700,11 (69,19%)



**Figura 59.** Tendencias simuladas de los distintos componentes funcionales del balance de carbono: Producción primaria bruta (PPB), respiración de crecimiento (Rc), respiración e mantenimiento (Rm), Exudación (E) y producción primaria neta (PPN).

## 7. Discusión

La respuesta de las plantas a diferentes tipos de estrés ambiental involucra cambios a nivel estructural y funcional que están regidos por procesos asociados al balance de carbono (Lambers *et al.* 1998c; Schurr *et al.* 2006). Las plantas pueden responder a la presión o heterogeneidad del ambiente a través de la plasticidad fisiológica o morfológica que permite optimizar el uso de los recursos, considerando además que la plasticidad de un atributo morfológico también puede ser una consecuencia de una mayor plasticidad fisiológica (Lambers *et al.* 1998c; Schurr *et al.* 2006). En este sentido, el cambio en los patrones de asignación de biomasa entre órganos puede constituir un mecanismo de adaptación o aclimatación frente a las presiones ambientales cambiando la relación costo-beneficio entre la biomasa asignada a uno u otro órgano (Brouwer 1962; Lambers *et al.* 1998; Osone & Tateno 2005; Schurr *et al.* 2006). Asimismo, la relación entre lo que se puede destinar a la acumulación de biomasa vegetativa y/o a procesos de mantenimiento puede cambiar en función de la disponibilidad de nitrógeno; por lo tanto, lo que no se asigna a la biomasa vegetativa puede tener repercusiones sobre otros componentes del balance de carbono (Lambers *et al.* 1998c; Lemaire & Millard 1999; Osone & Tateno 2005; Schurr *et al.* 2006).

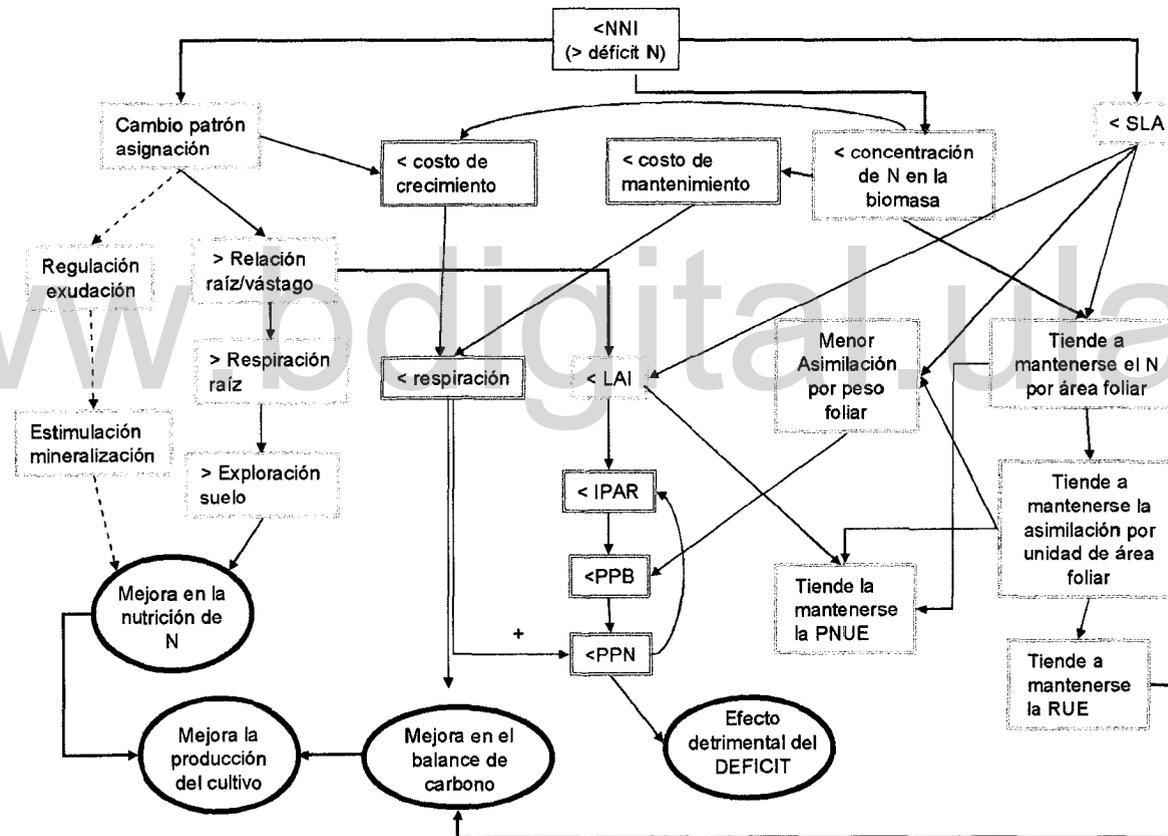
Es importante considerar que en esta investigación el cultivo de papa fue sometido a tres niveles de déficit de N contrastantes que se evidencian claramente al comparar el INN entre los tratamientos (Tabla 8 y Figura 38), por lo que los resultados fueron apropiados para analizar la respuesta de cultivo en función de las hipótesis planteadas. La respuesta de la fotosíntesis, distribución de la biomasa, respiración en oscuridad y balance de carbono de las plantas frente a las variaciones de la nutrición nitrogenada fue analizada desde diferentes niveles de observación: desde el **nivel de órganos** (ej. asimilación fotosintética en hojas, sumideros de fotoasimilados, plasticidad fenotípica), **planta entera** (ej. eficiencia en el uso de la radiación, asignación de biomasa y nitrógeno, relación vástago/raíz) y **del cultivo** (ej. productividad; índice de área foliar, eficiencia en el uso de la radiación); considerando además la relación de los procesos que ocurren entre los distintos niveles. En este sentido, se evaluaron las hipótesis planteadas analizando y comparando con los patrones y procesos observados en otros estudios (con otras especies cultivadas y silvestres).

A continuación se pretende discutir sistemáticamente cada una de las hipótesis planteadas en este trabajo: la del “**exceso de asimilados**” que propone que la fotosíntesis por unidad de área foliar tiende a mantenerse a pesar del déficit de N, lo que generaría asimilados que no podrían ser transformados en biomasa manteniendo el mismo patrón de asignación que en las plantas sin déficit, debido a la carencia de N para la biosíntesis (Sección 7.1), consecuentemente la hipótesis del “**cambio de asignación**” del carbono y nitrógeno, para evaluar de que manera son utilizados los fotoasimilados bajo condiciones de déficit y determinar la importancia relativa de los sumideros de carbono (Sección 7.2), y finalmente la hipótesis del “**cambio del balance de carbono**” para comprender las posibles respuestas de aclimatación fisiológica del cultivo de papa de manera integral. También se discute el modelo de crecimiento del cultivo, sus limitaciones y posibilidades de mejoramiento para que pueda ser utilizado como una herramienta en el manejo del cultivo (Secciones 7.3 y 7.4).

Consideramos que el cultivo de papa es un caso de estudio original e interesante para analizar el efecto de la nutrición nitrogenada sobre el balance de carbono debido a sus altas tasas de crecimiento, los cambios continuos y muy dinámicos en los patrones de asignación de la biomasa entre los órganos durante el desarrollo, la presencia de un sumidero muy dominante como son los tubérculos, el cual está formado por biomasa de bajo contenido de N y bajo costo de mantenimiento y en general la gran diferencia en calidad entre la biomasa de los distintos órganos, lo cual cambia los costos de crecimiento y mantenimiento al modificar el patrón de asignación de la biomasa.

En la figura 60 se ha intentado realizar una síntesis para explicar cual es el efecto del déficit de nitrógeno sobre el crecimiento y componentes del balance de carbono, integrando los resultados obtenidos en los diferentes niveles de estudio y con el uso del modelo de simulación, lo que permitirá orientar sistemáticamente la estructura de la discusión. Sin embargo el análisis integrado de esta figura se realizara al final de las discusiones.

**Figura 60.** Esquema sintético del efecto del déficit de nitrógeno sobre distintos componentes funcionales y estructurales asociados al balance de carbono del cultivo de papa. Se muestra la relación entre los distintos parámetros ecofisiológicos y del cultivo haciendo un análisis comparativo con respecto a lo observado en el tratamiento con menor déficit (400-N). En los rectángulos rojos se muestra la relación de parámetros foliares con la fotosíntesis, en los azules la relación de algunos componentes del balance del carbono, y los rectángulos de color verde algunas de las respuestas observadas y especuladas frente al déficit de nitrógeno. Las elipses indican las consecuencias de los procesos y relaciones entre las variables y parámetros del cultivo mostradas en las distintas cajas del esquema.



### 7.1. Asimilación de carbono y la hipótesis del “exceso de asimilados”.

Para discutir la hipótesis del “exceso de asimilados” y evaluar si fue confirmada por los resultados se tomaron en consideración los siguientes aspectos: a) la respuesta de la fotosíntesis a la concentración de nitrógeno foliar, b) la posible plasticidad fotosintética y/o morfológica de las hojas c) la existencia o no de un exceso de asimilados en relación con las posibilidades de biosíntesis en condiciones de déficit de N. En este sentido, la respuesta de la fotosíntesis fue analizada en función de las variaciones de la concentración de nitrógeno foliar entre los tratamientos y en diferentes etapas fenológicas observándose diferencias moderadas en la fotosíntesis por unidad de área foliar a pesar de las importantes variaciones de la concentración de nitrógeno foliar. Se discute si la respuesta moderada de la fotosíntesis al N se debe a modificaciones de atributos morfológicos (SLA) o de procesos fisiológicos (PNUE), así como la posible relación existente entre ambos. Finalmente se infiere sobre el efecto del déficit de N sobre la posible producción de exceso de asimilados y su relación con la limitación de la fotosíntesis (*feedback limitation of photosynthesis*).

#### a) Efecto de la concentración de N foliar sobre la fotosíntesis

La hipérbola no rectangular proporcionó excelentes ajustes de respuesta de la fotosíntesis a la radiación, y coherentes a lo medido en el campo. Este hecho ha sido respaldado por varios investigadores, a tal punto que actualmente representa el modelo empírico más utilizado para calcular las curvas de respuesta de la fotosíntesis a la radiación en diferentes formas de vida vegetal (Ögren 1993; Thornley 2002).

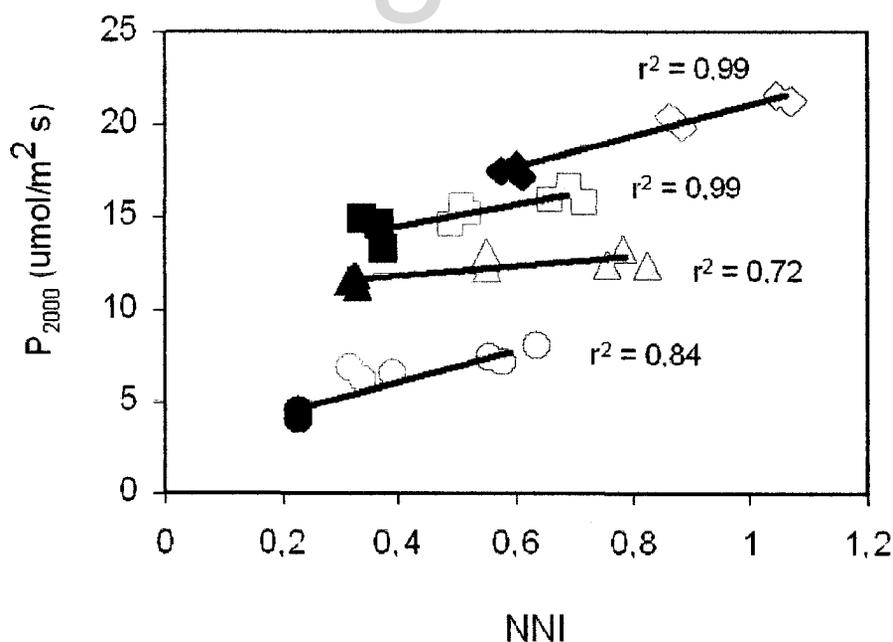
Por otra parte, al analizar el posible efecto de la conductancia estomática sobre la fotosíntesis en los distintos tratamientos de fertilización, se determinó que por etapas fenológicas los valores presentaron diferencias significativas, posiblemente haya sido mas por una respuesta a la variación de N, que a un posible efecto por el suministro de agua, el cual fue controlado cuidadosamente de la misma manera para todas las parcelas, por lo que se descarta un posible efecto negativo por déficit hídrico (Apéndice 3). Estos resultados no fueron discutidos a profundidad en comparación al posible efecto que sí pudo tener la nutrición nitrogenada sobre la fotosíntesis; sin embargo no se descarta que dicho parámetro ecofisiológico sea determinante en la capacidad

fotosintética de las plantas de papa, así como de numerosos cultivos y/o plantas silvestres analizadas al respecto (Evans 1983; Reich *et al* 1998, Lambers *et al* 1998c).

En este estudio se encontró que la fotosíntesis por unidad de área foliar presentó diferencias moderadas entre tratamientos contrastantes de fertilización nitrogenada, las cuales no fueron en general estadísticamente significativas; pero fueron consistentes en los diferentes muestreos con valores siempre algo mayores para 400-N. Sin embargo, las regresiones lineales entre  $N_f$  y fotosíntesis si fueron significativas (figura 25, Tabla 2). Esta respuesta moderada de la fotosíntesis frente a cambios importantes en el nitrógeno foliar se puede interpretar como una posible plasticidad fotosintética de las hojas frente a las condiciones de déficit de N; sin embargo para comprobar tal hecho, habría que determinar la composición química de proteínas asociadas a la fotosíntesis y/o la capacidad de regeneración de las mismas. En contraste, en otras investigaciones se ha determinado que la limitación de nitrógeno influye marcadamente en una disminución de la fotosíntesis foliar de distintas especies silvestres (Hirose & Werger 1987a; Anten & Werger 1996; Anten *et al.* 1998; Westbeek 1999; Pons & Westbeek 2002) y cultivadas (Evans 1983,1989; Anten *et al.* 1995a; Lambers 1998c; De Groot 2002), como se puede observar en la tabla 23.

La fotosíntesis máxima del cultivo de papa no llegó a alcanzarse con los niveles de radiación máximos medidos en el campo; sin embargo cuando se analiza a  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , condición cercana a la máxima radiación medida en campo, presentó correlaciones positivas pero relativamente bajas con la concentración de nitrógeno foliar, indicando una respuesta muy baja de la fotosíntesis a pesar de la gran variabilidad de la concentración de N foliar entre los distintos tratamientos de fertilización. Por ejemplo, a los 28 DDE, en hojas con diferencias de concentración de N de 22 % la diferencia en fotosíntesis a  $2000 \mu\text{mol/m}^2 \text{s}^{-1}$  fue de tan sólo 15 % entre tratamientos extremos; y a los 54 DDE, cerca del máximo LAI del cultivo, la diferencia de la concentración de N fue de 20 % mientras que diferencias en  $P_{2000}$  fue de tan solo 10 % entre los tratamientos extremos, mostrando como la respuesta no es proporcional al déficit. Esto confirma lo encontrado en un estudio preliminar con la misma variedad de papa (Diaz *et al.* 1999), resultado que había servido como base para plantear la hipótesis del “exceso de asimilados” y que en principio pareciera confirmar esta hipótesis. Contrariamente, en numerosas investigaciones se ha demostrado la fuerte

correlación entre la fotosíntesis foliar a saturación de luz ( $P_{max}$ ) y la concentración de nitrógeno foliar ( $N_f$ ) de diferentes especies vegetales cultivadas y silvestres, con metabolismo  $C_3$  o  $C_4$  (Hirose & Werger 1987a; Evans 1983, 1989; Anten & Werger 1996; Anten *et al.* 1995a; Anten *et al.* 1998; Lambers *et al.* 1998; Pons & Anten 2004), concluyéndose en algunos estudios que dicha relación tiende a ser lineal (Evans 1993a,b; Pons *et al.* 1993; Anten & Werger 1996; Anten *et al.* 1995a; Anten *et al.* 1998; Pons & Anten 2004); o a saturarse a un alto contenido de  $N_f$  (Evans 1983; Muchow & Sinclair 1994; Hikosaka & Terashima 1995; Terashima & Hikosaka 1995; Schieving & Poorter 1999), considerando el hecho de que la fotosíntesis puede estar limitada por el  $CO_2$  cuando los niveles de N foliar son altos (Hirose & Werger 1987; Lambers *et al.* 1998). Por otro lado, es posible que en este estudio la fotosíntesis máxima del cultivo de papa no logro alcanzar la saturación a las máximas radiaciones medidas en el campo, presumiblemente porque existen variaciones determinantes en la inversión de nitrógeno para el funcionamiento y estructura de las hojas, por lo que posiblemente no toda la concentración de N total de la hoja es destinada para este proceso.



**Figura 61.** Relación de la asimilación a  $2000 \mu\text{mol/m}^2 \text{s}^{-1}$  de radiación con el índice de nutrición de nitrógeno (NNI) en los distintos tratamientos de fertilización (negro= 0-N, rojo= 133-N y azul = 400-N) en el transcurso de los días después de la emergencia ( $\blacklozenge$  = 21,  $\blacksquare$  = 44,  $\blacktriangle$  = 64 y  $\bullet$  = 90).  $n = 3$ .

El mismo efecto se observa cuando se analiza la relación de la fotosíntesis a  $2000 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}^{-1}$  con el NNI en los distintos tratamientos (Figura 61), donde la tendencia general es que la fotosíntesis aumenta con el NNI, pero lo hace de forma muy moderada, especialmente durante el inicio de la tuberización y la máxima expansión foliar. Durante el inicio de la tuberización el NNI disminuyó casi 50 % en el tratamiento 0-N con respecto al 400-N, mientras que la  $P_{2000}$  solo disminuyó 15 %. Durante la máxima expansión foliar disminuyó en 60 % mientras que la fotosíntesis lo hizo en tan solo 10 % por unidad de área foliar. Sin embargo, no fue posible conseguir en la bibliografía información alguna sobre la relación entre ambos parámetros, posiblemente porque pertenecen a escalas de análisis diferentes; es decir, la fotosíntesis es un parámetro ecofisiológico que se analiza a nivel foliar y el NNI es considerado un parámetro del cultivo. Aun así, se pudo observar que dicha relación permite corroborar lo planteado anteriormente, con respecto a la poca variación del la  $P_{2000}$  por unidad de área a pesar de los marcados cambios en el estatus nitrogenado del cultivo.

Los resultados obtenidos en este estudio forman parte de las numerosas investigaciones donde se ha determinado el efecto que tienen los factores ambientales sobre la respuesta de la fotosíntesis máxima a saturación de luz (Wardlaw 1990; Lambers *et al* 1998c; Schurr 2006), así como sus interacciones sinérgicas. En este sentido, Anten & Werger (1996) estudiando la distribución del N en plantas dominantes y subordinadas de *Amaranthus dubius*, encontraron que las plantas dominantes presentaron una mayor capacidad fotosintética ( $P_{\text{max}}$ ) por unidad de N que las plantas subordinadas (Tabla 23), posiblemente porque las hojas de las plantas dominantes reciben mayor radiación, este hecho guarda mucha relación con lo analizado en este trabajo, donde se observó que la mayor fotosíntesis y su eficiencia por unidad de nitrógeno fue encontrada en los estratos altos de las plantas de todos los tratamientos, sin embargo hay que resaltar el hecho de que las variaciones de dichos parámetros foliares también ocurrieron a nivel de individuo con diferencias evidentes entre estratos del dosel; por ejemplo durante la máxima expansión foliar la  $P_{\text{max}}$  del tratamiento sin limitación de N (400-N) presentó una diferencia de 36 % entre estratos del dosel (arriba y abajo). Por lo tanto, es probable que en este trabajo las diferencias de la  $P_{\text{max}}$  entre estratos del dosel del cultivo de papa encontradas a nivel de individuos se deban a las variaciones en la distribución vertical del nitrógeno y radiación en el dosel; hecho que

ha sido estudiado por varios investigadores pero haciendo muchos énfasis en analizar diferencias entre individuos sometidos a distintas condiciones de N y luz (Hirose & Werger 1987b; Anten *et al* 1995a,b; Anten & Werger 1996; Anten *et al* 1998; Hikosaka *et al* 1999; De Groot 2002; Dias-Filho 2002), tal es el caso de Dias-Filho (2002) quien determinó que la respuesta de la fotosíntesis a saturación de luz ( $P_{max}$ ) de *Brachiaria brizantha* y *Brachiaria humidicola* tiende a ser mayor en plantas creciendo bajo sol en ambas especies (Tabla 23), y especula que las diferencias de la  $P_{max}$  entre las plantas del sol y sombra fue principalmente por una aclimatación morfológica a la luz ambiental reduciendo la cantidad de tejido fotosintético por unidad de área foliar en plantas de sombra. En este sentido, De Groot (2002) encontró que la  $P_{max}$  fue mayor en plantas de tomate que disponían de más N y radiación, y resultó más sensible a la disminución de la radiación en comparación con el bajo suministro de N, mientras que la combinación de una baja radiación y N hizo que la  $P_{max}$  disminuyera significativamente (Tabla 23).

Con respecto a los demás parámetros de la hipérbola no rectangular se observó que el parámetro  $q$  (factor de curvatura) es mucho más variable entre tratamientos en comparación al rendimiento cuántico ( $m$ ) que incluso a veces no presentó diferencias cuando se analiza por estratos del dosel, pero siendo muy evidente la disminución de ambos parámetros durante el desarrollo del cultivo. Por otro lado, el “ $q$ ” aumentó en la medida que había más disponibilidad de nitrógeno, indicando que la saturación de luz se podría alcanzar más rápido. Estos resultados concuerdan con los encontrados por Wetsbeek (1999) que trabajando con distintas formas de vida observó que los parámetros  $m$  y  $q$  presentaron diferencias significativas entre individuos que crecían en condiciones contrastantes de N, pero no observó un claro patrón entre especies y tratamientos. Es importante resaltar que los parámetros de la hipérbola no rectangular pueden ser afectados principalmente por la disponibilidad de N y la radiación, y desde luego que por las características intrínsecas de las formas de vida vegetal (Ögren 1993; Anten *et al.* 1998; Lambers *et al* 1998c; Wetsbeek 1999; Dias-Filho 2002; Thornley 2002). En este sentido, Dias-Filho (2002) observó que el rendimiento cuántico fue poco afectado por el régimen de luz en dos especies de gramíneas  $C_4$ , pero tiende a ser más alta en plantas bajo sombra; mientras que Anten *et al.* (1998) determinó que el

promedio de valores de  $m$  fue ligeramente superior en las especies  $C_4$  que en las  $C_3$  (Tabla 23).

**Tabla 23.** Respuestas de los parámetros de la hipérbola no rectangular a la radiación y contenido de nitrógeno foliar de diferentes especies vegetales obtenidos en distintos ensayos experimentales.

