

AGRACECIMIENTOS

A mi director de Tesis D. Manuel Nieves Ruiz, por facilitarme la oportunidad de realizar esta Memoria, por su interés y dedicación en el seguimiento y supervisión de la misma y sobretodo porque ha hecho posible que una difícil tarea se convierta en una gratificante experiencia por su calidad humana y su saber hacer.

Al Departamento de Agroquímica y Medio Ambiente de la Universidad Miguel Hernández, por las facilidades en el uso de sus laboratorios y equipos para la realización de este trabajo.

A José Antonio Moreno por su inestimable ayuda en el uso de los equipos de análisis, por su comprensión, sus consejos y su amistad.

A Trino Ferrández Verdú, por pensar en mí en los comienzos de esta andadura, por su apoyo, por brindarse a revisar los textos y por las sugerencias aportadas.

Al Centro de Edafología y Biología Aplicada del Segura (CEBAS-CSIC), en las personas de Juan José Alarcón, M^a Jesús Sánchez Blanco y Arturo Torrecillas por haber hecho posible la presente Tesis Doctoral.

A Santiago Orts de “Viveros Huerto del Cura” por su colaboración y por el buen trato que siempre me ha dispensado.

*A mi familia
A mis amigos*



ÍNDICE GENERAL

páginas

1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. LAS PALMERAS.	1
1.1.1. Orígenes	3
1.1.2. Características generales.	4
1.1.3. <i>Chamaerops humilis</i> .	9
1.1.4. <i>Washingtonia robusta</i> .	12
1.1.5. Importancia de las palmeras en la Comunidad Valenciana.	14
1.2. EL PROBLEMA DE LA SALINIDAD.	15
1.3. EFECTOS DE LAS SALES EN LAS PLANTAS.	17
1.4. MECANISMOS DE RESISTENCIA AL ESTRÉS SALINO.	18
1.4.1. Estrategias osmóticas.	18
1.4.2. Estrategias iónicas.	21
1.5. TOLERANCIA AL ESTRÉS SALINO.	24
1.5.1. Índices fisiológicos de tolerancia.	25
1.5.2. Factores que influyen en la tolerancia.	27
1.5.3. Ecuaciones de tolerancia a la salinidad de los cultivos.	27
1.5.4. Utilidad de los datos de tolerancia a la salinidad.	34
1.6. DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA Y ELEMENTOS MINERALES.	36
1.7. ANÁLISIS DE CRECIMIENTO EN RELACIÓN CON LA BIOMASA.	38
1.7.1. Velocidad de Crecimiento Relativo (RGR) y sus componentes.	39
1.7.2. Coeficiente de Respuesta al Crecimiento (GRC).	41
1.7.3. Métodos para evaluar la RGR. Función de Richards.	42
1.8. ANÁLISIS DEL CRECIMIENTO EN RELACIÓN CON EL NITRÓGENO.	50
1.9. NUTRICIÓN.	51
1.9.1. Adquisición de nutrientes minerales de las plantas superiores.	51
1.9.2. Eficiencia en la adquisición y utilización de nutrientes.	55
1.9.3. Nutrición vegetal en condiciones salinas.	58

1.9.4. Diagnóstico nutricional.	65
1.9.5. Nutrición mineral de las palmeras.	69
2. OBJETIVOS Y PLAN DE TRABAJO.....	77
2.1. OBJETIVOS.	79
2.2. PLAN DE TRABAJO.	81
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	83
3.1. MATERIAL VEGETAL.	85
3.2. CONDICIONES DE CULTIVO.	85
3.3. TRATAMIENTOS SALINOS.	87
3.4. METODOLOGÍA.	88
3.4.1. Toma y preparación de muestras. Medidas de campo.	88
3.4.2. Análisis del crecimiento.	89
3.4.3. Parámetros de nutrición.	96
3.4.4. Determinación de elementos minerales.	107
3.4.5. Análisis estadístico.	109
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	111
4.1. Tolerancia a la salinidad.	113
4.1.1. Producción de biomasa.	113
4.1.2. Ecuaciones de tolerancia a la salinidad.	116
4.1.3. Efecto de la salinidad sobre la altura.	120
4.1.4. Efecto de la salinidad sobre el número y tamaño de hojas.	121
4.1.5. Discusión sobre tolerancia a la salinidad.	123
4.2. EFECTO DE LA SALINIDAD SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA Y ELEMENTOS MINERALES.	129
4.2.1. Distribución de biomasa en raíz, tallo y hojas.	129
4.2.2. Cocientes estáticos (PA/R y H/R).	132

4.2.3. Contenidos de iones fitotóxicos (Cl, Na).	133
4.2.4. Contenido de nutrientes (N_T , P_T , K, Ca, Mg).	133
4.2.5. Distribución de elemento minerales.	133
4.2.6. Distribución de elementos minerales relativa a biomasa.	141
4.2.7. Discusión de la partición de biomasa y elementos.	144
4.3. ANÁLISIS DE CRECIMIENTO CON RELACIÓN A LA BIOMASA.	149
4.3.1. Crecimiento estacional de la biomasa y del área media de las hojas.	149
4.3.2. Tendencias de los datos experimentales.	152
4.3.3. Velocidad de crecimiento en altura.	154
4.3.4. Velocidad de crecimiento foliar (Número de hojas y tamaño).	155
4.3.5. Espesor de la hoja (PF/A), densidad de la biomasa foliar (PF/PS) y contenido de agua.	157
4.3.6. Tendencias de los parámetros de crecimiento en relación con la biomasa.	160
4.3.7. Coeficientes de correlación lineal entre la RGR y sus componentes.	165
4.3.8. Valores medios y coeficientes de respuesta al crecimiento (GRC) de los parámetros de crecimiento.	165
4.3.9. Discusión del crecimiento en biomasa.	170
4.4. ANÁLISIS DE CRECIMIENTO CON RELACIÓN AL NITRÓGENO.	181
4.4.1. Tendencias de los contenidos de nitrógeno en la planta.	181
4.4.2. Tendencia de los parámetros de crecimiento en relación con el nitrógeno.	181
4.4.3. Coeficientes de correlación lineal entre RGR y sus componentes.	186
4.4.4. Valores medios y coeficientes de respuesta al crecimiento (GRC) de los parámetros de crecimiento.	187
4.4.5. Discusión del crecimiento sobre la base del nitrógeno.	190

4.5. ANÁLISIS DE NUTRICIÓN.	197
4.5.1. Tendencias en los contenidos de los elementos minerales.	197
4.5.2. Velocidad de absorción relativa en elementos minerales (R_x).	205
4.5.3. Velocidad de absorción específica (SAR).	209
4.5.4. Transporte foliar (J_L).	214
4.5.5. Transporte aéreo (J_S).	214
4.5.6. Velocidad de utilización específica (SUR).	221
4.5.7. Relaciones iónicas Na/K y Na/Ca y suma de cationes.	224
4.5.8. Niveles foliares e índices DRIS y PASS.	233
4.5.9. Necesidades de nutrientes minerales y fertilización.	238
4.5.10. Discusión sobre análisis de nutrición.	240
5. CONCLUSIONES.....	253
6. BIBLIOGRAFÍA.....	259
7. ANEXOS.....	295



1. INTRODUCCIÓN.



1.1.LAS PALMERAS.

1.1.1. Orígenes.

La Era Terciaria se caracteriza por la abundancia de palmeras sobre el continente europeo. Con las glaciaciones, este grupo vegetal se replegó hacia la franja situada entre los trópicos, quedándose pocas especies fuera de ella, en las regiones de climas subtropicales o templados.

Se piensa vulgarmente que la palmera es la típica planta del desierto, pero ésto no es cierto. En las regiones tropicales viven en todo tipo de lugares.

Según el Diccionario de Botánica de Font Quer y col. (1988), se lee lo siguiente: “en contraste con los caracteres más o menos xerofíticos o subxerofíticos de su vida aérea, el palmar es exigente en humedad edáfica, ya superficial, ya en profundidad”. De este contraste entre el xerofitismo de la vida aérea y la higrofilia de la vida subterránea es ejemplo relevante la palmera datilera. También le ocurre eso a otras especies más conocidas en España, *Washingtonia filifera* y *W.robusta*, que en su lugar de origen, Norteamérica, vive en zonas muy áridas, aunque cerca de los arroyos o barrancos u otros puntos donde hay agua en el subsuelo.

El marcado carácter termófilo del grupo viene determinado por la gran sensibilidad que muestra su yema apical a las bajas temperaturas. En consecuencia las palmeras se desarrollan, en general, entre las latitudes de 23° 27' al norte o al sur del Ecuador, es decir entre los Trópicos de Cáncer y Capricornio. Suelen crecer en la franja terrestre cuya temperatura media del mes más frío no desciende de los 18°C.

La especie más norteña de todo el planeta es el palmito, que es la única especie de la familia *Palmae* nativa de nuestro país y una de las dos únicas palmeras nativas del continente europeo, junto con el *Phoenix theophrasti*, que

crece espontáneamente en la isla de Creta y Turquía (Puig y Ramoneda.1997; Del Cañizo, 2002).

En el continente americano, encontramos otras especies cuyo hábitat natural alcanzan latitudes de más de 30º grados, como la *Washingtonia filífera*, muy cultivada en España.

Se cree que el origen de los palmerales levantinos es fenicio o cartaginés, y sabemos que eran objeto de admiración de los romanos, porque Plinio los menciona (Knoni, 1981) y Linneo (1707-1778) impresionado por la esbeltez, elegancia y majestuosidad de las palmeras, cuando estableció las bases de la taxonomía vegetal, quiso rendirles un homenaje perenne y denominó "Príncipes" al orden en el que situó a las palmeras.

Más tarde los árabes extendieron de nuevo el cultivo de la palmera por la Europa meridional, con la expansión del Islam, durante el medievo, con fines ornamentales y utilitarios.

En la actualidad para uso en jardinería y paisajismo se han utilizado en España todo tipo de variedades de palmera, destacando en especial las colecciones que hay en las Islas Canarias

1.1.2. Características generales.

Las palmeras se distinguen de otras plantas de gran volumen por la estructura de sus troncos y de sus hojas. Pertenecen a la gran familia de las monocotiledóneas y poseen unas características que las hacen fáciles de distinguir de otras especies arbóreas.

Las palmeras poseen un falso tronco denominado fuste, estipe o estípite, generalmente solitario y no ramificado. También hay palmeras multicaules, con varios troncos como por ejemplo *Chamaerops humilis*, *Chamaedorea erumpens*, *Dypsis lutescens*, *Phoenix reclinata*, *Rhapis excelsa* y otras.

El estípite de la palmera no tiene la estructura del tronco de los árboles, pues carecen de cambium, siendo la yema terminal la que al crecer forma el

falso tronco constituido por tejidos primarios. No hay producción de tejidos vasculares secundarios.

Todos los tejidos se inician en la corona foliar. En el tronco, el crecimiento en anchura precede al crecimiento en longitud, es decir, el tronco engorda primero hasta conseguir el tamaño de adulto debido a que las células de los tejidos jóvenes aumentan de volumen dejando entre sí espacios de aire.



Fotografía 1.1. Tronco de *Chamaerops humilis*.

La savia circula principalmente por la parte interna del estípite al contrario que en los árboles, proporcionando una mayor resistencia al fuego, pero por el contrario son incapaces de regenerar los tejidos externos. Además en las palmeras no existe una corteza como la de los árboles, y para proteger su tallo forman una "coraza" con los restos de las vainas foliares que van dejando las hojas que caen, que al mismo tiempo se endurecen, como *Phoenix dactylifera* y *Chamaerops humilis* (fotografía 1.1).

Entre las palmeras monocaules más conocidas en España, destacan por sus tallos altos y bastante esbeltos *Washingtonia robusta*, *Phoenix dactylifera*, *Roystonea regia*, entre otras. En la *washingtonia* el tronco se va estrechando en su extremo superior, que por tanto resulta troncocónico. Sin embargo, en *Chamaerops humilis* (palmito) el estípite aparece más grueso en la parte superior.

El meristemo apical no presenta inactividad o reposo, aunque la velocidad de crecimiento puede fluctuar bien estacionalmente, bien por condiciones ambientales fortuitas. La yema terminal o "cogollo" es su punto más delicado y lo protegen con las vainas de sus hojas y sus peciolos, dotados a menudo de espinas. Numerosas especies de *Palmaceas* presentan peciolos claramente espinosos, tal es el caso de: *Chamaerops*, *Phoenix*, *Washingtonia*, etc. En numerosas palmeras hay fibras que se entretejen hasta formar una especie de tejido de arpillera o tela de saco que envuelve esa zona vulnerable

(eso ocurre, por ejemplo, en *Chamaerops*, *Livistona*, *Rhapis*, *Trachycarpus*, etc.

Las vainas o bases de las hojas pueden ser más o menos anchas, gracias a lo cual abrazan un arco de circunferencia de tronco más o menos amplio. Pueden ser espinosas o no, y pueden tener su base partida, rajada o bifurcada.

En algunas palmeras de hojas pinnadas llama la atención algo que parece un tramo final o una prolongación del tronco, pero de aspecto muy peculiar, se trata de un cilindro de características ornamentales y generalmente liso, verde y lustroso. No tiene que ver con el tronco ni es parte de él, sino que está formado por la unión de las vainas o bases foliares, que envuelven y protegen a la yema apical.

Las hojas se producen en orden acropétalo, es decir, se desarrollan desde la base hasta el ápice, con una unión que rodea completamente la circunferencia del tronco. Cada hoja se sostiene individualmente en cada nudo, por lo que el número de hojas se convierte en un marcador del crecimiento.

Las hojas de las palmeras están compuestas por folíolos, y pueden ser pinnadas, es decir, parecidas a una pluma de ave, en cuyo caso sus folíolos se llaman también pinnas, o bien palmadas o palmadas, o sea, semejantes a la palma de la mano abierta o a un abanico.

Entre las palmeras más conocidas y abundantes en España, las datileras y las palmeras Canarias (*Phoenix canariensis*) tienen las hojas pinnadas, mientras que *Chamaerops humilis*, *Trachycarpus fortunei* y las *Washingtonias* las tienen palmadas. Existen hojas palmadas a las que se les llama costapalmadas porque su pecíolo presenta una prolongación que penetra más o menos en el limbo, y a la cual, en vez de raquis, se le suele llamar costa o costilla.

Las flores se agrupan en inflorescencias o espádices, protegidas por unas brácteas denominadas espatas, pudiendo resultar muy llamativas por su aspecto y tamaño.

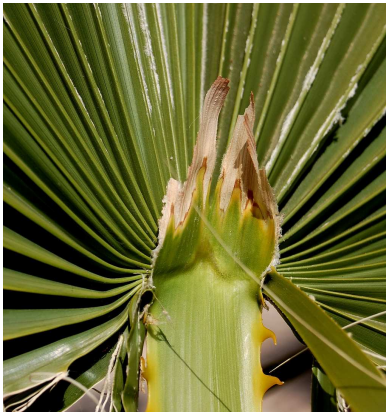
En algunas especies, las inflorescencias brotan entre las vainas de las hojas (inflorescencias interfoliarias), habitual entre las especies de las hojas palmadas y las de hojas pinnadas sin capitel. En otras, nacen bajo ellas (inflorescencias infrafoliarias), como ocurre en casi todas las palmeras con capitel. Por último, en otras pocas, como son especies de los géneros: *Corypha* y *Metroxylon*, no nacen ni entre las vainas ni bajo ellas, sino en la cima de la palmera, en las axilas de brácteas situadas en lo alto de la copa, y, por tanto, son suprafoliarias.

La flor básica de la palmera tiene tres sépalos, tres pétalos, seis estambres y tres carpelos uniovulados, es decir, que es hermafrodita o perfecta. Sin embargo abundan mucho más las unisexuales o imperfectas, que pueden ser funcionalmente masculinas (flores estaminadas) o funcionalmente femeninas (pistiladas). En cada una de ellas, los elementos del otro sexo se han atrofiado. Se dice que una especie es diclina cuando sus flores son unisexuales y monoclina cuando son bisexuales (hermafroditas), con los elementos de ambos sexos en cada flor.

Una especie diclina puede tener flores masculinas y flores femeninas en una misma planta (diclino-monoica), como ocurre con los géneros *Archontophoenix*, *Areca*, *Aiphanes*, *Butia*, *Carpentaria*, *Howea*, *Raphia*, etc. Puede ocurrir que las flores masculinas y femeninas se encuentren en plantas diferentes (diclino-dioica), como ocurre en las palmeras de los géneros *Chamaedorea*, *Chamaerops*, *Phoenix*, *Ravenea*, etc.

Entre las especies monoclinas (hermafroditas), se encuentran las palmeras de hojas palmadas como *Coccothrinax*, *Corypha*, *Sabal*, *Thrinax*, *Washingtonia* (fotografía 1.2), etc.

Los frutos son muy variables y alguno de ellos muy decorativos. Hay dos prototipos fundamentales el dátil, que es una baya, y el coco, que es una drupa. La baya es un



Fotografía 1.2. Hoja palmada de *Washingtonia robusta*.

fruto carnoso con una semilla (dátil) o varias (uva), sumergida o sumergidas en la pulpa. Encontramos el fruto en baya en las especies *Phoenix*, *Chamaerops*, *Washingtonia*, *Thrinax*, *Sabal*, etc. La drupa es un fruto carnoso con el endocarpo endurecido a manera de hueso; pero en las palmeras con drupas, la pulpa carnosa se transforma en una cubierta seca y fibrosa como ocurre con los cocos.

Las palmeras, como todas las monocotiledóneas, tienen un sistema radicular fasciculado, siendo el diámetro de las raíces igual en toda su longitud, que puede alcanzar hasta los veinte metros y más sobre todo en aquellas palmeras cultivadas u originarias de zonas secas o desérticas.

Las raíces pueden ser ramificadas o no, pero a medida que la palmera crece mueren unas raíces y se producen otras nuevas, por lo que es posible que cada hoja esté alimentada directamente por un número determinado de raíces y que al secarse la hoja éstas también desaparezcan (Puig y Ramoneda, 1997).

La taxonomía de las palmeras es la siguiente: REINO: Vegetal; TIPO: Espermafitas o Fanerógamas; CLASE: Angiospermas; SUBCLASE: Monocotiledóneas, espadicifloras; ORDEN: *Arecales*, *Palmales* o *Príncipes*; FAMILIA: *Palmaceas* o *Areaceae*. Las *Palmaceas* o *Arecaceas*, constituyen una familia compuesta por seis SUBFAMILIAS: *Coryphoideae*, *Calamoideae*, *Nypoideae*, *Ceroxyloideae*, *Arecoideae* y *Phytelephantoideae*.

1.1.3. *Chamaerops humilis*.

Chamaerops humilis (fotografía 1.3) pertenece a la SUBFAMILIA: Coryphoideae, TRIBU: *Corypheeae*; SUBTRIBU: *Thrinacinae*; GÉNERO: *Chamaerops*; ESPECIE: *Ch. humilis*.



Fotografía 1.3.
Chamaerops humilis.

- **Nombre vulgar:** Palmito, astapalma, bargalló, dátiles de perro, margallo, palma chiquita, palma enana.

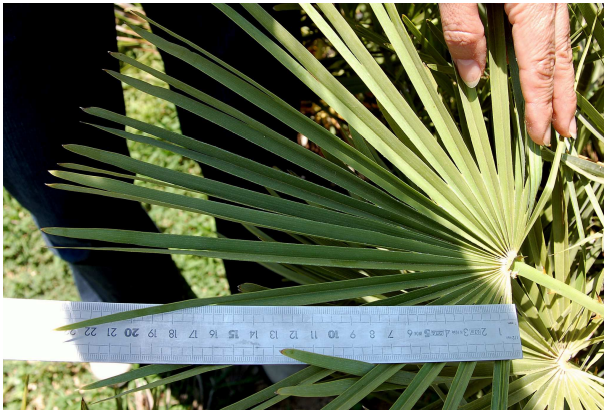
- **Etimología:** *Chamaerops*, del griego chamai = pequeño, sobre el suelo y rhaps = arbustivo, por su pequeño porte. *humilis*, del latín humilis-e = de poco crecimiento, la más pequeña (fotografía 1.4).

- **Lugar de origen:** Palmera nativa del área Mediterránea.



Fotografía 1.4. El palmito es una palmera capaz de vivir con mínimas cantidades de agua y nutrientes minerales. Sierra de Orihuela .

- **Descripción:** Palmera dioica, o a veces hermafrodita, normalmente con varios troncos cortos y gruesos



Fotografía 1.5. Hoja de Chamaerops humilis.

cubiertos por la base de las hojas viejas. Hojas palmeadas (fotografía 1.5), más o menos circulares, de 50-80 cm. de diámetro, dividida hasta más de la mitad en 24-32 segmentos rígidos de punta bífida, que son de color verde azulado o grisáceo. Pecíolo con abundantes espinas amarillentas de 2-3 cm. de longitud, rectas.

Inflorescencias naciendo entre las hojas, de 15-20 cm. de longitud. Las flores son unisexuales, pequeñas, con una envuelta de seis piezas amarillentas; las masculinas con seis estambres de filamentos cortos y anchos, y las femeninas con el pistilo formado por tres carpelos libres, cada uno de los cuales origina una baya (dátil) ovoide de 8-45 mm, de color pardo-rojizo en la madurez, que se denomina popularmente palmiche o datil de zorra. (Romo, 1997).

- **Florece:** En primavera, de marzo a mayo.
- **Distribución:** Es la única especie de la familia *Palmae* o *Arecaceae* espontánea en la Península Ibérica y una de las dos únicas especies autóctonas europeas junto con *Phoenix theophrasti*, de Creta y Turquía. Además, se trata de una de las pocas palmeras cuyo origen no está en los trópicos (alcanza latitudes de hasta 44°N). Su distribución se ve afectada por la sensibilidad a las heladas, en las localizaciones más al norte de la península Ibérica casi nunca se encuentra en altitudes por encima de los 300-400 m, mientras que en el sur se encuentra por encima de los 1.000 m con orientación sur-sudeste (en zonas de influencia marítima puede formar matorrales casi impenetrables reproduciéndose de raíz). Se encuentra sobre todo en suelos

calizos y aunque crece en todo tipo de terrenos es frecuente encontrarlo en terrenos secos y exposiciones de solana, pero nunca en dunas. Cuando los niveles de precipitación son mínimos, la característica más importante del palmito es su capacidad para sobrevivir a las duras condiciones estivales de sequía. Sin embargo, las condiciones para el crecimiento dejan de ser óptimas cuando los niveles de precipitación están por debajo de 125-150 mm (Merlo y col., 1993). Podemos encontrar palmito por toda la costa mediterránea peninsular desde el Montgrí (Gerona) hasta el sur de Portugal. Se encuentra en la zona norte de África, costa oeste de Italia, Sicilia, Cerdeña y una pequeña zona del sur de Francia.