Especie	Tratamientos	$P_{max}$	$m$	$q$	Resp	Autor (es)
<i>Lycopersicon esculentum</i> (d)	320-N vs 300 PAR	24,5a		0,82a		De Groot (2002 )
	170-N vs 300 PAR	16,0b		0,81a		
	320-N vs 70 PAR	11,3c		0,83a		
	170-N vs 70 PAR	8,5c		0,82a		
	(N= mg /g día) PAR = $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$					
<i>Brachiaria brizantha</i> (m*)	(Sol) 2000 PAR	32	0,044		3,15	Dias-Filho (2002)
	(Sombra) 2000 PAR	25	0,052		2,37	
<i>Brachiaria humidicola</i> (m*)	(Sol) 2000 PAR	35	0,055		3,78	
	(Sombra) 2000 PAR	30	0,067		2,51	
<i>Xanthum canadense</i>	Nf = 0,5 g/m <sup>2</sup>	8	0,039	0,89	0,45	Hikosaka <i>et al.</i> (1999)
	Nf = 1g/m <sup>2</sup>	17	0,056	0,84	0,98	
<i>Leersia hexandra</i> (m)	Nf = 65,3	15,3	0,0416	0,65	0,91	Anten <i>et al.</i> (1998)
<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (m)	Nf = 74,8	11,9	0,0395	0,821	0,91	
<i>Paspalum fasciculatum</i> (m*)	Nf = 59,9	13,5	0,0487	0,76	0,60	
<i>Hyparrhenia rufa</i> (m*)	Nf = 26,1 (dense) (N <sub>f</sub> = mmol/m <sup>2</sup> )	9,35	0,044	0,75	0,42	
<i>Amaranthus dubius</i> (d*)	Dominantes (Nf = 111,8)	31,05	0,0479	0,68	1,23	Anten & werger (1996)
	Subordinadas (N <sub>f</sub> = 89,1) (N <sub>f</sub> = mmol/m <sup>2</sup> )	14,40	0,0487	0,789	0,60	
<i>Oryza sativa</i> (m)	N <sub>f</sub> = 82 b	12	0,0431	0,747	0,85	Anten <i>et al.</i> (1995a,b)
<i>Glycine max</i> (d)	N <sub>f</sub> = 113,4 a	10	0,0430	0,722	1,22	
<i>Sorghum bicolor</i> (m*)	N <sub>f</sub> = 66,6 c	20	0,0494	0,855	0,87	
<i>Amaranthus cruentus</i> (d*)	N <sub>f</sub> = 84 b (N <sub>f</sub> = mmol/m <sup>2</sup> )	18	0,0500	0,826	0,97	
<i>Solidago altissima</i> (d)	Cobertura cerrada	17,7	0,058	0,53	0,82	Hirose & Werger (1987b)
	Cobertura abierta (Nf = 2 g/m <sup>2</sup> )	19,6	0,061	0,54	0,88	

Parámetros de la hipérbola no rectangular: fotosíntesis máxima ( $P_{max}$ ,  $\mu\text{mol/m}^2 \text{s}$ ), rendimiento cuantico ( $m$ ,  $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$ ), factor de curvatura, y respiración (Resp,  $\mu\text{mol/m}^2 \text{s}$ ) PAR = radiación fotosintéticamente activa en  $\mu\text{mol/m}^2 \text{s}$ , N = nitrógeno aplicado, Nf = nitrógeno foliar, m = monocotiledóneas, d = dicotiledóneas, m o d con \* significa que son plantas  $C_4$  de lo contrario son  $C_3$ .

### **b) Área foliar específica y eficiencia en el uso del nitrógeno**

Como ya hemos dicho, un resultado que podría parecer sorprendente de este estudio es que la variación de la nutrición nitrogenada no tuvo importantes repercusiones sobre la fotosíntesis por unidad de área foliar, lo cual parece contradecir lo encontrado por otros autores. Sin embargo, cuando se analiza la respuesta de la fotosíntesis expresada por unidad de peso foliar a la concentración de N si se encuentran diferencias significativas entre tratamientos (figura 25), lo que se relaciona con los fuertes cambios en el SLA en respuesta al déficit de N. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Poorter & Evans (1998) quienes evaluaron la PNUE y SLA en diferentes formas de vida (árboles, arbustos y hierbas) en respuesta a las variaciones de la radiación (200 y 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), y determinaron que en ambas condiciones las especies presentan tasas de fotosíntesis similares por unidad de área independientemente de las variaciones del SLA. Sin embargo, cuando se analizó la fotosíntesis por unidad de peso, fue mucho mayor en las especies con un mayor SLA. Posteriormente, con las mismas especies y tratamientos de radiación, Evans & Poorter (2001) analizaron la ganancia de carbono y el SLA, encontrando que las diferencias entre las tasas de fotosíntesis a saturación de luz, expresada por unidad de área y peso, fueron causadas por modificaciones en el SLA, tal como parece ocurrir en este estudio. Entonces, partiendo del análisis del efecto del SLA sobre la fotosíntesis, se infiere que las plantas tienden a ajustar la cantidad de nitrógeno entre funciones fotosintéticas y no fotosintéticas relacionadas con la estructura de la hoja y de esta manera conseguir la relación óptima entre el área y peso foliar, así como lo proponen algunos autores (Grindlay 1997; Osoné & Tatenó 2003), lo que a la vez puede estar influyendo para que aumente o se mantenga la eficiencia en el uso del nitrógeno (PNUE). Otro aspecto que puede ser determinante en la variabilidad de dichos parámetros foliares, es el tipo de crecimiento, pues las características de crecimiento rápido del cultivo pudiera ser sustentado por los resultados de varios investigadores, quienes en condiciones sin limitación de N evaluaron el uso del carbono y nitrógeno de especies silvestres, encontrando como patrón general que las especies de crecimiento rápido tienden a fijar más carbono por unidad de peso de la planta (Poorter *et al* 1990) y utilizan proporcionalmente menos C para la respiración (Poorter *et al* 1995), además de que tienden a asignar más N para las hojas y mantienen una alta PNUE (Poorter *et al* 1990;

1995; Lambers et al 1998c; Scheurwater 1999), además de presentar una alta plasticidad fenotípica frente a las variaciones del ambiente (Chapin 1980; Poorter *et al* 1991; Poorter *et al* 1995; Lambers *et al* 1998b,c).

En este trabajo, también se observó una relación positiva entre la PNUE y el SLA (Figura 24C), corroborando lo encontrado en varios estudios donde se ha demostrado la fuerte correlación existente entre ambos parámetros (Poorter & Evans 1998; Pons *et al.* 2004; Onoda *et al.* 2004). Este resultado indica que el SLA del cultivo de papa responde sensiblemente a las condiciones de déficit de N, modificando la estructura de la hoja de forma que tiende a conservarse la concentración de N por unidad de área foliar y de esta forma se mantienen relativamente constantes las tasas de fotosíntesis. Sin embargo cabe preguntarse, *¿qué ventaja le daría a la planta mantener la tasa de fotosíntesis constante por unidad de área foliar cuando está disminuyendo drásticamente el área foliar y como consecuencia disminuyendo su capacidad de interceptar radiación?* Esto quiere decir que si bien por unidad de área la fotosíntesis no responde al déficit de N si lo hace por unidad de biomasa foliar, lo que puede explicar en gran parte la diferencia de producción entre los tratamientos ya que por unidad de biomasa foliar producida se ve reducida la ganancia de carbono. Lo que cabe preguntarse es si el mantener constante la fotosíntesis por unidad de área constituye algún tipo de mecanismo de respuesta al déficit o es simplemente una consecuencia de los cambios en el SLA.

Es importante destacar que no es nada nuevo que el SLA ha sido considerado uno de los parámetros más importantes para analizar parte de la variación de la tasa relativa de crecimiento de plantas, así como las respuestas plásticas frente a condiciones de estrés ambiental (Lambers 1998a; Westbeek 1999; Lambers *et al* 1998bc; Shipley & Almeida-Cortez 2003), por lo que se presume que la fotosíntesis del cultivo de papa en condiciones limitantes de N no está obedeciendo directamente a una plasticidad fotosintética como tal; sino más bien a una plasticidad fenotípica a través de la modificación del SLA, que contribuye indirectamente en mantener la tasa de asimilación. En contraste, se presume que para poder determinar si existe alguna respuesta de la planta a través de la plasticidad fotosintética frente a las variaciones de N foliar, habría que medir y determinar la proporción del N fotosintético que es utilizado para la regeneración de proteínas y complejos cosechadores de luz. como los

componentes que demandan más nitrógeno (Evans 1983, 1989; Poorter & Evans 1998; Evans & Poorter 2001; Pons & Westbeek. 2004; Onoda *et al.* 2004).

En esta investigación se observó que el SLA era mayor en la medida que el suministro de N aumentaba, alcanzando valores entre la emergencia y cosecha (8 y 75 DDE respectivamente) de 106 a 134 cm<sup>2</sup>/g para el tratamiento de déficit severo (0-N), de 123 a 136 cm<sup>2</sup>/g para el de 133-N, y de 134 a 146 cm<sup>2</sup>/g para el tratamiento 400-N. En contraste, Vos & Biemond (1992), trabajando con otra variedad de papa (Bintje) y estableciendo tres tratamientos de fertilización de 2,5 (N1), 8 (N2) y 16 (N3) g N por planta, observaron que a mayor suministro de N resulta un menor SLA, encontrando desde los 30 hasta los 100 DDE valores entre 170 y 420 cm<sup>2</sup>/g (N3), 169 y 500 cm<sup>2</sup>/g (N2) y 180 y 490 cm<sup>2</sup>/g para el tratamiento N1; finalmente infieren que las diferencias en las respuestas de las variedades de papa a través de la modificación del SLA frente a la variación en la disponibilidad de N pueden estar asociadas a sus características intrínsecas, desde la genética hasta sus patrones fenológicos; así como a los posibles tipos de respuestas frente a las condiciones climáticas donde crecían. Por otro lado, al referirnos a las plantas de papa como una especie con características herbáceas, podemos afirmar que el SLA se encuentra dentro de los valores aceptables en comparación a los observados en otras investigaciones con la papa y otras especies herbáceas (Vos & Biemond 1992; Reich *et al* 1998, Wetsbeek 1999), a tal punto que Reich *et al* (1998) analizando el efecto de distintos parámetros foliares como el SLA en distintos grupos funcionales y ecosistemas, determinó los siguientes valores promedios: 188 cm<sup>2</sup>/g para las hierbas, 112 cm<sup>2</sup>/g para los arbustos y árboles de hoja ancha, y 48 cm<sup>2</sup>/g en especies de árboles de hoja delgada.

Los valores de PNUE obtenidos en este estudio desde la emergencia hasta el inicio de la senescencia, oscilaron entre 57 y 34  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol N s}^{-1}$  para el tratamiento de déficit severo (0-N), de 62 a 44  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol N}^{-1} \text{ s}^{-1}$  para 133-N, y entre 72 y 50  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol N}^{-1} \text{ s}^{-1}$  para el tratamiento 400-N, es decir que la eficiencia del uso del N presentó una tendencia a aumentar a medida que disminuye el déficit de N, aunque las diferencias entre tratamientos no siempre resultaron significativas (tabla 6). Es preciso considerar que en los últimos años han sido muy pocos los estudios publicados sobre aspectos ecofisiológicos del cultivo de papa; por lo tanto no existe suficiente información que permita comparar la PNUE con otras variedades. En contraste, existen

numerosas investigaciones con especies silvestres de diferentes formas de vida donde se ha determinado la PNUE, evaluando su variabilidad en función de los cambios ambientales (Anten *et al.* 1995a; Anten *et al.* 1998c, Poorter & Evans 1998; Westbeek 1999, Pons & Westbeek. 2004; Onoda *et al.* 2004), incluso observando importantes variaciones entre tipos de metabolismos (C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>), como en el estudio de Anten *et al.* (1995a) que encontraron que la PNUE medida en plantas cultivadas como *O. sativa* y *S. bicolor* (metabolismo C<sub>4</sub>) tenían mayor PNUE que las especies de metabolismo C<sub>3</sub> como *G. max* y *A. cruentus*; en contraste la PNUE de la gramínea C<sub>3</sub> *L. hexandra* fue similar a la gramínea C<sub>4</sub> *P. fasciculatum* (Anten *et al.* 1998).

Se han planteado varias explicaciones para comprender la variabilidad de la PNUE a diferentes escalas de observación; analizando desde los cambios en la proporción de compuestos de N orgánico asignado a funciones fotosintéticas y no fotosintéticas (Novoa & Loomis 1981; Poorter & Evans 1998; Evans & Porter 2001, Onoda *et al.* 2004, Pons & Westbeek. 2004), en la asignación de N entre los complejos cosechadores de luz, transporte de electrones y fijación de CO<sub>2</sub> (Pons *et al.* 1993,1994; Poorter & Evans 1998; Westbeek 1999; Evans & Poorter 2001; Pons & Westbeek. 2004), en la fracción de radiación absorbida (Pons & Westbeek. 2004); así como en el posible cambio del estado de activación de la Rubisco (Evans 1989; Pons *et al.* 1994, Westbeek 1999). Por lo que no se descarta que algunos de los factores mencionados anteriormente actúen sinérgicamente sobre la PNUE (Lambers 1998a; Lambers *et al.* 1998c, Poorter & Evans 1998). Otra posible explicación es que la fracción de N asignado a funciones no fotosintéticas de la hoja se mantiene relativamente constante, mientras que disminuye la fracción a funciones fotosintéticas y por ende la PNUE a medida que aumenta el déficit de N. Por otro lado, Lawlor (2002) presume que en condiciones limitantes de N, los posibles cambios en la acumulación de biomasa radicular y el incremento de N hacia estos órganos permitirían mantener la relación C/N del cultivo e incrementar la asimilación de carbono por unidad de N.

### **7.1.3. Inferencias sobre la asignación del N foliar a funciones fotosintéticas y no fotosintéticas**

Los resultados de esta investigación muestran que a pesar de las condiciones contrastantes de nutrición nitrogenada, en general las diferencias en PNUE entre tratamientos no fueron muy marcadas. Por ejemplo, a los 28 DDE la concentración de N disminuyó 23 % por efecto del déficit mientras que la PNUE disminuyó tan solo 12 %. Esto indica que es posible que las plantas de papa en condiciones de estrés por déficit de nitrógeno puedan presentar respuestas de aclimatación a través de cambios plásticos a nivel funcional o estructural, así como ocurre con otras especies silvestres y cultivadas (Lambers *et al.* 1998; Schurr *et al.* 2006). Sin embargo, se presume que la posible plasticidad del cultivo de papa depende directamente del posible costo beneficio existente entre la asignación de N a funciones fotosintéticas (nivel funcional: complejos cosechadores de luz, regeneración de la rubisco), y no fotosintéticas (nivel estructural, espesor de la hoja, paredes celulares) a través de modificaciones del SLA, que también pudiera influir directa o indirectamente sobre las tasas de fotosíntesis. Otros investigadores han logrado estimar a través de diferentes métodos, patrones de asignación de nitrógeno a funciones fotosintéticas y no fotosintéticas en respuesta a las variaciones ambientales (Poorter & Evans 1998; Evans & Poorter 2001; Lawlor 2002; Pons & Westbeek. 2004; Onoda *et al.* 2004).

Aun cuando los resultados presentados en este estudio no permiten concluir sobre como es la distribución de nitrógeno entre las funciones fotosintéticas y no fotosintéticas de la hojas, se pueden hacer inferencias analizando la posible influencia del SLA sobre la conservación de nitrógeno foliar y la fotosíntesis, indicando que en condiciones de déficit severo es posible encontrar un costo-beneficio entre el N asignado a las paredes celulares (SLA) y para la regeneración de proteínas del aparato fotosintético; en todo caso, lo importante sería conocer las proporciones de asignación de N. En este sentido, Evans & Poorter (2001) infieren que pueden existir dos tipos de costo-beneficio durante la repartición del N entre las funciones fotosintéticas; un costo-beneficio entre el N que se asigna para la captación luz, la capacidad transportadora de electrones, así como para la asignación de proteínas; y un segundo costo-beneficio entre el área foliar y el contenido de N por unidad de área, debido a las modificaciones del SLA. En concordancia con esto, Onoda *et al.* (2004) encontró que una relación negativa

entre el N en paredes celulares y N en la Rubisco implica un costo benefició entre la asignación de N para la fotosíntesis y para tejidos estructurales con el fin de incrementar la tasa o duración de la asimilación de carbono, modificaciones estructurales que pueden estar ocurriendo en el cultivo de papa de este experimento como una respuesta de aclimatación al déficit de N, posiblemente aumentando la asignación de nitrógeno a funciones no fotosintéticas.

Por otro lado, Westbeek (1999) y Pons & Westbeek (2004) analizaron las diferencias en la asignación de N foliar para funciones fotosintéticas y no fotosintéticas y sus repercusión sobre la PNUE en *Galinsoga ciliata* (herbácea anual de crecimiento rápido), *Origanum vulgare* (herbácea perenne de crecimiento rápido), *Populus nigra* (árbol de crecimiento rápido en hábitats ricos en nutrientes) y *Quercus nigra* (árbol de crecimiento lento). Ellos presumen que una gran cantidad de N secuestrado en las paredes celulares (> peso foliar específico, LMA) y la inversión de N fotosintético en complejos cosechadores de luz en los dos árboles, son las razones por las que se encontró un bajo PNUE comparado con las dos especies herbáceas. Estos dos factores combinados (N y LMA) resultan en una considerable mayor masa de paredes celulares (30%) en los árboles en comparación con las especies de herbáceas. En este sentido, Evans & Poorter (2001) determinaron que el complejo de proteínas-pigmentos decrece cuando las plantas crecen en condiciones de alta luz, mientras que el N para la capacidad transportadora de electrones permanece igual, y el N en la Rubisco incrementa; concluyendo que estos sumideros comprenden un 85% del N orgánico en condiciones de baja y alta luz, y el 15 % restante es invertido en otros compuestos tales como ácidos nucleicos y proteínas de las paredes celulares.

En concordancia con lo anterior, Poorter & Evans (1998) no determinaron directamente como es invertido el N en compuestos fotosintéticos; pero calcularon la cantidad de N invertido en el tilacoides, considerándola una manera conservadora de estimar el N fotosintético, observando que las especies con menor SLA tienen considerablemente menos N en los tilacoides que aquellas con mayor SLA en respuesta a diferentes condiciones de luz. En este sentido, Onoda *et al.* (2004) encontraron diferencias significativas en la capacidad fotosintética como una función del contenido de N foliar por unidad de área, entre plantas de *Polygonum cuspidatum* de germinación temprana y tardía; encontrando que la alta PNUE en plantas de germinación tardía fue

causada principalmente por una gran asignación de N a la Rubisco (28 %), en comparación con la germinación temprana (18 %). Entonces Onoda *et al.* (2004) concluyen que el N en la Rubisco y la PNUE decrecen con un incremento del LMA (masa foliar específica) y por consiguiente aumenta el contenido de N en las paredes celulares; por lo tanto, la alta capacidad fotosintética en plantas de germinación tardía fue lograda asignando más N a las proteínas fotosintéticas (30 a 40 % del N total foliar) a expensas de las paredes celulares.

#### 7.1.4. Efecto de la ubicación en el dosel

En este estudio se observó claramente como las hojas de un mismo estrato mantuvieron relativamente constante el nitrógeno por unidad de área foliar a pesar de la marcada variación de la concentración de N foliar por unidad de peso (figura 27A). En contraste, se observa que si existen diferencias entre estos parámetros cuando se compara entre estratos del dosel. Por otro lado, la fuerte relación entre el SLA y el %N<sub>f</sub> permite inferir que las hojas tienden a ser más delgadas o menos densas (> SLA) cuando la concentración de N es menor (hojas de la parte baja del dosel); sin embargo se observó que el nitrógeno por unidad de área no cambia significativamente entre tratamientos a pesar de las variaciones del SLA (Tabla 6), por lo que posiblemente también tienden a regular el N foliar por unidad de área necesario para mantener las tasas de asimilación independientemente del estrato donde se encuentren las hojas. Nuestros resultados coinciden con los resultados obtenidos por Poorter & Evans (1998) y Evans & Poorter (2001) que observaron además que las especies con mayor SLA tienen significativamente mayor concentración de nitrógeno total, la cual es también mayor cuando la radiación es alta, y este hecho es respaldado por otros trabajos donde demuestran que en plantas de diferentes alturas la distribución vertical del N está fuertemente influenciada por los niveles de PAR incidentes, y que durante el desarrollo del dosel ocurre una redistribución del N desde las hojas de la parte baja a los estratos altos (Hirose & Werger 1987b; Pons *et al.* 1993; Anten & Werger 1996). Además que en los estratos altos se encuentran los primordios foliares y hojas más jóvenes que demandan más N para la fotosíntesis (Anten & Werger 1996). Presumiblemente en este estudio las hojas del cultivo de papa que entran en la senescencia (hojas del estrato bajo), que es más marcada después de la máxima expansión foliar y que a pesar de

seguir manteniendo una baja actividad fotosintética, pudieran estar translocando parte de su nitrógeno hacia las hojas del estrato superior que presenta los mayores valores de  $P_{max}$  durante todo el ciclo, además de otra posible proporción de N destinado hacia los tubérculos con fines de almacenamiento, crecimiento y mantenimiento.

La eficiencia en el uso del nitrógeno fotosintético (PNUE) presentó diferencias significativas entre estratos del dosel, encontrándose que las hojas del estrato alto siempre presentaron mayores tasas de fotosíntesis por unidad de N que las hojas ubicadas en el estrato bajo, indicando que existe una variabilidad que presumiblemente esta asociada a los cambios del SLA como respuesta al gradiente de radiación y nitrógeno existente. Estos resultados indican que aparte del nitrógeno, es posible que la radiación represente otro factor ambiental determinante en las modificaciones del SLA y como consecuencia también afectaría la PNUE entre estratos del dosel. Según Evans (1993ab) y Evans & Poorter (2001), las plantas se pueden aclimatar a las variaciones de la luz cambiando la fracción de biomasa invertida en los distintos órganos, modificando el área foliar por unidad de biomasa invertida en hojas, o cambiando la inversión relativa de N entre componentes fotosintéticos; mientras que Poorter & Evans (1998) observaron que especies con mayor SLA mostraron una mayor PNUE que las especies de menor SLA cuando crecían en condiciones contrastantes de luz. Por lo tanto, es probable que lo mismo este ocurriendo en el cultivo de papa pero a nivel de individuos cuando se considera el gradiente de radiación interceptada por estratos del dosel; es decir las hojas de una misma planta de papa puede presentar respuestas de aclimatación tanto funcionales como estructurales en ambos estratos, y se presume que principalmente se debe al efecto de la radiación incidente y su relación con la distribución vertical de N.

En este estudio se observó que los mayores valores de SLA se presentaron en la hojas del estrato bajo del dosel (hasta 25 cm), como una posible respuesta de la planta para maximizar la interceptación de la radiación. En este sentido, en varios estudios se ha demostrado que las hojas con menor SLA absorben eficientemente más luz por unidad de área, debido a la mayor cantidad de clorofila por unidad de área, en comparación a un mayor SLA donde se invierte más N fotosintético en complejos cosechadores de luz que lo que se invierte en Rubisco (Evans 1989, 1993; Poorter & Evans 1998; Pons & Westbeek 2004). Esto podría traer como consecuencia una menor pendiente de la

relación  $P_{\max}$  vs  $N_f$  (Evans 1989). Entonces una menor  $P_{\max}$  por unidad de  $N_f$  de las plantas en las hojas del estrato bajo puede ser atribuida a una menor PAR interceptada por las hojas.

### c) Producción de asimilados

Cabe preguntarse si realmente se produce un “exceso de asimilados” cuando aumenta el nivel de déficit de N. Si bien los resultados muestran que la respuesta de la fotosíntesis por unidad de área frente a la variación de la nutrición nitrogenada fue bastante moderada (excepto tal vez durante la primera etapa), mientras que la fotosíntesis por unidad de peso si responde de una forma mucho mas proporcional al déficit de N. Esto indica que la variación en el SLA parece ser el factor que controla la cantidad de asimilados producidos por la biomasa foliar, por lo que no es evidente que haya un exceso de asimilados en los tratamientos con déficit. Por otro lado, en la bibliografía se hace referencia a aquellas plantas que por limitación de N disminuyen su capacidad fotosintética trayendo como consecuencia una acumulación excesiva de asimilados pero solo en las hojas (Wardlaw 1990; Lambers *et al* 1998b,c; De Groot 2002). En consecuencia se puede decir que se cumplió la hipótesis de que la fotosíntesis por unidad de área se mantiene, pero no parece ser tan evidente que haya un exceso de asimilados, sino que se siguen produciendo continuamente para asignarlos a funciones de almacenamiento y mantenimiento.

Recientes evidencias han demostrado que plantas herbáceas en condiciones de estrés ambiental pueden producir un exceso de asimilados en relación a su demanda inmediata, y que por no ser utilizados para la producción de nueva biomasa pueden ser transportados a las raíces (Wardlaw 1990; Lambers & Atkin 1995; Lambers *et al* 1998b,c); planteándose además como posible vía alternativa el hecho de que las especies herbáceas de crecimiento lento a mayor suministro de nitrato pueden presentar altas tasas de fotosíntesis por presentar una pequeña limitación de fotosíntesis “feedback inhibition”; en contraste con las especies leñosas de crecimiento lento que bajo las mismas condiciones tienden a presentar bajas tasas de fotosíntesis debido a la “feedback inhibition” (Wardlaw 1990; Lambers *et al* 1998b). En este sentido, De Groot (2002) evaluó la limitación de la fotosíntesis de *Lycopersicon esculentum* bajo condiciones de déficit N, planteándose la hipótesis de que la fotosíntesis es más limitada por la

utilización de fotoasimilados a alta radiación que a baja radiación; y además presumen que el exceso de asimilados se debe a que el transporte y/o utilización puede estar limitado por la carencia de un sumidero directo o de un sumidero fuerte (Rogers *et al.* 1998; De Groot 2002).

Sin embargo, los resultados de esta investigación contrastan con varias investigaciones donde se determina que la limitación del nitrógeno puede afectar la fijación de carbono en la fotosíntesis, por los posibles efectos de la acumulación de carbohidratos en las hojas, cambios en el uso de asimilados y limitación de la fotosíntesis por retroalimentación (Rogers *et al.* 1998; De Groot 2002). Por lo tanto, se infiere que el hecho de que la fotosíntesis no este limitada por el déficit de nitrógeno en el cultivo de papa (“feedback inhibition”) puede estar asociado a que los tubérculos constituyen un sumidero de asimilados de mucha importancia a lo largo del ciclo del cultivo, y su gran demanda no permitió la acumulación excesiva de asimilados o almidón en las hojas capaz de interrumpir el proceso de la fotosíntesis, indicando entonces que dicho déficit no trajo como consecuencia una limitación cíclica de la fotosíntesis (*feedback limitation of photosynthesis*). Posiblemente las diferencias de la fotosíntesis encontradas durante la primera etapa de desarrollo entre algunos tratamientos, se deba a que todavía no se había iniciado el desarrollo de tubérculos sino aproximadamente hasta después de los 30 DDE, por lo tanto fueron probablemente acumulados en las hojas limitando la fotosíntesis durante esta etapa fenológica; sin embargo el hecho de que las plántulas dependían de los asimilados provenientes del tubérculo madre también permite inferir que el déficit de N no fue tan marcado. Aun así, corroboramos que bajo estas condiciones se produjo una proporción importante de asimilados que no fueron destinados a la construcción de biomasa aérea en comparación a los demás tratamientos de fertilización, sino que se utilizaron para la construcción de biomasa subterránea (con menos costos de N), para la respiración y otras funciones de mantenimiento. Es preciso destacar que cuando la fotosíntesis es limitada por sumideros y prevalece una baja tasa de síntesis de productos finales (almidón, sacarosa) se produce un exceso de triosas fosfatos que no pueden ser transportados fuera de los cloroplastos y/o procesados en el citosol. Consecuentemente el Pi decrece afectando la síntesis de ATP, la cual causa la desactivación de la Rubisco-activasa, y esto trae como consecuencia una acumulación de RubP. El decrecimiento de Pi en los cloroplastos

entonces puede inhibir la actividad de la rubisco directamente y subsecuentemente se limita la fotosíntesis (Pieters *et al* 2001; Paul & Foyer 2001), esta es la explicación a nivel celular y bioquímico de porque ocurre una inhibición de la fotosíntesis en condiciones limitantes de N.

## **7.2. Crecimiento del cultivo y distribución de biomasa y nitrógeno**

A continuación se analiza la segunda hipótesis, llamada del “**cambio de asignación**” para evaluar de que manera son utilizados los asimilados para la construcción de biomasa e inferir sobre la importancia relativa de los sumideros durante el desarrollo del cultivo.

### **7.2.1. Efecto de la fertilización sobre la producción y distribución de biomasa**

En numerosas investigaciones se ha determinado que el nitrógeno es un elemento fundamental para alcanzar altos niveles de productividad en sistemas naturales (Vitousek 1982; Lambers *et al* 1998c) y cultivados (Novoa & Loomis 1981; Le Bot 1998; Gastal & Lemaire 2002; Lawlor 2002; Jeuffroy *et al* 2002; Lemaire *et al* 2007). También para el cultivo de papa se ha reportado que el redimiendo de producción de tubérculos y biomasa total está marcadamente determinado por el suministro de nitrógeno (Biemond & Vos 1992; Sarmiento 1995, Meyer & Marcum 1998; Van Delden 2001, Alva *et al* 2002; Machado 2005). Estos resultados coinciden y respaldan lo encontrado en esta investigación donde la producción de tubérculos y biomasa total fue mayor en la medida que el suministro de nitrógeno aumentó.

Por otro lado, se observa que la biomasa aumenta en la medida que el NNI es mayor. Lo mismo ha sido observado por otros investigadores que han evaluado y analizado el efecto de la nutrición de nitrógeno sobre parámetros de crecimiento y producción del cultivo de papa (Sarmiento 1995; Van Delden 2001; Machado 2005) y de distintas especies cultivadas (Justes *et al* 1994; Gastal & Lemaire 2002; Lemaire *et al* 2007). En este estudio se observó que según el índice de nutrición de nitrógeno (NNI) el cultivo no presentó déficit de N únicamente en el tratamiento 400-N durante la primera etapa de desarrollo, presentándose déficit en las demás fases fenológicas y tratamientos de fertilización donde se observaron valores de NNI inferiores a 1. Como patrón general estos resultados corroboran lo observado por Van Delden (2001) y

Machado (2005) que trabajando con cultivos de papa determinaron que durante los primeros 20 DDE los valores de NNI estaban alrededor de 1, que es considerado como la cantidad crítica de N para que el cultivo alcance su máxima tasa de crecimiento (Greenwood *et al.* 1991, Lemaire *et al.* 2007). Esto permite inferir que bajo las condiciones climáticas y de fertilización de este experimento, el cultivo de papa (variedad granola) no logró alcanzar su mayor potencial productivo debido a los bajos valores de NNI a lo largo del ciclo en todos los tratamientos; lo que podría estar asociado a las posibles pérdidas de N del subsistema suelo por lavado o volatilización, posiblemente por las altas precipitaciones y suelos de textura liviana. En este sentido, en base a los resultados de la tabla 8, pueden calcularse eficiencias de recuperación por el cultivo del N agregado por fertilización (NUE), por ejemplo se observó un 19 % para el tratamiento 133-N y de 16,5 % para el tratamiento 400-N, siendo valores muy bajos que corroboran un alto potencial de pérdidas de suelo o bien una muy baja eficiencia de absorción del cultivo. También se presume que la baja radiación o alta nubosidad característica de este ambiente correspondiente al piso ecológico de la selva nublada, influyó sobre una baja cantidad de radiación interceptada lo cual tiene marcadas repercusiones sobre la producción del cultivo. El hecho de que el NNI no presentó diferencias significativas entre el inicio de la tuberización y máxima expansión foliar (figura 39), probablemente esta asociado a la fertilización realizada durante el aporque, que permitió mantener los niveles de N en el suelo y en la planta a pesar de las variaciones ambientales y del incremento de biomasa vegetal, lo que permite sugerir que la aplicación complementaria de N durante el desarrollo del cultivo podría contribuir favorablemente en un aumento de la producción del cultivo, por el hecho de tratar de mantener los niveles de NNI relativamente constantes o cercanos a 1.

Comparando el NNI del tratamiento 400-N, con los obtenidos por Machado (2005), que utilizando la misma variedad de papa y con distintas fuentes de fertilización nitrogenada, obteniendo valores muy similares que oscilaron entre 1 y 1.1 durante la emergencia, y por debajo de 1 en las demás etapas fenológicas, a pesar de que el suministro fue relativamente alto ( $250 \text{ Kg N ha}^{-1}$ ); mientras que Van Delden (2001) con una fertilización aun mayor, de hasta  $376$  y  $537 \text{ Kg N ha}^{-1}$  entre los años 1997 y 1998 respectivamente para las variedades Junior y Agrida, se alcanzaron valores de NNI que oscilaron entre 0,9 y 1, siendo mas altos que lo encontrado por Machado (2005) y en

esta investigación. Parece ser que el NNI puede ser afectado tanto por las variaciones climáticas (Van Delden 2001), como por el tipo de fuente nitrogenada y su tasa de mineralización (Van Delden 2001; Machado 2005), pudiendo tener entonces importantes repercusiones sobre la producción y otros parámetros de crecimiento (Sarmiento 1995; Van Delden 2001; Machado 2005).

Al analizar comparativamente el patrón de distribución de biomasa y la producción del cultivo de papa obtenidos en esta investigación con respecto a los obtenidos en otros experimentos con distintas variedades y suministro de nitrógeno (Biernand & Vos 1992; Meyer & Marcum 1998; Van Delden 2001; Alva *et al* 2002; Machado 2005) se puede observar que es bastante variable. En tal sentido, la producción de tubérculos en peso fresco estuvo en el orden de 8, 22 y 34 Mg ha<sup>-1</sup> en los tratamientos 0-N, 133-N y 400-N; mientras que Meyer & Marcum (1998) trabajando con papa para probar la respuesta de la producción bajo distintos niveles de N y agua, encontró que bajo los distintos tratamientos de N (0, 56, 120, 168, 224, 448 Kg ha<sup>-1</sup>) obtuvieron durante el primer año de experimentación la siguiente producción para los respectivos tratamientos: 58, 54, 56, 54, 57, 57 Mg ha<sup>-1</sup>, observándose que no hubo marcadas diferencias entre tratamientos contrastantes, infiriéndose que en este suelo no había limitaciones de N y no era necesario fertilizar.

Con respecto a la distribución de biomasa en este estudio se encontraron los mayores valores de biomasa de vástagos durante la máxima expansión foliar, con valores de 25, 64 y 83 g m<sup>-2</sup> para los tratamientos 0-N, 133-N y 400-N respectivamente. En este sentido, Alva *et al* (2002) encontró que los pesos de hojas y tallos fueron de 60 y 30 g planta respectivamente para Russet Burbank, y entre 50 y 20 g planta respectivamente para Hilite Russet. Por otro lado, Biernand & Vos (1992) encuentran que a pesar de las grandes diferencias en el peso total de los vástagos, existe solo un pequeño efecto de los tratamientos de nitrógeno (N1= 2,5; N2 = 8 y N3 = 16 g N por planta) sobre la distribución del peso seco de los vástagos entre hojas y tallos. En plantas jóvenes se muestra una gran proporción de hojas en comparación a los tallos en todos los tratamientos, pero cerca de los 44 DDE la proporción de hojas con respecto al peso seco del vástago está entre 60 y 65% para N1 y N3 respectivamente.

Cuando se analizó el efecto del suministro de nitrógeno sobre los compartimientos de biomasa subterránea como las raíces y estolones, se observó que en

condiciones de déficit de N se acumula proporcionalmente más biomasa de estos órganos, principalmente durante las primeras etapas de desarrollo en comparación a los órganos aéreos, lo que también aumentaría la relación raíz:vástago. Estos resultados permiten inferir que los cambios arquitectónicos en el patrón de distribución de asimilados del cultivo de papa constituye una respuesta plástica de aclimatación al estrés por déficit de N; que además presentan mucha concordancia con lo planteado en varias revisiones e investigaciones con diferentes especies vegetales (Lambers *et al* 1995; McDonald *et al.* 1996; Robinson 1994, 1996; Nagel 1998; Lambers *et al* 1998; Zhang & Forde 2000; Poorter & Nagel 1998, 2000; Forde 2002; Lawlor 2002 De Groot 2002), y en otros estudios concluyen que las especies de crecimiento rápido tienden a ser más plásticas que las de crecimiento lento con respecto a la asignación de biomasa como respuesta a los distintos niveles de suministro o disponibilidad de nitrógeno en el suelo (Chapin 1980; Poorter *et al* 1991; Poorter *et al* 1995; Lambers *et al* 1998b,c).

### **7.2.2. Inferencias sobre la regulación hormonal en la distribución de la biomasa**

Es probable que en este experimento, el suministro de N y su variabilidad temporal en el suelo y en la biomasa del cultivo, puedan causar cambios funcionales de las hormonas asociadas al crecimiento y desarrollo de órganos. Estas suposiciones concuerdan con lo observado en otras investigaciones donde el balance hormonal (entre el ABA y citoquininas) en las plantas puede ser afectado por el suministro de N (McDonald *et al* 1996); mientras que Nagel (1998) encontró que las células epidérmicas de las raíces de tomate de crecimiento rápido (sin limitación de giberelinas) fueron 54% más largas a bajo suministro de N que con un alto suministro, y las plantas de tomate mutantes (lento crecimiento y con limitación de giberelinas) fue solo 14% más larga a bajo suministro de N. Aparentemente las giberelinas juegan un papel determinante en la elongación de las células epidérmicas de las raíces en condiciones deficientes de N (Lambers *et al* 1995; Nagel 1998). Finalmente Nagel (1998) concluye que hay dos mecanismos independientes que influyen en la repartición de carbono entre los órganos de las plantas de tomate; la repartición de carbono entre tallos y raíces es principalmente controlada por los niveles de giberelinas, mientras que la repartición entre hojas y tallos está controlada por la nutrición de N. Estos resultados concuerdan con lo encontrado por Lambers *et al* (1995) donde además presumen que los cambios en la repartición de

materia seca esta asociado a las giberelinas, y concluyen que tienen un papel fundamental en la variación genotípica, mientras que las citoquininas son las responsables de los cambios fenotípicos en condiciones de estrés de nitrógeno. Sin embargo, en otros trabajos los cambios en la importancia entre los sumideros de raíces y hojas en condiciones limitantes de N a menudo se lo atribuyen sólo a las citoquininas (Van der Werf & Nagel 1996; Forde 2002), aunque también se presume que la acumulación de nitrato en los vástagos puede regular negativamente la ramificación de las raíces por inhibición de la biosíntesis de las auxinas o su transporte hacia las raíces (Forde 2002). Hasta ahora es solo una suposición el hecho de que las hormonas juegan un papel fundamental en las respuestas de las plantas de papa frente a la limitación de nitrógeno, por lo que presumiblemente también sería otra manera de evaluar los posibles cambios funcionales del cultivo de papa en estas condiciones.

### 7.2.3. Relación raíz: vástago

Los resultados obtenidos indican que en condiciones de déficit severo se produce mayor proporción de biomasa de raíces por unidad de biomasa aérea durante las primeras etapas de desarrollo del cultivo, presentando marcadas diferencias en relación a los demás tratamientos de fertilización (Fig. 31). Esto permite presumir que los cambios proporcionales entre la biomasa aérea y subterránea en el cultivo de papa también son respuestas de aclimatación a las condiciones de déficit de nitrógeno; lo que concuerda con lo observado en otras investigaciones, donde también se ha determinado que las plantas con limitación de N, tienden a presentar modificaciones en la distribución entre vástagos y raíces (Lemaire *et al.* 1992; Robinson 1996; McDonald *et al.* 1996; Scleible *et al.* 1997b; Forde 2002). En este sentido, se ha encontrado que la acumulación de altas concentración de  $\text{NO}_3$  en los vástagos de plantas de tabaco está muy correlacionada con una marcada inhibición del crecimiento radicular y una disminución de la relación raíz:vástago (Scleible *et al.* 1997b). Esto respalda el hecho de que las raíces no funcionan o se desarrollan de forma independiente de los vástagos, y que ambos dependen del suministro de carbono y disponibilidad de N (Robinson 1996). Por lo analizado anteriormente Forde (2002) plantea que existen dos respuestas principales frente a las variaciones de nutrientes, una depende de la concentración de N en toda la planta o especialmente en los vástagos, mientras que la otra respuesta resulta

de las fluctuaciones a corto tiempo en el suministro de N a las raíces. En otros estudios también se ha demostrado que las plantas creciendo en distintas condiciones de radiación presentan cambios sobre la distribución de la biomasa y nitrógeno entre los órganos (Evans 1993ab, Pons *et al* 1993; Hikosaka *et al.* 1994; Poorter & Nagel 2000; Evans & Poorter 2001, De Groot 2002).

Algunos investigadores concluyen que la repartición de la materia seca entre raíz y vástago ha sido descrita como un equilibrio funcional entre la actividad de las raíces (absorción de agua o nutrientes) y la actividad de las hojas (fotosíntesis) partiendo de la premisa de que la adquisición de un recurso puede tener prioridad sobre otro, y presumen que la importancia de la relación raíz:vástago es proporcional la actividad específica de los órganos (Brouwer 1962, Marcelis 1996; Farrar & Jones 2000; Poorter & Nagel 2000). Entonces es posible que en este estudio la repartición de materia seca (modificación estructural) y el equilibrio funcional entre estos órganos dependa de la respuesta de aclimatación frente a la variabilidad de nitrógeno en el suelo. En este sentido, Heuvelink (1995a) mostró que en plantas de tomate la repartición de la materia seca entre partes vegetativas y reproductivas no afectó si los frutos se desarrollaban sobre un solo vástago, o si la misma cantidad de frutos fueron repartidos entre dos vástagos, demostrando que los sumideros pueden funcionar cerradamente a saturación de asimilados (limitación de sumideros). Por otro lado, un incremento en el número de sumideros regenerativos (frutos) incrementaría la tasa regenerativa: vegetativa, pero decrece la repartición individual de los sumideros regenerativos. Esta importancia relativa de los sumideros cambia durante la fenología de las plantas y la habilidad competitiva de los mismos (Heuvelink 1995a; Marcelis 1996). En concordancia con lo anterior, Wardlaw (1990) propone que mejorando la estructura del dosel cambiando la densidad de los vástagos y geometría de la hoja, sin cambiar el potencial fotosintético de las mismas, se podría aumentar la entrada de fotoasimilados de las plantas. y a nivel del cultivo pueden alcanzarse mejores rendimientos en la producción.

#### 7.2.4. Concentración y asignación de nitrógeno

La concentración de nitrógeno en los distintos órganos en todos los tratamientos tiende a disminuir significativamente en el transcurso del tiempo por efecto de dilución al incrementarse la biomasa. Esta tendencia fue descrita por el trabajo de Greenwood *et al.* (1991) donde utilizaron una ecuación alométrica (ecuación 1) para determinar la mínima cantidad de nitrógeno necesaria para que las plantas alcancen su máxima tasa de crecimiento, demostrando que la relación entre el nitrógeno y la biomasa mantenía una tendencia exponencial negativa tomando como referencia el tiempo de desarrollo de las plantas; sin embargo, ya anteriormente Greenwood *et al.* (1990) habían concluido que existen diferencias en la concentración de N entre plantas con metabolismo C3 y C4, hecho que ha sido analizado más recientemente por varios investigadores trabajando con distintos cultivos (Gastal & Lemaire 2002; Lemaire *et al.* 2007), incluso hallando diferencias consistentes no solo en la concentración, sino también en la cantidad de N acumulado en la biomasa (Gastal & Lemaire 2002; Lemaire *et al.* 2007). En concordancia con lo anterior, los resultados de este estudio coinciden con otras investigaciones, donde la concentración de N en la biomasa total y biomasa foliar declina continuamente a través del desarrollo del cultivo de papa (Biemond & Vos 1992, Vos & Van der Putten 2001). Por otro lado, también se presentan diferencias muy claras entre tratamientos siguiendo el orden 400-N > 133-N > 0-N, por ejemplo, entre la emergencia y cerca de la cosecha las hojas presentaron para sus respectivos tratamientos valores de 4,81 y 2,51 % (0-N), entre 5,82 y 2,57 % (133-N) y 6,62 y 2,82 % para el tratamiento 400-N; y se presume que 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 funciones fotosintéticas y no fotosintéticas,

La cantidad de nitrógeno en la biomasa del cultivo presentó diferencias significativas entre los tratamientos en todas las fases de desarrollo aumentando en la medida que el suministro de N era mayor, excepto cerca de la emergencia donde no hubo diferencias entre tratamientos, por lo que se presume las plántulas dependían principalmente de los asimilados almacenados en el tubérculo madre. Estos resultados concuerdan con otras investigaciones con el mismo cultivo donde el aumento de la disponibilidad de N resulta en un aumento de la cantidad de N en la biomasa total y de tubérculos (Millard *et al.* 1989; Biemond & Vos 1992; Alva *et al.* 2002). Sin embargo, el

nitrógeno total contenido en la biomasa tiende a aumentar hasta la fase de máxima expansión foliar, a partir de allí disminuye un poco hasta la cosecha final, lo que se podría asumir como posibles pérdidas de nitrógeno de la biomasa, posiblemente por pluviolavado o volatilización.

Los resultados de la cantidad de nitrógeno asignado a los distintos órganos encontrados en este estudio oscilan dentro del rango reportado por varios investigadores trabajando con papa (Biemond & Vos 1992; Alva *et al* 2002; Machado 2005); por ejemplo, entre el inicio de la tuberización y máxima expansión foliar (36 y 57 DDE) las hojas presentaron los siguientes valores entre 0,55 y 0,56 g m<sup>-2</sup> (0-N), entre 1,04 y 1,57 g m<sup>-2</sup> (133-N) y 2,35 y 2,41 g m<sup>-2</sup> para el tratamiento 400-N, teniendo las mayores proporciones de N con respecto a la cantidad total de N en la planta, durante la emergencia, de 59, 68, 79 % para los tratamientos 0-N, 133-N y 400-N respectivamente. En este sentido, Biemond & Vos (1992) observaron que la proporción de N en las hojas estuvo entre 70 y 85%, del total, así mismo, Alva *et al* (2002) analizando el patrón de acumulación y repartición N durante el crecimiento de dos variedades de papa (Russet Burbank e Hilite Russet), observaron que el N fue de 2 y 0,2 g planta para hojas y tallos respectivamente en Russet Burbano, y de 2 y 0,5 g para Hilite Russet; mientras que el N acumulado fue de aproximadamente 5 y 6 g planta para Russet Burbank e Hilite Russet respectivamente. Por otro lado, Millard *et al* (1989) trabajando a variedad Maris Piper encontró que el contenido de N en la biomasa total desde las etapas iniciales hasta la cosecha oscilo entre 0,5 y 4 g planta<sup>-1</sup> para el tratamiento con N; y de 0,5 y 2 g planta<sup>-1</sup> para el tratamiento sin N; mientras que en los tubérculos se observaron valores de 0,2 y 3,5 g planta<sup>-1</sup>, así como 0,2 y 1,5 g planta<sup>-1</sup> para los tratamientos con y sin N respectivamente. Analizando la cantidad de nitrógeno con la unidades g planta<sup>-1</sup> en la variedad Granola utilizada en esta investigación, se observa que también se encuentra dentro de rango encontrado por otros investigadores con otras variedades.

Durante la emergencia se destinó más cantidad de N hacia las raíces en condiciones de déficit severo de N (0-N) en comparación con los demás tratamientos, pudiéndose considerar otra posible respuesta de aclimatación del cultivo frente al posible estrés por limitación de N. Por otro lado, cuando el N en las raíces y estolones fue analizado en porcentajes con respecto al total de N en toda la planta, se observó que fue siempre mayor ( $p < 0,05$ ) en el tratamiento de déficit severo durante todo el ciclo

del cultivo. Estos resultados refutan lo observado en otras investigaciones trabajando con otras especies bajo condiciones contrastantes de N (Poorter *et al* 1990; Nagel 1998). En este sentido, Poorter *et al* (1990) encontraron que especies de lento crecimiento en habitats pobres de nutrientes, cerca de un 40% del total de N fue asignado a las raíces, a expensas de la asignación de hojas y tallos. Este mismo porcentaje (40 % del nitrógeno total de la planta) fue encontrado por Nagel (1998) en especies mutantes de tomate que crecían en condiciones limitantes de N a expensas de la asignación de N a las hojas.