- **Usos y aprovechamientos.** Además del uso potencial en la regeneración de la vegetación en las áreas áridas, de su capacidad de recuperación tras los incendios y la aplicación como planta ornamental en regiones costeras, esta planta se ha utilizado tradicionalmente con otros propósitos. Las hojas de las plantas adultas se han empleado en la cestería para fabricar cestas, esteras, serijos y escobas. Las hojas tiernas sin abrir se tratan con sulfato para que sean más suaves y flexibles y entonces, se utilizan para la artesanía. Los dátiles del palmito son muy ásperos y ricos en taninos, por lo que se han empleado en medicina popular como astringentes, para detener las diarreas y todo tipo de flujos. El cogollo tierno o yema apical, denominado también palmito, es comestible muy apreciado (López, 1982; Font Quer, 1988; Rivera y Obon de Castro, 1991). Antiguamente gozaba de gran fama como afrodisíaco, o para decirlo con palabras de Laguna: “despierta la virtud genital, y es propia para holgazanes”.

- **Curiosidades:** El ejemplar con más años que se conoce está en Padua (Italia), "La palma di Goethe", que fue plantada alrededor de 1585.

1.1.4. *Washingtonia robusta*.

Washingtonia robusta (fotografía 1.6), pertenece a la SUBFAMILIA: Coryphoideae, TRIBU: *Coryphea*; SUBTRIBU: *Livistoniaea*; GÉNERO: *Washingtonia*; ESPECIE: *W. robusta*.



Fotografía 1.6.
***Washingtonia robusta*.**

California, del oeste de Arizona y noroeste de Méjico, indicando la presencia de agua en el subsuelo.



Fotografía 1.7. Hoja de
***Washingtonia robusta*.**

- **Nombre vulgar:** Palmera de abanicos.

- **Etimología:** El nombre genérico lo establece H.Wendland en honor al que fuera primer presidente norteamericano George Washington (1732-1799).

- **Lugar de origen:** Zonas áridas del desierto del oeste norteamericano, en cañones y junto a los arroyos que no se secan de

- **Descripción:** Palmera de tronco grueso, unicaule, sin capitel, columnar de hasta 25 m de altura, 25 cm de diámetro y 80-160 cm de perímetro con fisuras verticales y anillos poco marcados. Sistema radicular profundo. Hojas ligeramente costapalmadas (forma de abanico) (fotografía 1.7) divididas hasta casi un tercio en segmentos largos, colgantes y con los bordes filamentosos, de hasta 2,5-3 m, limbo de 2 m de diámetro, pecíolo largo, de color verde con espinas recurvadas (fotografía 1.8) en forma de anzuelo a lo largo del margen. Las hojas maduras, una vez secas, quedan dobladas y

pegadas junto al tronco. Las inflorescencias nacen entre las hojas, tienen una



Fotografía 1.8. Peciolo de *W. robusta*.

longitud de hasta 5 m, la forma es arqueada y colgante, con flores blanquecinas, solitarias, hermafroditas, con 6 estambres y 3 carpelos libres en la parte inferior pero unidos por los estilos. Los frutos son ovoides, elipsoidales, de unos 5-10 mm, de color pardo-negruzco. (López.2001).

- **Florece:** al final de la primavera o en el verano.

- **Uso paisajístico:** Especie muy usada en la jardinería mediterránea en las últimas décadas. Se utiliza en grupos o en majestuosas alineaciones, proporcionando ambiente exótico y tropical. La zona de costa y el sustrato salino le van bien, no así los vientos salinos.

- **Curiosidades:** La dispersión de estas palmeras por las zonas desérticas fue propiciada por los pieles rojas, que la sembraban en los lugares en que se asentaban y también por algunas especies animales como el coyote y algunas especies de aves que comían sus semillas. Los indios obtenían de la palmera, sombra, frescor y materiales para hacer las paredes y techos de sus cabañas, y también arcos, cestas, utensilios para encender el fuego, y diversas herramientas como palas, cucharas, etc., pero el aprovechamiento principal era el de sus frutos: una palmera puede dar unos 150 kg. Las primeras semillas de *W. robusta* fueron traídas a España por el botánico Roezl, que fueron recogidas por él mismo en el estado de Arizona. En la ciudad de Pontevedra hay constancia de su cultivo a finales del S. XIX.

1.1.5. Importancia de las *Palmáceas* en la Comunidad Valenciana.

En la Comunidad Valenciana existen 1.350 ha dedicadas al cultivo de flor y planta ornamental, de ellas 750 ha, es decir el 32% pertenecen al Bajo Vinalopó (figura 1.1). Elche es el centro de mayor importancia en la industria viverística. Dentro de los cultivos ornamentales, la producción de palmeras en maceta ha obtenido un gran auge en los últimos 20 años. Del total de especies ornamentales producidas en la provincia de Alicante un 12% corresponden a *Palmáceas* (figura 1.2).

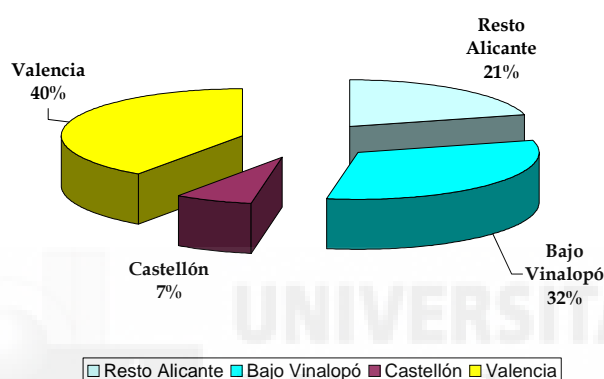


Figura 1.1. Superficie (ha) de flor y planta ornamental en la Comunidad Valenciana.
(Institut Valencià d'Estadística, 2003).

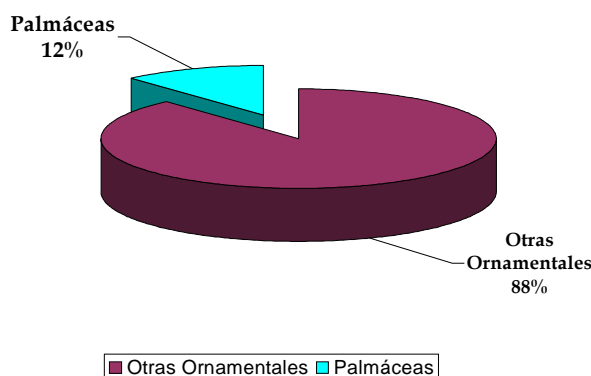


Figura 1.2. Producción de planta ornamental y de *Palmáceas* en la provincia de Alicante.
(Institut Valencià d'Estadística, 2003).

De las palmeras producidas en Alicante un 3% corresponde a *Chamaerops humilis* y un 12% a *Washingtonia robusta* (figura 1.3) (Institut Valencià d'Estadística, 2003)

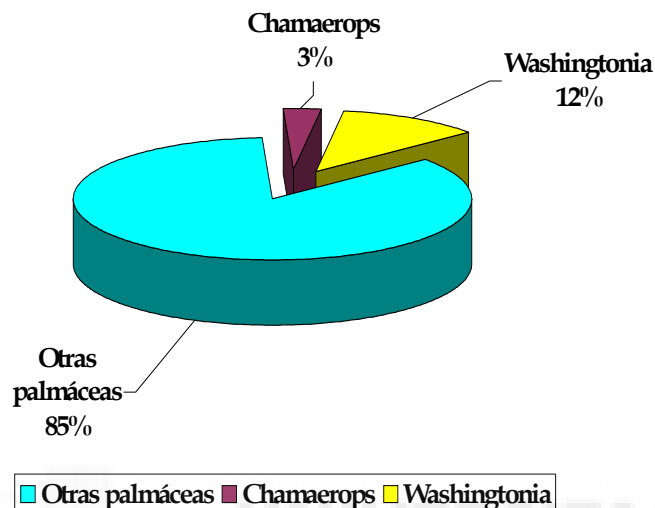


Figura 1.3. Producción de *Ch. humilis* y *W. robusta* en la provincia de Alicante. (Institut Valencià d'Estadística, 2003).

1.2. EL PROBLEMA DE LA SALINIDAD.

La salinidad definida por Rengasamy (2006), como “la acumulación excesiva en el suelo de sales solubles capaces de disminuir la producción agrícola y afectar el medio ambiente y el bienestar económico” es uno de los problemas más antiguos e importante en la historia de la humanidad. Las antiguas civilizaciones en Mesopotamia, China y América pre-Colombina padecieron la salinización de sus tierras de regadío.

Por su parte, Wollenweber y col. (2005), señala que la distribución de las zonas afectadas por la salinidad está relacionada con los factores ambientales, por ello la salinidad es el principal factor limitante de la fertilidad y productividad de un suelo, en climas áridos y semiáridos. Además, la actividad humana con el uso de agua para riego contribuye notablemente a la salinidad (Kijne, 2006).

Cerca de la mitad de las zonas regables en la tierra están bajo la influencia de la salinidad debido a la baja calidad agronómica del agua (Szabolcs, 1994; Ghassemi y col., 1995; Munns, 2002; Rengasamy, 2002; Hillel y Vlek, 2005). En España, el problema afecta a unas 800.000 ha. localizadas en el Sureste y en los valles del Ebro y del Guadalquivir, coincidiendo con las zonas regables de mayor producción agrícola.

La zona del sureste español, situada en un enclave climático semiárido, presenta unas condiciones favorables de temperatura e insolación para el cultivo intensivo de productos hortícolas, pero dada la escasez de recursos hídricos superficiales, es necesaria la utilización de aguas subterráneas que con frecuencia presentan contenidos medios o elevados en sales solubles (Bolarín y Caro, 1995; Martínez y Giménez, 1995; Martínez y col., 1987) y debido a que la evaporación excede a la precipitación, el riego con este tipo de aguas contribuye notablemente a la salinización del terreno (Nieves, 2005; Sánchez y col., 2005).

Dada la inexistencia de soluciones sencillas para el problema creciente de la salinización, Epstein y col. (1980) propusieron dos tipos de estrategias complementarias a tener en cuenta:

- 1.- Medidas tecnológicas que modifiquen el ambiente adverso, ya sean mejorando las técnicas de irrigación, desarrollando sistemas de eliminación de sales o utilizando aguas de mejor calidad.

- 2.- Medidas biológicas que incidan sobre los cultivos, mediante la explotación de la variabilidad de las plantas y su manipulación genética, para obtener variedades adaptadas a estas condiciones marginales.

De ahí la importancia de los estudios tendentes a evaluar el grado de tolerancia a la salinidad de las *Palmaceas*, potencialmente muy útiles para su cultivo en zonas con aguas de moderado nivel salino.

1.3. EFECTOS DE LAS SALES EN LAS PLANTAS.

Una elevada concentración de sales en el medio radical afecta al desarrollo de las plantas. En primer lugar, provocando un estrés hídrico debido a la disminución del potencial osmótico del medio radical (efecto osmótico). En segundo lugar, produciéndose con la absorción de determinados iones una acumulación de éstos en los tejidos vegetales, llegando a alcanzar niveles tóxicos (toxicidad iónica específica) e inducir desequilibrios nutricionales (efecto nutricional). Por otro lado, la salinidad provoca diferentes alteraciones metabólicas, afectando procesos tan importantes como la fotosíntesis, respiración, síntesis de proteínas y ácidos nucleicos, actividades enzimáticas y el transporte de solutos.

Se ha planteado si los efectos negativos de las sales sobre el desarrollo vegetal son debidos en mayor medida al estrés hídrico (Bernstein y Hayward, 1958; Neumann, 1997) o a la toxicidad de la sal. Jacoby (1994), asegura que el estrés hídrico, producto del efecto osmótico, y el exceso iónico no son posibilidades alternativas, sino que operan conjuntamente. En numerosas ocasiones, es difícil distinguir si los cambios fisiológicos y bioquímicos observados en las plantas sometidas a estrés salino son debidos a los efectos de la sal o son parte de los mecanismos de adaptación (Ashraf y Harris, 2004).

Por tanto, las plantas expuestas a altos niveles de salinidad durante largos periodos, como suele ocurrir con plantas cultivadas, la toxicidad iónica y los desequilibrios nutricionales van adquiriendo importancia hasta alcanzar niveles de clorosis marginal y necrosis foliar (Munns y col., 1982).

La salinidad también puede generar un estrés oxidativo, derivado de la aparición de especies reactivas de oxígeno (ROS) en las plantas estresadas. Ello da lugar a peroxidación de los lípidos de las membranas, oxidación de proteínas y disrupción del fotosistema (Zhu, 2001; Mittler, 2002).

1.4. MECANISMOS DE RESISTENCIA AL ESTRÉS SALINO.

La resistencia al estrés que desarrollan las plantas puede alcanzarse por medio de diferentes estrategias, Levitt (1980), clasifica las estrategias adaptativas que las plantas desarrollan para afrontar situaciones salinas en estrategias osmóticas encaminadas a evitar el déficit hídrico y estrategias iónicas tendentes a evitar la toxicidad (figura 1.4.).

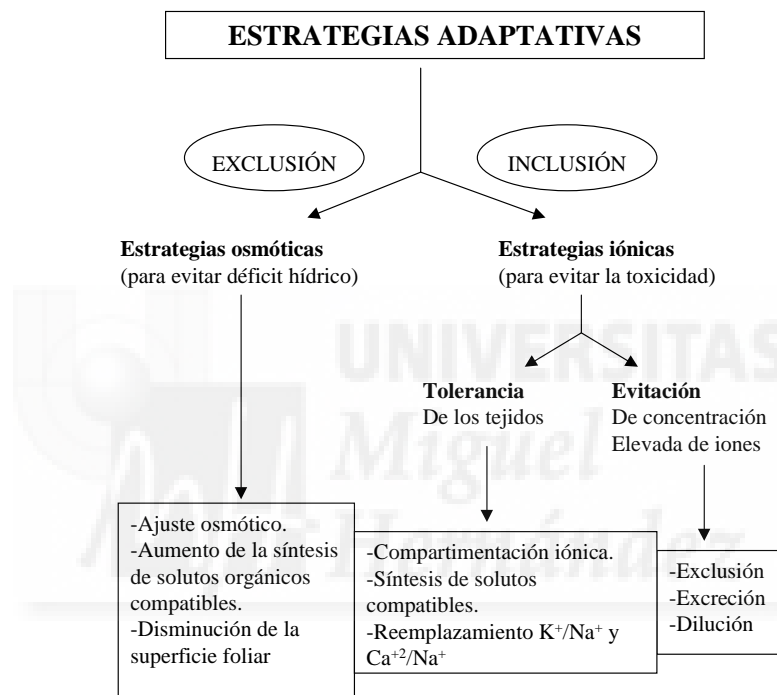


Figura 1.4. Estrategias adaptativas de las plantas a la salinidad (Levitt, 1980).

1.4.1. Estrategias osmóticas.

Un exceso de sales en la disolución del suelo genera una disminución de su potencial osmótico y, en consecuencia, de su potencial hídrico, dificultando la capacidad de absorción de agua desde el medio radical y ocasionando, por tanto, un cierto estrés hídrico. A causa de dicho descenso, disminuye la disponibilidad del agua en el medio radical (sequía fisiológica), y con ello la disminución del crecimiento y desarrollo en condiciones salinas (Greenway y Munns, 1980; Tanji, 1990; Neumann, 1997), la disminución de la productividad

(Munns y Termaat, 1986), la reducción de la velocidad de transporte de agua, asimilados e iones a los frutos (Plaut y col., 2004) e incluso la muerte de las plantas.

Para garantizar el flujo de agua desde el suelo hacia la planta, ésta realiza el ajuste osmótico u osmorregulación que consiste en la acumulación neta de soluto en las células que están sujetas a sequía o a concentraciones elevadas de sal. De este modo las plantas disminuyen su potencial osmótico, porque acumulan sales al mismo nivel o superior que el medio radical, manteniendo un potencial hídrico más negativo que el del medio circundante. Ésto se explica gracias al concepto de ósmosis; cuando dos masas de agua tienen diferente potencial hídrico, habrá una tendencia del agua a desplazarse espontáneamente desde el sitio con mayor potencial hacia el sitio con menor potencial (Pérez y Martínez-Laborde, 1994). Dicho ajuste osmótico permite a las plantas crecer en medios salinos, absorber agua y, de esta forma, evitar la pérdida de la turgencia y, por tanto, la muerte (Bernstein, 1963; Janes, 1966; Salisbury y Ross, 2000). Sin embargo, el ajuste osmótico no garantiza el crecimiento en situaciones de estrés salino, ya que otros efectos de tipo fisiológico o bioquímico pueden alterar el desarrollo.

Al descenso del potencial osmótico contribuye tanto la acumulación de solutos inorgánicos fundamentalmente K^+ (Epstein y Bloom, 2005) y de solutos orgánicos, llamados “compatibles” cuyo principal papel es la estabilización de proteínas, membranas y estructuras subcelulares (Rhodes y Hanson, 1993).

Las plantas que realizan el ajuste osmótico a partir de la síntesis de solutos orgánicos sufren un mayor gasto energético que cuando la síntesis es llevada a cabo por iones presentes en el suelo (Epstein, 1980; Wyn Jones, 1981; Alarcón y col., 1993), puesto que dicha síntesis implica el desvío de compuestos destinados al crecimiento hacia funciones de regulación osmótica (Osmond, 1980). La utilización de energía en los procesos de osmorregulación lleva implícito una disminución en el crecimiento por unidad de sustrato utilizada, normalmente carbohidratos (Yeo, 1983).

En medio salino, la planta utiliza los iones presentes en el suelo para realizar osmorregulación, mientras que en el caso de estrés hídrico el ajuste osmótico se debe a la síntesis endógena de solutos orgánicos (Hsiao y col., 1976; Gibbs y col., 1989 y Alarcón y col., 1994).

Tanto el estrés hídrico como el estrés salino originan en las plantas una serie de efectos comunes como puede ser la reducción del crecimiento, la disminución del potencial hídrico, la reducción de la tasa de fotosíntesis y de los intercambios gaseosos e incluso la pérdida de la integridad celular (Wyn Jones, 1981).

En palmera datilera el efecto osmótico parece ser el principal responsable en la reducción del crecimiento, dado que la falta de síntomas de toxicidad por sal a altos niveles de salinidad y las pequeñas diferencias en la concentración salina en plántulas que recibieron soluciones variadas en contenidos en sal de 3.000 a 24.000 ppm, es indicativo de que los efectos osmóticos son de mayor importancia que los tóxicos (Furr y Ream, 1968).

El estrés salino genera en la planta un estrés hídrico como consecuencia de la disminución del potencial hídrico del medio radical (Gorham y col., 1985). Así pues, la salinidad genera en las plantas respuestas asociadas al estrés hídrico con el fin de evitar pérdidas de agua (Flowers y Yeo, 1989). De este modo, las plantas sometidas a estrés salino reducen la velocidad de transpiración originando en primera instancia el cierre de los estomas mediante el aumento de la resistencia estomática, y a más largo plazo induciendo cambios anatómicos y fisiológicos que reducen la superficie foliar.

En estudios llevados a cabo en plantas de tomate, se ha observado que la salinidad provocaba mayores reducciones en la conductancia estomática en los genotipos sensibles (Sánchez-Blanco y col., 1991). Al mismo tiempo, en estos mismos estudios se observaron reducciones importantes en los valores de área foliar con los tratamientos salinos. De esta manera, la reducción del área foliar contribuye a minimizar las pérdidas de agua por transpiración.

Otra característica de especies que tienden a conservar más eficientemente el agua absorbida es la presencia de pelos en la superficie celular, los cuales dificultan el intercambio de vapor. Los cambios en las propiedades de la cutícula, que generan un aumento en la resistencia al movimiento del agua, son otras modificaciones foliares que facilitan, en algunas especies vegetales, la regulación del contenido hídrico celular (Johnson, 1975; Ehleringer, 1984). También estas estructuras foliares pueden servir de barrera física y paliar los daños provocados por el viento y determinados aerosoles marinos contaminantes presentes en el ambiente (Folch, 1986).

1.4.2. Estrategias iónicas.

Las estrategias iónicas intentan reducir el efecto tóxico producido por la salinidad, por un lado aumentando la tolerancia de éstas a las sales y por otra parte, evitando elevadas concentraciones de iones en el interior de las células.

Para llevar a cabo una regulación efectiva del contenido iónico intracelular, operan diferentes mecanismos que son comunes para controlar el riesgo osmótico, como son la absorción selectiva, la reducción de la permeabilidad de las paredes en las células de la raíz, el intercambio iónico, la compartimentación en los orgánulos subcelulares y la síntesis de solutos orgánicos compatibles.

La absorción de iones por la planta se realiza mediante transportadores (Sussman y Harper, 1989) más o menos específicos del plasmalema que se encuentran en baja proporción en relación con el número de iones del medio. Con la salinidad aumentan las concentraciones de iones en el medio, provocando un aumento de las competencias en la absorción de los distintos iones, pudiéndose generar graves deficiencias nutricionales. Yeo (1983), con relación a la selectividad en la absorción, concluyó que ésta puede ser aumentada mejorando la especificidad de los transportadores de membrana, los cuales pueden también ejercer labor de redistribución de los iones tóxicos.

La vacuolización temprana de las células en respuesta a la salinidad, parece ser una forma de proteger el citoplasma de los niveles tóxicos de los iones, mediante su almacenamiento en vacuolas (Nassery y Jones, 1976; Flowers y col., 1977; Gorham y Wyn Jones, 1983).