#### **7.2.5. Migración de asimilados y nitrógeno**

En este experimento se observó un marcado efecto de los tratamientos de fertilización sobre la tasa de crecimiento absoluto de las plantas y el tiempo para alcanzar el máximo crecimiento. Por lo tanto, el incremento de la biomasa asimilatoria en el tratamiento 400-N incidió sobre un mayor aumento de la producción de tubérculos, principalmente porque una migración importante desde la biomasa aérea hacia los tubérculos durante la senescencia del cultivo, la cual fue mayor en comparación con el tratamiento de déficit severo. Se observó que entre mayor es el suministro de N mayor fue la asignación y migración de asimilados y N hacia los tubérculos. En este sentido, los vástagos representan sumideros de N para el crecimiento del cultivo hasta la máxima expansión foliar, y a partir de allí los tubérculos empiezan a ser los sumideros de N más importantes del cultivo debido la cantidad de N que migra hacia ellos como una posible estrategia de conservación y optimización de uso del nutriente. Estos resultados confirman lo encontrado por otros investigadores donde observaron que cantidades importantes de asimilados y N fueron desplazados desde la biomasa aérea hasta los tubérculos con la entrada de la senescencia del cultivo de papa (Sarmiento 1995, Kooman & Rabbinge 1996; Machado 2005). Del mismo modo, Millard *et al* (1989) evaluando la asignación de N en papa (cv Maris Piper) en relación al suministro de nitrógeno (20 g N m<sup>2</sup> y sin N) determinaron que el rápido incremento del N en los tubérculos encontrado en ambos tratamientos durante 28 días de crecimiento fue debido a la retranslocación de N desde las hojas, calculando un aporte de hasta un 25 % del incremento de N en tubérculos en plantas fertilizadas y 44,5 % con deficiencia de N.

### 7.2.6. Efecto de la fertilización sobre parámetros de crecimiento del cultivo

Los resultados de esta investigación muestran que la RUE en el tratamiento 0-N fue significativamente mayor cerca de la emergencia ( $5,94 \text{ g MJ}^{-1}$ ) con respecto a los tratamientos 133-N y 400-N (Figura 42B), este hecho pudiera estar asociado a una respuesta más, del cultivo frente al déficit de N, debido a la producción de mayor biomasa radicular, la cual es de menor costo energético debido a su menor contenido de N en comparación con la biomasa foliar. Por otro lado, los valores de la RUE durante la máxima expansión foliar para los tratamientos 0-N, 133-N y 400-N fueron de 1,58; 1,97 y  $2,42 \text{ g MJ}^{-1}$  respectivamente (Tabla 17). Estos valores se encuentran dentro del rango esperado para el cultivo de papa, y son muy similares a los obtenidos en otras investigaciones donde utilizan distintas variedades de papa, incluso la variedad Granola (Machado 2005), demostrando que la RUE incrementa en la medida de que el suministro de N es mayor (Manrique *et al* 1991,; Kooman & Rabbinge 1996; Machado 2005), así como en otros cultivos y especies silvestres (Sinclair & Shiraiwa 1993; Muchow & Sinclair 1994; Bélanger *et al* 1994). En este sentido, Machado (2005) calculó en la variedad Granola valores que oscilaron entre  $1,82$  y  $1,86 \text{ g MJ}^{-1}$  a los 67 DDE, utilizando distintas fuentes nitrogenadas. Por el contrario Manrique (1991) obtuvo valores de RUE que oscilaron entre  $2,5$  y  $2,8 \text{ g MJ}^{-1}$  para la variedad Desiree ubicada a los 90 y 1097 msnm respectivamente; mientras que para la variedad Katahdin la RUE fue de  $2,3$  a  $3 \text{ g MJ}^{-1}$ . Por otro lado, Kooman & Rabbinge (1996) revisaron que las variedades de papa Prudal, Mentor, Alpha, Irene y Pimpernel alcanzaron valores promedios de  $2,8$ ;  $3,0$ ;  $2,9$ ;  $2,7$  y  $2,7 \text{ g MJ}^{-1}$  respectivamente; mientras que las variedades Ostara, Rheinhort y Condea presentaron valores de  $2,3$ ;  $2,4$  y  $2,1$  respectivamente. En otros cultivos se ha demostrado el efecto de la variación climática y fenológica de las plantas sobre la RUE también es determinante, tal es el caso de Bélanger *et al* (1994) que encontró en la fase vegetativa y reproductiva de *Festuca arundinacea* valores de RUE de  $2,35$  y  $2,65 \text{ g MJ}^{-1}$  entre el verano y la primavera respectivamente. Por otro lado Van Delden (2001) en las variedades de papa Junior y Agria creciendo con bajo tres contrastantes tratamientos de fertilización ( $N1 = 116$ ,  $N2 = 188$  y  $N3 = 376 \text{ Kg N ha}^{-1}$  para 1997 y  $N1 = 57$ ,  $N2 = 327$  y  $N3 = 537 \text{ Kg N ha}^{-1}$ ), encontró que la variedad Junior presentó valores de RUE que oscilaron entre  $2,07$ ;  $2,38$  y  $2,40 \text{ g MJ}^{-1}$  durante el ciclo en 1997, mientras que para el año 1998 los valores fueron

de 1,93; 2,04 y 2,42 g MJ<sup>-1</sup> para los respectivos tratamientos de fertilización; mientras que la variedad Agria presentó valores de 1,98; 2,19 y 2,35 g MJ<sup>-1</sup> y de 2,03; 2,13 y 2,79 g MJ<sup>-1</sup> para los años 1997 y 1998 respectivamente, concluyendo entonces que las variaciones en la RUE se debe principalmente al tipo de fuente y cantidad de fertilizante nitrogenado, aparte de las variaciones del clima que tienen repercusiones sobre la tasa de mineralización y también sobre la IPAR. Otros investigadores trabajando con distintas especies cultivables también demostraron que el N tiene efectos significativos sobre la RUE siendo mayor en la medida que la concentración de N foliar aumentaba (Sinclair & Shiraiwa 1993; Muchow & Sinclair 1994; Bélanger *et al* 1994), encontrándose valores máximos cercanos a 1,2 g MJ<sup>-1</sup> en el cultivo de *Glycine max* cuando el nitrógeno foliar oscilaba entre 1,4 y 1,6 g N m<sup>2</sup> (Sinclair & Shiraiwa 1993); mientras que el cultivo de *Zea Mays* presentó valores cercanos a 1,5 g MJ<sup>-1</sup> cuando el nitrógeno foliar oscilaba entre 1,5 y 2 g N m<sup>2</sup> (Muchow & Sinclair 1994).

Cuando se analizó la relación entre la RUE y el NNI por etapas de desarrollo, no se observó una clara relación durante las primeras etapas; sin embargo durante las subsiguientes etapas de llenado de tubérculos el NNI tiene una marcada influencia en la eficiencia en el uso de la radiación, en las cuales el patrón de asignación de la biomasa tiende a ser similar entre tratamientos. Es importante considerar que la eficiencia en el uso de la radiación (RUE) ha sido uno de los parámetros ecofisiológicos determinantes para el análisis del crecimiento de muchas especies vegetales (Lambers *et al* 1998c; Gastal & Lemaire 2002). Por otro lado, varios estudios muestran que la escasa o nula asociación entre *Pmax* y la RUE posiblemente se debe a una limitación por el sumidero mas que por la fuente; así como la posible reducción de la cantidad de asimilados realmente disponibles para el crecimiento (ej. mayor pérdida por respiración o exudación). Sin embargo, varios autores sugieren que estas relaciones causa-efecto deben ser consideradas con cautela, ya que aumentos de la biomasa podrían deberse secundariamente a un efecto correlativo por modificación de la fuerza de los sumideros y cambios plásticos de atributos morfológicos (Heuvelink 1995a; Marcelis 1996; Poorter & Nagel 2000)

La radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada (IPAR) presenta una respuesta no lineal al índice de nutrición de nitrógeno (NNI), con un incremento pronunciado de IPAR durante el desarrollo del cultivo, observándose que en la medida

que el suministro de N es mayor se presenta mayor IPAR, precisamente por la influencia de la fertilización nitrogenada sobre el desarrollo del LAI, con valores de 125, 290 y 370 MJ m<sup>-2</sup> para los tratamientos 0-N, 133-N y 400-N respectivamente. Esta tendencia ha sido observada en otras investigaciones trabajando con papa (Manrique 1991; Van Delden 2001; Machado 2005). En este sentido, Machado (2005) encontró en la variedad Granola valores de IPAR que oscilaron entre 265 y 314 MJ m<sup>-2</sup> a los 67 DDE, considerando como tratamientos distintas fuentes nitrogenadas pero manteniendo la misma cantidad de N (250 Kg ha<sup>-1</sup>). Por otro lado, Manrique (1991) determinó en las variedades Katahdin y Descrea alcanzaron valores de IPAR acumulada que cerca de los 350 MJ m<sup>-2</sup>. Aparte de esto, Van Delden (2001) para estudiar el efecto del suministro de N utilizando distintas fuentes de fertilizantes orgánicos sobre la IPAR en las variedades de papa Junior y Agria estableció los siguientes tratamientos: N1 = 116, N2 = 188 y N3 = 376 Kg N ha<sup>-1</sup> para 1997 y N1 = 57, N2 = 327 y N3 = 537 Kg N ha<sup>-1</sup> para el año 1998, encontrando así que hubo una marcada respuesta de los tratamientos de fertilización (N1, N2 y N3) sobre la producción de biomasa aérea y como consecuencia sobre la IPAR, obteniendo valores para la variedad Junior que oscilaron entre 259, 276 y 327 MJ m<sup>-2</sup> para el año 1997 y 163, 175 y 197 MJ m<sup>-2</sup> para el año 1998; mientras que la variedad Agria presentó valores de 271, 306 y 350 MJ m<sup>-2</sup> en el año 1997, y de 139, 140 y 187 MJ m<sup>-2</sup> para los respectivos tratamientos. En este estudio Van Delden (2001) observó que a pesar de proporcionar las mismas cantidades de N en los distintos años, hubo diferencias significativas de la IPAR, atribuyéndoselo a las variaciones climáticas del ambiente (radiación y temperatura).

En este estudio, se confirma que el suministro de N es determinante en la producción de tubérculos, y en la medida que aumenta la cantidad de nitrógeno en la biomasa aérea de las plantas puede tener repercusiones sobre el índice de área foliar, incluso del cultivo de papa (Vos & Biemond 1992; Bélanger *et al* 1994, Dewar 1996; Tei *et al.* 1996; Lawlor 2002; Rosati *et al.* 2004; Machado 2005), consecuentemente sobre el aumento de la cantidad de radiación interceptada por el cultivo (Manrique 1991; Van Delden 2001; Machado 2005), y estas son consideradas las relaciones ecofisiológicas (LAI vs IPAR) más estudiadas hasta la actualidad en plantas cultivables (Gastal & Lemaire 2002). Posteriormente la IPAR tiene repercusiones importantes sobre la RUE (Sinclair & Shiraiwa 1993; Muchow & Sinclair 1994; Bélanger *et al*

1994; Machado 2005) y finalmente sobre la producción primaria neta y repartición de la biomasa como ocurre en este estudio, además de los observado y analizado por otros investigadores (Vos & Biemond 1992; Bélanger *et al* 1994; Dewar 1996; Lawlor 2002cita). Ahora bien se presume que la relación entre el suministro de N, su distribución en el dosel, y el LAI pueden proporcionar una base fundamental para comprender sistemáticamente el efecto del estado nutricional del cultivo de papa sobre la RUE y por ende sobre la producción, hecho que ha sido sustentado por otros investigadores (Bélanger *et al* 1992, 1994; Muchow & Sinclair 1994; Gastal & Lemaire 2002).

#### 7.2.7. Distribución del nitrógeno en el dosel

Los resultados de esta investigación mostraron a lo largo del desarrollo del cultivo y en los distintos tratamientos de fertilización, que el índice de área foliar y la cantidad de nitrógeno presentó una distribución no uniforme en el dosel del cultivo; donde los mayores valores de ambos parámetros se encontraron en el estrato alto del dosel (Tabla 29). Otros investigadores sostienen que la distribución no uniforme del N y LAI en el dosel del cultivo, son patrones generales y más bien constantes que han sido observados en diversas especies vegetales (Hirose & Werger 1987; Lemaire *et al* 1991; Anten *et al* 1995a, Anten & Werger 1996; Anten *et al* 1998; Dreccer *et al* 2000; Milroy *et al* 2001; Gastal & Lemaire 2002; Lötscher *et al* 2003; Yin *et al* 2003), y que el hecho de que se presente un gradiente de distribución de dichos parámetros representa un camino para maximizar la asimilación de carbono en el dosel (Hirose & Werger 1987; Anten *et al* 1995a; Anten & Wergwer 1996; Dreccer *et al* 2000; Gastal & Lemaire 2002; Milroy & Bange 2003; Pons & Anten 2004), incluso entre un 20 y 40 % de carbono fijado (Gastal & Lemaire 2002), en comparación a una distribución teórica uniforme del N en el dosel (Hirose & Werger 1987; Sinclair & Shiraiwa 1993; Anten *et al* 1995a,b). En este sentido, Anten *et al.* (1995a), hipotetizan que la distribución no uniforme del N muestra un incremento con el Kc, y está predominantemente determinada por las características estructurales del dosel (área y ángulo foliar) la cual a su vez influye sobre la distribución de luz. Por otro lado, Anten & Werger (1996) sostienen que la radiación fotosintéticamente activa decrece exponencialmente con el

incremento del área foliar acumulada desde los estratos altos hasta los estratos bajos del dosel.

Partiendo de la premisa de que la distribución del N entre estratos del dosel tiende a seguir la distribución de la luz (Anten *et al.* 1995; Anten & Werger 1996); en concordancia con esto, otros investigadores han determinado en el cultivo de papa (cv. Vebea) creciendo en dos condiciones contrastantes de suministro de nitrógeno (N1 = suministro limitado y N2 = alto suministro) que el régimen de luz afecta el área foliar, la asignación de biomasa y N en toda la planta (Vos & Van der Putten 2001). Sin embargo Anten *et al.* 1995 observaron que la distribución de N en *P. fasciculatum* fue mas uniforme que en *H. amplexicaulis*, y sugieren que estas diferencias no sólo pueden ser explicadas por diferencias en la distribución de la luz, sino que alternativamente la arquitectura entre especies juega una importante función. En este sentido, Anten & Werger (1996) estudiando como la distribución del N en plantas dominantes y subordinadas de *Amaranthus dubius* comprueban que es afectada por el gradiente de luz y tamaño del dosel, encontraron que las plantas subordinadas tenían hojas con mayor concentración de N promedio pero con un menor peso foliar específico (LMA) en comparación con las plantas dominantes (Tabla 23).

### 7.3. Respiración del cultivo de papa

Los resultados de esta investigación indican que la respiración en la oscuridad de la mayoría de los órganos presenta marcadas y significativas diferencias entre tratamientos, siendo mayor en la medida que aumenta la disponibilidad de nitrógeno. Estos resultados corroboran lo obtenido en numerosas investigaciones donde la respiración aumenta con el suministro de N, debido a la alta correlación existente con la concentración de N, así como con la temperatura (McCree 1970, 1974; Thornley 1970; Penning de Vries 1975; Jones *et al* 1978; Ryan 1991ab, 1995; Poorter *et al* 1991; Amthor 2000; Cannell & Thornley 2000); aunque en otros estudios no se ha encontrado ninguna relación entre el N y la respiración de mantenimiento (Byrd *et al* 1992; Ryan 1995).

Por el contrario, las raíces presentaron una mayor tasa de respiración en el tratamiento con mayor déficit de nitrógeno, siendo significativamente mayor en el tratamiento de déficit severo (0-N). Estos resultados coinciden con lo establecido en otras investigaciones donde han observado que especies de plantas que se desarrollan en hábitats pobres en nutrientes o cuando el suministro de nitrógeno para los cultivos es bajo, la respiración de las raíces tiende a ser relativamente alta y en muchos casos puede superar en términos proporcionales la respiración de los vástagos (Van de Werf *et al* 1988; Poorter *et al* 1995; Lambers *et al* 1998b, 1998c; Nagel 1998; Scheurwater *et al* 1998, 2000).

A lo largo del ciclo del cultivo las tasas de respiración de las raíces en el tratamiento de déficit severo (0-N) fue siempre significativamente mayor en comparación a los demás tratamientos de fertilización, además en condiciones de déficit las raíces fueron capaces de presentar mayores tasas de respiración en comparación a los demás órganos e la plantas durante la emergencia; y este hecho también ha ocurrido con otras especies vegetales bajo las mismas condiciones (Lambers & Van der Werf 1988; Bélanger *et al* 1994; Poorter *et al* 1995; Lambers *et al* 1998b, 1998c; Nagel 1998). Del mismo modo, Poorter *et al* (1995) encontraron que la respiración radicular de especies de crecimiento lento (*Deschampsia flexuosa*) y crecimiento rápido (*Holcus lanatus*) en condiciones de baja concentración de nitrógeno en el suelo presentaron una respiración proporcional (carbono por unidad de biomasa total) bastante alta (30 %) y muy parecidas a las obtenidas para la respiración de vástagos (30 %) de ambas especies.

Por otro lado, Nagel (1998) encontró en genotipos de tomates en condiciones de bajo suministro de N, que cerca de 50% del carbono asimilado fue destinado para las funciones respiratorias de las raíces. Todos estos resultados concuerdan con el análisis de Lambers & Van der Werf (1988) y Lambers *et al* (1998b, 1998c) donde plantean que las raíces pueden demandar entre 15 y 50% del carbono total utilizado para la respiración de las plantas, y tiende a ser mayor cuando las plantas crecen en condiciones de estrés por limitación de N. En otro estudio, Bélanger *et al* (1994) encontró que la respiración radicular de *Festuca arundinacea* entre el verano y otoño oscilo entre 42,2 y 43,7 % como una proporción de carbono asimilado en el dosel

En concordancia con lo planteado anteriormente, Poorter *et al* (1995) encontraron como patrón general que las raíces de especies de crecimiento lento (*Deschampsia flexuosa*) y crecimiento rápido (*Holcus lanatus*) en condiciones de baja concentración de nitrógeno en el suelo presentaron una respiración proporcional (carbono por unidad de biomasa radicular) superior al 50 % mientras que la diferencia fue destinada hacia los vástagos, siendo mayor para *Holcus lanatus* con un 60 % aproximadamente. Del mismo modo, Scheurwater *et al* (1998, 1999) determinó que los costos de mantenimiento de las raíces, como medida indirecta de la respiración, alcanzó un 50 % del total de la tasa de respiración radicular en las especies de pastos *Dactylis glomerata* y *Festuca ovina*. Como se había discutido anteriormente, estos resultados posiblemente se deben al incremento de la asignación de biomasa radicular como respuesta a las condiciones de limitación de N, y a pesar de ser un tipo de tejido con bajas concentraciones de nitrógeno la demanda de carbono para su mantenimiento puede ser alta en estas condiciones (Poorter *et al* 1995; Bouma *et al* 1996; Lambers *et al* 1998b, 1998c), por lo tanto la respiración puede presentar un alta correlación con la cantidad de biomasa radicular acumulada (McCree 1970; Thornley 1970, 1971), y una determinante relación con la energía necesaria para la absorción de nutrientes (Veen 1980; Lambers *et al* 1983, Lambers & Van der Werf 1988; Van der Werf *et al* 1988; Bouma *et al* 1996; Lambers *et al* 1998b, 1998c; Scheurwater *et al* 1998, 1999), así como para la posible liberación de carbono a través de exudados radiculares (Lambers 1987, 1998a; Lambers & Van der Werf 1988; Van Veen *et al.* 1991; Bélanger *et al* 1994; Lambers *et al* 1998c).

En contraposición, Poorter *et al* (1991) determinaron como tendencia general en 24 especies silvestres bajo condiciones de alta disponibilidad de N, que la respiración de mantenimiento fue solo de aproximadamente del 10 % del total de la respiración radicular, oscilando la respiración de crecimiento entre 24 y 45 %, mientras que la respiración mas importante fue la asociada con la absorción de nutrientes (50 y 70 %).

En muchas investigaciones se han implementado distintos métodos y técnicas para determinar y separar los tipos de respiración existentes en las plantas durante su desarrollo y bajo diferentes condiciones ambientales (Van der Werf *et al* 1988; Lambers & Van der Werf 1988), a tal punto que en la actualidad muchos autores han logrado distinguir tres tipos de respiración; la de crecimiento, la de mantenimiento, así como la respiración para la absorción y transporte de iones (Thornley 1971; Lambers *et al* 1983, Lambers & Van der Werf 1988; Lambers *et al* 1998b, 1998c; Amthor 2000; Cannell & Thornley 2000). La respiración para la absorción de nutrientes ha sido asociada con el funcionamiento y la respiración radicular que provee energía metabólica indispensable para el crecimiento y mantenimiento de biomasa de las raíces (Veen 1980; Lambers & Van der Werf 1988; Van der Werf *et al* 1988; Bouma *et al* 1996; Lambers *et al* 1998a,b,c; Scheurwater *et al* 1998). En este sentido, según Scheurwater *et al* (2000) son varios los autores que han analizado las diferencias existentes entre los costos específicos para el transporte de iones y crecimiento de especies de plantas de crecimiento lento y rápido (Poorter *et al* 1991; Scheurwater *et al* 1999, 2000); a diferencia de los pocos estudios donde se investigan los procesos subyacentes que determinen los costos de la respiración de mantenimiento de raíces de pastos de crecimiento rápido y lento (Scheurwater *et al* 2000). Es importante destacar que la regeneración de proteínas y el mantenimiento de gradientes de iones generalmente son considerados los dos procesos más importantes asociados a la respiración de mantenimiento en términos de requerimientos energéticos (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), y esta respiración está muy relacionada con el contenido de proteínas en la biomasa (McCree 1974; Penning de Vries 1975; Cannell & Thornley 2000).

Analizando los tipos de respiración bajo la perspectiva de la energía producida o los costos energéticos, Veen (1980) encontró que las plantas jóvenes de maíz presentaron un costo respiratorio de 60 % de la respiración total para la absorción de nutrientes, y de 24 % y 16 % para el crecimiento y mantenimiento respectivamente. Por otro lado, Van der Werf (1988) determinó que el costo respiratorio para la absorción de nutrientes del total de la respiración radicular varió entre 10 a 38 % para *Carex diandra* y de 10 a 24 % para *Carex acutiformis*, para el mantenimiento de aproximadamente 25 a 60 % para ambas especies, y la energía para el crecimiento estuvo entre 22 y 40 % para *Carex diandra* y de 20 a 55 para *Carex acutiformis*. Precisamente después Lambers & Van der Werf (1988) evaluaron cuatro métodos para determinar la respiración radicular de dos especies de *Carex* (las mismas especies utilizadas por Van der Werf *et al* 1988) en función de la energía requerida para el mantenimiento, crecimiento, y absorción de iones; y posteriormente en sus análisis determinaron que el método propuesto por Van der Werf (1988) proporcionó información mas coherente. En otro estudio, Scheurwater *et al* (1998, 1999) encontró que la proporción del carbono fijado diariamente por *D glomerata* y *F ovina* destinado para la respiración mantenimiento fue considerablemente alta en individuos que crecían en condiciones limitantes de N (30 y 40 % respectivamente) que en aquellas con libre acceso a todos los nutrientes ( 5 y 8 % respectivamente).

En este estudio la respiración a oscuridad medida en el laboratorio fue considerada de mantenimiento debido a que las plantas de papa no se encontraban absorbiendo nutrientes, ni tampoco fotosintetizando como ocurre normalmente en condiciones de campo. Otro importante hecho, es que en distintos estudios se ha considerado la respiración de mantenimiento como la más prioritaria para las plantas, debido a que se sigue manteniendo aun cuando no exista ningún incremento de biomasa o cuando prevalece una menor tasa relativa de crecimiento (Penning de Vries 1975; Lambers & Van der Werf 1988; Lambers 1998; Lambers *et al* 1998b,c; Amthor 2000). Sin embargo, en este estudio no se descarta que la dinámica de la entrada de carbono por la fotosíntesis y la energía necesaria para la absorción de nutrientes y transporte de iones en condiciones de campo en los distintos tratamientos de fertilización puedan afectar los cambios proporcionales de los tipos de respiración en el cultivo de papa, aun cuando en este experimento no se observan diferencias en las respiraciones de

crecimiento y mantenimiento entre tratamientos. Por otro lado, es preciso considerar que en varios estudios se ha determinado que la separación de órganos para hacer mediciones individualmente, no afecta la respuesta de la respiración a oscuridad en el laboratorio mientras dichas mediciones no se realicen después de una hora (Lambers *et al* 1993, citado por Scheurwater 1999; Lambers *et al* 1998c).