La acumulación elevada de iones en la célula, por ejemplo Na^+ , Cl^- y SO_4^{2-} , da lugar a desequilibrios nutricionales, toxicidad y estrés oxidativo (Grattan y Grieve, 1999 y Zhu, 2001). La toxicidad por sodio provoca inhibición del crecimiento, afectando la toma de otros elementos nutritivos como K^+ , Ca^{2+} y NO_3^- (Greenway y Muuns, 1980; Cerdá y col., 1995 y Botella y col., 1997), o toxicidad directa en el citoplasma celular. Sacher y Staples (1984) revelaron que tanto en raíces como en hojas, la mayoría del Na^+ se encuentra en vacuolas. El Na^+ actúa como competidor de la entrada de K^+ (Watad y col., 1991; Schroeder y col., 1994) Pero el K^+ está presente a altas concentraciones en el citosol y en la vacuola como un ión libre. Las concentraciones de K^+ en el citosol se mantienen constantes, pero en la vacuola puede variar. Cuando la concentración externa de K^+ es alta, el K^+ es almacenado en la vacuola, donde puede alcanzar concentraciones más altas. Ésto le hace ser el mayor catión osmótico junto con concentraciones equivalentes de aniones orgánicos e inorgánicos. Por tanto, tiene un papel crítico en la adaptación de las plantas a la salinidad (Zhu y col., 1998).

El Na^+ también afecta la toma y el transporte de Ca^{2+} (Cramer y col., 1987; Ehret y col., 1990; Francois y col., 1991). El calcio posee una importante función en la estabilización de las membranas, por tanto la integridad y la permeabilidad de las mismas puede verse afectada debido al desplazamiento del Ca^{2+} por Na^+ de las posiciones de intercambio en las membranas y paredes celulares (Cramer y col., 1985; Lynch y col., 1987; Läuchli y Schubert, 1989). Este hecho explicaría que el aporte de Ca^{2+} en el medio externo reduzca los efectos negativos del estrés salino (Zhong y Läuchli, 1994).

Zimmermann (1978), indica que los solutos inorgánicos, y particularmente K^+ , Na^+ y Cl^- , se hallan predominantemente en las vacuolas, donde no son directamente peligrosos. Solamente aquellos iones que no están

en las vacuolas causan daño salino (Flowers y Yeo, 1989). Así pues, la compartimentación vacuolar del Na^+ y Cl^- es un mecanismo esencial para la tolerancia a la salinidad, puesto que además de reducir los niveles iónicos a nivel del citoplasma, facilita el ajuste osmótico necesario para la expansión celular y el mantenimiento del turgor.

Ante una situación de estrés salino, las plantas tienen dos posibles soluciones, incluir iones del medio radical o excluirlos. Las plantas excluidoras restringen la absorción de iones salinos (fundamentalmente Na^+ y Cl^-) así como su transporte a la parte aérea, especialmente a las hojas en fase de elongación y a los ápices; sin embargo, las plantas incluidoras absorben y translocan los iones del medio hacia la parte aérea (Guerrier, 1983; Läuchli, 1984). Así pues, la exclusión disminuye los riesgos de toxicidad iónica aunque agudiza el déficit hídrico. Por el contrario, la inclusión facilita el ajuste osmótico (por medio de iones inorgánicos) aumentando el riesgo de toxicidad iónica y de desequilibrio nutricionales.

La mayor parte de las plantas cultivadas son glicófitas excluidoras que presentan diferencias en su capacidad de absorción y translocación de Na^+ y Cl^- a los brotes y hojas, y cuyo grado de tolerancia se relaciona en muchas ocasiones, y hasta un umbral de concentración, con la cantidad de iones incluidos (Gorham y col., 1985; Slama, 1986). La exclusión iónica se considera una estrategia de evitación de iones observada en la mayoría de las glicófitas ante una situación de estrés salino (Läuchli y Epstein, 1984).

A escala celular, la acumulación selectiva o exclusión iones tóxicos durante el ajuste osmótico parece estar restringida a las vacuolas, donde los iones son mantenidos fuera del contacto de las enzimas del citosol o de orgánulos subcelulares (Epstein y Bloom, 2005). Estas plantas consiguen mantener la homeostasis iónica (altas concentraciones de K^+ y bajas concentraciones de Na^+ en el citosol) regulando la expresión y la actividad de los transportadores de K^+ y Na^+ y las bombas de H^+ que generan la fuerza conductora para el transporte. A escala de planta completa, por ejemplo, las plantas glicófitas limitan la absorción de Na^+ o restringen el Na^+ a los tejidos

maduros, que sirven como compartimentos de almacenaje que son eventualmente sacrificados (Cheeseman, 1988).

La entrada de Na^+ al citoplasma tiene lugar a través de canales iónicos y transportadores, siguiendo preferentemente la vía simplástica, que regulan el movimiento neto de la sal a través de la membrana celular (Amtmann y Sanders, 1999; Blumwald, 2000; Schachtman y Liu, 1999; Tester y Davenport, 2003). La entrada de Cl^- parece estar mediada por canales de aniones no selectivos y por simportadores Cl^-/H^+ (Tyerman y Skerrett, 1999; White y Broadley, 2001). Estos canales de cationes podrían permitir la entrada de grandes cantidades de Na^+ presentes en los suelos salinos sino estuvieran adecuadamente regulados (Tester y Davenport, 2003).

En plantas halófitas, cuando la sal penetra en la planta, las hojas se hinchan absorbiendo agua, dando lugar al desarrollo de la succulencia (una proporción elevada de volumen /superficie).

Así pues, la capacidad de dilución de los iones está íntimamente relacionada con una elevada retención de agua y con el desarrollo de la succulencia, permitiendo a las plantas soportar los efectos de altas concentraciones de sal. Este comportamiento ha sido observado en hojas de cítricos sometidos a estrés salino (Cerdá y col., 1977; Lloyd y Howie, 1989; Zekri, 1991). El incremento en la succulencia inducidos por el NaCl está asociado con incrementos en el tamaño de las células del mesófilo resultando un aumento del grosor foliar (Zekri y Parsons, 1990). Dichas propiedades son características de plantas halófitas y glicófitas tolerantes a la salinidad. El NaCl se considera el promotor más eficaz de la succulencia (Batanouny, 1996).

1.5. TOLERANCIA AL ESTRÉS SALINO.

La tolerancia de los cultivos a la salinidad se ha evaluado tradicionalmente por la disminución del rendimiento a un nivel dado de salinidad respecto al rendimiento en condiciones de control. Este tipo de evaluación requiere la dedicación de una gran cantidad de espacio, dinero y

tiempo, ya que son varios los tratamientos salinos a utilizar, y normalmente hay que esperar mucho tiempo hasta observar la reducción del rendimiento que la salinidad origina. Estos aspectos hacen que este tipo de evaluación, de forma general sea poco frecuente en las investigaciones.

Por otra parte, hay que considerar que el rendimiento o productividad es un criterio viable para evaluar la tolerancia a la salinidad de un cultivo, pero cuando se plantea el estudio de la tolerancia en plantas ornamentales, algunos criterios, como el grado de supervivencia o la calidad ornamental, pueden adquirir un mayor protagonismo.

La tolerancia a la salinidad es un problema muy complejo, puesto que no interviene un solo gen sino que es un carácter multigénico. Es difícil definir parámetros que reflejen realmente la tolerancia de un genotipo, ya que, por una parte, aún no se conocen suficientemente los mecanismos que operan en las especies tolerantes y, por otra, son muchos los factores que influyen en la tolerancia (Neumann, 1997) como pueden ser la intensidad y duración del estrés, el órgano vegetal, variedad o especies ensayadas, la edad y el momento fenológico.

Todo ello genera que aún no exista un criterio único para la selección en la resistencia a la salinidad.

1.5.1. Índices fisiológicos de tolerancia.

El efecto de la salinidad sobre la materia seca de la planta es un criterio a considerar como medida de resistencia (Flowers y Yeo, 1989; Aslam y col., 1993; Ho y Adams, 1994). Sin embargo, existen diversos problemas en la cuantificación del desarrollo. En primer lugar, es un método destructivo; y en segundo lugar, puede ser que los diferentes genotipos presenten un desarrollo potencial distinto. En este sentido, se han obtenido resultados contradictorios en la evaluación de la tolerancia a salinidad de algunas especies. Esta discrepancia estaba generada por la utilización de índices diferentes en su evaluación, mientras que unos utilizaban pesos frescos y secos absolutos otros

utilizaban las reducciones de peso fresco y seco con respecto a un control. Parece evidente, por tanto, que el desarrollo vegetativo bajo estrés solamente podrá usarse como criterio de tolerancia cuando se compare con el registrado bajo condiciones no estresantes (control), aunque para ello haya que duplicar el trabajo y los medios.

También se ha propuesto como posible criterio de tolerancia a la salinidad el desarrollo radical debido a que éste con frecuencia expresa la resistencia relativa de una planta a la toxicidad mineral. En la actualidad estas ventajas no son evidentes.

El análisis foliar del contenido iónico parece ser un criterio interesante en aquellas especies en las que la resistencia a la salinidad está condicionada principalmente por la exclusión salina. Para muchas glicófitas, las diferencias en la tolerancia a la sal entre variedades o líneas han sido asociadas con una reducida absorción y acumulación de Na^+ y/o Cl^- en toda la planta, en el tallo u en la hoja (Bernstein y col., 1969; Läuchli y Wieneke, 1979; Salim, 1989). En especies como el arroz (*Oryza sativa* L.) (Flowers y Yeo, 1981), cebada (*Hordeum* spp.) (Greenway, 1962) y trigo (*Triticum aestivum* L.) (Torres Bernal y col., 1974), la tolerancia a la salinidad está inversamente relacionada con las concentraciones de Na^+ foliares. También en trigo, la sensibilidad a la sal ha sido correlacionada con la concentración de sodio en el tallo (Schachtman y col., 1989; Schachtman y Munns, 1992) y se ha considerado que la tolerancia depende de la habilidad de la planta para excluir sodio desde el tallo. Sin embargo, Läuchli (1984) apuntó ejemplos en los que la tolerancia a la salinidad no estaba relacionada con un alto grado de exclusión de Na^+ y Cl^- . Así pues, la exclusión de sal sería un criterio de utilidad limitada para la selección de la tolerancia a la sal de la planta completa (Läuchli y Epstein, 1990), y la utilización de los análisis químicos solamente deberían considerarse como un complemento a otros criterios de selección.

Otro criterio sugerido para establecer el grado de tolerancia (Nieman y Shannon, 1977; Shannon, 1979) ha sido la capacidad de osmorregulación por medio de la acumulación de solutos orgánicos. Para ello se han propuesto

medidas de acumulación de prolina o de carbohidratos como agentes osmóticos celulares. En los trabajos realizados por Abkar y Shannon (citados por Shannon, 1979) utilizando varias líneas de arroz, trigo y cebada se observaron diferencias en el contenido de prolina acumulada. Sin embargo, a pesar de que dicha acumulación estaba correlacionada con tratamientos de elevada salinidad, las líneas tolerantes no siempre eran las que mayores cantidades de prolina y carbohidratos acumulaban.

1.5.2. Factores que influyen en la tolerancia.

Los efectos de la salinidad en una planta pueden depender de multitud de factores como la edad (Ayers y col., 1952, Bernstein y Hayward, 1958), humedad relativa (Hoffman y Jobes, 1978), temperatura (Mozafar y Oertli, 1992) e irradiación (Meiri y col., 1982), entre otros.

En general, la mayoría de las especies manifiestan una mayor sensibilidad al estrés salino en las primeras etapas del desarrollo. Es por ello que tradicionalmente se ha intentado realizar la selección para la tolerancia a la salinidad en cultivos celulares creciendo a elevadas concentraciones de NaCl. Esta metodología representa ciertas ventajas a la hora de ser usada como herramienta en la mejora de la tolerancia a la salinidad. Sin embargo, Dracup (1991) señala que, a pesar de ello, puede ser que los rasgos seleccionados en las células cultivadas no se expresen uniformemente al considerar la planta completa.

1.5.3. Ecuaciones de tolerancia a la salinidad de los cultivos.

Hasta la década de los 80, las funciones de respuesta del rendimiento a la salinidad del suelo habían sido fijadas a ojo a los datos u obtenidas con técnicas de regresión lineal. En un intento para fijar una función de respuesta generalizada a todos los datos de tolerancia a la salinidad, Maas y Hoffman (1977) publicaron un análisis exhaustivo basado en una extensa revisión de la bibliografía. En general, ellos encontraron que los cultivos toleran incrementos en la salinidad del suelo hasta un valor umbral, por encima del cual los

rendimientos muestran una disminución aproximadamente lineal con los incrementos continuos de la concentración de sal. El análisis para cada experimento estuvo basado en una ecuación lineal de mínimos cuadrados para valores más allá de la salinidad umbral.

El tipo de modelo de respuesta lineal usado por Maas y Hoffman (1977) puede ser caracterizado matemáticamente por una función de respuesta lineal por tramos (función multiforme) que contiene dos parámetros independientes: la salinidad umbral (C_t), siendo ésta la máxima salinidad del suelo sin reducción de rendimiento que es comparable al rendimiento en condiciones control no salinas, y la pendiente (b) de la recta que determina el descenso de la fracción de rendimiento por incremento en la salinidad más allá del umbral. En forma de ecuación:

$$R_r = \begin{cases} 1 & 0 < C \leq C_t \\ 1 - b(C - C_t) & C_t < C \leq C_0 \\ 0 & C > C_0 \end{cases} \quad (\text{Ecuación 1})$$

Donde R_r es el rendimiento relativo, C es la media de la salinidad en la zona de raíces, C_t es la concentración umbral, C_0 es la concentración más allá de la cual el rendimiento es cero, y b es el valor absoluto de la pendiente de la función de respuesta entre C_t y C_0 . La salinidad del suelo puede ser expresada en términos de concentración, potencial osmótico, o conductividad eléctrica del agua del suelo o del extracto de saturación del suelo.

La ecuación 1, es formulada en términos relativos; mientras que la función en términos absolutos viene dada por:

$$R = \begin{cases} R_m & 0 < C \leq C_t \\ R_m - R_m b(C - C_t) & C_t < C \leq C_0 \\ 0 & C > C_0 \end{cases} \quad (\text{Ecuación 2})$$

Donde R_m es el rendimiento bajo condiciones no salinas y $R = R_r * R_m$. La figura 1.5. proporciona una representación esquemática de la ecuación 2. Cabe señalar que la función de respuesta es continua y consta de tres tramos lineales y que ahora tiene tres parámetros independientes: C_t , b y R_m .

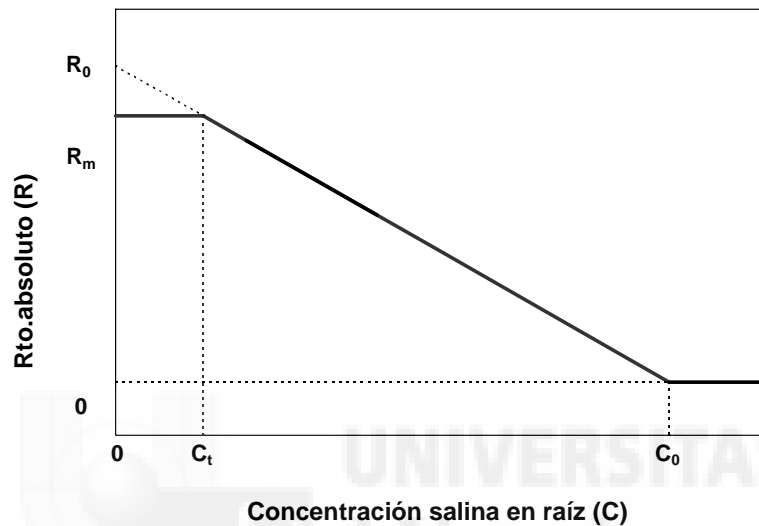


Figura 1.5. Gráfico representativo de la función lineal de tolerancia a la salinidad.

Van Genuchten (1983), publicó un programa informático en el que se integran varios modelos de respuesta de tolerancia a la salinidad con el método existente de optimización de mínimos cuadrados. La descripción del mismo sirve para mostrar las distintas metodologías empleadas por los investigadores para el cálculo de la tolerancia a la salinidad.

Por la conveniencia de analizar diferentes tipos de conjuntos de datos, el programa informático incluye 20 opciones (NOPT). Éstas relacionan a un caso particular de función de respuesta a la salinidad (ecuación), con el tipo y número de parámetros del modelo que son fijados a los datos. La tabla 1.1 da una lista de las opciones disponibles.

Cuando NOPT = 1, es ejecutado un análisis de regresión lineal simple del tipo $R = R_0 - b_1 * C$ (Ecuación 3)

Con dos parámetros desconocidos (R_0 , b_1). La aplicación de esta opción asume que una estimación de R_m es conocida, y de ahí que los datos estén ya normalizados en fracciones de rendimientos relativos. Este método puede ser aplicado sólo a datos de puntos que estén localizados entre C_t y C_0 (Ecuación 2). Una vez la regresión basada en la ecuación 3, es realizada, la salinidad umbral y la pendiente pueden ser calculadas con las expresiones:

$$C_t = (R_0 - R_m) / b_1 \quad \text{y} \quad b = b_1 / R_m \quad \text{(Ecuación 4)}$$

Tabla 1.1. Breve lista de 20 diferentes opciones del programa (NOPT) incluido el número de parámetros desconocidos (NP), y la ecuación asociada.

NOPT	NP	Ecuación	Descripción del modelo
1	2	3	Regresión lineal con 2 incógnitas (C_t y b).
2	1	5	Lineal ajustada a "b"; R_m y C_t fijos.
3	2	2	No lineal ajustada a "b"; R_m y C_t fijos.
4	2	2	No lineal ajustada a C_t y b ; R_m fijos.
5	3	2	No lineal ajustada a C_t y b y R_m .
6	4	2	No lineal ajustada a C_t , b y R_m^1, R_m^2 .
7	5	2	No lineal ajustada a C_t , b y R_m^1, R_m^2, R_m^3 .
8	6	2	No lineal ajustada a C_t , b y $R_m^1 \dots R_m^4$.
9	7	2	No lineal ajustada a C_t , b y $R_m^1 \dots R_m^5$.
10	8	2	No lineal ajustada a C_t , b y $R_m^1 \dots R_m^6$.
11	2	6	No lineal ajustada a C_{50} y p ; R_m fijo.
12	3	6	No lineal ajustada a C_{50} , p y R_m .
13	4	6	No lineal ajustada a C_{50} , p y R_m^1 y R_m^2 .
14	5	6	No lineal ajustada a C_{50} , p y R_m^1, R_m^2 y R_m^3 .
15	6	6	No lineal ajustada a C_{50} , p y $R_m^1 \dots R_m^4$.
16	7	6	No lineal ajustada a C_{50} , p y $R_m^1 \dots R_m^5$.
17	8	6	No lineal ajustada a C_{50} , p y $R_m^1 \dots R_m^6$.
18	2	7	No lineal ajustada a α y β ; R_m fijo.
19	3	7	No lineal ajustada a α , β y R_m .
20	2	7	No lineal ajustada a β y R_m ($\alpha=0$)

Para la NOPT = 2, se asume que R_m y C_t son conocidas y así sólo la pendiente (b) es dejada para ser calculada de los datos experimentales. En este caso, b es obtenida de la ecuación:

$$b = \frac{\sum_{i=1}^n \left((R_m - R_i) / \sum_{i=1}^n C_i - C_t \right)}{\sum_{i=1}^n C_i - C_t} \quad (\text{Ecuación 5})$$

Donde (C_i , R_i) representan a los puntos de datos i -enésimos ($1 \leq i \leq n$) y n es el número de datos de puntos observados usados en el análisis. Un procedimiento iterativo es construido en el programa de forma que sólo los puntos entre C_t y C_0 son considerados. La ecuación 5 es especialmente útil cuando el método basado en la ecuación 2 conduce a un valor umbral de salinidad que está localizado a la izquierda del primer punto medido. Como una alternativa a la ecuación 5, la técnica de mínimos cuadrados puede ser usada para calcular b , una vez conocidos C_1 y R_m .

Técnicas de mínimos cuadrados no lineales son usadas cuando NOPT \geq 3. Cuando NOPT = 3, el umbral C_t es asumido que se conoce con antelación y solo b y R_m son fijados a los datos.

Cuando NOPT = 4, ambos C_t y b son calculados (R_m es fijada).

Si NOPT = 5, el programa determina los tres parámetros (R_m , C_t y b) de la ecuación 2.

Los estudios de tolerancia a la salinidad sobre un mismo cultivo (variedad) son frecuentemente realizados sobre un periodo de varios años. Se podría analizar estos datos en base anual, fijando los parámetros desconocidos a los datos experimentales para cada año separadamente. Aunque el redimiendo máximo R_m puede variar de año en año, por las variaciones de las condiciones del suelo, del medioambiente o de manejo del cultivo, es hecha la suposición de que el valor umbral y la pendiente permanecerían constantes de año en año. Los valores umbrales y/o las pendientes "medias" podrían entonces ser obtenidas simplemente promediando los valores anuales de los dos parámetros.

Una alternativa y un procedimiento más exacto para este problema es fijar las variables independientes del tiempo C_t y b directamente a todos los datos, mientras al mismo tiempo permitir al R_m variar de año en año. Esto puede ser realizado cuando $6 \leq \text{NOPT} \leq 10$. Por ejemplo, supongamos que los datos experimentales de cierto cultivo son conocidos para dos años consecutivos. Si C_t y b , asumimos que permanecen constantes para estos dos años, entonces un total de cuatro coeficientes desconocidos deben ser fijados a los datos: C_t , b , y los rendimientos máximos (R_m^1 y R_m^2) para los dos años. Este caso es resuelto cuando $\text{NOPT} = 6$. El programa puede considerar problemas análogos hasta 6 años ($\text{NOPT} = 10$). Estas opciones también pueden ser usadas para un periodo de tiempo determinado, pero con diferentes esquemas de manejo, como por ejemplo con variaciones de la fracción de lixiviación o en el método de riego.

Aunque la ecuación 2 ha sido el modelo más utilizado para cuantificar la tolerancia a la salinidad de los cultivos, dos fórmulas alternativas son también consideradas en el programa de ordenador. Una es la expresión:

$$R = R_m / [1 + (C/C_{50})^p] \quad (\text{Ecuación 6})$$

Donde C_{50} es la salinidad a la cual el rendimiento es reducido al 50 % y el parámetro exponencial "p" es una constante empírica. La figura 1.6. es un dibujo a dimensional de R_r frente a C/C_{50} . La ecuación 6 es usada en el programa para valores de NOPT entre 11 y 17.

La segunda alternativa asume una relación exponencial entre el rendimiento y la salinidad media en la zona de raíces.

$$R = R_m \exp(\alpha c - \beta c^2) \quad (\text{Ecuación 7})$$

Donde α y β son constantes empíricas. La figura 1.7. muestra las curvas de tolerancia a la salinidad relativa basadas en esta ecuación 7, para tres

diferentes combinaciones de α y β . Las respuestas basadas en la ecuación 7 corresponden a $18 \leq \text{NOPT} \leq 20$.

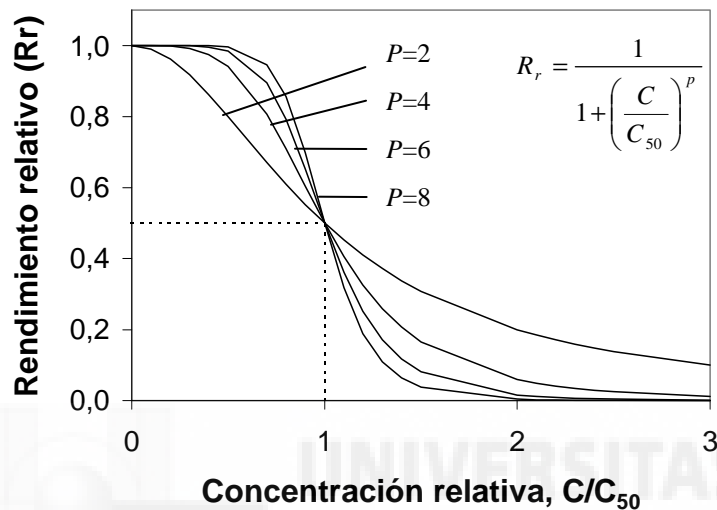


Figura 1.6. Rendimiento relativo en función de la relativa salinidad del suelo basada en la ecuación 6, para diferentes valores de la constante empírica p .

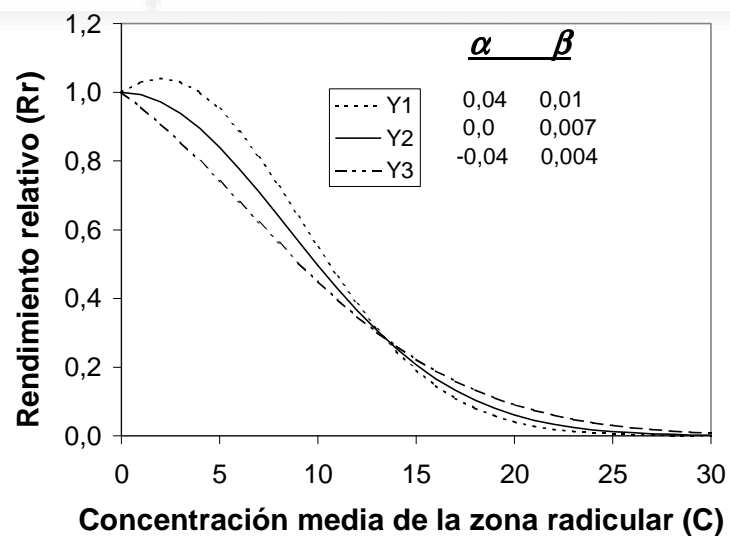


Figura 1.7. Rendimiento relativo en función de la salinidad del suelo basada en la ecuación 7, para diferentes valores de las constantes empíricas α y β .

1.5.4. Utilidad de los datos de tolerancia a la salinidad.

La tolerancia a la salinidad de algunos cultivos puede alcanzar entre 8 y 10 veces la tolerancia de otros. La tolerancia relativa de la mayor parte de los cultivos es suficientemente conocida y permite la preparación de directrices técnicas de salinidad. La FAO (1987), ha publicado los valores de tolerancia de cultivos extensivos, hortalizas, cultivos forrajeros y frutales.

El concepto de tolerancia relativa es muy útil para comparar y seleccionar cultivos. Maas, (1984), clasifica a los cultivos agrícolas según su tolerancia relativa a la salinidad en: sensibles a la salinidad, moderadamente sensible, moderadamente tolerante y tolerante. La figura 1.8. muestra esta clasificación de acuerdo a la Conductividad del agua de riego (E_{ca})(a) y del extracto de saturación del suelo (EC_x)(b).

De la figura 1.8. se desprende que aguas de riego con salinidad menor de 0,7 dS/m no tienen restricciones de uso, ya que todos los cultivos pueden alcanzar su rendimiento máximo. Para salinidades mayores se puede obtener el máximo rendimiento potencial siempre y cuando se mantenga la salinidad del suelo dentro de los niveles de tolerancia de los cultivos, por medio de la lixiviación.

En los casos de cultivos sensibles y aguas de mayor salinidad, el satisfacer un requerimiento de lixiviación mayor del 25 al 30 % no es realmente práctico, debido a la gran cantidad de agua que se necesitaría. Cuando la salinidad del agua de riego sobrepasa los 3 dS/m sólo puede ser utilizada en cultivos tolerantes (FAO, 1987) y en suelos permeables y bien drenados, donde una alta fracción de lixiviación es más fácil.

Los valores de tolerancia de los cultivos son usados para calcular el requerimiento de lixiviación (RL). La figura 1.9 muestra la relación existente entre la salinidad del agua de riego E_{Ca} y la salinidad del extracto de saturación del suelo EC_x para distintas fracciones de lixiviación.

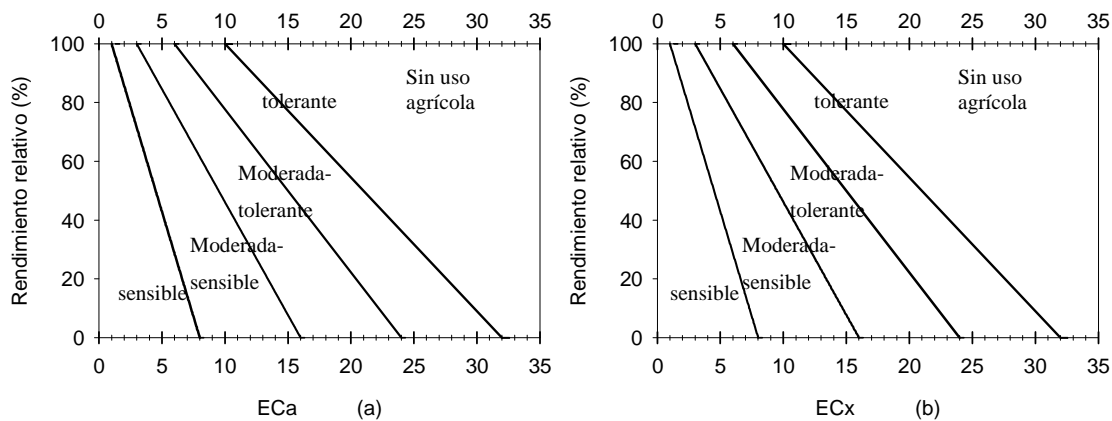


Figura 1.8. Clasificación de los cultivos según su tolerancia a la salinidad del agua (a) y del suelo (b). (Maas, 1984).

Para cultivos específicos y aproximaciones más exactas del RL, se puede utilizar la siguiente ecuación (Rhoades y Merrill 1976).

$$RL = ECa / (5ECx - ECa) \quad (\text{Ecuación 8})$$

El valor de ECx para un determinado cultivo y su rendimiento potencial correspondiente es aportado por los estudios de tolerancia. Se recomienda que en los cálculos de la ecuación 8, se utilicen los valores de ECx correspondientes al 90% de rendimiento relativo. Igualmente se recomienda para aguas de salinidad moderada a alta ($CEa > 1,5$ dS/m), se seleccione el valor de ECx correspondiente al 100 % de rendimiento.

La FAO, 1987, ha publicado los valores de los rendimientos relativos potenciales (Rr), 100, 90, 75, 50 y 0 %, para la salinidad del agua de riego ECa y del extracto saturado del suelo ECx. Los valores de ECa son equivalentes a los ECx según $ECa = 1,5 ECx$. El factor de 1,5 corresponde a una fracción de lixiviación entre 0,15 y 0,20.

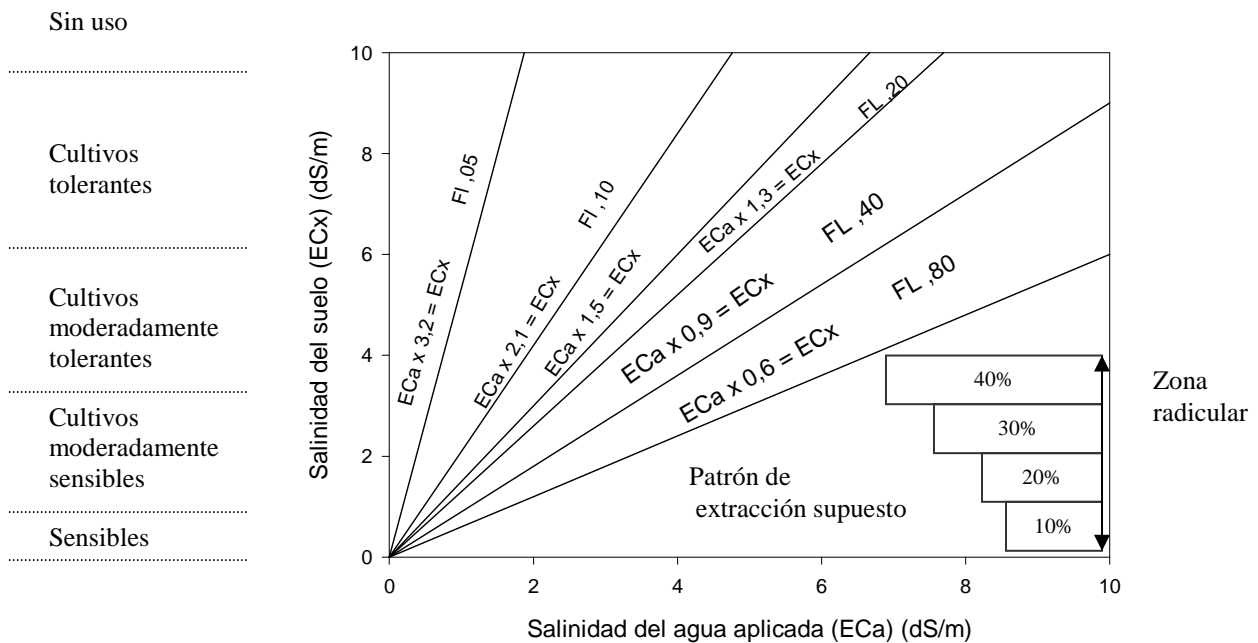


Figura 1.9. Efecto de la salinidad del agua del riego (ECa) sobre la salinidad promedio de la zona radicular (ECx) para varias fracciones de lixiviación (FL).

1.6. DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA Y ELEMENTOS MINERALES.

Se entiende por crecimiento, el incremento irreversible en masa seca, volumen, longitud o área foliar e implica principalmente la división, expansión y diferenciación de células (Hunt, 1982).

El desarrollo vegetal es una consecuencia de la interacción de diversos procesos: fotosíntesis, respiración, relaciones hídricas, nutrición mineral y transporte a larga distancia. Puede ser analizado en términos de distribución de masa entre raíz, tronco y hojas y de incremento de masa seca total de la planta (crecimiento).

Harper y Ogden (1970) introdujeron el concepto de distribución de biomasa, como la proporción del total de la planta, almacenada en cada órgano. En un principio, se consideró a la biomasa como el recurso crucial que la planta distribuye entre los diferentes órganos.

Estudios comparativos entre la distribución de biomasa y energía demostraron la equivalencia entre ellos y la posibilidad de sustitución de uno por otro (Hickman y Pitelka, 1975). Poorter y Nagel (2000) sugieren que en el caso de los nutrientes, la distribución de la masa es un factor muy importante en las respuestas de las plantas a la limitación del suministro de recursos. Sin embargo, otros estudios, que habían prestado atención a la formación de las estructuras reproductivas consideraron más crucial la distribución de nutrientes que la propia de biomasa y energía. Abrahamson y Caswell (1982) enumeran las consideraciones y circunstancias que apoyan esta hipótesis: 1) a menudo las plantas están en hábitat con limitación de nutrientes, 2) la reproducción está ligada a la adquisición de nutrientes y 3) durante el desarrollo, existen movimientos dinámicos de nutrientes dentro de las plantas.

Al objeto de estudiar y presentar gráficamente los datos relativos a la distribución de biomasa y de los elementos minerales, se expresaron los resultados como la proporción de los distintos elementos relativa a la biomasa en cada una de las partes estudiadas. De esta forma, un cociente igual a 1 en cualquier órgano, indicaría que la distribución del elemento estudiado es idéntica a la de la biomasa, mientras que valores inferiores a 1 indican dilución, y mayores de 1 concentración.

Miao y Bazzaz (1990) observaron que las plantas de hábitat más pobres respondían a diferentes grados de nutrición, con mayores incrementos de crecimiento y cambios en la distribución de biomasa que otras plantas de hábitat menos pobres. También comprobaron que plantas cultivadas con altos niveles nutritivos, antes del estado reproductivo, aumentaba la RGR foliar a expensas de la RGR de la raíz, pero se obtenían resultados opuestos utilizando bajos niveles nutritivos. Es decir, la disponibilidad de recursos (nutrientes, humedad, luz, etc.) repercute en el crecimiento y reproducción y de igual modo, las diferencias en respuesta a la disponibilidad de nutrientes, son inherentes con el grado y frecuencia de perturbación del hábitat natural.

La importancia relativa de los diferentes minerales en la influencia del crecimiento de las plantas, depende de las condiciones específicas del suelo y de las adaptaciones fisiológicas de las plantas que ocupan un determinado lugar. El estrés nutricional repercute fuertemente en las adaptaciones fisiológicas y en la distribución de las plantas (Chapin y Van Cleve, 1989). Además, el estrés nutricional influye fuertemente, y es influido, por otros tipos de estrés ambiental (Bloom y col., 1985), por lo que el estudio de las respuestas de las plantas a cualquier estrés ambiental requiere la comprensión de la nutrición de las plantas.

Un ejemplo de la respuesta que dan las plantas ante la diversidad nutricional del medio fue estudiado por Chapin (1987), quién comparó plantas de suelos pobres y ricos en nutrientes, en cuanto al desarrollo de sistemas radiculares, parte aérea y absorción de nutrientes, hallando correlación, para las primeras, entre distribución de biomasa en raíces y absorción de nutrientes. Las plantas de ambientes más ricos distribuyeron menos biomasa a las raíces y más a la parte aérea de acuerdo con la Teoría del equilibrio funcional, Brouwer (1963).

El potencial fisiológico de las raíces para absorber nutrientes a partir de una determinada solución nutritiva, es una medida sensible del estado nutricional de la planta. Para un determinado genotipo, el potencial de absorción de los nutrientes depende de (Chapin y Van Cleve, 1989): 1) la demanda de la planta para los nutrientes, que generalmente es una función de la tasa de crecimiento (Clarkson, 1985) y 2) de las reservas de ese nutriente en los tejidos.

1.7. ANÁLISIS DEL CRECIMIENTO EN RELACIÓN CON LA BIOMASA.

Históricamente, el análisis de crecimiento se ha referido siempre al análisis de crecimiento de biomasa, un campo que se desarrolló con los estudios agronómicos de Blackman (1919). Este tipo de análisis de crecimiento requiere medidas de la biomasa de la planta y del área asimiladora

(generalmente área foliar) y métodos para calcular ciertos parámetros que describan el crecimiento.

El análisis de crecimiento nos ayuda a comprender el funcionamiento de la planta según dependa ésta del genotipo o el entorno y éste varía en función del factor limitante. Lambers y col., 1989 realizaron un análisis de crecimiento, relacionando la velocidad de crecimiento relativo (Relative growth rate, RGR) con los factores morfológicos y fisiológicos que determinan la economía del carbono. Ésto se consigue descomponiendo la RGR en varias componentes.

1.7.1. Velocidad de Crecimiento Relativo (RGR) y sus componentes.

Para evaluar la importancia de los procesos fisiológicos y de los cambios estructurales (cambios en la distribución de biomasa y en la morfología de la planta) en la respuesta de los árboles a la salinidad, es necesario conocer la velocidad de crecimiento relativo (RGR) y sus componentes.

La RGR nos indica el incremento en la masa de la planta por unidad de masa ya presente y tiempo (Evans, 1972). Su expresión diferencial es la siguiente:

$$RGR = \frac{1}{M} \frac{dM}{dt} = \frac{d(\ln M)}{dt}, \text{ donde } M \text{ es la masa total de la planta y } t \text{ el}$$

tiempo y sus dimensiones son $M M^{-1} T^{-1}$.

Poorter & Van der Werf (1998) expresan que la RGR se puede determinar como el producto de dos factores; uno de tipo morfológico la razón de área foliar (Leaf area ratio, LAR), que indica la cantidad de área foliar por unidad de masa total de la planta, sus dimensiones son $L^2 M^{-1}$. El otro factor es de tipo fisiológico, la velocidad de asimilación neta del área foliar (Area-based net assimilation rate, NAR_a), que es el incremento de masa total de la planta por unidad de área foliar y tiempo, normalmente está muy relacionada con el índice de fotosíntesis por unidad de área de hoja (Konings, 1989; Poorter y Van der Werf, 1998)

La expresión diferencial de la NAR_a es la siguiente: $NAR_a = (1/A_F) * (dM/dt)$, donde A_F es el área foliar y sus dimensiones son $M L^{-2} T^{-1}$.

Podemos expresar la RGR como el producto de dos factores:

$$RGR = NAR_a * LAR$$

A su vez estos factores pueden expresarse como productos de otros. La LAR es el producto del área foliar específica (Specific leaf area, SLA), cantidad de área foliar por unidad de masa foliar ($L^2 M^{-1}$) y la fracción de masa foliar (Leaf mass fraction, LMF), fracción de la biomasa total localizada en las hojas ($M M^{-1}$). El SLA es un parámetro que refleja aspectos de la morfología de la hoja como la densidad y el grosor de la hoja y el LMF es una medida de la distribución de biomasa. $LAR = SLA * LMF$

Su expresión matemática es la siguiente:

$$\left[\frac{A}{M} \right] = \left[\frac{A}{M_F} \right] * \left[\frac{M_F}{M} \right]$$

Siendo: A el área de la hoja, M la masa total de la planta y M_F la masa foliar.

En el caso de no disponer de datos de área foliar pero sí de masa foliar la RGR es igual a la siguiente expresión: $RGR = NAR_m * LMF$

La velocidad de asimilación neta de la biomasa (Mass-based net assimilation rate, NAR_m) es el incremento de masa de la planta por unidad de masa foliar y tiempo. Su expresión diferencial es la siguiente: $NAR_m = (1/M_F) * (dM/dt)$, siendo M_F la masa foliar cuyas unidades son $M M^{-2} T^{-1}$.

La NAR_a o la NAR_m son, en buena parte, el resultado neto del índice de carbono ganado en la fotosíntesis por unidad de área foliar o de biomasa foliar y el consumido en la respiración de hojas, tallo y raíces.

En la tabla 1.2. están reflejados los valores observados de los parámetros de crecimiento para plantones de árboles y especies herbáceas (Poorter en su página web [http:// www bio.uu.np](http://www.bio.uu.np) tiene publicados estos valores).

Normalmente, la mayoría de las variaciones en la RGR entre diferentes especies se explica gracias a la variación en la SLA (Poorter y Van Der Werf, 1998; Reich y col., 1998b; Wright y Westoby, 1999).

Tabla 1.2. Valores de referencia de los parámetros de crecimiento, RGR, NAR_a, LAR, SLA y LMF para plantones de árboles y especies herbáceas.

RGR	20-350	mg g ⁻¹ d ⁻¹
NAR_a	2-25	g m ⁻² d ⁻¹
LAR	2-65	m ² kg ⁻¹
SLA	10-130	m ² kg ⁻¹
LMF	0,25-0,80	g g ⁻¹

1.7.2. Coeficiente de Respuesta al Crecimiento (CRC).

Para ver la influencia que tiene cada uno de los factores sobre la RGR, Poorter (1989) utiliza el parámetro denominado Coeficiente de respuesta al crecimiento (Growth response coefficient, GRC) que determina la influencia que tiene cada uno de los componentes de crecimiento sobre la RGR. Matemáticamente se define, en el caso de la VAN, de la siguiente forma.

$GRC_{NAR} = \left(\frac{dNAR}{NAR} \right) / \left(\frac{dRGR}{RGR} \right)$, para los demás parámetros se define de forma análoga.

En el caso de tener una especie con dos niveles de recursos: abundante (H) y bajo (L), y que hemos obtenido los datos de las plantas en los dos tratamientos: RGR (RGR_H y RGR_L), NAR_m (NAR_{mH} y NAR_{mL}) y LMF (LMF_H y LMF_L). Dado que, la proporción entre RGR_H y RGR_L es igual

a: $\frac{RGR_H}{RGR_L} = \frac{NAR_{mH} * LMF_H}{NAR_{mL} * LMF_L}$, la aplicación de logaritmos en ambos lados de la

ecuación nos lleva a:

$$(LnRGR_H - LnRGR_L) = (LnNAR_{mH} - LnNAR_{mL}) + (LnLMF_H - LnLMF_L)$$

Tenemos que, la diferencia de los datos transformados logarítmicamente de la RGR es igual a la suma de las diferencias de los datos transformados logarítmicamente de la NAR_m y de la LMF. En consecuencia, dividiendo la parte derecha de la ecuación por su parte izquierda, obtenemos:

$$1 = \frac{\text{LnNAR}_{m_H} - \text{LnNAR}_{m_L}}{\text{LnRGR}_H - \text{LnRGR}_L} + \frac{\text{LnLMF}_H - \text{LnLMF}_L}{\text{LnRGR}_H - \text{LnRGR}_L}$$

$$1 = \text{GRC}_{\text{NAR}_m} + \text{GRC}_{\text{LMF}}$$

Si partimos de que la $RGR = \text{NAR}_a * \text{LMF} * \text{SLA}$, operando de manera análoga, obtenemos que:

$$1 = \frac{\text{LnNAR}_{a_H} - \text{LnNAR}_{a_L}}{\text{LnRGR}_H - \text{LnRGR}_L} + \frac{\text{LnLMF}_H - \text{LnLMF}_L}{\text{LnRGR}_H - \text{LnRGR}_L} + \frac{\text{LnSLA}_H - \text{LnSLA}_L}{\text{LnRGR}_H - \text{LnRGR}_L}$$

$$1 = \text{GRC}_{\text{NAR}_a} + \text{GRC}_{\text{LMF}} + \text{GRC}_{\text{SLA}}$$

Si el análisis de crecimiento se ha realizado bien, la RGR de biomasa en este caso, estará próxima al producto de $RGR = \text{NAR}_m * \text{LMF}$ y la suma de la $\text{GRC}_{\text{NAR}_m} + \text{GRC}_{\text{LMF}} = 1$. Si el resultado de la $\text{GRC}_{\text{NAR}_m}$ es 1, éste nos indicaría que el cambio proporcional en el parámetro de crecimiento de interés es igual al cambio proporcional en la RGR. Un valor de GRC de 0 indica que no hay ningún cambio en el parámetro de crecimiento. Los valores de GRC pueden ser mayores a 1 si el aumento en el parámetro de crecimiento es superior al aumento en RGR, y puede ser inferior a 0 si un aumento en un parámetro de crecimiento va acompañado de una disminución en RGR. Esta aproximación tiene dos ventajas. En primer lugar, empleamos los cambios de la RGR como un criterio biológico que indica la importancia de una determinada reducción en el suministro de recursos. En segundo lugar, siempre y cuando los parámetros de crecimiento se calculen correctamente, los valores de GRC de NAR_a , LMF y SLA juntos por un lado y NAR_m y LMF por otro, nos indican la contribución relativa de dichos parámetros al cambio de la RGR (Poorter y Nagel, 2000).