### 7.3.1. Efecto de la temperatura

La respuesta de la respiración frente a la variación de la temperatura fue bastante marcada en todos los órganos y tratamientos de fertilización, manteniendo una tendencia exponencial positiva. En la actualidad este hecho es respaldado por numerosas investigaciones donde han utilizado distintas especies y formas de vida vegetal (McCree 1974; Jones *et al* 1978; Penning de Vries *et al* 1979; Ryan 1991a b; Byrd *et al* 1992; Bouma *et al* 1997ab; Atkin *et al* 2000ab). En este sentido, Atkin *et al* (2000a) trabajando con *Eucalyptus pauciflora* encontró que la respiración foliar entre 6 y 30 °C osciló desde los 0,24 y 2,48  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$  analizando a la vez el efecto indirecto de la radiación.

Es importante destacar que los valores de respiración foliar encontrados en este experimento oscilaron entre 18 y 7  $\text{nmol CO}_2 \text{ g s}^{-1}$  desde la emergencia hasta la cosecha para el tratamiento 400-N; mientras que para el tratamiento 0-N osciló entre 13 y 4  $\text{nmol CO}_2 \text{ g s}^{-1}$ , cuyos valores de respiración se encuentran dentro de los límites reportados en la bibliografía (Ryan 1995; Reich *et al* 1998), considerando además que *Solanum tuberosum* tiene características herbáceas. En efecto Reich *et al* (1998) analizando el efecto de distintos parámetros foliares en distintos grupos funcionales sobre la respiración foliar, encontraron marcadas diferencias entre sí, con valores promedios de 27  $\text{nmol CO}_2 \text{ g s}^{-1}$  para las hierbas, 14, 11 y 4  $\text{nmol CO}_2 \text{ g s}^{-1}$  para los arbustos, árboles de hojas ancha, y árboles de hoja angosta respectivamente. Por otro lado, Ryan (1995) encontró que la respiración de mantenimiento de hojas de árboles y arbustos de los bosques subalpinos y boreales (donde la temperatura promedio es de 10 °C) oscila entre 1 y 8  $\text{nmol CO}_2 \text{ g s}^{-1}$ .

Al comparar la respuesta de la respiración de los distintos órganos frente a la variación de la temperatura, se observó que las raíces en el tratamiento de déficit severo presentaron los mayores valores durante el desarrollo del cultivo, en contraste con los

demás órganos y tratamientos. Este resultado fue analizado cuidadosamente en la sección anterior, donde se presume que dicha respuesta de la respiración de las raíces se debe principalmente a las condiciones de limitación de nitrógeno (Poorter *et al* 1995; Lambers *et al* 1998; Nagel 1998; Scheurwater *et al* 1998, Scheurwater 1999, 2000), y por lo tanto se siguen manteniendo los mayores valores independientemente de la variación de la temperatura. En este sentido, Bouma *et al* (1997a) concluyen que la tasa de respiración de las raíces de *Citrus volkameriana* fue afectada por la temperatura del suelo principalmente, sin observar ningún efecto de la concentración de CO<sub>2</sub> o el contenido de agua en el suelo, partiendo de la premisa de que en otras investigaciones se ha determinado que todos estos parámetros edáficos pueden tener repercusiones sobre la respiración radicular (Lambers *et al* 1998). Los resultados de Bouma *et al* (1997a) fueron refutados posteriormente por Bouma *et al* (1997b) trabajando con la misma especie, además de *Phaseolus vulgaris*, determinado que los tratamientos de exposición de CO<sub>2</sub> en el suelo a corto y largo tiempo no tuvo ningún efecto sobre la respiración de mantenimiento y crecimiento de ambas especies; sin embargo se observó el mismo patrón de incremento de la respiración con la temperatura. En concordancia con lo anterior en varios estudios se ha demostrado el marcado efecto de la temperatura del suelo sobre la respiración de las raíces Ryan (1991a); sin embargo, en esta investigación se observó que no hubo mayores diferencias en la respiración de los órganos (calculados con la ecuación de Ryan, 1991a), cuando se utilizó el promedio de las oscilaciones diarias de la temperatura del suelo y del aire, que estuvieron alrededor de los 18 ° C (Apéndice 9). Por lo tanto, sería importante tener en cuenta la escala temporal en la que se realizan las mediciones de respiración de mantenimiento, porque según Amthor (2000) cuando se hacen mediciones de respiración a largo plazo es probable que las plantas se aclimaten a las fluctuaciones de la temperatura ambiental, en contraste a lo que puede ocurrir en un corto tiempo donde típicamente se pueden conseguir valores de  $Q_{10} = 2$  (McCree 1974; Penning de Vries 1975a; Jones *et al* 1978; Atkin *et al* 2000).

En los resultados de esta investigación se muestra como el método de Ryan (1991a) aparentemente tiende a sobrestimar la respiración de las hojas y subestimar la respiración de los tallos (aunque más marcado en el tratamiento 0-N) en comparación con las medidas realizadas en el laboratorio, por lo que se presume que las diferencias pueden estar asociadas con la distribución y el uso del nitrógeno en la planta, partiendo

de los análisis anteriores de que no todo el nitrógeno presente en los tejidos u órganos es destinado para el funcionamiento, sino que también puede ser destinado para la estructura de la misma, hecho que es respaldado por varios investigadores (Lambers *et al.* 1998; Schurr *et al* 2006). Sin embargo para demostrar las diferencias entre ambos métodos se propone establecer un protocolo más riguroso que permitan realizar mediciones en el laboratorio controlando las variables ambientales (principalmente temperatura y nitrógeno) y sobre todo determinado el patrón de distribución de nitrógeno destinado para la estructura y funcionamiento de los distintos órganos de la planta, e igualmente seguir realizando las respectivas mediciones y cálculos de respiración con la ecuación de Ryan (1991a).

### 7.3.2. Efecto de la concentración de nitrógeno

La respuesta de la respiración de los órganos frente a la variación de la concentración de nitrógeno mantuvo una relación alta y positiva principalmente con los tallos y hojas cuando se analizaron conjuntamente todos los datos de los distintos tratamientos; en contraste con las raíces que no presentó una clara respuesta, excepto cuando fue analizada por tratamientos (figura 51). Este hecho concuerda con lo planteado en diferentes estudios donde también han observado una relación positiva entre la respiración y el nitrógeno de distintas formas de vida vegetal (Ryan 1991a b; Ryan 1995; Bouma *et al* 1995; Reich *et al* 1998; Xu *et al* 2006 citas), incluso en las hojas de papa (cv Alcmaria) se ha determinado una alta correlación entre ambos parámetros debido principalmente a la demanda de N como una medida indirecta para procesos de mantenimiento como la regeneración de proteínas (Bouma *et al* 1994, 1995), que puede representar de 17 a 35 % de la respiración foliar a oscuridad; mientras que un rango de 17 a 76 % puede estar incluyendo algunos costos de exportación de carbohidratos que requieren bastante energía abarcando así la mayor parte de la respiración foliar a oscuridad (Bouma *et al* 1994, 1995)

En concordancia con lo observado en esta investigación, varios autores concluyen que la respiración a oscuridad de *Oryza sativa* (Xu *et al* 2006), la respiración de mantenimiento de hojas de las especies de árboles y arbustos estudiadas en los bosques subalpino, boreal (Ryan 1995) y de otros ecosistemas boscosos (Reich *et al* 1998), está parcialmente controlada por el contenido de N en los tejidos debido a su alta

y positiva correlación existente; por lo tanto, se presume que dicha relación positiva entre ambos parámetros se debe a que las plantas necesitan regenerar muchas enzimas ricas en nitrógeno y otros metabolitos que requieren de importantes costos de respiración de mantenimiento (Penning de Vries 1974, 1975; Jones *et al* 1978; Bouma *et al* 1994, 1995; Reich *et al* 1998; Amthor 2000; Xu *et al* 2006), como la regeneración de la rubisco que puede variar marcadamente entre las especies (Evans 1989). En otro estudio se concluye que un decrecimiento en el mantenimiento de las hojas de especies C<sub>4</sub> comparado con las hojas C<sub>3</sub> puede resultar en un incremento de la productividad de toda la planta, y aun cuando las hojas de las C<sub>4</sub> tienen baja concentración de N y de rubisco, los datos sugieren que no existen diferencias en sus requerimientos de mantenimiento (Byrd *et al* 1992). Por otro lado, se encontró que en *Lolium perenne* la respiración de mantenimiento foliar (medida en función del contenido de proteína en los tejidos) cambia poco durante sus periodos de crecimiento (Jones *et al* 1978).

Con respecto a la respiración de los tubérculos se presentó una relación baja con la concentración de nitrógeno, presumiblemente porque la mayor parte del N que migra hacia los tubérculos estuvo destinada para la acumulación de biomasa, en vez de una mayor inversión para el mantenimiento de los mismos (Figura 51). Este hecho ha sido demostrado en otros estudios donde la Rm tiende a ser lenta porque las proteínas principalmente se mantienen almacenadas a una baja tasa de regeneración, lo que tiene ciertas ventajas en la productividad de muchos cultivos y la relación de la biomasa y contenido de N en semillas y tubérculos (Amthor 2000).

## 7.4. Modelización

En los resultados de esta investigación se muestra como la calibración iterativa permitió un buen ajuste entre los valores medidos y simulados de la biomasa de los compartimientos y necromasa en los distintos tratamientos de fertilización; por lo tanto, se presume que esto permitió lograr una integración coherente de todas las variables y flujos del balance de carbono del cultivo, partiendo desde una escala ecofisiológica que corresponde a la entrada de carbono por la fotosíntesis, a la estimación de la producción primaria bruta a nivel del dosel; pasando a una escala del cultivo con simulaciones muy razonables. En este sentido, es importante destacar que el balance de carbono en las especies vegetales generalmente se determina midiendo y calculando los distintos componentes funcionales a través de modelos de simulación integrando a) la asimilación de carbono, b) el transporte y asignación de asimilados c) costos de biosíntesis para la construcción de biomasa d) respiración de mantenimiento y crecimiento e) almacenamiento f) y exudación radicular (Lambers *et al* 1998c, Lemaire & Millard 1999; Amthor 2000; Cannell & Thornley 2000).

### 7.4.1. Simulación del balance de carbono

Los resultados obtenidos en esta investigación tienen bastante correspondencia con las numerosas investigaciones donde se ha evaluado el efecto de la variación del nitrógeno sobre los distintos componentes funcionales y estructurales del balance de carbono (Poorter *et al* 1995; Nagel 1998; Lambers *et al* 1998b, 1998c), bien sea por análisis realizados con especies cultivadas donde se controla el suministro de nitrógeno (Bélanger *et al* 1994; Nagel 1998), o de especies silvestres que pueden crecer en hábitats ricos y pobres de nitrógeno (Poorter *et al* 1995;). Por lo tanto, es evidente que la tercera hipótesis planteada en dicho estudio fue bastante conservadora, por el hecho de que las variaciones de N si pueden modificar el balance de carbono en las distintas etapas fenológicas del cultivo, cambiando la importancia de los distintos componentes funcionales cuando se analiza en valores absolutos; sin embargo ocurre todo lo contrario cuando se analiza en términos proporcionales donde no se observan diferencias significativas presentando valores muy similares. En este sentido, el déficit de N produce una disminución de la concentración de este nutriente en todos los órganos, lo que posiblemente también causa una disminución del costo de mantenimiento y de

crecimiento debido a que el cambio de asignación está orientado a la producción de biomasa menos costosa (raíces es vez de hojas), la que a su vez, es aun menos costosa por su menor contenido de proteínas relacionada con dicho tratamiento. . Se presume que la disminución de ambas respiraciones en función del tiempo está asociado a la senescencia del cultivo incidiendo también en el balance de carbono.

La asignación de asimilados hacia las hojas y tallos aumenta con el NNI en las primeras fases de desarrollo, y contrariamente la asignación a las raíces disminuye a medida que aumenta el NNI, por lo que los mayores coeficientes de asignación radicular se observaron en condiciones de déficit; mientras que en las demás etapas de desarrollo la asignación tiende a mantenerse relativamente constante entre tratamientos a pesar de las grandes variaciones del NNI. Por esta razón, se presume que los cambios en los procesos del balance de carbono del cultivo de papa debido al estrés por limitación de nitrógeno o al incremento del déficit de nitrógeno, tienden a ser mas marcados durante las etapas iniciales de desarrollo con una mayor plasticidad de asignación hacia las raíces que constituyen el principal órgano sumidero de los fotoasimilados producidos, y que además se pudiera estar invirtiendo una gran proporción de carbono para la respiración de crecimiento, mantenimiento y posibles funciones de absorción de nutrientes y exudación afectando los demás flujos y procesos en otros órganos de la planta. Sin embargo, con el inicio de la tuberización las diferencias entre tratamientos con respecto a la acumulación de biomasa y carbono para otras funciones disminuyen o incluso desaparecen en algunos casos, presumiblemente porque los tubérculos empiezan a competir por gran parte de los asimilados producidos y que se incrementa a lo largo del tiempo hasta la cosecha final, entonces posiblemente se dejan de presentar respuestas de plasticidad en la asignación. El hecho de que la mayor parte de los asimilados producidos son destinados a las raíces coincide con lo obtenido por otros investigadores trabajando con plantas en condiciones similares (Lambers *et al* 1995; McDonald *et al.* 1996; Robinson 1994, 1996; Nagel 1998; Lambers *et al* 1998; Zhang & Forde 2000; Poorter & Nagel 1998, 2000; Forde 2002; Lawlor 2002). Otra respuesta funcionalmente plástica esta relacionada con el hecho de que la tasa de translocación de asimilados hacia los tubérculos desde los órganos aéreos tiende a aumentar en todos los tratamientos con la entrada de la senescencia; sin embargo, es notablemente mayor en el tratamiento de déficit de nitrógeno en comparación con el de 400-N. esta respuesta es de

esperarse cuando la capacidad fotosintética de las hojas empieza a disminuir (cuando las hojas se empiezan a tornar amarillentas), además de que parte del nitrógeno disponible para la fotosíntesis no se está utilizando eficientemente como ocurre en las primeras etapas fenológicas, entonces como estrategia para conservar el N la planta acelera la translocación de N hacia órganos de reservas y reproductivos como los tubérculos antes de que se pierdan por mortalidad o posiblemente por desnitrificación como ha ocurrido en otros cultivos con la entrada de la senectud de los tejidos.

El análisis de los resultados permite inferir que el balance de carbono de las plantas de papa sometidas a tres condiciones contrastantes de fertilización de nitrógeno, está fuertemente influenciado por las relaciones entre la concentración de nitrógeno en los distintos órganos y la asignación de carbono para el crecimiento y mantenimiento, este hecho concuerda con lo planteado por varios investigadores (Bélanger *et al* 1992b, 1994; Poorter *et al* 1995, Nagel 1998; Lemaire & Millard 1999; Lawlor 2002) que concluyen que aparte del crecimiento, la economía del carbono también está determinado por la concentración de nitrógeno de la biomasa de las plantas, además de que dicha relación puede cambiar en el tiempo y según el tipo de órgano. En este sentido Poorter *et al* (1995) encuentran que hay un efecto de los niveles de nutrientes sobre la concentración de carbono de la hojas y tallos, pero no sobre toda la planta; ya que los cambios en la concentración de carbono a bajo N está balanceado por cambios en la asignación hacia las raíces; del mismo modo Nagel (1998) encontró que a bajo suministro de N los genotipos de lento crecimiento tienen una baja tasa de fotosíntesis por unidad de masa total de planta e invierte una gran fracción de asimilados en crecimiento y respiración radicular, a expensa del crecimiento de hojas y tallos. En estas condiciones las plantas de tomate invierten cerca del 50% de los asimilados de carbono en respiración, y se debe principalmente al incremento del uso de carbono por las raíces. Finalmente se pudo observar que los trabajos analizados confirman los resultados obtenidos en esta investigación en relación a las respuestas plásticas de las raíces en condiciones de déficit de nitrógeno (Bélanger *et al* 1992b, 1994; Poorter *et al* 1995; Nagel 1998).

Otro de hecho de mucha importancia a ser considerado al momento de evaluar la relación del N y C sobre el balance de carbono en el cultivo de papa frente a la variabilidad en el suministro de N, está relacionado con la fotosíntesis y uso de

asimilados producidos, debido a que en muchos trabajos se ha demostrado que la actividad de la fotosíntesis foliar está directamente relacionada con la cantidad de proteínas involucradas en la maquinaria fotosintética utilizada para la captación de luz y la reducción del CO<sub>2</sub>, pero negativamente relacionada con el N destinado para funciones no fotosintéticas de la hoja (Poorter & Evans 1998; Evans & Poorter 2001; Lawlor 2002; Pons *et al.* 2004; Onoda *et al.* 2004), entonces esta limitación del N también pudiera inhibir la asimilación de carbono por una posible acumulación de asimilados en las hojas, generado por una serie de consecuencias a nivel celular (Wardlaw 1990; Lambers *et al.* 1998b; De Groot 2002). En este sentido, el efecto de la relación C : N del pool de sustratos que pueden acumularse en las raíces parece ser una señal determinante en la tasa de absorción de N por las plantas en relación al uso de dichos sustratos por los demás órganos sumideros (Wardlaw 1990; Lemaire & Millard 1999; Lawlor 2002), posiblemente por el equilibrio funcional entre los órganos y la demanda de C y N existente si se toma como premisa lo planteado por Brouwer (1962) que solo consideró los compartimientos vástagos y raíces.

Aunque en este estudio no se evaluó directamente como se invierte el carbono cuando ya está en las raíces, se presume que el hecho de que presenten valores tan altos de respiración en condiciones de déficit probablemente pueda estar asociado al mantenimiento de una mayor biomasa radicular, a la demanda de energía para la absorción de nitrógeno, y al carbono que se destina para la exudación; aun cuando se haya realizado una excisión de las raíces para sus mediciones en el laboratorio, por lo que se presume la acumulación de carbono en estos órganos fue mucho mayor que la concentración de N. En este sentido, Nagel (1998) determinó que la tasa de absorción de nitrato decrece proporcionalmente con la tasa de crecimiento relativo, por lo que las altas tasas de respiración radicular puede ser una consecuencia de un alto costo específico para la absorción de nitrato.

Después de calibrar el modelo se observó que el tratamiento 400-N presentó los mayores valores acumulados de los distintos componentes funcionales del balance de carbono en el transcurso del tiempo; sin embargo, cuando se analizan en términos porcentuales las respiraciones de mantenimiento y crecimiento, se observa que no hay ninguna diferencia entre tratamientos.

Otro tipo de respuesta de las plantas frente a las condiciones de déficit de N o en ambientes pobres de N, es la liberación de compuestos carbonados a través de exudados radiculares que pueden representar un significativo flujo de carbono, hasta un 40 % del carbono asimilado por las plantas según Van Veen *et al* (1991); y en las mismas condiciones de N (0-N), Bélanger *et al* 1994, determino valores entre 32 y 30 % de C exudado como una proporción del carbono asimilado en el dosel de *Festuca arundinacea* entre el verano y otoño respectivamente. Estos exudados radiculares son utilizados por los microorganismos que se encuentran en la Rizosfera para sus funciones respiratorias y como consecuencia la posible liberación de nutrientes secuestrados, mejorando parcialmente las condiciones de déficit de nutrientes (Lambers 1987; Lambers & Van der Werf 1988; Van Veen *et al.* 1991; Lambers *et al* 1998b, 1998c). En este estudio parece ser que hay una estimulación de la exudación frente a la variación en el suministro de N; sin embargo puede ser cuestionado el hecho de que la exudación fue calculada con un procedimiento que pudiera absorber todas las posibles fuentes de error, ya que toda la PPB que no fue respirada ni incorporada en ningún órgano se destinó hacia este flujo.

Aun cuando el modelo de simulación del balance de carbono del cultivo de papa presenta una estructura bastante coherente y una calibración conservadora entre los valores medidos y simulados, todavía prevalecen ciertas incertidumbres con respecto a algunos cálculos de flujos de carbono o de valores asignados a algunos parámetros de acuerdo a lo encontrado en la bibliografía. En este sentido se propone que es importante seguir explorando sobre el efecto de las variaciones ambientales sobre el balance de carbono (i.e., fotosíntesis, respiración, exudación y la asignación de biomasa) para ir corrigiendo las posibles limitaciones que presenta dicho modelo de simulación. Por otro lado puede ser de mucha importancia considerar la dinámica de la tasa relativa de crecimiento y el uso del carbono por las plantas, con la finalidad de ir calibrando las condiciones óptimas de desarrollo del cultivo de papa en base al equilibrio funcional entre los componentes del balance, lo que consecuentemente tendrá repercusiones importantes sobre la productividad del sistema.

#### 7.4.2. Limitaciones del modelo

A pesar de que se logró obtener una buena calibración del modelo a partir de los datos medidos y simulados de la biomasa de los distintos órganos, y que las simulaciones arrojan tendencias conservadoras, probablemente el modelo puede tener algunas limitaciones relacionadas con los siguientes aspectos:

1. La respiración de mantenimiento pudo haberse calculado desde un principio según lo propuesto por Cannell & Thornley (1998) la cual se resta a la PPB primero que la respiración de crecimiento. Como se plantea en el modelo, todos los asimilados asignados a cada órgano se transforman primero en biomasa, con el costo correspondiente en respiración de crecimiento, y luego parte de la biomasa se respira para cubrir los costos de mantenimiento. De este modo el costo de respiración se hace más alto. Esta parte se ha corregido en el modelo y la respiración de crecimiento disminuyó.
2. La exudación se representó en el modelo como si inicialmente eran biomasa de raíces que luego se transformaron en polisacáridos y luego se exudaron. Parece más correcto considerar que se exudan aquellos asimilados que no se transforman en biomasa y por lo tanto la exudación se colocó posteriormente como un flujo aparte por el que sale el carbono fijado que no se asignó a ningún órgano. Analizando el comportamiento de la exudación se pudo observar que el cultivo exuda al principio del desarrollo en una cantidad moderada.
3. La fotosíntesis de las hojas senescentes no se considera que durante el desarrollo del cultivo siempre estuvieron ubicadas en el estrato bajo de dosel manteniendo las tasas de fotosíntesis más bajas en comparación a las hojas no senescentes del mismo estrato y de las hojas del estrato alto (ver sección 6.1.). En este sentido, también habría que calibrar en el modelo la proporción de hojas senescentes y no senescentes que realizan fotosíntesis en el mismo estrato, además de la fotosíntesis de los tallos que fue medida en el laboratorio, pero no considerada para el análisis de los resultados y explicación de las hipótesis por el hecho que gran parte de los tallos de los distintos tratamientos estaban afectados por el sombreado de la hojas del dosel, además de que se obtuvieron tasas de asimilación muy bajas (Apéndice 11), después de considerar

las correspondientes pruebas de ensayo para determinar la estabilidad del CO<sub>2</sub> dentro de la cámara.

4. La translocación simultánea con la producción, pudiera eliminarse debido a que los órganos todavía están en proceso de acumulación de biomasa. Por ejemplo, las hojas estaban creciendo y translocando al mismo tiempo, lo que implicaría transformar asimilados a biomasa costosa para luego llevarlos a biomasa más económica, aumentando innecesariamente el costo de respiración de crecimiento, por lo que fue necesario modificar coeficientes de translocación durante la primera etapa para que solo se transloque durante la senescencia.
5. Otra posible limitación del modelo se relaciona con la temperatura del suelo que fue tomada de fuentes bibliográficas (Jaimez 2004) basada en estudios que también se han realizado en la misma estación experimental, por el hecho de que la respiración de los órganos subterráneos pudieron ser afectados por los valores de temperatura promedio a profundidad del suelo; sin embargo el análisis de las oscilaciones diarias en comparación a los promedios de temperatura mostró que no existen diferencias tan contrastantes entre la temperatura del suelo y del aire (Apéndice 9).

En general se sugiere que en el modelo se pueden introducir parámetros ecofisiológicos que fueron relevantes para explicar parte de las hipótesis planteadas en esta investigación, como los son el SLA y la PNUE, que tuvieron una marcada influencia sobre las tasas de fotosíntesis en las plantas que crecieron en condiciones limitantes de nitrógeno, por lo que sería interesante evaluar si el NNI está directamente relacionado con los cambios en la asignación de asimilados, ya que esta podría constituir la forma de incorporar el efecto del déficit en los modelos de simulación. Por otro lado, se propone que se determine la composición química de los distintos órganos de las plantas, para conseguir un cálculo más acertado de la respiración de crecimiento y mantenimiento de acuerdo a la demanda energética necesaria para sintetizar dichos compuestos, debido a que en este estudio se consideró que la biomasa solo estaba formada por proteínas y carbohidratos (ver Penning de Vries 1975).

## 8. Conclusiones

En este trabajo se analizaron varios tipos de respuestas del cultivo de papa a nivel funcional y estructural frente a la variación en el suministro de nitrógeno, intentando evaluar la hipótesis del “**exceso de asimilados**”, del “**cambio de asignación**” y de los “**cambios en los procesos del balance de carbono**”. Las respuestas del cultivo fueron más evidentes durante la primera fase de su desarrollo, y se manifestaron a través de a) las modificaciones del SLA que conllevaron una conservación de la cantidad de nitrógeno por unidad de área foliar y en consecuencia la fotosíntesis por unidad de área foliar disminuyó poco por efecto del déficit de N. Esta respuesta permitió inferir que no todo el nitrógeno foliar es asignado a funciones fotosintéticas por lo que es posible sea una de las razones que influyen consistentemente sobre cambios en la PNUE. Otra respuesta es b) la disminución de la concentración de N en todos los órganos de la planta, lo que tendría consecuencias sobre la respiración de crecimiento y mantenimiento por unidad de biomasa, así como un aumento de la asignación de nitrógeno para las raíces y c) el aumento del cociente raíz:vástago, disminuyendo así la proporción de hojas con respecto a la biomasa de raíces, e) los cambios en la asignación y en la concentración de N permitieron mantener una eficiencia en el uso de la radiación (RUE) bastante similar entre los tratamientos, f) las raíces presentaron una mayor tasa de respiración en respuesta a las condiciones de déficit de nitrógeno. Todos estos aspectos ecofisiológicos y del cultivo son mostrados esquemáticamente en la figura 60.

### 8.1. En relación a la hipótesis del “*exceso de asimilados*”

- ❖ La fotosíntesis por unidad de área foliar en general no presentó marcadas diferencias entre tratamientos contrastantes de fertilización nitrogenada, aunque los tratamientos con mayor disponibilidad de N presentaron valores ligeramente superiores y no se observa una variación proporcional de este parámetro en la medida que disminuye la disponibilidad de N, es decir que la disminución en la concentración de N y en el INN fueron mucho más pronunciadas que la respuesta de la fotosíntesis por unidad de área.

❖ La respuesta de la fotosíntesis fue más pronunciada cuando se analizó por unidad de peso. En este sentido, el SLA respondió sensiblemente a las condiciones de déficit de N, modificando la estructura de la hoja (densidad y/o espesor) de tal forma que se tendió a conservar el N por unidad de área foliar y esto posiblemente explica el mantenimiento de las tasas de fotosíntesis por unidad de área; por lo que se presume la fotosíntesis del cultivo de papa en condiciones limitantes de N no está obedeciendo directamente a una plasticidad fotosintética como tal; sino mas bien a una plasticidad morfológica de la hoja. También se presume que la posible plasticidad del cultivo de papa depende directamente del posible costo- beneficio existente entre la asignación de N a funciones fotosintéticas (nivel funcional: complejos cosechadores de luz, regeneración de la rubisco), y no fotosintéticas (nivel estructural) a través de modificaciones del SLA, que a su vez pudiera influir directa o indirectamente sobre las tasas de fotosíntesis y la PNUE.

❖ El SLA parece ser el parámetro que controla la cantidad de asimilados producidos por la biomasa foliar, por lo que no es tan evidente que haya un exceso de asimilados ya que por unidad de peso foliar la disminución de la fotosíntesis es proporcional al nivel de déficit de N. Sin embargo, varios estudios han reportado que las plantas tienden a acumular asimilados en las hojas precisamente por una limitación de N trayendo como consecuencia una reducción de la fotosíntesis (Wardlaw 1990; Lambers *et al* 1998b,c; De Groot 2002). En este sentido, se puede decir que se la observación inicial, realizada por Díaz *et al* (1999) de que la fotosíntesis del cultivo de papa por unidad de área foliar, al menos de la variedad Granola, no responde al déficit de N, fue verificada en este estudio., pero no parece ser tan evidente lo planteado con respecto al exceso de asimilados, ya que en este experimento la fotosíntesis por unidad de peso está fuertemente limitada por el déficit de nitrógeno.

## 8.2. En relación a la hipótesis del “cambio de asignación”

- ❖ El déficit de N generó cambios en el patrón de asignación de la biomasa, estimulándose una mayor tasa de translocación de asimilados hacia las raíces y por ende una mayor acumulación de biomasa en comparación con las hojas y tallos. Esta respuesta permitió mantener la eficiencia en la RUE, ya que se mantuvo 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.
  
- ❖ La producción de biomasa total y de tubérculos por etapas de desarrollo aumenta en la medida que el NNI es mayor. Se encontraron valores de NNI inferiores a 1 durante gran parte del desarrollo del cultivo, excepto en el tratamiento 400-N durante la emergencia. Por lo tanto se concluye que el cultivo no logró alcanzar su mayor potencial productivo debido a los bajos valores de NNI a lo largo del ciclo bajo las condiciones climáticas y de fertilización del ensayo; lo que podría estar asociado a las posibles pérdidas de N del suelo debido a las altas precipitaciones del sitio, además de la baja radiación incidente. Las raíces y estolones en condiciones de déficit de N tienden a acumular mayor biomasa durante las primeras etapas de desarrollo en comparación a los órganos aéreos, lo que permitió un aumento de la relación raíz:vástago. Estos resultados permiten inferir que los cambios en la arquitectura de la planta, específicamente en las raíces y estolones del cultivo de papa también son respuestas plásticas de aclimatación al estrés por déficit de N. En este sentido, la proporción de biomasa de raíces por unidad de biomasa aérea durante las primeras etapas de desarrollo del cultivo aumentó considerablemente como consecuencia del déficit, con marcadas diferencias en relación a los demás tratamientos de fertilización, por lo que se presume que los cambios proporcionales entre la biomasa aérea y subterránea en el cultivo de papa son respuestas de aclimatación a las condiciones de déficit de nitrógeno.

- ❖ La concentración total de N en la biomasa total y biomasa foliar presentó diferencias muy claras entre tratamientos siguiendo el orden  $400-N > 133-N > 0-N$ . 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 funciones fotosintéticas, y una parte importante para funciones no fotosintéticas especialmente en condiciones de déficit de nitrógeno. Por otro lado, la concentración de nitrógeno foliar por unidad de área presentó diferencias significativas en todos los tratamientos únicamente durante la emergencia, mientras que entre las siguientes etapas los cambios de la concentración de nitrógeno no son tan contrastantes, y se mantienen a pesar de las notables variaciones del NNI, y una vez más se corrobora que el nitrógeno por unidad de área tiende a conservarse independientemente de la variación del NNI.
- ❖ Se presentó un marcado efecto de los tratamientos de fertilización sobre la tasa de crecimiento absoluto y el tiempo para alcanzar el máximo crecimiento, donde el incremento de la biomasa asimilatoria en el tratamiento 400-N incidió sobre un mayor aumento de la producción de tubérculos, principalmente porque se produjo una cantidad importante de fotoasimilados y acumulación de N en el follaje que fue asignado directamente a estos órganos, y posteriormente la migración desde la biomasa aérea hacia los tubérculos durante la senescencia del cultivo también fue mayor en comparación con el tratamiento de déficit severo.
- ❖ El suministro de N fue determinante en la producción de tubérculos, y sobre el índice de área foliar, afectando así la cantidad de radiación interceptada por el cultivo y posteriormente sobre la RUE.

### **8.3. En relación a la hipótesis de los “cambios en el balance de carbono”**

- ❖ El cambio de asignación de biomasa modifica el balance de carbono en las distintas etapas fenológicas del cultivo, cambiando la importancia relativa de los distintos componentes funcionales durante el desarrollo.
- ❖ La respiración en la oscuridad de la mayoría de los órganos presenta marcadas y significativas diferencias entre tratamientos, siendo mayor en la medida que aumentaba la disponibilidad de nitrógeno ( $400\text{-N} > 133\text{-N} > 0\text{-N}$ ) y la temperatura; excepto las raíces que en condiciones limitantes de nitrógeno tienden a mantener valores superiores a los demás órganos y en las distintas etapas fenológicas del cultivo, por lo tanto cuando se comparan los tratamientos contrastantes (0 y 400-N) se observa que fue significativamente mayor en el tratamiento de déficit severo.
- ❖ La calibración iterativa permitió un buen ajuste entre los valores medidos y simulados de la biomasa de los distintos compartimientos y tratamientos de fertilización, logrando integrar coherentemente todas las variables y parámetros medidos en el campo, partiendo desde una escala ecofisiológica que corresponde a la entrada de carbono por la fotosíntesis foliar instantánea a distintos niveles de radiación, a una buena estimación de la producción primaria bruta a nivel del dosel; posteriormente pasando a una escala del cultivo con simulaciones muy razonables de biomasa de los distintos órganos medidos en el campo y así obtener los valores de asignación de asimilados.
- ❖ No resultó tan evidente la tercera hipótesis planteada en dicho estudio, por el hecho de que las variaciones de disponibilidad si pueden modificar el balance de carbono en las distintas etapas fenológicas del cultivo, cuando se analizan en valores absolutos cambiando la importancia relativa de los distintos componentes funcionales principalmente el patrón de asignación de biomasa y la respiración; sin embargo ocurre todo lo contrario cuando se analizan en términos porcentuales sin presentar diferencias entre tratamientos.

- ❖ Los cambios en los procesos del balance de carbono del cultivo de papa debido al estrés por limitación de nitrógeno tienden a ser mas marcados durante las etapas iniciales de desarrollo con una mayor plasticidad de asignación hacia las raíces que constituyen el principal órgano sumidero de los fotoasimilados producidos.

#### ***8.4. Análisis integrado de la respuesta del cultivo de papa al déficit de N.***

El déficit de N causa un cambio en el patrón de asignación de asimilados, aumentando la relación raíz/vástago, lo cual probablemente permite a la planta una mayor explotación del suelo en búsqueda de N y tiende a mejorar la nutrición nitrogenada como un mecanismo de compensación del déficit. El cambio en la relación raíz/vástago tiene un efecto negativo sobre el LAI, causando una menor asignación de asimilados a las hojas, lo cual se traduce en menos IPAR, y consecuentemente menor asimilación por superficie de terreno y por lo tanto menor productividad del cultivo. Por otro lado, el déficit de N produce una disminución de la concentración de este nutriente en todos los órganos, lo que causa una disminución del costo de mantenimiento, mientras que el costo de crecimiento también disminuye debido a que el cambio de asignación está orientado a la producción de biomasa menos costosa (raíces es vez de hojas) y que a su vez, es aun menos costosa por su menor contenido de proteínas relacionada con la del tratamiento con menor déficit. En este sentido, la disminución de ambas respiraciones permite mejorar el balance de carbono y compensar un poco el efecto del déficit. Otra respuesta del cultivo de papa es la modificación del SLA, el cual permite que se mantenga relativamente constante el contenido de N por unidad de área foliar, debido a que la disminución del % N se compensa con la disminución en SLA, y como consecuencia la asimilación por unidad de área foliar tiende a mantenerse o a disminuir solo marginalmente mientras que la fotosíntesis por unidad de peso foliar disminuye marcadamente con el nivel de déficit. Las modificaciones del SLA en los distintos tratamientos de fertilización permiten inferir que no todo el nitrógeno foliar es destinado para la fotosíntesis o procesos de regeneración de proteínas fotosintéticas, trayendo consecuencias sobre la PNUE, y así el cultivo tiende a maximizar el uso del N foliar. La disminución del área foliar junto con la disminución de la fotosíntesis por unidad de peso foliar causan un descenso de la PPN. Sin embargo la fotosíntesis por

unidad de área tiende a mantenerse y la RUE tiende a ser más alta al principio en el tratamiento con déficit severo, debido al cambio en los costos respiratorios. Por lo tanto, los mecanismos de las plantas para responder a la heterogeneidad del ambiente pueden ser a través de la plasticidad fisiológica o morfológica indispensable para optimizar el uso de los recursos y garantizar la supervivencia de las especies y/o productividad de los cultivos, considerando además que la plasticidad de un atributo morfológico también puede ser una consecuencia de una mayor plasticidad fisiológica (Lambers *et al.* 1998; Schurr *et al* 2006),

En todo caso, es necesario resaltar que según las revisiones bibliográficas realizadas en este estudio muchas veces se ha analizado el efecto del N sobre los distintos componentes del balance de carbono pero de manera independientes entre si, desde la fotosíntesis, respiración, distribución de biomasa y la exudación; siendo muy pocos los trabajos donde se analizan sinérgicamente los distintos componentes y sus interrelaciones a lo largo del crecimiento de las plantas.

www.bdigital.ula.ve

**BIBLIOGRAFÍA**

**Acevedo D.** 1994. Metodologías para la determinación de nitrógeno en materiales ecológicos. Postgrado de Ecología Tropical. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela 25 p.

**Alva A. K., Hodges T., Boydston, and Collins H.P.** 2002. Dry matter and nitrogen accumulations and partitioning in two potato cultivars. *Journal of Plant Nutrition* 25: 1621-1630.

**Amthor J.** 1984. The role of maintenance respiration in plant growth. *Plant, Cell and Environment* 7: 561-569.

**Amthor J.** 2000. The McCree – de Wit – Penning de Vries – Thornley respiration paradigms: 30 year later. *Annals of Botany* 86: 1-20.

**Anten N.P.R., Schieving F. & Werger M.J.A.** 1995a. Patterns of light and nitrogen distribution in relation to whole canopy carbon gain in C3 and C4 mono- and dicotyledonous species. *Oecologia* 101: 504-513.

**Anten N.P.R., Schieving F., Medina E., Werger M.J.A. & Schuffelen P.** 1995b. Optimal leaf area indices in C3 and C4 mono- and dicotyledonous species at low and high nitrogen availability. *Physiologia Plantarum* 95: 541-550.

**Anten N.P.R. & Werger M.J.A.** 1996. Canopy structure and nitrogen distribution in dominant and subordinate plants in a dense stand of *Amaranthus dubius* L. with a size hierarchy of individuals. *Oecologia* 105: 30-37.

**Anten N.P.R. & Hirose T.** 1998. Biomass allocation and light partitioning among dominant subordinate individuals in *Xanthium canadense* stands. *Annals of Botany* 82: 665-673.

**Anten N.P.R., Werger M.J.A. & Medina E.** 1998. Nitrogen distribution and leaf area indices in relation to photosynthetic nitrogen use efficiency in savanna grasses. *Plant Ecology* 138: 63-75.

**Añez B. & Pereyra.** 1974. El uso de estiércol en los Andes. Boletín divulgativo del Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes, Mérida-Venezuela.

**Añez B.** 1980. Características edafoclimáticas de la estación experimental de Santa Rosa del Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Boletín del IIAP, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes, Mérida Venezuela.

**Atkin O., Evans J.R., Ball M.C., Lambers H. & Pons T.** 2000. Leaf respiration of snow gum in the light and dark interactions between temperatures and irradiance. 122: 915-923.

**Bélangier G, Gastal F, Lemaire G.** 1992a. Growth analysis of a tall fescue sward fertilized with different rates of nitrogen. *Crop Science* 32: 1371-1376.

**Bélangier G, Gastal F & Warembourg F.R.** 1992b. The effects of nitrogen fertilization and the growing season on carbon partitioning in a sward of tall fescue (*Festuca arundinaceae*). *Annals of Botany* 70: 239-244.

**Bélangier G, Gastal F & Warembourg F.R.** 1994. Carbon Balance of Tall Fescue (*Festuca arundinaceae*): Effects of nitrogen fertilization and growing season. *Annals of Botany* 74: 653-659.

**Biamond H. & Vos J.** 1992. Effects of nitrogen on the development and growth of the potato plant. 2. The partitioning of dry matter, nitrogen and nitrate. *Annals of Botany* 70: 37-45.

**Bremner J.M. & Mulvaney C.S.** 1982. Nitrogen-Total. In: Methods of soil analysis. Page A.L., Miller R.H. & Keeney D.R. Department of Agronomy, College of Agriculture, Iowa State University. Monograph 9: 595-616.

**Brouwer R.** 1962. Distribution of dry matter in the plant. *Neth. Journal Agric. Science* 5: 361-376.

**Bouma T.J. & De Visser R.** 1993. Energy requirements for maintenance of ion concentrations in roots. *Physiologia Plantarum* 89: 133-142

**Bouma T.J., De Visser R., Janssen J.H.J., De Kock M.J., Van Leeuwen P.H & Lambers H.** 1994. Respiratory energy requirements and rate protein turnover in vivo determined by the use of an inhibitor of protein synthesis and probe to assess its effect. *Physiologia Plantarum* 92: 585-594.

**Bouma T.J., De Visser R., Van Leeuwen P.H., De Kock M.J. & Lambers H.** 1995. The respiratory energy requirements involved in nocturnal carbohydrate export from starch-storing mature source leaves and their contribution to leaf dark respiration. *Journal Experimental Botany* 46: 1185-1194.

**Bouma T.J., Nielsen K.L., Eissenstat D.M. & Lynch J.P.** 1997a. Estimating respiration of roots in soil: Interactions with soil CO<sub>2</sub> soil temperature and soil water content. *Plant and soil*. 195: 221-232.

**Bouma T.J., Nielsen K.L., Eissenstat D.M. & Lynch J.P.** 1997b. Soil CO<sub>2</sub> concentration does not affect growth or root respiration in bean or citrus. *Plant Cell and Environment* 20: 1495-1505

**Bouma T. J., Yanai R. D., Elkin A. D., Hartmond U., Flores-Alva D. & Eissenstat D. M.** 2001. Estimating age-dependent costs and benefits of roots with contrasting life span: comparing apples and oranges. *New Phytologist* 150: 685-695.

**Byrd G. T., Sage R. & Brown H.** 1992. A comparison of dark respiration between C3 and C4 plants. *Plant Physiology*. 100: 191-198.

**Cannell M.G.R. & Thornley J.H.M.** 1998. Temperature and CO<sub>2</sub> responses of leaf and canopy photosynthesis: a clarification using the non-rectangular hyperbola model of photosynthesis. *Annals of botany* 82: 883-892.

**Cannell M.G.R. & Thornley J.H.M.** 2000. Modeling the component of plant respiration: some guiding principles. *Annals of botany* 85: 45-50.

**Chapin III. F.S.** 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review Systematic*. 1: 233-260.

**Cheng J.L., Reynolds J.F., Harley P.C. & Tenhunen J.D.** 1993. Coordination theory of leaf nitrogen distribution in a canopy. *Oecologia* 93: 63-69.

**De Groot C. C.** 2002. Phosphorus and nitrogen nutrition in tomato: a physiological analysis of plant growth. Tesis doctoral. Universidad de Utrecht, Utrecht. 144 p.

**Dewar R.C.** 1996. The correlation between plant growth and intercepted radiation: An interpretation in terms of optimal plant nitrogen content. *Annals of Botany* 78: 125-136.

**Dias-Filho M.B.** 2002. Photosynthetic light response of the C4 grasses *Brachiaria brizantha* and *B. humidicola* under shade. *Scientia Agricola*, 59: 65-68.

**Díaz C., Machado D & Sarmiento L.** 1999. Informe del taller de agroecología. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Universidad de Los Andes, Mérida-Estado Mérida Venezuela.

**Dreccer M.F., van Oijen M, Schapendonk HCM, Pot CS, Rabbinge R.** 2000. Dynamics of vertical leaf nitrogen distribution in a vegetative wheat canopy. Impact on canopy photosynthesis. *Annals of Botany* 86: 821-831.

**Evans J.R.** 1983. Nitrogen and Photosynthesis in the flag leaf of Wheat (*Triticum aestivum* L). *Plant Physiology* 72: 297-302.

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

**Evans J.R.** 1993a. Photosynthetic acclimation and nitrogen partitioning within a lucerne canopy. I. canopy characteristics. *Australian Journal of Plant Physiology* 20: 55-67.

**Evans J.R.** 1993b. Photosynthetic acclimation and nitrogen partitioning within a lucerne canopy. II. Stability through time and comparison with a theoretical optimum. *Australian Journal of Plant Physiology* 20: 69-82.

**Evans J.R. & Poorter H.** 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment* 24: 755-767.

**Farrar J.F.** 1996. Sinks – integral parts of a whole plant. *Journal of Experimental Botany*. 47: 1273-1279.

**Farrar J.F & Jones D.L.** 2000. The control of carbon acquisition by roots: Review. *New Phytologist*. 147: 43-53.

**Forde B.G.** 2002. The role of long-distance signalling in plant responses to nitrate and other nutrients. *Journal of Experimental Botany*. 53: 39-43.

**García R. & Salas J.** 2005. Producción de semilla de papa en Venezuela. Serie manuales de cultivo Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas N° 5. Mérida – Venezuela. Pp 43-49.

**Gardner F.P., Brent P. R. & Mitchel R.L.** 1985. Carbon fixation by crop canopies. In: Physiology of Crop Plants. Iowa State University Press. Pp. 31-57.

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

**Gastal F. & Belanger G.** 1993. The effects of nitrogen fertilization and the growing season on photosynthesis of field-grown tall fescue (*Festuca arundinaceae* Schreb.) canopies. *Annals of Botany* 72: 401 – 408.

**Gilmanov T.G., Verma S.B., Sims P.L., Meyers T.P., Bradford J.A., Burba G.G. & Suyker A.E.** 2003. Gross primary production and light response parameters of four Southern Plains ecosystems estimated using long-term CO<sub>2</sub>-flux tower measurements. *Global Biogeochemical Cycles* en prensa.

**Greenwood D.J, Neeteson J.J. & Draycott A.** 1985. Response of potatoes to N fertilizer: quantitative relations for components of growth. *Plant and Soil* 85: 163-183.

**Greenwood D.J., Lemaire G, Gosse G, Cruz P, Draycott A & Neeteson J.J.** 1990. Decline in percentage N of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> crops with increasing plant mass. *Annals of Botany* 66: 425-436.

**Greenwood D.J., Gastal F, Lemaire G, Draycott A, Millard P & Neeteson J.J.** 1991. Growth rate and % N of field grown crops: theory and experiments. *Annals of Botany* 67: 181-190.

**Grindlay D.J.C.** 1997. Towards an explanation of crop nitrogen demand based on the optimization of leaf nitrogen per unit leaf area. *Journal of Agricultural Science*. 128, 377-396.

**Gómez L.F., Montoya E.C., López Y. & Riaño N.M.** 2001. Estimación de la fotosíntesis en plantas completas y validación de un modelo matemático para el café *Coffea arabica* L. Simposio internacional sobre medición y monitoreo de captura de carbono en ecosistemas forestales. Valdivia, Chile. 350 p

**Heuvelink E.** 1995a. Dry matter partitioning in a tomato plant: one common assimilate pool. *Journal Experimental Botany* 46: 1025-1033.

**Hikosaka K.** 1997. Modelling optimal temperature acclimation of the photosynthetic apparatus in C3 plants with respect to nitrogen use. *Annals of Botany* 80: 721-730.

**Hikosaka K., Sudoh S. & Hirose T.** 1999. Light acquisition and use by individuals competing in a dense stand of an annual herb, *Xanthium canadense* *Oecologia* 118: 388-396.

**Hikosaka K. & Terashima I.** 1996. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant, Cell and Environment* 18: 605-618

**Hikosaka K., Terashima I. & Katoh S.** 1994. Effects of leaf age, nitrogen nutrition and photon flux density on the distribution of nitrogen among leaves of a vine (*Ipomoea tricolor* Cav.) grown horizontally to avoid mutual shading of leaves. *Oecologia* 97: 451-457.

**Hirose T & Bazzaz F.A.** 1998. Trade-off between light and nitrogen use efficiency in canopy photosynthesis. *Annals of Botany* 82: 195-198.

**Hirose T. & Werger M.J.A.** 1987a. Nitrogen use efficiency in instantaneous and daily photosynthesis of leaves in the canopy of a *Solidago altissima* stand. *Physiologia Plantarum* 70: 215-222.