1.7.3. Métodos para evaluar la RGR. Función de Richards.

Para el análisis del crecimiento de las plantas, algunos estudios han empleado el enfoque “clásico” (Blackman 1919), el funcional (Vernon y Allison, 1963) o el combinado (Poorter, 1989) para determinar los efectos de la

salinidad sobre los factores morfológicos y fisiológicos determinantes de la RGR (Curtis y Laüchli, 1986; Shennan y col., 1987; Wickens y Cheeseman, 1988; Cramer y col., 1990; Romero y Marañón, 1994).

El enfoque clásico o por intervalos, permite obtener el valor medio de un parámetro de crecimiento para el tiempo comprendido entre dos cosechas consecutivas. Como es lógico, la exactitud mejora con intervalos pequeños, aunque debido a la gran variabilidad intramuestral de los parámetros de crecimiento calculados, se requieren grandes diferencias entre tratamientos experimentales o especies para encontrar significación estadística (Causton, 1991). Poorter (1989) presentó una modificación del clásico, denominado combinado. En el cálculo utilizó los valores de biomasa de cosechas no adyacentes, esto es, la 1ª cosecha es comparada con la 3ª, la 2ª con la 4ª, etc. El valor del parámetro de crecimiento es el promedio de 2 ó 3 valores obtenidos en el intervalo. De este modo, los valores de la velocidad de crecimiento relativo (RGR), velocidad de asimilación neta de biomasa foliar (NAR_m), velocidad de asimilación neta de área foliar (NAR_a), fracción de masa foliar (LMF), razón de área foliar (LAR) y área foliar específica (SLA) reducen las diferencias entre los intervalos de cosechas.

El método funcional del análisis del crecimiento permite obtener los valores instantáneos de los parámetros a partir de funciones ajustadas a la evolución temporal de las medidas habituales de crecimiento (longitud, peso, área, volumen, etc.) así como los constituyentes químicos de la planta. La representación frente al tiempo de los transformados logarítmicos de dichos valores permite observar con mayor claridad las variaciones que se pueden producir, al tiempo que la distribución se hace normal y el error estándar de la pendiente de la regresión disminuye considerablemente. Las ecuaciones que se ajustan a dichas evoluciones informan sobre la relación entre biomasa y área foliar y permiten calcular los valores instantáneos de RGR, NAR_m , NAR_a , LMF, LAR y SLA a partir de sus definiciones (Causton, 1991).

Existen muchos tipos de funciones que pueden describir las tendencias de la biomasa o el área foliar frente al tiempo. En caso de regresiones

polinómicas, Poorter y Lewis (1986) sólo consideran con relevancia biológica los polinomios hasta 3^{er} grado. Causton y Venus (1981) plantean que las plantas bianuales y perennes tienen un crecimiento indeterminado. A la hora de aplicar una función matemática que describa el comportamiento de este tipo de crecimiento, estos autores proponen las funciones sigmoidales. Estas funciones se caracterizan por tener dos asíntotas horizontales que limitan la función. Dentro de las funciones sigmoidales hay varias que tienen nombre propio como la función logística, gompertz, monomolecular y la función de Richards. (Richards 1959). Es en ésta última donde nos vamos a fijar por sus características. También hay aproximaciones especiales como la regresión segmentada, el reajuste móvil y la regresión por Splines (Romero, 1992).

Una alternativa a la utilización de estos métodos clásicos en el análisis del crecimiento vegetal es el análisis funcional. Las funciones que aportan mayor éxito al analizar matemáticamente una curva de crecimiento son las que se indican en la tabla 1.3 (Frutos y Torres, 1989). En las ecuaciones diferenciales se considera como variable independiente el tiempo y como variable dependiente un atributo M que mide el crecimiento (peso, área, altura, componentes químicos, etc) de la planta. La dM/dt representa la velocidad de crecimiento absoluta y la expresión $(1/M) \cdot (dM/dt) = d(\ln M)/dt$ indica la velocidad de crecimiento relativo.

El caso más sencillo es el modelo lineal en el que se asume que la velocidad de crecimiento es constante, k (tabla 1.3). Este modelo fue aplicado inicialmente al crecimiento en longitud de las raíces primarias de maíz y también a la parte aérea de algunas especies de bambú (Erickson, 1976).

En el modelo exponencial se acepta la hipótesis de que la variable que define el crecimiento M sigue una cinética de primer orden y, por tanto, la ecuación apropiada para este caso es la función exponencial $M = b e^{kt}$, donde b es el valor de M para $t=0$. Este modelo fue utilizado en las primeras fases de crecimiento de muchas plantas, considerando como variables el peso seco, la longitud, etc, aunque puede darse también en fases posteriores como en el

caso del crecimiento longitudinal de los brotes florales del *Lilium* (Erickson, 1948).

Tabla 1.3. Modelos matemáticos más frecuentemente utilizados en el análisis de crecimiento de plantas.

MODELO	FORMA DIFERENCIAL	FORMA FUNCIONAL	FORMA LINEALIZADA
Lineal	$dM/dt = k$	$M = M_0 + k t$	$M = M_0 + k t$
Exponencial	$dM/dt = k M$	$M = b e^{k t}$	$\ln M = \ln b + k t$
Monomolecular	$dM/dt = k(A-M)$	$M = A(1 - e^{-k t})$	$\ln(A-M)/A = -k t$
Logístico	$dM/dt = (k M/A)(A-M)$	$M = A(1 + e^{(\beta - k t)})^{-1}$	$\ln(A-M)M = \beta - k t$
Gompertz	$dM/dt = k M(\ln A - \ln M)$	$M = A e(-e^{(\beta - k t)})$	$\ln(\ln A/M) = \beta - k t$
Richards	$dM/dt = (kM/vA^v)(A^v - M^v)$	$M = A(1 \pm e^{(\beta - k t)})^{-1/v}$	-----

Las funciones más ampliamente utilizadas para analizar el crecimiento de las plantas son las funciones sigmoidales y entre ellas están: monomolecular, logística, Gompertz y Richards.

El modelo monomolecular asume que la velocidad de crecimiento es proporcional a la diferencia entre el valor final y el alcanzado por M en el instante t .

Se obtiene integrando la ecuación diferencial $dM/dt = k(A-M)$.

Este modelo fue utilizado inicialmente para el crecimiento longitudinal de plantas de cebada expuestas a distintos niveles de radiación UV-A (Torres y col., 1988).

La logística es la más conocida de las funciones sigmoidales. Originalmente era la función de una autocatalítica reacción química.

La ecuación diferencial es: $dM/dt = KM/A(A - M)$;

$$M = A \left(1 + e^{\beta - kt} \right)^{-1} \quad \text{Tiene dos asíntotas: } M=0; M_t=A$$

Este modelo también fue inicialmente utilizado para el crecimiento en peso seco de la cebada expuesta a radicación UV-A (Torres, 1987).

Esta función fue desarrollada por Gompertz en 1825, para calcular la tasa de mortalidad. Es una función sigmoideal no simétrica. El punto de inflexión es A/e y se encuentra siempre en una proporción fijada del valor máximo. Todos los parámetros tienen la misma significación que en el apartado anterior.

$$M = A * e^{\left(-e^{(\beta-kt)}\right)}, \text{ derivando } dM/dt = kM(\ln A - \ln M) \text{ obtenemos:}$$

En el modelo de Gompertz, como en el modelo logístico, existen dos asíntotas y un punto de inflexión que es donde se alcanza el máximo de la velocidad de crecimiento. La velocidad de crecimiento relativa es una función lineal del logaritmo neperiano del crecimiento. También se verifica que la velocidad de crecimiento relativa es una función exponencial decreciente del tiempo.

Esta función fue empleada con éxito en las curvas de crecimiento que presentan una marcada asimetría, habiéndose utilizado para describir el crecimiento de hojas y de troncos en especies arbóreas (Moore, 1979).

En 1959, Richards desarrolló una función que hoy día es la más utilizada (Richards., 1959). Esta función fue inicialmente utilizada para el crecimiento de hojas (Williams, 1975). Causton y Venus, 1981, emplearon la función de Richards para el análisis del crecimiento de la hoja. Poorter y Garnier, 1996, utilizaron dicha función para el análisis de biomasa total y área foliar la ecuación diferencial $dM/dt = kM/vA^v (A^v - M^v)$.

Las condiciones iniciales son:

- a) $0 < M < A$ ($t=0$) donde M es el tamaño inicial y A , k , v , son parámetros y
- b) $-1 \leq v < \infty$; $v \neq 0$.

La función de Richards viene dada por la expresión:

$$M = A \left(1 \pm e^{(\beta - kt)} \right)^{\frac{-1}{v}}$$

El signo menos se emplea cuando $v < 0$ y el signo más si $v > 0$. El significado de los parámetros de la función es: A, valor máximo que toma la función de Richards, coincide con la asíntota horizontal, β , k, son parámetros de población, v, valor que permite que la localización del punto de inflexión sea variable.

Las características de la función de Richards son que para $v > 0$, tiene 2 asíntotas horizontales. $y = A$, $y = 0$; para $v < 0$, tiene 1 asíntotas horizontales $y = A$.

Dicha función de Richards fue derivada a partir del modelo de von Bertalanffy:

$$M = \left(\alpha^{1-m} - \theta e^{-kt} \right)^{1/(1-m)}$$

Donde α , m, θ y k son parámetros que deben ser estimados. Richards estudió los límites de m detallando los siguientes valores de interés:

Para $m=0$ se obtiene la función monomolecular definiendo $\theta = \alpha\beta$.

Para $m=2$ se obtiene la función logística haciendo $\theta = \alpha/\beta$.

Para $m \rightarrow 1$, la curva tiende a la forma de Gompertz, y

Para $m > 1$, θ es negativa y cuando $m < 1$, θ es positiva.

La ecuación de Richards indica que la velocidad de crecimiento relativa decrece linealmente con alguna potencia de m. La representación gráfica de esta función varía con v como se muestra en la figura 1.10.

La función de Richards tiene una enorme importancia en el crecimiento de las plantas, debido a que sus cuatro parámetros le proporcionan una gran flexibilidad, la importancia de esta función reside además en su versatilidad y generalidad, ya que implica como casos particulares a la mayoría de las funciones sigmoidales utilizadas en biometría.

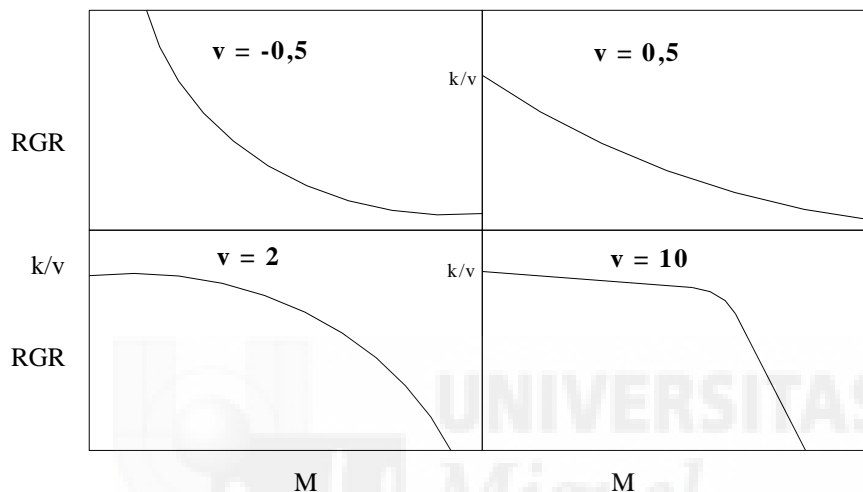


Figura 1.10. Representación de las curvas de la Velocidad de Crecimiento Relativo en función del peso seco (M) para valores de v : $v=-0,5$, $v=0,5$, $v=2$ y $v=10$ (Causton y Venus, 1981).

Cuando se utiliza un modelo teórico es importante que los parámetros tengan significado físico dentro del sistema investigado. Para los modelos que se describen en la tabla 1.3, la interpretación biológica de los parámetros de los mismos se han indicado en la tabla 1.4.

Como toda función sigmoideal, la función de Richards tiene la primera derivada positiva en todo el dominio (Causton y Venus, 1981), con lo que carece de máximo y mínimo local. El tiempo del punto de inflexión depende de los parámetros A y v de la función de Richards, según la siguiente expresión:

$$t_i = A(v + 1)^{-1/v}$$

Tabla 1.4. Significado biológico de los parámetros de los distintos modelos considerados. A, crecimiento final; t_i , tiempo en el punto de inflexión; M_i , crecimiento en el punto de inflexión, RGR, velocidad de crecimiento relativo.

MODELOS	A	t_i	M_i	RGR	Media RGR
Lineal	--	--	--	--	--
Exponencial	--	--	--	k	k
Monomolecular	A	--	--	$k/M(A-M)$	--
Logístico	A	β/k	$A/2$	$k/A(A-M)$	$k/2$
Gompertz	A	β/k	A/e	$ke^{\beta - kt}$	k
Richards	A	$A(v+1)^{-1/v}$	$(\beta - \ln(\pm v))/k$	$k/v(1-(M/A))^v$	$k/v+1$

La función logística, Gompertz y monomolecular son casos particulares de la función de Richards, cuando $v = 1$, $v = 0$ y $v = -1$ respectivamente.

El punto de inflexión en la función de Richards es variable, debido al parámetro v (figura 1.10). Esta circunstancia facilita un mejor ajuste de los datos. Sin embargo en la función logística, Gompertz y monomolecular el punto de inflexión está prefijado, porque sólo depende del parámetro A. No hay punto de inflexión en la función monomolecular. Siendo $M_i = 0,5 * A$ en la función logística y $M_i = (1/e)*A$ en la función de Gompertz, para el punto de inflexión, con $t_i = \beta/k$.

Expresar el crecimiento de una planta mediante un planteamiento matemático supone las siguientes ventajas:

1. Proporciona información adecuada acerca del curso del crecimiento de una planta.
2. Se puede conocer por simple derivación la velocidad de crecimiento absoluta y relativa.
3. Se puede utilizar con fines de estimación y predicción.
4. Para funciones cuyos parámetros tienen significación biológica, el crecimiento de la planta está completamente descrito,

mientras que ésto no es posible cuando se utilizan funciones polinómicas, y

5. Las funciones ajustadas son de máxima utilidad en estudios comparativos de crecimiento de plantas expuestas a distintas condiciones ambientales.

Poorter y Garnier (1996) evaluaron el diseño experimental y el conjunto de métodos aplicados al análisis del crecimiento de las plantas. Ellos concluyeron que si las tendencias en el tiempo de la RGR y la NAR eran parámetros de interés, el experimento debía tener al menos seis cosechas, son necesarias pocas repeticiones, y transformar logarítmicamente los datos, ya que de esta manera los resultados obtenidos son más sensibles. Por último ajustar dichos datos mediante la función de Richards.

Sin embargo, en algunas ocasiones el crecimiento es un proceso muy complejo, en el cual están implicadas muchas variables y no puede ser descrito por una función matemática simple. Para situaciones en las que no es posible admitir la hipótesis en la que el crecimiento es un proceso continuo, se deberían utilizar funciones discontinuas, lo que supondría una mayor dificultad desde el punto de vista matemático y de su interpretación biológica.

1.8. ANÁLISIS DE CRECIMIENTO EN RELACIÓN CON EL NITRÓGENO.

Se pueden considerar variables importantes para el crecimiento, la concentración de nutrientes de una planta, especialmente nitrógeno (Plant nitrogen concentration) (PNC) y la productividad de los nutrientes, mayoritariamente la productividad del nitrógeno (Nitrogen productivity) (NP).

Ingestad (1982), expresa la RGR como el producto de la productividad del nitrógeno (NP), en combinación con la concentración de nitrógeno de la planta (PNC).

$$RGR = NP * PNC$$

Una elevada productividad de nitrógeno (NP) está asociada con una importante inversión de nitrógeno en tejido fotosintético, un eficiente uso del nitrógeno en hojas para los procesos de fotosíntesis y un bajo consumo de carbono en respiración (Garnier y col., 1995; Poorter y col., 1990).

Wright y Westoby, 2001 expresan la NAR_a como el producto de la Productividad del Nitrógeno de la hoja (Leaf nitrogen productivity) (LNP) (índice de masa ganado por unidad de nitrógeno en la hoja por tiempo) y la concentración de nitrógeno en la hoja según el área (Leaf nitrogen concentration, area basis) (LNC_a). La RGR quedaría de la siguiente manera:
 $RGR = LNP * LNC_a * LMF * SLA$

Siendo su expresión matemática:
$$\frac{dM_T}{M_T * dt} = \left[\frac{dM_T}{N_F * dt} \right] * \left[\frac{N_F}{A_F} \right] * \left[\frac{A_F}{M_F} \right] * \left[\frac{M_F}{M_T} \right]$$

Donde M_T es la masa seca total de la planta, M_F es la masa seca de la hoja, N_F es el contenido de N en la hoja, A_F es el área de la hoja y t es el tiempo.

1.9. NUTRICIÓN.

1.9.1. Adquisición de nutrientes minerales de las plantas superiores.

La célula necesita nutrientes minerales para su expansión y su funcionamiento equilibrado. Éstos nutrientes proceden de las partes maduras de la planta o de la adquisición de minerales a través de la raíz. Así pues, las estrategias para maximizar el volumen de suelo explorado, la extensión del área de las raíces en ese volumen y la velocidad de movimiento de los iones en el suelo, hacia esas áreas, tendrá la misma influencia o más, en la adquisición de nutrientes, que la capacidad inherente de las células de las raíces para absorber iones.

Los nutrientes minerales en forma iónica o compleja se mueven a través del suelo mediante procesos convectivos o difusivos (Nye y Tinker, 1969). El proceso formal, conocido como flujo de masa, puede producirse a través de la

filtración del agua por el suelo o por el movimiento del agua hacia el área de las raíces de las plantas al transpirar. El agua absorbida desde el suelo por las raíces, puede proporcionar un suministro adecuado de algunos nutrientes, tales como Ca^{2+} (Barber, S.A., y Ozanne, P.G., 1970), Mg^{2+} (Brewster y Tinker, 1970) y otros elementos traza (Barber y Olson, 1968). La velocidad de absorción en la superficie de las raíces de algunos nutrientes, puede superar a la velocidad a la cual éste puede ser suministrado por el suelo, sobretodo en suelos naturales no abonados (Prenzel, 1979). Se produce así, que la concentración en la proximidad de las raíces es más reducida que en el resto del bulbo y se crea un gradiente de difusión que hará migrar cantidades adicionales de nutrientes al área de las raíces. Los nutrientes estudiados con más frecuencia a este respecto han sido, los fosfatos (Nye y Tinker, 1977; Olsen y Kemper, 1968), aunque el suministro de otros nutrientes, como por ejemplo K^+ (Drew y Nye, 1969), el Cl^- (Dunham y Nye, 1974), Zn^{2+} (Wilkinson y col., 1968), también puede estar limitado por su difusión en el suelo.

Bouldin (1961) sugirió por primera vez que el cociente de la raíz, superficie/volumen, podía ser uno de los factores más importante en la explotación de un suelo por parte de la planta. La mayoría de las pruebas provienen de experimentos en los que se evaluaron la contribución de los pelos de la raíz y de los hongos micorrizas a la nutrición de las plantas. Los experimentos con raíces del césped *Lolium perenne* sugieren que los pelos de la raíz aumentaron en un 70% la cantidad de potasio que podía ser absorbida en un suelo bajo en K^+ , durante un periodo de 4 días (Drew y Nye, 1969, 1970). También los hongos micorrizas sirven para extender el volumen de suelo accesible para las plantas (Gerdemann, 1968; Owusu-Bennoah y Wild, 1979; Tinker, 1975). Las hifas de las micorrizas se extienden a mayor distancia en el suelo que los pelos de la raíz. La mayoría de los estudios de las plantas micorrizales están relacionados con la nutrición de fosfatos (Sanders y col., 1975), aunque algunos informes resaltan la importancia en la nutrición del Zn (Bowen y col., 1974; Cooper y Tinker, 1978; Gilmore, 1971) y posiblemente del S (Rhodes y Gerdemann, 1978) en las plantas.

En suelos bien abonados, el problema de la difusión puede ser subsanado, pero en suelos naturales se puede agravar, porque se ha observado que en las raíces de muchas especies, la velocidad de absorción de los aniones y cationes desde el suelo no está compensada con precisión, por lo que se producen pérdidas de cantidades equivalentes de H^+ , HCO_3^- , o OH^- para mantener la neutralidad eléctrica; la asimilación de NH_4^+ conduce a la liberación neta de H^+ (Dijkshoorn, 1962). Últimamente, el interés se ha centrado en el pH de la rizosfera y en la influencia que ésta pueda tener en la nutrición mineral de la planta (Egmond y Van Aktas, 1977). Las especies que tienden a acidificar el suelo en su entorno inmediato parece que se adaptan bien a la hora de obtener elementos como el Fe (Römheld y Marschner, 1979) y fósforo (Brown y col., 1977) de los suelos de pH neutro o alcalino. Las especies y cultivos que toleran suelos ácidos, con concentraciones elevadas de Al y Fe, hacen que el entorno de la raíz sea más alcalino y por lo tanto tienden a reducir la concentración de estos elementos potencialmente tóxicos; es decir, pueden alcalinizar el suelo y así reducir los iones tóxicos (Brown y col., 1977).