**Hirose T. & Werger M.J.A.** 1987b. Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. *Oecologia* 72: 520-526.

**Hunt R.** 1982. Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis. Edward Arnold Ltd., London, 226 p.

**IBSNAT**, 1990. International Benchmark Sites Network for Agrotechnology Transfer (IBSNAT) Project. Technical Report 2, field and laboratory methods for the collection of the IBSNAT minimum data Set. Department of Agronomy and soil science, Hawaii institute of tropical agriculture and human resources, University of Hawaii, 67 p.

**Jeuffroy M.H., Ney B. & Ourry A.** 2002. Integrated physiological and agronomic modeling of N capture and use within the plant. *Journal of Experimental Botany* 53: 809-823.

**Jaimez R.** 2004. Clima de la estación experimental de Santa Rosa. Boletín Divulgativo del Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Universidad de Los Andes. Mérida-Venezuela. Año 29.

**Jones M.B., Leafe E.L., Stiles W. & Collett B.** 1978. Pattern of respiration of a perennial ryegrass crop in the field. *Annals of Botany* 16 p.

**Justes E., Meynard J. M., Machet J. & Thelier-Huches.** 1994. Determination of a critical nitrogen dilution curve for winter Wheat crops. *Annals of Botany* 74: 397-407.

**Kage H., Alt C. & Stutzel H.** 2002. Nitrogen concentration in cauliflower organs as determined by organ size, N supply, and radiation environment. *Plant and Soil* 246: 201-209.

**Kooman P.L. & Rabinge R.** 1996. An analysis of the relation between dry matter allocation to the tuber and earliness of a potato crop. *Annals of Botany* 77: 235-242

**Lambers H.** 1987. Growth, respiration, exudation and symbiotic associations: the fate of carbon translocated to the roots. In Root development and function (eds Gregory, Lake & Rose. SEB seminar, series 30. Cambridge University Press – Great Britain.

**Lambers H & Atkin, O.K.** 1995. Regulation of carbon metabolism in roots. In: Madore, M.A. & Lucas, W.J. (eds), Carbon partitioning and source-sink interactions in plants. Pp 226-238. Am. Soc. Of Plant Physiol., Rockville.

**Lambers H.** 1998a. Epilogue: Research on the control of plant growth-where do we go next?. In Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences (eds Lambers H, Poorter H. & Van Vuuren M.M.I.). pp 139-157. Backhuys Publishers, Leiden – Netherlands.

**Lambers H., Chapin III & Pons T.** 1998c. Plant Physiological ecology. Springer-Verlag. New York. 540 p.

**Lambers H., Nagel O. & Van Arendonk J.C.M.** 1995. The control of biomass partitioning in plants from favourable and stressfull environments: a role for gibberellins and cytokinins. *Bulgarian Journal Plant Physiology* 21: 24-32.

**Lambers H., Scheurwater I., Mata C. & Nagel O.** 1998b. Root respiration of fast- and slow-growing plants, as dependent on genotype and nitrogen supply: a major clue to the functioning of slow-growing plants. Physiological mechanisms and ecological consequences (eds Lambers H, Poorter H. & Van Vuuren M.M.I.). pp 139-157. Backhuys Publishers, Leiden.- Netherlands.

**Lambers H., Szaniawski K. & De Visser R.** 1983. Respiration for growth, maintenance and ion uptake. An evaluation of concepts, methods, values and their significance. *Physiologia Plantarum* 58: 556-563.

**Lambers H & Van der Werf** 1988. Variation in the rate of root respiration of two *Carex* species: A comparison of four related methods to determine the energy requirements for growth, maintenance and ion uptake. *Plant and Soil* 111: 207-211

**Lawlor D. W.** 2002. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. *Journal Experimental Botany* 53: 773-787

**Le Bot J., Adamowicz S. & Robin P.** 1998. Modelling plant nutrition of horticultural crops: a review. *Scientia Horticulturae* 74: 47-82.

**Leach G.J. & Watson D.J.** 1967. Photosynthesis in crop profiles, measured by phytometers. Waite Agricultural Research Institute, Glen Osmond, South Australia. 14 p.

**Lemaire G, Gastal F., Salette J.,** 1989. Analysis of the effect of nutrition on dry matter yield of sward by reference to potential yield and optimum N content. Proc. XVI Int. Grassland Congr, 4-11 Oct. 1989, Nice, pp 179-180.

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

**Lemaire G. & Millard P.** 1999. An ecophysiological approach to modeling resource fluxes in competing plants. *Journal of Experimental Botany* 50: 15-28.

**Lemaire G., Onillon B., Gosse G., Chartier M. & Allirand J.M.** 1991. Nitrogen distribution within a Lucerne canopy during regrowth: Relation with light distribution. *Annals of Botany* 68: 483-488.

**Lemaire G., Van Oosterom E., Sheehy J., Jeuffroy M.H., Massignam A & Rossato L.** 2007. Is crop N demand more closely related to dry matter accumulation or leaf area expansion during vegetative growth?. *Field Crops Research* 100: 91-106.

**Lötscher M., Stroh K. & Schnyder Hans.** 2003. Vertical leaf nitrogen distribution in relation to nitrogen status in grassland plants. *Annals of Botany* 92: 679-688.

**Machado D.** 2005. Un enfoque agroecosistémico para el manejo eficiente del suministro de nitrógeno en el cultivo de papa en los Andes venezolanos. Tesis de Doctorado, Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Mérida-Venezuela. 233 p.

**Manrique L.A., Kiniry J.R., Hodges T. & Axness D.S.** 1991. Dry matter production and radiation interception of potato. *Crop Science* 31: 1044-1049.

**Marcelis L.F.M.** 1996. Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *Journal Experimental Botany* 47: 1281-1291.

**Martineau Y.** 2004. Modélisation des successions post-culturales. Application à la gestion durable des agro-écosystèmes des hautes Andes Tropicales. Thèse de docteur en sciences de le université Paris 11, Orsay. 150 p.

**McCree K.J.** 1970. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In Predictions and measurement of photosynthetic productivity p 226-229. Pudoc, Wageningen.

**McCree K.J.** 1974. Equations for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum, as functions of dry weight, photosynthetic rate, and temperature. *Crop Science* 14: 509-514.

**McCullough D.E. & Hunt L.A.** 1993. Mature tissue and crop canopy respiratory characteristics of rye, triticale and wheat. *Annals of Botany*. 72: 269-282.

**McDonald A.J.S., Ericsson T. & Larsson C.M.** 1996. Plant nutrition, dry matter gain and partitioning at the whole-plant level. *Journal Experimental Botany* 47: 1245-1253.

**Meyer R.D. & Marcum D.B.** 1998. Potato yield, nitrogen, and soil nitrogen response to water and nitrogen. *Agronomy Journal* 90: 420-429.

**Millard P., Robinson D. & Mackie-Dawson A.** 1989. Nitrogen Partitioning within the potato (*Solanum tuberosum*) plant in relation to nitrogen supply. *Annals of Botany* 63: 289-296.

**Milroy S.P. & Bange M.P.** 2003. Nitrogen and light responses of cotton photosynthesis and implications for crop growth. *Crop Science* 43: 904-913.

**Milroy S.P., Bange M.P. & Sadras V.O.** 2001. Profiles of leaf nitrogen and light in reproductive canopies of cotton (*Gossypium hirsutum*). *Annals of Botany* 87: 325-333.

**Monteith J.L.** 1965. Light distribution and photosynthesis in field crops. *Annals of Botany* 29: 17-37.

**Monteith J.L.** 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 9: 747-76.

**Muchow R.C., Sinclair T.R.** 1994. Nitrogen response of leaf photosynthesis and canopy radiation use efficiency in field grown maize and sorghum. *Crop Science* 34: 721-727.

**Nagel O.** 1998. Growth and biomass allocation of hormone mutants of tomato (*Solanum Lycopersicum* L.). Thesis doctoral. Universidad de Utrecht, Utrecht. 99 p

**Novoa R. & Loomis R.S.** 1981. Nitrogen and plant production. *Plant and Soil* 58: 177-204.

**Ögren E.** 1993. Convexity of the photosynthetic light-response curve in relation to intensity and direction of light during growth. *Plant Physiology* 101: 1013-1019.

**Oliveira C.A.** 2000. Potato crop growth as affected by nitrogen and plant density. *Pesq. Agropec. Bras.* 5: 939-950.

**Onoda Y., Hikosaka K. & Hirose T.** 2004. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Functional Ecology* 18: 419-425

**Osoné Y. & Tateno M.** 2003. Applicability and limitations of optimal biomass allocation models: a test of two species from fertile and infertile habitats. *Annals of Botany* 95: 1211-1220.

**Paul M. & Foyer C.** 2001. Sink regulation of photosynthesis. *Journal of Experimental Botany* 52: 1383-1400

**Penning de Vries F.W.T.** 1974. Substrate utilization and respiration in relation to growth and maintenance in higher plants. *Neth. Journal Agric. Science* 22: 40-44.

**Penning de Vries F.W.T.** 1975. The cost of maintenance process in plant cells. *Annals of Botany* 39: 77-92.

**Pieters A., Paul M. & Lawlor W.** 2001. Low sink demand limits photosynthesis under Pi deficiency. *Journal of Experimental Botany* 52: 1083-2001

**Pons T.L. & Anten N.P.R.** 2004. Is plasticity in partitioning of photosynthetic resources between and within leaves important for whole-plant carbon gain in canopies?. *Functional Ecology* 18: 802-811.

**Pons T.L. & Westbeek M.H.M.** 2004. Analysis of differences in photosynthetic nitrogen-use efficiency between four contrasting species. *Physiologia Plantarum* 122: 68-78.

**Pons T.L., Rijnberk H., Scheurwater I. & Van der Werf A.** 1993. Importance of the gradient in photosynthetically active radiation in a vegetation stand for leaf nitrogen allocation in two monocotyledons. *Oecologia* 95: 416-424.

**Pons T.L., Van der Werf A. & Lambers H.** 1994. Photosynthetic nitrogen use efficiency of inherently slow and fast-growing species: Possible explanations of observed differences: In a whole plant perspective on carbon nitrogen interactions. Eds Roy & Garnier. SPB Academic Publishing bv, the Hauge. Pp 61-77.

**Poorter H. & Evans J.R.** 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia* 116: 26-37.

**Poorter H. & Nagel O.** 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 595-607.

**Poorter H., Remkes C. & Lambers H.** 1990. Carbon and nitrogen of 24 species differing in relative growth rate. *Plant Physiology* 94, 621-627.

**Poorter H., Van de Vijver A. D. M., Boot R. G. A. & Lambers H.** 1995. Growth and carbon economy of a fast-growing and a slow-growing grass species as dependent on nitrate supply. *Plant and Soil* 171: 217-227.

**Poorter H., Van der Werf A., Atkin O. & Lambers H.** 1991. Respiratory energy requirements of roots vary with the potential growth rate of a plant species. *Physiologia Plantarum* 83: 469-475.

**Reich P., Walters M, Ellsworth D.S., Vose J.M., Volin J.C., Gresham C & Bowman.** 1998. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia* 114: 471-482.

**Robinson D.** 1994. The response of plants to non-uniform supplies of nutrients. *New Phytologist* 127: 635-674.

**Robinson D.** 1996. Resource capture by localized root proliferation: why do plants bother?. *Annals of Botany* 77: 179-185.

**Rogers A., Fischer B.U., Bryant J., Frehner M., Bkum H., Raines C.A. & Long S.P.** 1998. Acclimation of photosynthesis to elevated CO<sub>2</sub> under low-nitrogen nutrition is affected by the capacity for assimilate utilization. Perennial ryegrass under free-air CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant Physiology* 118: 683-689.

**Rosati A., Metcalf S. G. & Lampinen B. D.** 2004. A simple method to estimate photosynthetic radiation use efficiency of canopies. *Annals of Botany* 93: 567-574.

**Rowe C. R.** 1993. What is a healthy potato plant?. Edited by Randall. In: Potato Health Management. Department of plant pathology. Ohio State University Wooster. Pp 4-7.

**Ryan M. G.** 1991a. A simple method estimating gross carbon budgets for vegetation in forest ecosystems. *Tree Physiology* 9: 255-266.

**Ryan M. G.** 1991b. Effects of climate change on plant respiration. *Ecological Applications* 1: 157-167.

**Ryan M. G.** 1995. Foliar maintenance respiration of subalpine and boreal trees and shrubs in relation to nitrogen content. *Plant Cell and Environment* 18: 765-772.

**Sarmiento L.** 1995. Restauration de la fertilité dans un système agricole a jachère longue des hautes Andes du Venezuela. Tesis doctoral. Université de Paris-Sud, Paris, 237 p.

**Sarmiento L. & Bowen W.** 2002. Desarrollo de una variedad de papa andigena en los andes venezolanos y su simulación por el modelo substor. *Ecotropicos* 15:111-112.

**Scheible W.R., Gonzalez-Fontes A., Lauerer M., Müller-Röbert B, Caboche M, Stitt M.** 1997b. Accumulation of nitrate in the shoot acts as a signal to regulate shoot-root allocation in tobacco. *The plant Journal* 1: 671-691.

**Scheurwater I** 1999. Variation in specific respiratory costs in the roots of fast- and slow-growing grass species: an analysis of costs for nitrate transport and protein turnover and of the site of nitrate reduction. Tesis doctoral. Universidad de Utrecht, Utrecht. 136 p

**Scheurwater I, Cornelissen C., Dictus F., Welschen R & Lambers H.** 1998. Why do fast and fast-growing grass species differ so little in their rate of roots respiration, considering the large differences in rate of growth and ion uptake? *Plant, Cell and Environment* 21: 995-1005.

**Scheurwater I., Dünnebacke M., Eising R. & Lambers H.** 2000. Respiratory costs and rate of protein turnover in the roots a fast-growing (*Dactylis glomerata*) and a slow-growing (*Festuca ovina*) grass species. *Journal Experimental Botany*. 51: 1089-1097.

**Schlesinger W.H.** 2000. Biogeoquímica: un análisis del cambio global. Ariel Ciencia. Barcelona-España. 567 p.

**Sheehy J.E. & Cooper J.P.** 1972. Light interception, photosynthetic activity, and crop growth rate in canopies of six temperate forage grasses. Grassland Research Institute, Hurley, Maidenhead, berks. 200 p.

**Shipley B. & Almeida-Cortez J.** 2003. Interspecific consistency and intraspecific variability of specific leaf area with respect to irradiance and nutrient availability. *Ecoscience* 10: 74-79.

**Sinclair T.R. & Shiraiwa T.** 1993. Soybean radiation use efficiency as influenced by nonuniform specific leaf nitrogen distribution and diffuse radiation. *Crop Science* 33: 808-812.

**Sinoquet H., Rakocevic M., Varlet-Grancher C.** 2000. Comparison of models for daily light partitioning in multispecies canopies. *Agricultural and Forest Meteorology* 101: 251-263.

**Smith E. L.** 1937. The influence of light and carbon dioxide on photosynthesis. *The Journal of General Physiology* 807-830. 17 p.

**Sokal R.R. & Rohlf F.J.** 1981. Biometry. W.H. Freeman, San Francisco. 220 p

**Schurr U., Walter A. & Rascher U.** 2006. Functional dynamics of plant growth and photosynthesis from steady-state to dynamics – from homogeneity to heterogeneity. *Plan Cell and Environment* 29: 340-352.

**Taub D.R.** 2002. Analysis of interespecific variation in plant growth responses to nitrogen. *Can. Journal Botany* 80: 34-41.

**Tei F., Scaife A. & Aikman D. P.** 1996. Growth of lettuce, onion and red beet. 1. Growth analysis, light interception, and radiation use efficiency. *Annals of Botany* 78: 633-643.

**Terashima I. & Hikosaka K.** 1995. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 18: 1111-1128.

**Thornley J.H.M.** 1970. Respiration, growth and maintenance in plants. *Nature* 227: 304-305.

**Thornley J.H.M.** 1971. Energy, respiration and growth in plants. *Annals of Botany* 35: 721-728.

**Thornley J.H.M.** 1977. Growth, maintenance and respiration: a re-interpretation. *Annals of Botany*. 41: 1191-1203.

**Thornley J.H.M.** 1982. Interpretation of respiration coefficients. *Annals of Botany* 49: 257-259.

**Thornley J.H.M.** 2002. Instantaneous canopy photosynthesis: analytical expressions for sun and shade leaves based on exponential light decay down the canopy and an acclimated non-rectangular hyperbola for leaf photosynthesis. *Annals of Botany* 89: 451-458.

**Thornley J.H.M. & Cannell M.G.R.** 2000. Modelling the components of plant respiration: Representation and realism. *Annals of Botany* 85: 55-67.

**Turner N.C. & Incoli L.D.** 1970. The vertical distribution of photosynthesis in crops of tobacco and sorghum. Department Botany, University Leeds. Pp 106 - 115

**Van Delden A.** 2001. Yield and growth components of potato and wheat under organic nitrogen management. *Agronomy Journal* 93: 1370-1385.

**Van Veen J.A., Liljeroth G., Lekkerkerk L.J.A. & Vande Geijn S.C.** 1991. Carbon fluxes in plant-soil systems at elevated atmospheric CO<sub>2</sub> level. *Ecological applications* 1: 175-181.

**Van de Werf A & Nagel O.** 1996. Carbon allocation to shoots and roots in relation to nitrogen supply is mediated by cytokinins and sucrose: Opinion. *Plant Soil* 185: 21-32.

**Van de Werf A., Kooijman A., Welchen R. & Lambers H.** 1988. Respiratory energy costs for the maintenance of biomass, for growth and ion uptake in roots of *Carex diandra* and *Carex acutiformis*. *Physiologia Plantarum* 72: 483-491.

**Van Iersel M.W. & Seymour L.** 2000. Growth respiration, maintenance respiration, and carbon fixation of vinca: A time series analysis. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 125: 702-706.

**Vitousek, P.M.** 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist* 119: 553-572.

**Vivek A.K.** 2000. Modelling vegetation as a dynamic component in soil-vegetation-atmosphere-transfer schemes and hydrological models. *Journal Geophysical Research* en prensa.

**Vos J. & Biemond H.** 1992. Effects of nitrogen on the development and growth of the potato plant. 1. Leaf appearance, expansion growth, life spans of leaves and stem branching. *Annals of Botany* 70: 27-32.

**Vos J. & Van der Putten P.E.L.** 2001. Effects of partial shading of the potato plant on photosynthesis of treated leaves, leaf area expansion and allocation of nitrogen and dry matter in component plant. *European Journal of Agronomy* 14: 209-220.

**Wardlaw I.F.** 1990. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytologist* 116: 341-381.

**Wetsbeek M.H.M.** 1999. Analysis of variation in photosynthetic nitrogen use efficiency among plant species differing in relative growth rate. Tesis doctoral. Universidad de Utrecht, Utrecht. 136 p

**Xu Z., Zheng X., Wang Y. Wang Y, Huang Y. & Zhu J.** 2006. Effect of free-air atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on dark respiration of rice plants (*Oryza sativa*). *Agriculture, ecosystems and environment* 115: 105-112.

**Yin X., Schapendonk C.M., Kropff M.J., Van Oijen M. & Bindraban P.S.** 2000. A generic equation for nitrogen-limited leaf area index and its application in crop growth models for predicting leaf senescence. *Annals of Botany* 85: 579-585.

**Yin X., Lantinga E.A., Schapendonk C.M. & Zhong X.** 2003. Some relationships between leaf area index and canopy nitrogen content and distribution. *Annals of Botany* 91: 893-903.

**Zar J.H.** 1998. Biostatistical analysis. Prentice Hall, Nueva jersey. 668 p.

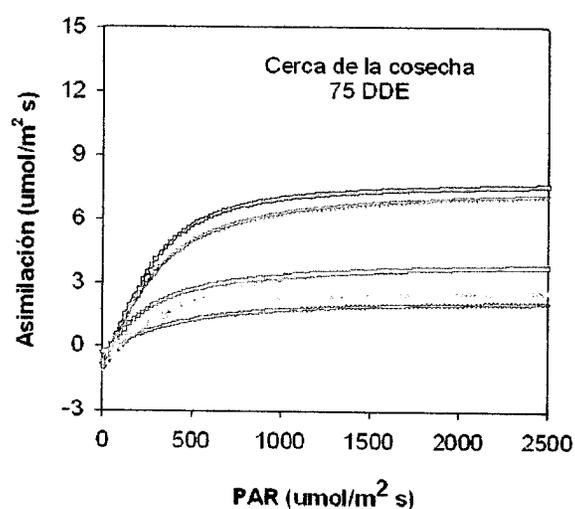
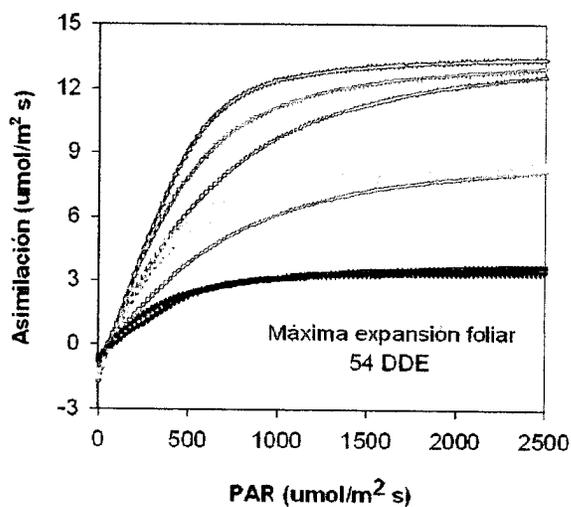
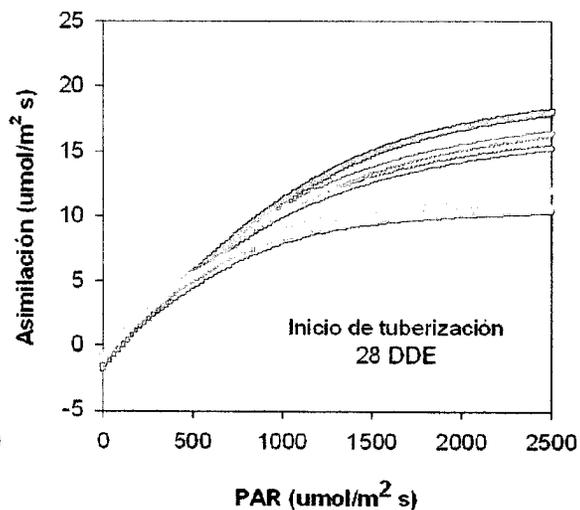
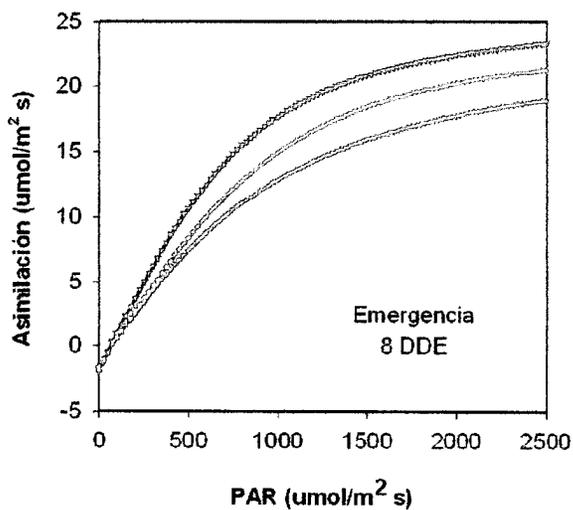
**Zhang H. & Forde B.G.** 2000. Regulation of Arabidopsis root development by nitrate availability. *Journal of Experimental Botany* 51: 51-59.

## APÉNDICES

### 10.1. Apéndice 1. Abreviaciones y símbolos

Abrev.	Significado	unidades
A	Asimilación de CO <sub>2</sub>	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
AGR	Tasa de crecimiento absoluto	$\text{g m}^2 \text{día}^{-1}$
ANDEVA	Análisis de varianza	
B	Biomasa	
BS	Biomasa en peso seco	
BT	Biomasa total en peso seco	$\text{Mg ha}^{-1}$
DDS	Días después de la siembra	
DDE	Días después de la emergencia	
DE	Desviación normal	
DFD	Densidad de flujos de fotones	
IPAR	Radiación fotosintéticamente activa interceptada	$\text{MJ m}^{-2}$
Kc	Coefficiente de extinción de luz	
LAI	Índice de área foliar	$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$
M	Rendimiento cuántico (quantum yield)	$\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{quanta}$
N	Nitrógeno	
[N]	Concentración de nitrógeno	
NAR	tasas diarias de acumulación de N en la biomasa total del cultivo	$\text{g m}^2 \text{día}^{-1}$
Nc	Nitrógeno crítico medido	
Ncc	Nitrógeno crítico para el cultivo para alcanzar > AGR	
Nf	Nitrógeno foliar	$\text{mg N / cm}^2; \text{mg N/g}$
NNI	Índice de nutrición de nitrógeno	
NUE	Eficiencia en el uso del nitrógeno	$\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{N s}^{-1}$
PAR	Radiación fotosintéticamente activa	
PF	Peso fresco	$\text{g}$
Pf	Peso foliar	$\text{g}$
PFE	Peso foliar específico	$\text{g/cm}^2$
P <sub>max</sub>	Tasa de fotosíntesis neta por unidad de área foliar a saturación de luz	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
P <sub>2000</sub>	Tasa de fotosíntesis neta por unidad de área foliar a 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiación	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
P <sub>2000</sub> PS	Tasa de fotosíntesis neta por unidad de peso seco de hoja a 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiación	$\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$
Q	Factor de curvatura de la curva de respuesta de la fotosíntesis a la luz	-
Resp	Tasa de respiración en la luz por unidad de área foliar	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
RUE	Eficiencia en el uso de la radiación	$\text{g MJ}^{-1}$
SLA	Área foliar específica	$\text{cm}^2/\text{g}$
TGR	tasa de crecimiento absoluto de los tubérculos	$\text{g m}^2 \text{día}^{-1}$
TMA	Tasa de migración de asimilados	$\text{g m}^2 \text{día}^{-1}$
TMN	Tasa de migración de N	$\text{g m}^2 \text{día}^{-1}$
TNAR	Las tasas diarias de acumulación de N en los tubérculos	$\text{g m}^2 \text{día}^{-1}$
w	Angulo foliar	grados

**10.2. Apéndice 2.** Ajustes de la respuesta de la fotosíntesis a la radiación. Cada curva corresponde al promedio de fotosíntesis de tres hojas para cada tratamiento.



**10.3. Apéndice 3.** Valores promedios de ángulos foliares (w) y conductancia estomática (gs) en el transcurso de los días después de la emergencia (DDE) y en los distintos tratamientos de fertilización (n = 3 por sesión de muestreo).

	0 - N		133 - N		400 - N	
DDE	w	gs	w	gs	w	gs
16	0,85	0,149 a	0,83	0,158 a	0,85	0,16 a
37	0,82	0,181 b	0,82	0,183 b	0,82	0,21 a
60	0,78	0,036 c	0,78	0,077 b	0,78	0,098 a
86	0,76	0,037 b	0,76	0,05 ab	0,76	0,064 a

**10.4. Apéndice 4.** Función de Gompertz

$$dx/dt = a * e^{(-b * e^{(-c * t)})}$$

$$U = -b * e^{(-c * t)}$$

$$X = a * e^{(U)}$$

$$X = a * e^{U * U}$$

$$X = (a * e^{-b * e^{-c * t}}) * (-b * e^{-c * t})$$

$$V = -c * t$$

$$Y = -b * (e^V)$$

$$Y = -b * e^V * V$$

$$Y = (-b * e^{-c * t}) * (-c * t)$$

$$X = a * e^{(-b * e^{(-c * t)})} * (-b * e^{-c * t}) * (-c)$$

$$X = abc * e^{-ct - b * e^{-ct}}$$

### 10.5. Apéndice 5. Respiración de mantenimiento según Ryan (1991)

$$R_m = 0,0106 * N$$

donde  $R_m$  es la respiración a 20°C en mol de C h<sup>-1</sup> y  $N$  = mol de nitrógeno.

$$R_m = R_o * e^{(\ln Q_{10}/10 * T)}$$

Donde  $R_m$  es la respiración de mantenimiento a cualquier temperatura y  $R_o$  la respiración de mantenimiento a 0° C

$$R_{m(20^\circ C)} = R_o * e^{(\ln Q_{10}/10 * T)}$$

si  $Q_{10} = 2$ ; y  $R_{m(20^\circ C)} = 0,0106 * N$  entonces

$$0,0106N = R_o * 4$$

$$R_o = 0,0106/4 * N$$

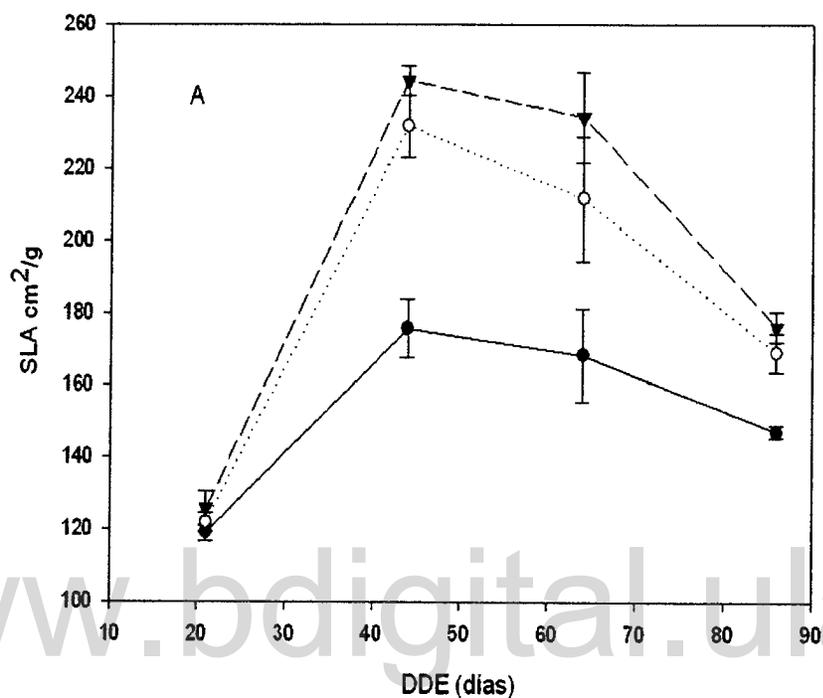
$$R_m = 0,0027 * N * e^{(0,0693 * T)}$$

$$R_m = 0,0027 * (\text{biomasa} * (\%N/100/14)) * e^{(0,0693 * T)} * 12 * 24 / 0,4$$

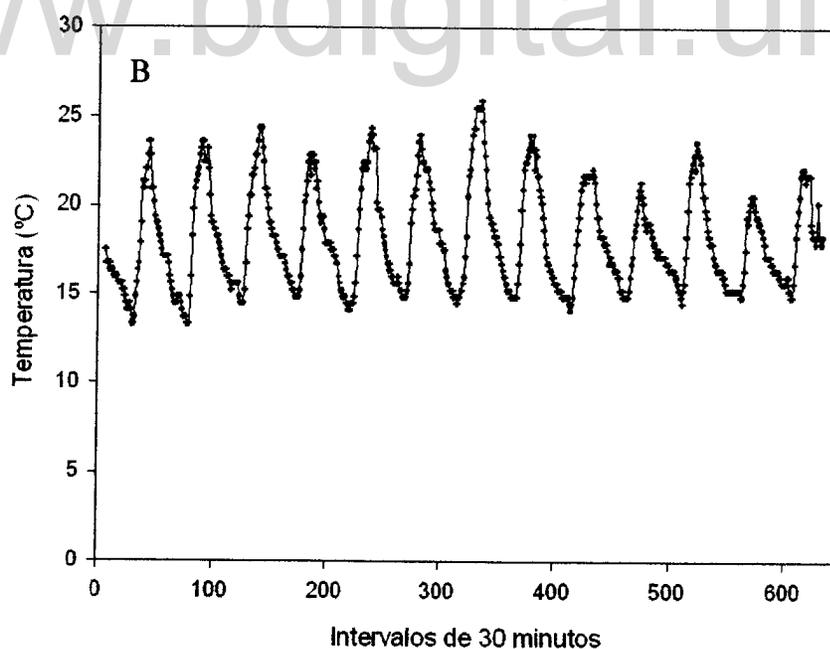
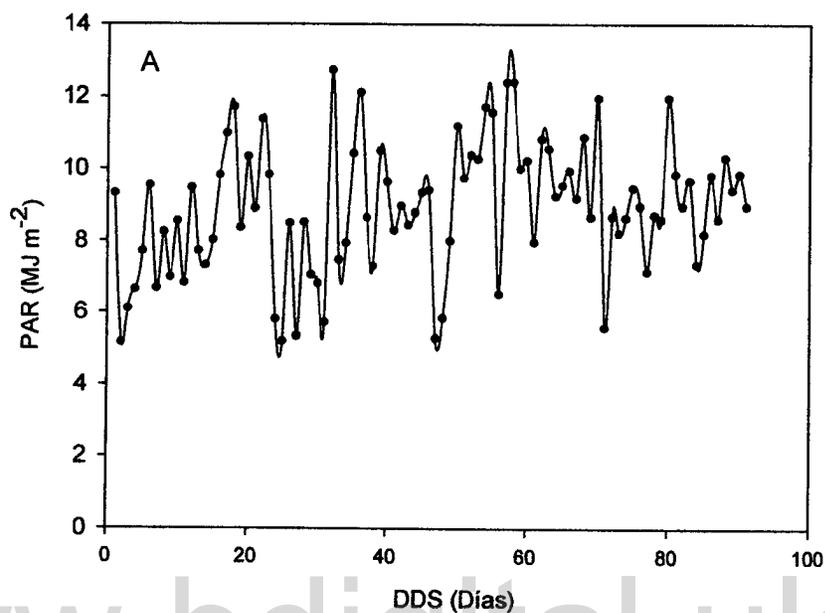
### 10.6. Apéndice 6. Unidades y conversiones

- $1 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2} = 1 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1} = 4,6 \mu\text{mol (fotones) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
- $1 \text{ J PAR} = 4,6 \mu\text{mol PAR}$
- $5,6 \text{ MJ PAR m}^2 \text{ día}^{-1} = 100 \text{ W PAR m}^{-2} = 460 \mu\text{mol (fotones) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
- $1 \text{ mg CO}_2 = 22,7 \mu\text{mol CO}_2$ ; o también  $10^{-6} \text{ Kg CO}_2 = 23 \mu\text{mol CO}_2$

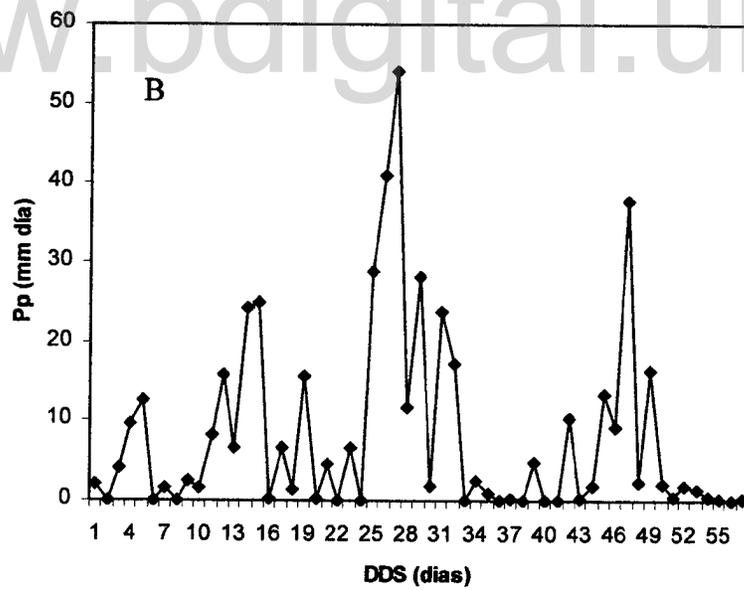
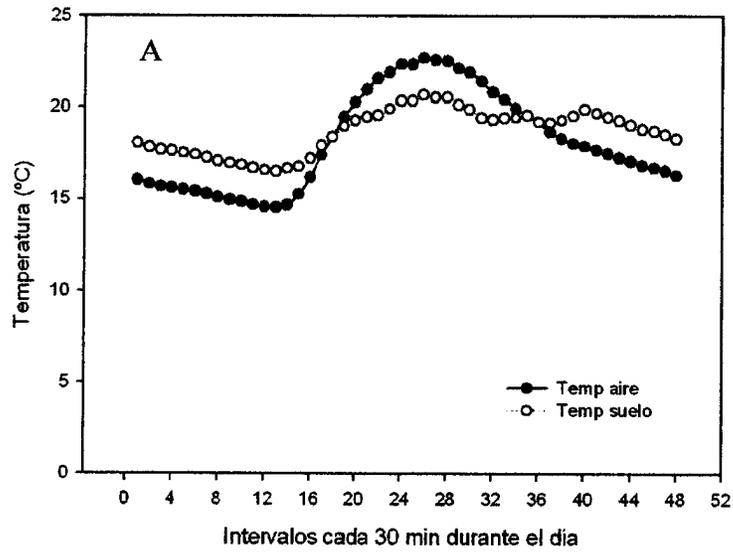
**10.7. Apéndice 7.** Variaciones de el área foliar específica (SLA) obtenido de las cosechas de biomasa foliar total en el transcurso de los días después e la emergencia (DDE) en los distintos tratamientos de fertilización, 0-N (●), 133-N (○) y 400-N (▼). Las barras representan el valor de la desviación normal.



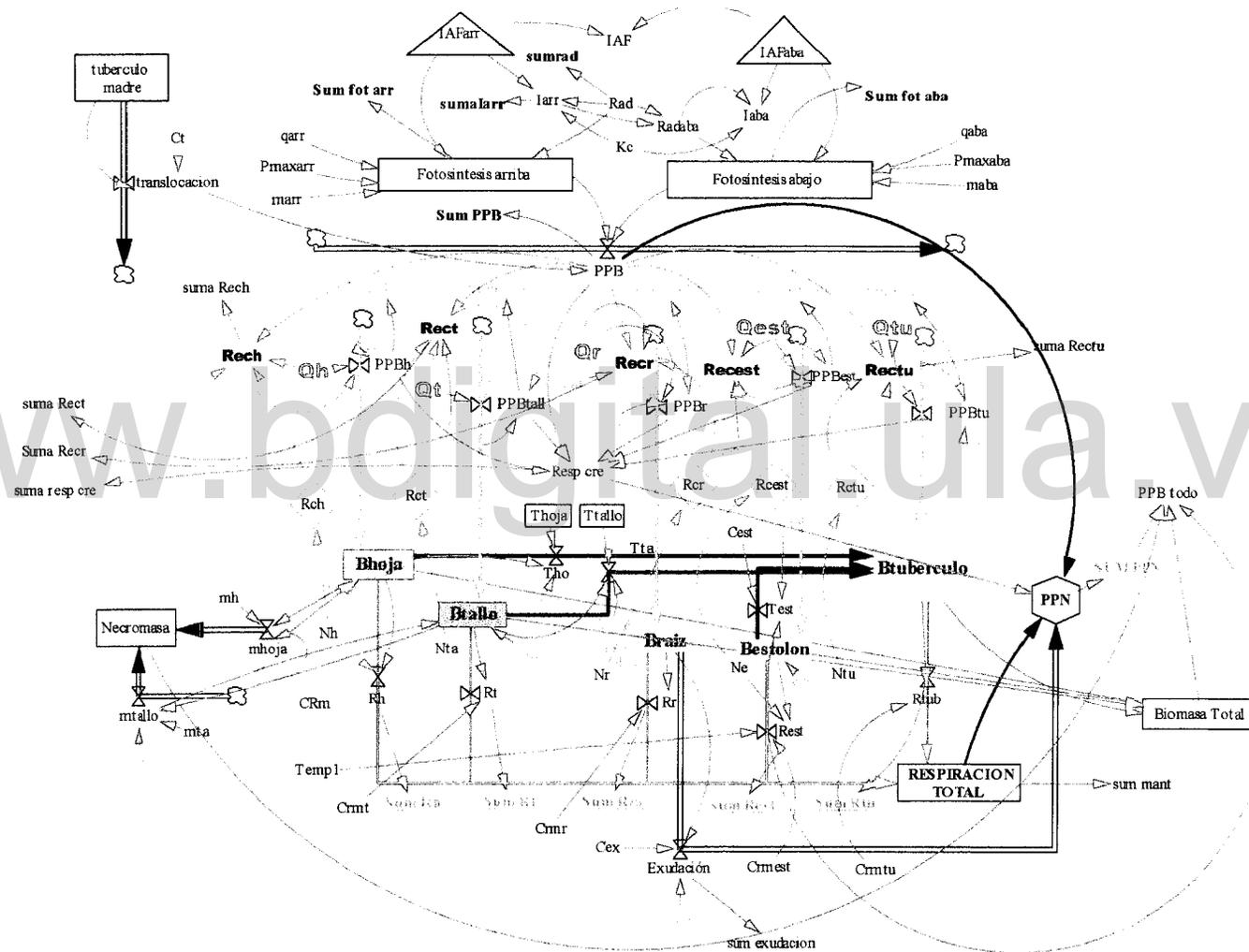
**10.8. Apéndice 8.** Variables climáticas: A) radiación fosfotintécamente activa (PAR), y radiación fosfotintécamente activa interceptada en los distintos tratamientos de fertilización (0-N, 133-N y 400-N). B) Ejemplo de oscilación de temperatura a intervalos de 30 minutos durante 12 días.



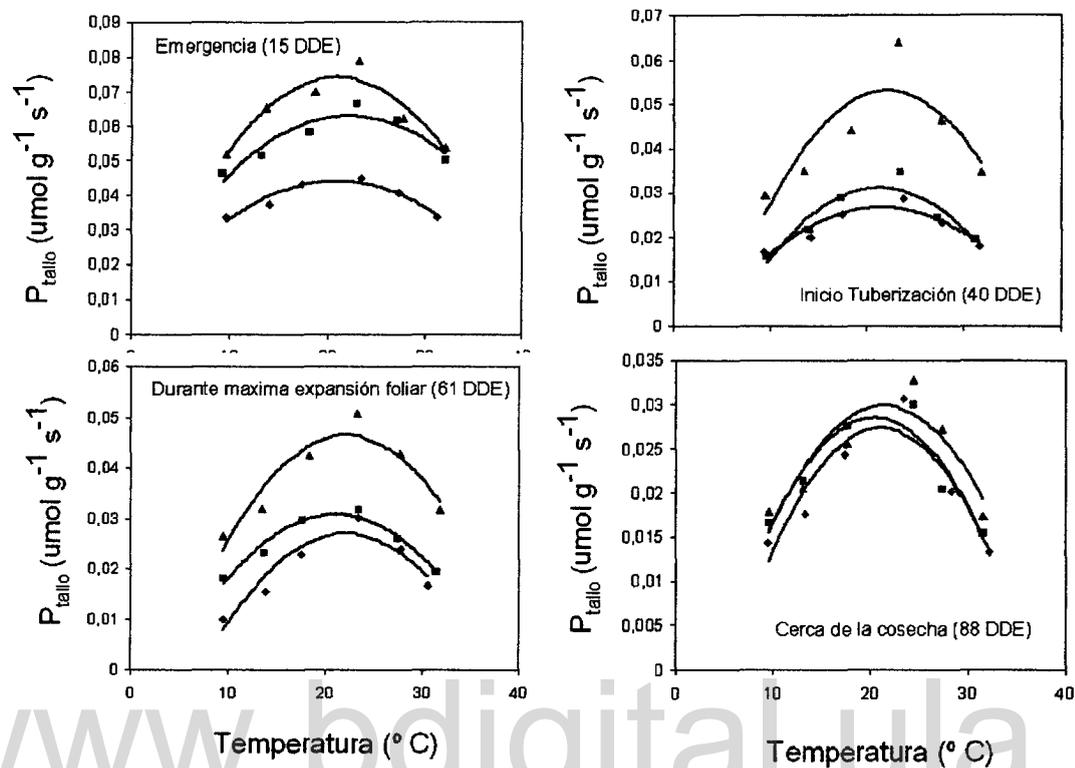
**10.9. Apéndice 9.** A) Oscilación temperatura del aire y suelo, B) precipitación durante 60 después de la siembra.



### 10.10. Apéndice 10. Modelo ecofisiológico

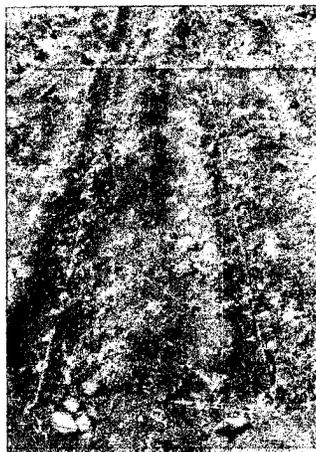


### 10.11. Apéndice 11. Fotosíntesis de los tallos en función de la temperatura.



**10.12. Apéndice 12. Imágenes de algunas actividades y fases fenológicas del cultivo**

Delimitación del terreno



Siembra



Cerca de la emergencia (20 DDE)



Inicio tuberización (36 DDE)



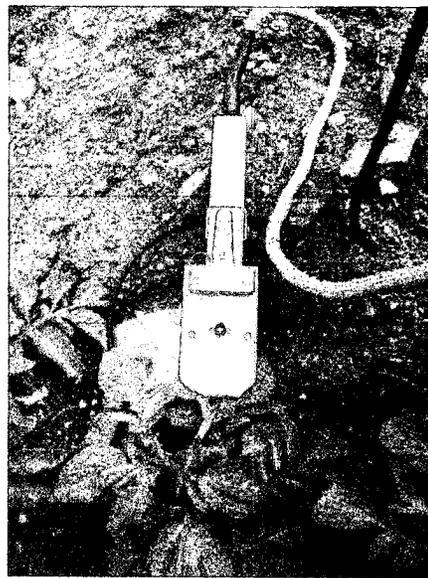
Maxima expansión foliar (57 DDE)



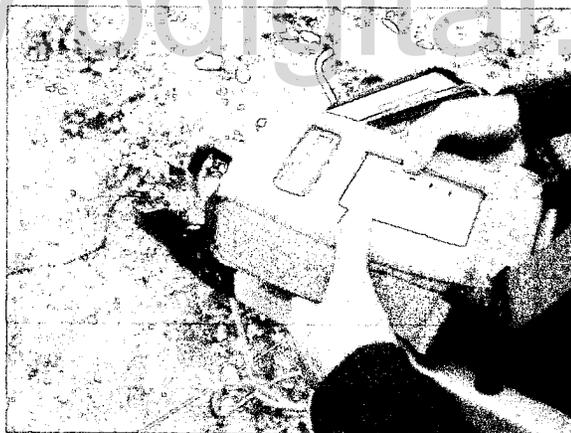
Entrada de la senescencia (86 DDE)

**10.13. Apéndice 13. Imágenes de algunos equipos ecofisiológicos utilizados**

ADC marca LICOR, LCA4



Cámara de intercambio de gases (ADC)



Analizador de dosel marca LICOR (LAI-2000)

**10.14. Apéndice 14.** Imágenes de plantas durante la máxima expansión foliar que crecían en diferentes condiciones de disponibilidad de nitrógeno.



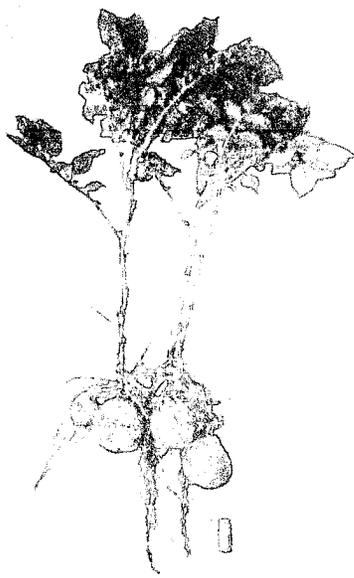
0 - N

133 - N



400 - N

**10.14. Apéndice 15.** Imágenes de plantas cosechadas después de la máxima expansión foliar y que crecían en diferentes condiciones de disponibilidad de nitrógeno.



0 - N



133 - N



400 - N