La interpretación clásica de la anatomía fisiológica de la raíz, sugiere que únicamente una zona apical sin ramificaciones es capaz de absorber nutrientes y de suministrarlos a la zona aérea. Otra suposición más radical indica que la absorción de nutrientes se produce en toda la superficie de la raíz a una velocidad constante (Nye y Tinker, 1977). Parece que el fósforo (Russell y Clarkson, 1975) K^+ (Russell y Clarkson, 1973) y amonio (Clarkson y col., 1975) se absorben y se redistribuyen libremente a la parte aérea desde todas las partes de la raíz, estudiadas en cebada.

El Ca^{2+} y Mg^{2+} a menudo se transportan a la superficie de la raíz por el flujo de masa en la solución del suelo en cantidades muy superiores a las necesarias para el crecimiento (Brewster y Tinker, 1970). En el caso del Ca^{2+} se sabe que la exclusión de la raíz puede provocar una acumulación en la rizosfera (Barber y Ozanne, 1970) mientras que en la planta se precipita como oxalato en vacuolas, sobretodo en las hojas maduras. El contenido de N (Clement y col., 1978) y potasio (Woodhouse y col., 1978) en la parte aérea, en

un gran número de especies, parece que sólo aumenta muy lentamente en comparación a las concentraciones externas en aumento, aunque la concentración de la raíz pueda aumentar en mayor medida (Wild y col., 1979). Esto parece indicar que el flujo de iones al xilema también está controlado por la demanda. La eficacia de cualquier zona de la raíz dependerá de la llegada de nutrientes en su superficie.

Otro factor a tener en cuenta, es la velocidad de absorción de nutrientes a través de las raíces. Los parámetros cinéticos de la toma de nutrientes se obtienen en gran medida por la absorción de iones a corto plazo a través de raíces intactas o eliminadas a través de una gran variedad de concentraciones iónicas (Nissen, 1974) o por la reducción de nutrientes en la solución durante un periodo prolongado de tiempo (Claassen y Barber, 1974). Los valores para V_{\max} y K_m para el transporte de varios iones a menudo se clasifican como si fueran propiedades constantes de las plantas estudiadas. Ésto no tiene en cuenta el hecho de que la cantidad de un nutriente absorbida por una planta, durante un periodo de tiempo dado, es una parte integral del crecimiento (Ingestad, 1971) y de que el índice de absorción de una concentración dada viene determinada por la demanda de nutrientes creada por el crecimiento (Nye y Tinker, 1977).

Durante el crecimiento de una planta de semillero la RGR disminuye desde un valor inicialmente alto a uno más bajo y estable; el tiempo para que se produzcan estos hechos depende de las especies y de que la RGR pueda alcanzar un estado estable o disminuir continuamente durante el crecimiento vegetativo. El flujo de K^+ a las raíces de *Lolium perenne* (centeno), *Hordeum vulgare* (cebada) y *Raphanus sativus* (rábano) de soluciones de una composición constante cayó rápidamente durante el crecimiento en semillero conforme disminuía la RGR (Woodhouse y col., 1978). Esta reducción se dio independientemente de $[K^+]$ en la solución. Utilizando el mismo sistema con el centeno, el índice de toma de NO_3^- se descubrió que estaba sincronizado con la demanda de crecimiento (Clement y col., 1978).

Los sistemas de transportes en la naturaleza tienen una gran afinidad respecto a los iones y la cantidad de material transportado viene regulada por la cantidad demandada independientemente de la concentración y del coste de energía involucrado.

1.9.2. Eficiencia en la adquisición y utilización de nutrientes.

La mayoría de los análisis de crecimiento de las plantas estudiadas se interesa por los procesos fisiológicos foliares y morfológicos. Una aproximación complementaria sería estudiar la relación entre el RGR y el “equilibrio funcional” entre las hojas y las raíces (Garnier, 1991). El balance funcional entre las hojas y las raíces puede expresarse en términos de distribución de la masa y morfología de la masa (cocientes estáticos o coeficientes de distribución de biomasa) o, en términos de actividad foliar (NAR) y actividad de la raíz (SAR) (Wright y Westoby, 2001).

La velocidad de absorción específica (Specific absorption rate, SAR) fue propuesta por primera vez por Williams (1948), que la denominó tasa de absorción (rate of intake). Posteriormente, Welbank (1962) la definió como velocidad de absorción específica. Evans (1972) discutió los problemas que surgen al adoptar cualquiera de las posibles medidas del tamaño de la raíz (superficie, longitud, biomasa, número o volumen). Hunt (1982) consideró que el parámetro SAR, calculado sobre la base de peso seco radicular, es informativo de la absorción de un determinado nutriente mineral. A las velocidades de incremento de peso seco por unidad de nutriente, se les denominó velocidad de utilización específica (Specific utilization rate, SUR). Este parámetro fue utilizado por primera vez por Keay y col. (1970). El SUR representa la eficiencia con la que la biomasa de las plantas es aumentada por la absorción mineral (Hunt, 1982). Este autor indicó la necesidad de utilizar cuidadosamente este parámetro, ya que la conexión de ambos procesos (crecimiento y absorción) no es rígida.

Cuando uno o varios nutrientes no se suministran en la cantidad adecuada, el crecimiento de la planta disminuye a una velocidad que

concuera con el suministro pero que está por debajo del potencial ofrecido por otros factores medioambientales. Pero algunos experimentos muestran que algunos nutrientes tienen un efecto más inmediato sobre la velocidad de crecimiento que otros. El N mantiene su concentración en el tejido en unos límites bastante bajos hasta que se produce una crisis. Ingestad y Lund (1979) descubrieron que cuando a las plantas se les modifica el suministro de N adecuado, durante un breve periodo de tiempo el crecimiento de las raíces es más rápido que el suministro del nuevo N, produciendo una disminución temporal de la concentración de N interna. Ésto puede producir síntomas de deficiencia de N, pero cuando la velocidad de crecimiento se adapta al suministro por debajo del óptimo, el estado interno de N vuelve a los límites establecidos y desaparecen los síntomas. Hasta que el suministro de N no es bajo o nulo, la planta no se convierte en deficitaria de N, simplemente crece más despacio. Ingestad y Lund (1979) concluyeron que el N influye sobre todo en el desarrollo del área de la hoja, que a su vez controla otras actividades de crecimiento y metabólicas; esta homeostasis mantiene unas condiciones fisiológicas estables en los tejidos. El cambio repentino de K^+ , P y S de un medio suficiente a un medio deficiente hace que la concentración del tejido caiga conforme se diluye en el crecimiento, aunque este proceso puede prolongarse en el crecimiento porque los ajustes de la velocidad de crecimiento, a menudo, son más lentos que en la deficiencia de N.

Los elementos que no son móviles en el floema tienen un efecto inmediato sobre el crecimiento cuando se les elimina del medio externo, porque el crecimiento y el metabolismo del meristemo están influenciados directamente con el cese en el suministro de la planta de Ca^{2+} y B (Cohen y Lepper, 1977).

Se han estudiado las diferencias entre variedades y aunque la bibliografía se revisa periódicamente (Epstein, 1972; Läuchli, 1976) todavía no se puede explicar como algunos genotipos producen una cantidad dada de crecimiento y satisfacen todas sus necesidades biosintéticas y de mantenimiento, utilizando cantidades más pequeñas de nutrientes de las que necesitan otros.

La nutrición efectiva de fosfatos implica una velocidad de absorción más elevada (Lindgren y col., 1977); sin embargo el peso de la raíz no es la medida más apropiada para comparar la toma de fosfato, sobretodo si los genotipos y especies difieren en la morfología y en el cociente superficie: volumen (Lindgren y col., 1977). Otro factor a tener en cuenta es la acidificación de la rizosfera, con la consiguiente solubilización del fosfato (Brown, 1978; Brown y col., 1977).

La deficiencia de nutrientes también provoca cierta redistribución del crecimiento en la planta, el crecimiento de la raíz a menudo se produce relativamente más rápido que el crecimiento de la parte aérea (Clement y col., 1979; Ingestad y Lund, 1979). Y además, la forma del sistema de la raíz puede modificarse por la deficiencia de nutrientes. La deficiencia del P provoca un sistema de raíz más fino y más ramificado en la cebada (Hackett, 1968) y en los manzanos jóvenes (Taylor y Goubran, 1976). Dicho desarrollo, al incrementar el área de superficie, puede mitigar la deficiencia mejorando la intercepción de nutrientes por el sistema de la raíz.

Las interacciones entre las carencias, la senectud y la redistribución de nutrientes difieren significativamente entre iones. La mayoría de los nutrientes principales se distribuyen fácilmente desde las hojas maduras a las que están creciendo; de hecho cuando las plantas carecen de nutriente, la pérdida de N, P, y K⁺ y en algunos casos de S (Bouma, 1967) aceleran el envejecimiento de las hojas jóvenes. Las especies adaptadas para vivir en suelos pobres en nutrientes, redistribuyen una fracción más elevada de estos nutrientes a las hojas maduras que las plantas cultivadas (Specht y Goves, 1966). Por el contrario normalmente el Ca²⁺ y B no son móviles en el floema y no se redistribuyen eficazmente en la planta (Campbell y col., 1975). La falta de redistribución significa que la planta necesita de un suministro continuo de estos elementos durante todo el crecimiento y que enseguida desarrolla síntomas de deficiencia en los tejidos que crecen si el suministro se interrumpe (Pollard y col., 1977).

Se debe hacer mayor uso de las mutaciones nutricionales de las plantas superiores, a la hora de comprender los factores clave que determinan la eficacia en el uso de los nutrientes (Epstein, 1972; Epstein y Jefferies, 1964; Gerloff, 1977). Los mutantes deficientes en nitrato reductasa se han aislado en el *Hordeum vulgare* (cebada) (Warner y col., 1977) y *Arabidopsis thaliana* (Doddema y col., 1978) y han resultado útiles a la hora de resolver la relación entre el transporte y la asimilación de nitrato.

1.9.3. Nutrición vegetal en condiciones salinas.

Actualmente el 50% de las tierras regadas que producen un 1/3 de la producción mundial de alimentos, sufren salinización (Ghassemi y col., 1995; Hillel, 2005). La salinidad provoca deficiencias o desequilibrios en los nutrientes debido a la competición de Na^+ y Cl^- con nutrientes como el K^+ , Ca^{2+} y NO_3^- . Los suelos con cocientes extremos de $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$, Na^+/K^+ , $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ y $\text{Cl}^-/\text{NO}_3^-$ en condiciones salinas producen una reducción en el crecimiento de la planta debida a las toxicidades de iones específicos (Na^+ y Cl^-) y desequilibrios iónicos, actuando sobre componentes biofísicos y/o metabólicos del crecimiento de la planta (Grattan y Grieve, 1999).

El manejo de los fertilizantes puede afectar de forma importante la productividad del cultivo en condiciones de salinidad (Hu y Schmidhalter, 1997; Paranychianakis y Chartzoulakis, 2005). De esta manera, la adición de nutrientes puede, aumentar o disminuir la resistencia de las plantas a la salinidad, o no tener efecto alguno, dependiendo del nivel de agua disponible y del estrés salino al que esté sometida la planta (Bernstei y col., 1974; Grattan y Grieve, 1992). La relación de la fertilidad y la sequía o la salinidad se ha estudiado durante las últimas décadas (Alam, 1999; Grattan y Grieve, 1999). A través de la fertilización no podemos contrarrestar el efecto osmótico pero si mitigar en la medida de lo posible los efectos tóxicos y corregir los desequilibrios nutricionales.

Nitrógeno.

El N es el elemento mineral que las plantas necesitan en mayor cantidad y es un componente de muchas células de las plantas como el amonio y ácidos nucleicos. Por lo tanto la carencia de N inhibe rápidamente el crecimiento de la planta (Hu y Schmidhalter, 2005).

Un estudio de las relaciones entre la disponibilidad de agua y los fertilizantes de N de Smika y col., (1965) demostró que los fertilizantes de N no aumentarán la producción si no hay agua suficiente para la planta, y el aumento de la disponibilidad de agua en el suelo no aumentará la producción sin un suministro adecuado de N, pero una toma reducida de N en cultivos, también puede atribuirse a una disminución de la velocidad de transpiración para transportar N desde las raíces a la parte aérea (Tanguilig y col., 1987).

Los estudios, sobre salinidad e interacción de N, han sido realizados en suelos deficientes de N (Grattan y Grieve, 1999). Con un grado de salinidad no elevado, la adición de N mejoró el crecimiento y/o producción del tomate, trébol y mijo (Papadopoulos y Rendig, 1983) y también para el trigo (Soliman y col., 1994). El efecto interactivo de macronutrientes (N, P, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺ y S) y salinidad, realizado por Hu y col. (1997), en trigo cultivado hidropónicamente, demostró que para un nivel de salinidad dado, el aumento en el suministro de nutrientes mejoraba el crecimiento de la planta, sólo en los tratamientos deficientes, y no en los tratamientos con un suministro de nutrientes óptimos. Sin embargo, aunque en la mayoría de los casos el total del N absorbido por la parte aérea (mg N por planta) disminuye en condiciones salinas, la concentración de N (mg de N por kg de peso seco) incrementa o permanece sin cambios respecto a condiciones óptimas de N (Munns y Termaat, 1986; Hu y Schmidhalter, 1998). Estos resultados sugieren que la velocidad de crecimiento, más lenta, de las plantas cultivadas en salinidad impide el efecto de dilución de elementos nutrientes y que la concentración de N en la planta, quizás no está asociada con el efecto de la sal sobre el crecimiento de la planta. A diferencia del N total de la planta, la salinidad reduce la concentración de NO₃⁻ en las hojas sin afectar a la cantidad total de N (Hu y Schmidhalter,

1998), y que la adición de NO_3^- provoca una reducción en la acumulación y toma de Cl^- debido al antagonismo $\text{NO}_3^-/\text{Cl}^-$ (Bernstein y col., 1974; Hu y Schmidhalter, 1997). Este tipo de interacción es especialmente importante para las vides que pueden sufrir toxicidad por Cl^- (Grattan y Grieve, 1999). Además, la forma del N suministrada a las plantas salinizadas influye no sólo sobre la concentración de Cl^- sino también sobre otros nutrientes como el Ca^{2+} y el K^+ . Con el aumento del cociente $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$, en el estudio de Martínez y Cerdá (1989), las plantas de pepino acumularon más Na^+ y Cl^- y menos Ca^{2+} y K^+ en las hojas. La forma del N también influye sobre la sensibilidad de la planta a la salinidad (Speer y kaiser, 1994). El trigo y el maíz son más sensibles a la salinidad cuando aumenta el cociente $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ (Leidi y col., 1991; Botella y col., 1997).

En resumen, dado que hay un efecto interactivo entre Na^+ y NH_4^+ y/o entre Cl^- y NO_3^- , el cociente $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ deberá tenerse en cuenta cuando se aplique un fertilizante de N a un suelo salino.

Fósforo.

El P es un constituyente de los ácidos nucleicos, los fosfolípidos, fosfoproteínas, dinucleótidos y trifosfatos adenosina. Es necesario en procesos como el almacenamiento y transferencia de energía, fotosíntesis, regulación de algunas enzimas y transporte de carbohidratos (Hu y Schmidhalter, 2005).

Los suelos de zonas áridas, a menudo calcáreos y con pH elevados y los suelos semiáridos de los trópicos, ricos en óxidos de Al y Fe y con pH bajo, muestran una fuerte tendencia a la fijación de P (Oertli, 1991).

En comparación con el efecto de la salinidad en la toma de NO_3^- , parece poco probable que los iones Cl^- y H_2PO_4^- compitan en la absorción por parte de la planta. Sin embargo Zhukovskaya (1973) descubrió que las sales de Cl^- y SO_4^{2-} redujeron la toma de P en la cebada y en el girasol. La disponibilidad de P se reduce en los suelos salinos debido a los efectos del aumento de fuerza iónica, la cual reduce la actividad del P porque las concentraciones de P en la

solución del suelo están muy controladas por los procesos de absorción y por la baja solubilidad de los minerales Ca^{2+} y P (Grattan y Grieve, 1999). Un estudio del efecto de la nutrición con P y NaCl en alfalfa de Rogers y col., (2003), demostró que a niveles de P elevados o no limitantes no se afecta la respuesta de la alfalfa al NaCl.

Dado que los efectos de la fuerza iónica y la baja solubilidad de los minerales Ca^{2+} y P disminuyen la disponibilidad de P en condiciones salinas, son necesarias aplicaciones repetidas de P en estos suelos.

Potasio.

El K^+ es un factor esencial en la síntesis de proteínas, enzimas glicolíticas y fotosíntesis; en el aumento de células osmóticas y los movimientos producidos por el turgor; y un competidor del Na^+ en condiciones salinas (Marschner, 1995). Aunque es el catión mineral más abundante en las plantas y puede constituir hasta el 10% del peso seco de la planta, no es un constituyente integral de ningún metabolito que pueda ser aislado del material vegetal (Epstein y Bloom, 2005). El K^+ es el mayor catión osmótico en la planta y por ello tiene un papel crítico en la adaptación de las plantas a la salinidad (Zhu y col., 1998).

Debido a la similitud química entre el K^+ y Na^+ , se asume generalmente que el K^+ y el Na^+ compiten por sitios comunes de absorción en la raíz, por ello el cociente K^+/Na^+ elevado mejora la resistencia de la planta a la salinidad (Asch y col., 2000). Las concentraciones elevadas de Na^+ en la solución externa causan decrecimiento en las concentraciones de K^+ y Ca^{2+} en los tejidos de algunas plantas (Hu y Schmidhalter, 1997). La disminución de las concentraciones de K^+ y Ca^{2+} podría deberse al antagonismo de Na^+ y K^+ en las zonas de toma de las raíces, al efecto del Na^+ sobre el transporte de K^+ al xilema (Lynch y Läuchli, 1984), o a los cambios que la salinidad puede inducir en las propiedades electrostáticas de la membrana plasmática (Suhayda y col., 1990).

Un elevado cociente K^+/Na^+ en las plantas se puede mantener gracias a las raíces, que muestran una selectividad de K^+ en vez de Na^+ y una carga preferente de K^+ en vez de Na^+ en el xilema. Por otro lado, se necesitan cantidades razonables de K^+ y Ca^{2+} para mantener la integridad y función de la membrana celular (Wei y col., 2003). La membrana plasmática de las células de la raíz tiene transportadores de K^+ selectivos que aseguran el aporte de K^+ bajo un amplio rango de concentraciones de K^+ externo y en presencia de otros iones que interfieren con la absorción de K^+ (Epstein y col., 1963; Kochian y Lucas, 1982; Rodríguez-Navarro, 2000; Very y Sentenac, 2003). A bajas concentraciones de K^+ en la solución del suelo, como ocurre en muchos suelos agrícolas, la función de los transportadores de alta afinidad de K^+ es crucial para sostener el crecimiento y la productividad (Clarkson, 1985). De hecho, el mecanismo fundamental para mantener adecuados niveles de K, bajo estrés salino, parece ser dependiente de la absorción selectiva de K^+ y la compartimentación selectiva de K^+ y Na^+ , y su distribución en la parte aérea (Carden y col., 2003). Se han descrito transportadores de alta afinidad de K^+ (Rodríguez-Navarro y Rubio, 2006) que pueden jugar un papel importante en la proporción K^+/Na^+ de las células de las plantas.

La deficiencia de K^+ inducida por el Na^+ ha sido implicada en la reducción del crecimiento y rendimiento de varios cultivos, incluyendo tomate (López y Satti, 1996; Song y Fujiyama, 1996) y maíz (Botella y col., 1997).

Calcio.

El Ca^{2+} juega un papel vital regulando muchos procesos fisiológicos que influyen tanto en el crecimiento como en la respuesta a estrés ambiental (McLaughlin y Wimmer, 1999). Es un elemento esencial en la integridad de la membrana y en la división celular, participa en los sistemas involucrados en la defensa de la planta y en la reparación de daños por estrés biótico o abiótico y afecta a las velocidades del metabolismo respiratorio.

El Ca^{2+} es un componente de la estructura de la pared celular y como componente esencial para la integridad de la membrana, interviene en el

transporte selectivo de iones de la membrana plasmática, protegiendo ésta de los efectos perjudiciales de los iones de hidrógeno ($\text{pH} < 3,9$), que desajustan las funciones de la membrana tan rápidamente como lo hacen los iones de Na^+ cuando el Ca^{2+} está ausente (Rains y col., 1964). También el Ca^{2+} participa en la respuesta a señales extracelulares o estímulos inicialmente sentidos en la superficie de la célula (Zhu, 2003). Muchísimas de las señales ambientales mediadas por Ca^{2+} son en la naturaleza causas de estrés, tanto abiótico (salinidad, frío, golpes de calor, daños mecánicos) y bióticos (patógenos, nodulación en las raíces de leguminosa). Como respuesta al estrés, se produce un aumento en la concentración de Ca libre citoplasmático, que es transportado desde el apoplasto y los compartimentos intracelulares (Knight, 2000; Reddy, 2001; Reddy y Reddy, 2004; Sanders y col., 1999). Cuando cesa el estrés, disminuye la concentración de Ca^{2+} . El aumento del Ca^{2+} citoplasmático activa los complejos de proteínas quinasas que se encargan de regular la actividad de los transportadores de K^+ y Na^+ y de las bombas de H^+ que generan la fuerza conductora para el transporte. De esta manera el Ca^{2+} participa en la osmoregulación bajo condiciones de estrés (Bartels y Sunkar, 2005; Knight y col., 1997).

La deficiencia de Ca^{2+} interfiere con procesos de fotosíntesis, resultando un alto descenso de la capacidad fotosintética (Atkinson y col., 1989). Por tanto, se reduce la producción de biomasa y con ello el crecimiento. El Ca^{2+} también juega un papel importante en la apertura de los estomas, interviniendo en las funciones de regulación de la apertura del estoma por mecanismos que todavía no se conocen (Ng y col., 2001; Schroeder y col., 2001).

La absorción de Ca^{2+} por las raíces está considerada como un proceso pasivo, acoplado con la absorción de agua o transpiración durante el día y la presión radicular durante la noche (Morad y col., 2000). El Ca^{2+} solamente se mueve por el xilema, por tanto una vez que el Ca^{2+} está en la hoja no puede ser movilizado a otras partes de la planta, incluso bajo condiciones de estrés de Ca^{2+} (McLaughlin y Wimmer, 1999). Consecuentemente, en situaciones de baja transpiración, el flujo de agua y Ca^{2+} a través del xilema dependerá de la

disponibilidad de agua. Por esta razón, en las soluciones salinas con alta presión osmótica hay un descenso en el transporte de Ca^{2+} , dando lugar a una falta localizada de Ca^{2+} y al desarrollo de síntomas de deficiencias (Barta y Tibbitts, 2000; Islam y col., 2004). Además las concentraciones de cationes antagonistas (K^+ , NH_4^+ e incluso H^+ o Al_3^+) y las condiciones ambientales, como la temperatura del sustrato, afectarán a la velocidad de absorción de Ca^{2+} por la raíz.

Cramer (2002), resume la investigación de la interacción $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ en condiciones salinas desde una perspectiva fisiológica. Dado que el Na^+ desplaza al Ca^{2+} de sus sitios de enlace extracelular, la disponibilidad de Ca^{2+} podría reducirse bastante en condiciones salinas y con ello el cociente $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ (Cramer y col., 1988). La disminución de la toma de Ca^{2+} en condiciones salinas puede deberse a su precipitación y al aumento de la fuerza iónica que reduce su actividad. La deficiencia de Ca^{2+} puede reducir la selectividad y la integridad de la membrana de la célula y permitir la acumulación pasiva de Na^+ en los tejidos de las plantas. El bajo cociente $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ en medios salinos, inhibe el crecimiento de las plantas y provoca cambios significativos en la morfología y anatomía (Cramer, 1992).

La adición de Ca^{2+} a la solución externa reduce los efectos tóxicos de la salinidad, inhibiendo la acumulación de Na^+ en las raíces y en la parte aérea de la planta y estimulando la acumulación de K^+ (Tester y Davenport, 2003). Por tanto el aporte externo de Ca^{2+} facilita la selectividad K^+/Na^+ (Liu y Zhu, 1997). El Ca^{2+} adicional en el medio de crecimiento aumenta el RGR de la cebada en condiciones salinas (Cramer y col., 1990). También se ha demostrado que palia los efectos adversos de la salinidad en la germinación y en el crecimiento vegetativo de las judías (Awada y col., 1995).

La capacidad genética inherente para mantener el Ca^{2+} en los tejidos y para excluir Na^+ de los brotes fueron características hereditarias que sugieren que la relación $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ quizás sea un indicador prometedor de la resistencia a la salinidad. (Hu y Schmidhalter, 2005).

Magnesio.

Un estudio de Hu y schmidhalter, 1997 reveló que la concentración de Mg^{2+} en las hojas de trigo fue reducida, pero podría aumentarse en un nivel de salinidad dado si se aumentaba la concentración de Mg^{2+} en la solución de nutrientes. También se descubrió una relación entre la producción de trigo y la acumulación de Mg^{2+} en condiciones salinas, lo que sugiere que una adición de Mg^{2+} podría aumentar la resistencia a la sal de la planta cuando este nutriente está disponible en niveles bajos.

1.9.4. Diagnóstico nutricional.

La metodología más extendida es la que trata de determinar las concentraciones de los elementos en la hoja. El análisis foliar se basa en el hecho de que la hoja es el órgano metabólicamente más activo en la planta, por lo que las alteraciones nutricionales afectan en mayor medida a la hoja que a otros órganos. Este método de diagnóstico realiza análisis individuales de cada elemento, detectando la concentración crítica de un nutriente específico. Pero proporciona una información parcial del estado nutritivo de la planta, ya que no considera la elevada influencia que la deficiencia o exceso de un determinado nutriente tiene sobre los demás (Carpena, 1966; Llorente, 1966).

El Rango de Suficiencia, denominado en inglés (Sufficiency Range, SR) es una ampliación de la aproximación del nivel crítico, éste nivel corresponde al 90-100% del rendimiento máximo en un gráfico de concentraciones rendimientos vs nutrientes (Munson y Nelson, 1990). La identificación del nivel crítico divide las concentraciones de nutrientes en dos rangos de manera que los que están por debajo son deficientes, alterándose el rendimiento, y las que están por encima del nivel crítico son suficientes, sin alteración del rendimiento. El SR básico divide las concentraciones de nutrientes en 3 categorías de diagnóstico: deficientes, suficiente y elevado y el SR5 obtiene 5 categorías. Walsh (1973, 1975, 1976) y Powell (1973, 1975) publicaron los límites del SR5 para diversos cultivos.

El Dris (Diagnosis and Recommendation Integrated System) fue propuesto por primera vez por Beaufils (1973) y posteriormente fue adaptado y mejorado por Sumner (1977, 1979, 1981). Sumner introdujo el DRIS en EE.UU y posteriormente diversos autores han utilizado este sistema para generar normas de diagnóstico de tejidos en una gran variedad de cultivos.

El DRIS consiste en un conjunto integrado de normas, desarrolladas para evaluar el estado nutricional de un cultivo (Sumner, 1977). Es decir, compara una muestra cualquiera y un patrón o estándar de comparación, el cual ha sido denominado como norma (Malavolta y S.De Oliveira, 1997). El DRIS utiliza las relaciones entre las concentraciones de los elementos para determinar su suficiencia relativa, pero la sensibilidad a la edad de la planta es uno de los problemas del DRIS, sobretodo del DRIS-Ca que condujo a trabajar en un nuevo sistema de análisis de plantas (Baldok y Schulte, 1989). El problema radica en que el DRIS diagnostica el Ca como deficiente en muchos más casos de los esperados a partir de investigaciones previas y de la experiencia en campo.

Se propusieron dos soluciones al problema DRIS-Ca. En la primera solución se recomendó la utilización de los productos de los nutrientes en vez de los cocientes, cuando un nutriente aumente con la edad de la planta, por ejemplo Ca, Mg o Mn y el otro nutriente disminuya. Esta estrategia tiene solo una eficacia limitada (Hallmark y col., 1988). La otra posibilidad es incluir la concentraciones de nutrientes individuales o el término materia seca (Hallmark y Beverly, 1991). Los DRIS modificados (DRIS-M) resultantes redujeron el problema pero no eliminaron éste, principalmente porque el término de materia seca constituye una pequeña fracción de cada índice.

Con el índice DRIS los cálculos son continuos y fáciles de comprender. Cero es el óptimo; los valores de índices negativos indican que el nivel de nutrientes está por debajo del óptimo, y los positivos que están por encima del óptimo. Ésto identifica no sólo al nutriente limitante del crecimiento, sino también el orden en el que otros nutrientes pueden llegar a serlo. Los investigadores han utilizado un rango de equilibrio tan estrecho como -7 a $+7$

(Soltanpour y col., 1995) y tan amplio como -15 a $+15$ (Kelling y Schulte, 1986).

El DRIS también calcula un índice global que es la suma de los valores absolutos de los índices de nutrientes. Sumner (1977) demostró que este índice que en inglés se denomina balance index (DRIS BI), estaba relacionado con el rendimiento del grano del maíz. A mayor DRIS-BI para una planta determinada mayor desequilibrio individual (Beaufils, 1973; Rodriguez y col., 1999).

Las ventajas e inconvenientes de los sistemas SR y DRIS se encuentran reflejados en la tabla 1.5.

Se introdujo un nuevo sistema de análisis que combinaba los anteriores, el Plant Analysis with Standardized Scores (PASS). Este sistema híbrido consta de dos partes, una basada en un índice nutricional independiente (Independent Nutrient Index) (INI), como el sistema SR y otra parte basada en un índice nutricional dependiente (Dependent Nutrient Index) (DNI), como el DRIS.

TABLA 1.5. Puntos fuertes y débiles relativos del DRIS (Diagnosis and Recommendation Integratet System) y del sistema SR (Sufficiency Range) (Baldock y Schulte, 1996).

CRITERIO	SR	DRIS
Facilidad de interpretación de los Índices	Regular	Buena
Facilidad de cálculo de los Índices	Buena	Pobre
Continuidad de los Índices	No	Sí
Índices de nutrientes independientes	Sí	No
Ordenación de los índices de nutrientes	Pobre	Si
Índice global de equilibrio	No	Sí
Desarrollo de normas a partir de	Ensayos de campo	Servicios agrarios
Sensibilidad al estadio de la planta	Sí	Sí

La utilización del INI y DNI en PASS es la misma que el SR y DRIS, respectivamente. El INI identifica las deficiencias de nutrientes, al igual que ocurría con el sistema SR y especialmente con el SR5 y el DNI al igual que el DRIS indica el elemento desequilibrado respecto a los demás. Sin embargo, la

forma en la que se interpreta el PASS, permite cierta mejora de la regla. En primer lugar la atención se centra en el INI para identificar las deficiencias de nutrientes ($INI < -10$) y los valores DNI ofrecen un diagnóstico confirmatorio, es decir, si el K-INI fuera marginalmente deficiente pero tuviese el DNI más negativo, esto reforzaría la recomendación de aumentar la fertilización K, por tanto ayuda a clasificar las deficiencias de nutrientes. En la mayoría de los casos, la intención es identificar todas las deficiencias de nutrientes y corregirlas. Sin embargo, en algunos estudios académicos y a veces cuando los agricultores no tienen suficiente dinero para corregir cada deficiencia, es importante seleccionar uno o dos de los nutrientes más deficientes.

También el método DRIS-BI se utilizó en el PASS, mediante un índice basado en el PASS-INI, que estaría más relacionado con el rendimiento. A éste índice global se le denominó índice de rendimiento (Yield Index, PASS-YI). El PASS-YI es similar al DRIS-M-BI, indica el desequilibrio nutritivo global, pero en el cálculo del mismo se hacen tres grupos, los minerales que no influyen en el rendimiento (Cl, Na), los que ocasionalmente lo hacen (B, Ca, Cu, Fe y Mg y Mn) y los más influyentes (N, P, K, S y Zn). La contribución sobre el cálculo del Índice de Rendimiento YI de cada uno de los tres grupos, es nula, moderada y elevada, respectivamente. Además sólo utiliza para el cálculo aquellos nutrientes con un valor de PASS-INI menor de -10 . El valor mínimo para PASS-YI es 0, así que cuanto más se aproxima a cero el PASS-YI más cerca están los nutrientes de su óptimo y mayor será el potencial de rendimiento. A la inversa, cuanto mayor sea el PASS-YI, más por debajo de su nivel crítico estarán los nutrientes y menor será su potencial de rendimiento.

Baldok y Schulte, 1996, citan un ejemplo para diagnosticar correctamente los nutrientes deficitarios. El SR5 mostraba que Ca^{2+} era bajo y el sistema DRIS diagnosticó que el Ca^{2+} también era bajo, con un índice de -17 . El sistema PASS INI en el Ca era -11 . El conjunto que no se trató rindió $9,10 \text{ Mg ha}^{-1}$, mientras que al añadir $1,1 \text{ Mg ha}^{-1}$ de caliza rindió $9,28 \text{ Mg ha}^{-1}$. Las aportaciones de la caliza son para dos años, el año en que se recogió la producción y el año anterior. Los tratamientos con caliza no fueron

significativos estadísticamente, ni tampoco rentables. Para una hectárea la fertilización supuso un incremento en los beneficios de 15,2\$, mientras que el fertilizante costó 52,8\$ (precios: maíz, \$90 Mg⁻¹; caliza \$48 Mg⁻¹). Este ejemplo demuestra la utilidad de dividir los nutrientes en el grupo de respuesta común y de respuesta ocasional en el sistema PASS y también la necesidad de valorar si se debe fertilizar con aquellos nutrientes con los índices próximos a -10.

1.9.5. Nutrición mineral de las palmeras.

La nutrición es uno de los aspectos más importantes del cultivo de la palmera. Las palmeras son muy susceptibles a numerosas deficiencias de nutrientes, especialmente a las de los micronutrientes (Fe, Mn, Zn, Cu, B, Mo, Cl).

Existen diferentes aproximaciones que se pueden utilizar para diagnosticar problemas nutricionales en la palmera. El método más sencillo es utilizar los síntomas visibles como indicador de una alteración nutricional. Esta técnica es adecuada para diagnosticar deficiencias de elementos como el N, K, Mg, Mn y a veces Fe y B, pero muchos otros síntomas de deficiencias casi no pueden distinguirse y el diagnóstico final requiere un análisis de los nutrientes de la hoja.

El primer paso para determinar si el problema de una palmera es nutricional consiste en determinar la naturaleza y la distribución de cualquier síntoma foliar.

Nitrógeno.

Es una de las deficiencias más comunes en las palmeras cultivadas en maceta. Los síntomas visuales aparecen primero en las hojas viejas, (Broschat, 1984). Las hojas con deficiencia de nitrógeno tienen un color verde claro uniforme, volviéndose de amarillas a blancas conforme aumenta la deficiencia (Bull, 1961). La tasa de crecimiento disminuye rápidamente y finalmente para. La deficiencia de nitrógeno se produce por la falta de N en el suelo. Dado que el N en la forma amoniacal se convierte rápidamente en nitrato (Wright y

Niemiera, 1987) y el nitrato se filtra por el suelo. La forma de N usada en la fertilización de la palmera también puede ser importante. Broschat (datos no publicados) descubrió que la *Phoenix roebelinii* y *Dypsis lutescens* cultivadas en maceta y fertilizadas sólo con N-amoniaco, a menudo mostraron síntomas de deficiencia de Fe, mientras que las que recibieron sólo N-nitrato eran de un verde más oscuro, aunque crecieron más despacio que las que recibían el N-amoniaco. Conover y Poole (1982) descubrieron que la *Chamaedorea elegans* crecía mejor con fertilizantes con mucho amonio o urea. Las aplicaciones excesivas de un fertilizante N-soluble pueden producir daños por salinidad en especies sensibles a la sal o pueden acentuar las deficiencias de otro elemento. La fertilización con N estimula el crecimiento en las palmeras y a no ser que se apliquen las cantidades apropiadas de otros elementos esenciales, las concentraciones de otros elementos en las palmeras se reducirán por la dilución. Por lo tanto la fertilización básicamente con fertilizantes de N, como los usados en el césped, pueden producir deficiencias de otros elementos tales como el K, en las palmeras al aire libre (Broschat, 1990).

Fósforo.

Los síntomas de deficiencia en fósforo aparecen como una decoloración gradual de las hojas más viejas pasando a un verde oliva uniforme o amarillo (Broschat, 1984). Puntos marrones tirando a lilas, también pueden aparecer en las hojas más viejas de la *Elaeis Guineensis* y *Chamaedorea elegans* (Chase y Broschat, 1991). Los síntomas más importantes de las deficiencias de P en todas las especies es una gran reducción en la tasa de crecimiento. El P se filtra a través de las macetas sin suelo (Yeager y Barret, 1984), pero la deficiencia de P es rara en cultivo en maceta porque los fertilizantes más equilibrados contienen más cantidad de este elemento de la necesaria.

Potasio.

La deficiencia en potasio es poco común en las palmeras cultivadas en maceta, pero es una alteración nutricional muy extendida en el cultivo al aire libre. Los síntomas aparecen primero en las hojas más viejas y dado que el K

es muy móvil, se extienden progresivamente a las hojas nuevas (Broschat, 1990). Cuando todas las hojas viejas carecen de K, la palmera entrará en un proceso de declive disminuyendo el diámetro del tronco y apareciendo nuevas hojas pequeñas, mustias y cloróticas. Por lo general, si no se tratan rápidamente, estas palmeras mueren (Broschat, 1994b). La poda de las hojas de las palmeras no produce una deficiencia nutricional, pero puede aumentar el declive de la deficiencia de K. Broschat(1994a) ha demostrado que retirar las hojas deficientes de K de la *Phoenix roebelenii* cada tres meses reduce el número de hojas sanas en la copa. Al retirar hojas viejas y con síntomas que sirven como fuente de K para el nuevo crecimiento, la palmera es obligada a removilizar K de las hojas más jóvenes. Con el tiempo las hojas que quedan se volverán deficientes en K y la palmera puede llegar a morir.

Los primeros síntomas de la deficiencia de K en muchas palmeras son pequeños puntos (1 a 3 mm) de amarillo traslúcido a naranja necrótico en los foliolos. Aunque todas las palmeras pueden tener deficiencias de K, el grado de deficiencia varía considerablemente entre las especies, *Cocos mucifera*, *Dypsis lutescens*, *D.cabadae*, *Syagrus romanzoffiana*, *Roystonea regia* y *Elaeis guineensis* son muy susceptibles a deficiencia de K, mientras que *Veitchia spp*, *Trithrinax acanthocom*, *Syagrus oleracea*, *S. macrocarpa* y *Archontophoenix alexandrae* son bastante resistentes (Broschat, 1990).

La deficiencia de K se acentúa con una fertilización excesiva de N. En las regiones donde la deficiencia de magnesio también es común, es vital que se aplique una fuente de Mg para evitar el desequilibrio K/Mg en el suelo.

Calcio.

La deficiencia de Ca no se ha observado en palmeras cultivadas al aire libre o en macetas. Los síntomas de la deficiencia de Ca se han provocado en cultivos en arena de *Elaeis guineensis*, *Chamaedorea elegans* y *Howea fosteriana* (Bull, 1961; Broschat, 1984). En todas estas especies aparecieron nuevas hojas, mustias, deformadas y con foliolos necróticos. Como los síntomas del Ca son muy parecidos a los del B, Zn, Cu y Mn, el análisis de la

hoja es esencial para un diagnóstico correcto de la enfermedad. Las deficiencias de Ca se pueden evitar añadiendo dolomita a los sustratos de las macetas y se pueden tratar con aplicaciones de nitrato de Ca o sulfato de Ca.

Magnesio.

La deficiencia de Mg es común en palmeras cultivadas en suelos arenosos o en macetas, si no se ha añadido dolomita al sustrato. El Mg es un elemento móvil, por tanto los síntomas aparecen primero en las hojas más viejas como bandas amarillas en los márgenes exteriores de la hoja o del foliolo. El centro de las hojas con deficiencia de Mg permanece verde en contraste con la transición de color de verde a bronce o naranja en las hojas con deficiencia de K (Chase y Broschat, 1991).

Aunque todas las especies de palmeras son susceptibles de deficiencia de Mg, la *Phoenix canariensis* es especialmente propensa a esta alteración. Las aplicaciones frecuentes de fertilizantes Mg solubles como el kieserite (sulfato de magnesio monohidratado) o sulfato potásico de magnesio, o materiales parcialmente solubles como el oxysulfato de magnesio, son las únicas alternativas, aunque estos materiales se filtran rápidamente en suelos arenosos (Broschat, 1997).

La deficiencia de Mg puede inducirse con el desequilibrio K/Mg. Debido a que la absorción de Mg por el follaje es insuficiente para satisfacer las necesidades de la palmera, la fertilización foliar con Mg ha sido por lo general inefectiva (Dickey, 1977).

Niveles foliares

Cuando los síntomas visibles son insuficientes por si mismos para diagnosticar una alteración nutricional en la palmera, el análisis de los nutrientes de las hojas es imprescindible. La interpretación de los datos del análisis de los nutrientes de la hoja requiere modelos con los que se puedan comparar los datos. La tabla 1.6. muestra un modelo para las concentraciones

bajas, normales y altas de los nutrientes en algunas especies de palmeras que se cultivan comercialmente como plantas de hoja.

Tabla 1.6. Concentraciones foliares críticas de trece elementos en palmeras.

Elemento	Grupo	Deficiencia	Baja	Normal	Alta
N (%)	I ⁽¹⁾	1,90	2,0-2,4	2,50-3,50	3,60-4,50
	II ⁽²⁾	0,84	0,85-1,19	1,20-2,75	2,76-4,00
P (%)	I	0,10	0,11-0,14	0,15-0,30	0,31-0,75
	II	0,10	0,11-0,14	0,15-0,75	0,76-1,25
K (%)	I	1,20	1,25-1,55	1,60-2,75	2,80-4,00
	II	0,59	0,60-0,84	0,85-2,25	2,26-4,00
Ca (%)	I	0,39	0,40-0,99	1,00-2,50	2,51-3,25
	II	0,25	0,26-0,39	0,40-1,50	1,51-2,50
Mg (%)	I	0,20	0,21-0,24	0,25-0,75	0,76-1,00
	II	0,19	0,20-0,24	0,25-1,00	1,01-1,25
S (%)	I	0,14	0,15-0,20	0,21-0,40	0,41-0,75
	II	0,10	0,11-0,14	0,15-0,75	0,76-1,25
Na (%)	I	----	----	0-0,20	0,21-0,50
	II	----	----	0-0,20	0,21-0,50
Fe (ppm)	I	39	40-49	50-300	301-1.000
	II	39	40-49	50-250	251-1.000
Al (ppm)	I	----	----	0-250	251-2.000
	II	----	----	0-250	251-2.000
Mn (ppm)	I	39	40-49	50-250	251-1.000
	II	39	40-49	50-250	251-1.000
B (ppm)	I	17	18-24	25-60	61-100
	II	15	18-24	21-75	76-100
Cu (ppm)	I	3	4-5	6-50	51-200
	II	4	5-7	8-200	201-500
Zn (ppm)	I	17	18-24	25-200	201-500
	II	17	18-24	25-200	201-1,000

(1) Grupo I: *Chamaedorea elegans*, *Chamaedorea erumpens* y *Dypsis lutescens*.

(2) Grupo II: *Howea forsteriana* y *Rhapis excelsa*.

Fuente: Chase y Broschat (1991)

Fertilización de palmeras en maceta.

Las palmeras cultivadas en maceta responden sobretodo al N, por ello se recomienda un fertilizante con un cociente 3N/1P₂O₅/2K₂O (Broschat, 1990).

Se debe incorporar dolomita en todos los sustratos de maceta ácidos como fuente principal de Ca y Mg con índices de 5-7 kg/m³. También debe añadirse una combinación completa de micronutrientes con un índice de 0,9 kg/m³.

Los índices de fertilización óptima para las palmeras cultivadas en maceta varían debido a las diferencias de lluvia, la intensidad y el método de riego, la intensidad de la luz, temperatura, tipo de fertilizante, capacidad de intercambio de cationes del sustrato y la especie de la palmera.

Si se aplica el fertilizante con cada riego para las palmeras cultivadas en la sombra, debe bastar con un índice de 150 ppm en N, mientras que para mantener el follaje verde en las palmeras cultivadas al sol, se necesitan de 200-300 ppm o más (Broschat y Meerow, 1991). Poole y Henley, 1981, descubrieron que la *Chamaerodea elegans* cultivada a la sombra y fertilizada con 250 ppm de N desde un índice de fertilizante líquido 5N/2P₂O₅/5K₂O y aplicado con cada riego eran más grandes que las que recibían de 500-750 ppm de N. La aplicación con menos frecuencia de fertilizantes líquidos concentrados por lo general son menos efectivos debido a las pérdidas por filtración (Broschat, 1995).

Si las palmeras cultivadas en maceta se cultivan para utilizarlas en interior, es importante que no quede mucho fertilizante residual en el momento de la venta, ya que la filtración y la toma de la planta se reducen considerablemente en las condiciones de interior y puede haber daño en la raíz debido al exceso de sales solubles (Conover y col., 1975).

Fertilización de palmeras en campo.

Investigaciones en florida han demostrado que el cociente N/P₂O₅/K₂O/Mg de 2/1/3/1 es más apropiado para los suelos arenosos y pobres en nutrientes (Broschat, 1999). Todos estos nutrientes deben proporcionarse en forma de liberación controlada para que haya nutrientes durante al menos 3 meses. Los fertilizantes de palmeras para los suelos alcalinos de Florida también deben contener de 2-4% de Fe y Mn, de 0,06-

0,15%Zn, 0,04-0.08%Cu y alrededor 0.05%B. Esto debe estar en forma soluble como los sulfatos, o en el caso del Fe en quelato EDDHA. En los suelos alcalinos no deben utilizarse los óxidos de micronutrientes, ya que son muy pocos solubles en pH altos para proporcionar los niveles adecuados de micronutrientes a las palmeras.







2. OBJETIVOS Y PLAN DE TRABAJO.



2.1. OBJETIVOS.

Las palmeras están consideradas, en general, entre las especies vegetales de crecimiento lento. Dentro de ellas, hay especies de poca altura, hasta tres metros, y crecimiento más lento como el *Chamerops humilis*; y otras diez veces más altas, y con mayor velocidad de crecimiento, como *Washingtonia robusta*. Estas dos especies poseen hojas palmadas pero las de *washingtonia* tienen un diámetro cuatro veces mayor y un área de hoja que supera en más de diez veces a la del palmito (*Chamaerops humilis*).

Ambas especies soportan mejor que otras palmeras la salinidad en el agua de riego o en el suelo. Una vez que se sobrepasa la tolerancia de la planta, la salinidad reduce la velocidad de crecimiento, a través de cambios fisiológicos, morfológicos y nutricionales. No obstante, en la bibliografía son muy escasos los datos concretos sobre la velocidad de crecimiento, la nutrición o la tolerancia a la salinidad de las palmeras.

El importante valor ornamental y medioambiental de las *Palmaceas*, ha aumentado recientemente el interés por su cultivo en viveros comerciales y en suelos de poca utilidad agrícola. El conocimiento preciso de su potencial de crecimiento y de sus componentes fisiológicos y morfológicos, así como sus necesidades precisas de nutrición son básicos para su producción comercial. Por otro lado, el uso en jardinería de aguas procedentes de estaciones de depuración de aguas residuales urbanas o industriales, donde se han eliminado la mayor parte de su contaminación orgánica y biológica, pero no así la contaminación salina; hace también necesario el conocer la tolerancia a la salinidad de las palmeras y los efectos del exceso de sales sobre ellas.

Washingtonia robusta, tiene su hábitat natural en zonas muy áridas, pero creciendo en arroyos, barrancos o lugares donde hay agua en el subsuelo. Esta especie es considerada más tolerante a la salinidad que el palmito. El mayor tamaño foliar de la primera podría tener un efecto dilución de los iones tóxicos por crecimiento de las hojas. Por otro lado, el palmito procede de un hábitat natural donde escasea el agua y los nutrientes, y es considerada más

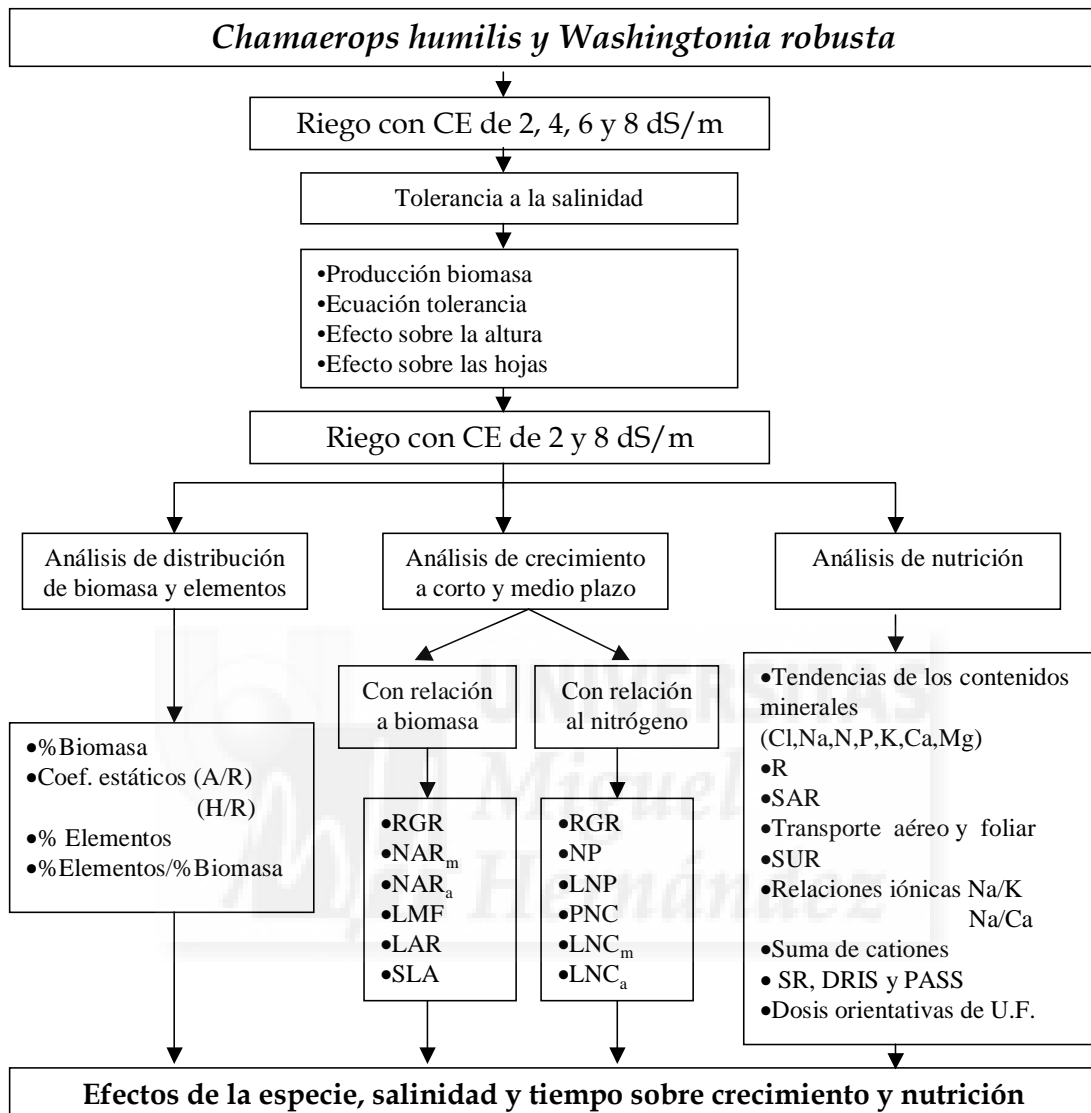
tolerante a la sequía. Diversas publicaciones científicas han tratado las similitudes y diferencias de los efectos de la salinidad y sequía sobre la nutrición mineral de las plantas. Por todo ello los efectos osmótico, tóxico específico y nutricionales de la salinidad podrían tener diferente contribución en las dos especies, al tiempo que podrían mostrar dos estrategias de la naturaleza para la adaptación a dicho estrés.

El objetivo general de este trabajo, basándonos en estos precedentes, es conocer cuantitativamente los rangos de los parámetros de crecimiento y nutrición en dos especies de palmeras de porte tan distinto, así como los efectos de la salinidad sobre las mismas y sus estrategias de adaptación al estrés salino.

Los objetivos parciales para la consecución de dicho objetivo general serán:

- 1.- Determinar la tolerancia a la salinidad de *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta*.
- 2.- Determinar los cambios en la distribución de biomasa y elementos minerales con la salinidad.
- 3.- Determinar los parámetros de crecimiento en condiciones favorables y de salinidad elevada, así como la importancia relativa de los factores fisiológicos y morfológicos en los cambios del crecimiento.
- 4.- Valorar la efectividad funcional de las raíces y hojas, en relación con los elementos minerales.
- 5.- Evaluar la relación entre la alteración nutricional originada por la salinidad y su acción sobre el crecimiento.
- 6.- Establecer normas precisas para la nutrición mineral de las palmeras.

2.2. PLAN DE TRABAJO.







3. MATERIALES Y MÉTODOS.



3.1. MATERIAL VEGETAL.

Para esta experiencia se eligieron *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta*. La primera es una de las palmeras de menor porte y con gran resistencia a la sequía, mientras que la segunda es de las más altas y resistentes a la salinidad. Estas características, junto con la diferencia de tamaño de las hojas, las hace válidas para obtener un rango de crecimiento y nutrición de las palmeras, así como para comparar dos estrategias de adaptación a la salinidad bien diferentes.

Se emplearon un total de 200 plantas por especie, repartidas a razón de 50 ejemplares por tratamiento. Las plantas procedentes de semillero se cultivaron en maceta durante dos años, periodo éste, de estancia normal en un vivero antes de su comercialización. Durante este tiempo, las plantas adquieren el tamaño adecuado y demandado por el sector comercial dedicado al cultivo de este tipo de especies ornamentales.

3.2. CONDICIONES DE CULTIVO.

La experiencia se llevó a cabo desde junio de 1999 a junio de 2001. El cultivo se realizó al aire libre sin protección alguna debido, fundamentalmente, a que en la zona donde tuvo lugar la experiencia (Término Municipal de Elche) no existen situaciones de riesgo de heladas, ni las condiciones de comercialización requieren un cultivo forzado en invernadero.

Las condiciones climáticas de la zona durante el periodo experimental corresponden a un clima semiárido con temperaturas medias en los meses de verano entre 24,3°C y 28,3°C. Mientras que la temperatura media de los meses de invierno osciló entre los 9,7°C y 15,1°C (tabla 3.1).

Las precipitaciones medias obtenidas de junio de 1999 a mayo de 2000 y desde junio de 2000 a mayo de 2001, fueron de 132,1 y 215,4 mm, respectivamente (tabla 3.1).

Tabla 3.1. Datos climáticos del Instituto Nacional de Meteorología en Elche, durante el periodo de estudio.

Mes	T ^a máxima			T ^a mínima			T ^a media			Precipitación(mm)		
	1999	2000	2001	1999	2000	2001	1999	2000	2001	1999	2000	2001
Enero		19.0	21.0		3.0	4.0		9.7	13.0		28.3	51.4
Febrero		25.0	24.0		6.0	6.0		14.6	13.6		0.0	31.6
Marzo		25.0	31.0		7.0	7.0		15.2	18.6		9.4	1.9
Abril		30.0	31.0		10.0	9.0		17.7	18.2		8.7	17.6
Mayo		35.0	30.0		13.0	11.0		21.6	20.4		7.4	13.8
Junio	35.0	36.0	38.0	18.0	17.0	16.0	24.5	24.4	25.4	0.1	9.6	40.7
Julio	35.0	36.0		21.0	19.0		26.9	26.4		1.1	0.0	
Agosto	38.0	37.0		21.0	19.0		28.3	26.9		0.5	3.0	
Septiembre	37.0	35.0		16.0	16.0		24.6	24.3		26.8	4.0	
Octubre	30.0	28.0		13.0	12.0		20.2	19.6		28.5	66.8	
Noviembre	24.0	25.0		5.0	8.0		13.7	15.1		13.0	3.0	
Diciembre	22.0	20.0		3.0	6.0		12.4	13.8		8.7	12.7	

Los genotipos de *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* se plantaron en macetas de 20 cm de diámetro, a razón de una por maceta y colocadas en bassetas recubiertas de malla y plástico con una capa de arena. La dimensión de las balsas era de 4,5 × 5,5 metros, para cada una de las especies y tratamientos salinos (figura 3.1).

El sustrato empleado en las macetas estaba compuesto por un 60% de turba rubia del centro de Europa y el 40% de turba negra. En la tabla 3.2, están reflejados los componentes y un informe analítico del sustrato.

El método de riego empleado fue por inundación, tomando las plantas el agua por capilaridad. En cada riego se aplicaron unos 1.000 litros/balsa, estableciendo una lámina de agua de 4 – 8 cm.

Durante el periodo de crecimiento (marzo a noviembre) se aplicaron riegos con una periodicidad semanal. Sin embargo, el resto del año, donde el desarrollo vegetativo se ralentiza, los intervalos entre riegos se hicieron mayores, de 12 a 15 días.

Las dosis de fertilizantes en cada riego fueron: 0,5 g/planta de complejo 10-20-5 (N, P₂O₅, K₂O), 0,5 g/planta de NH₄NO₃ (33,5% N) y 0,25 g/planta de quelato de hierro (EDTA-Fe, 3% Fe).

Tabla 3.2. Análisis del sustrato de cultivo.

Materia prima	60% turba rubia fina: humidificación H1-3 40% turba negra fina: humidificación H4-6
Granulometría	0-20 mm
Aditivos	Dolomita cálcica 5-5,4 kg/m ³ . Fertilizado base: 0,8 kg/m ³ N-P ₂ O ₅ -K ₂ O; 15-10-20 + microelementos.
Composición porcentual	90% M.O, 10% cenizas, 65% humedad.
Análisis	EC(Pasta saturada) = 1,71 dSm ⁻¹ , PH = 5,94, Densidad = 243,7 g/l

Los tratamientos fitosanitarios se realizaron una vez al mes, utilizando Dursban, Clorpirifos o Cipermetrina y las malas hierbas se controlaron mediante tratamientos herbicidas con Glisofato, cuando hubo necesidad.

3.3. TRATAMIENTOS SALINOS.

Los tratamientos salinos aplicados se iniciaron a los tres meses del trasplante de semillero a maceta. Éstos se hicieron utilizando un agua que provenía de un pozo cuya C.E. era de 9,6 dS/m (tabla 3.3). El análisis realizado de esta agua reveló que predominaban los iones Na⁺ (61,9 mmol/l) y Cl⁻ (69,0 mmol/l) en disolución.

Tabla 3.3. Análisis del agua de pozo.

PH	8,34	Dureza total (°Fr)	217		
C.E. (dS/m)	9,62	Sólidos dis. (g/l)	6,46		
Compuestos	<i>mmol/l</i>	<i>g/l</i>	Elementos	<i>mmol/l</i>	<i>g/l</i>
Cloruros	69,00	2,45	Sodio	61,95	1,42
Sulfatos	17,70	1,70	Potasio	0,38	0,01
Bicarbonatos	3,50	0,21	Calcio	8,40	0,34
Carbonatos	0,00	0,00	Magnesio	13,30	0,32

Esta agua, tras someterse a un proceso de ósmosis inversa, reduce su C.E. hasta valores mínimos del orden de 0,25 dS/m. De esta manera y

mediante combinaciones de distintas proporciones de agua (salina y desalinizada) se establecieron cuatro tratamientos de agua de riego con cuatro niveles distintos de salinidad que correspondían, de igual manera, a distintos valores de conductividad eléctrica:

- Tratamiento Control: C.E. = 2 dS/m
- Tratamiento S₁: C.E. = 4 dS/m
- Tratamiento S₂: C.E. = 6 dS/m
- Tratamiento S₃: C.E. = 8 dS/m

Así en el experimento fueron empleadas cuatro repeticiones por régimen salino (4), por genotipo (2) y por cosecha (7) (figura 3.1). En los estudios de distribución de biomasa y elementos minerales, análisis de crecimiento y de nutrición, se usaron sólo dos regímenes salinos, 2 dS m⁻¹ (control) y 8 dS m⁻¹ (S₃).

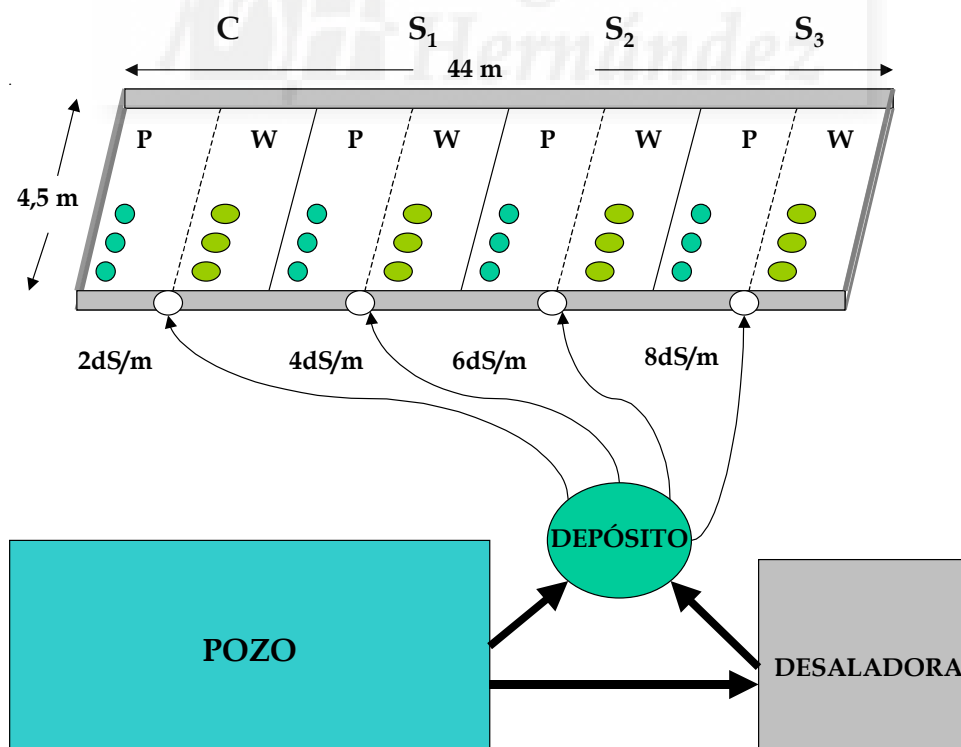


Figura 3.1. Diseño de riegos.

3.4. METODOLOGÍA.

3.4.1. Toma y preparación de muestras. Medidas de campo.

Se llevaron a cabo siete muestreos a lo largo de los dos años que duró el experimento. El primero se realizó en junio de 1999, al inicio de los tratamientos salinos. Los siguientes muestreos correspondieron a los meses de septiembre de 1999, enero de 2000, julio de 2000, noviembre de 2000, marzo de 2001 y julio de 2001.

Se muestrearon 4 plantas completas por tratamiento y cosecha, elegidas al azar. En los distintos muestreos se hicieron medidas de altura de la parte aérea y número de hojas, así como medidas del área foliar. La determinación del área foliar se realizó con ayuda de un analizador de imagen Delta T-Devices. Ltd. Houston, TX, consistente en la captación del área foliar como imagen mediante una cámara de video y su posterior integración por medio del programa informático (DIAS).

En cada muestreo el material vegetal fue lavado con agua desionizada, secado con papel y separado en raíz, tallo y hoja. Se determinó el peso fresco de cada parte. Para evaluar los parámetros de crecimiento y el contenido de elementos minerales, el material vegetal fue secado a 65 °C hasta alcanzar un peso constante. A continuación se determina la masa seca de todos los órganos, se muele, se tamiza de modo que el diámetro de las partículas sea menor de 0,5 mm y se almacena en envases de plástico con cierre hermético para su posterior análisis químico.

3.4.2. Análisis del crecimiento.

Se han determinado los valores instantáneos, ajustando a los valores obtenidos en los muestreos, la función de Richards.

3.4.2.1. Velocidad de crecimiento absoluto (AGR) y relativo (RGR).

La velocidad de crecimiento absoluto (Absolute growth rate, AGR) es el índice más simple del crecimiento; indica el incremento en tamaño por unidad de tiempo.

Para el cálculo del valor medio de este parámetro entre dos tiempos t_1 y t_2 y para sus correspondientes valores de masa M_1 y M_2 , se emplea la expresión:

$$\overline{AGR} = \frac{M_2 - M_1}{t_2 - t_1}$$

La expresión diferencial es: $AGR = dM / dt$, donde M es la masa seca total, altura de la planta, área de hoja o número de hojas por planta y t el tiempo.

La velocidad de crecimiento relativa (Relative growth rate, RGR) constituye el parámetro fundamental del análisis de crecimiento tradicional. Expresa el crecimiento en términos de incremento en tamaño por unidad de tamaño inicialmente existente y tiempo. Su expresión diferencial es:

$$RGR = \frac{1}{M} \frac{dM}{dt} = \frac{d(\ln M)}{dt}$$

Donde M es la masa seca total, altura de la planta, área de hoja o número de hojas por planta y t el tiempo.

Cuando M representa la biomasa, sus dimensiones son $M M^{-1} T^{-1}$ y suele expresarse en $mg g^{-1} d^{-1}$.

La tendencia en el tiempo de la RGR fue estimada ajustando la ecuación de regresión de Richards:

$$M(t) = A \left(1 + e^{(\beta - kt)} \right)^{\frac{-1}{v}}$$

Donde M y t representan una serie de pares de medidas de masa seca de la planta y tiempo, respectivamente. El parámetro A es el valor máximo que toma la función de Richards y coincide con la asíntota horizontal, β , k, son parámetros de población y “v” es el valor que permite que la localización del punto de inflexión de la curva sea variable (Causton y Venus, 1981). Esta función puede representar curvas de saturación simple y curvas sigmoideas, dependiendo del parámetro “v”.

Con la transformación logarítmica neperiana de los datos de la masa seca $\ln M = fM(t)$, se obtiene para la ecuación de Richards:

$$fM(t) = \ln M(t) = \ln A \left(1 + e^{(\beta - kt)} \right)^{\frac{-1}{v}}$$

De acuerdo con la definición de RGR se deriva la función anterior y se obtienen los valores instantáneos mediante la ecuación:

$$RGR(t) = \frac{k}{v} \left[\frac{e^{\beta}}{e^{(k*t)} + e^{\beta}} \right]$$

El valor medio de un parámetro cualquiera se obtiene mediante el cociente de la integral definida de la función de valores instantáneos y el intervalo de tiempo.

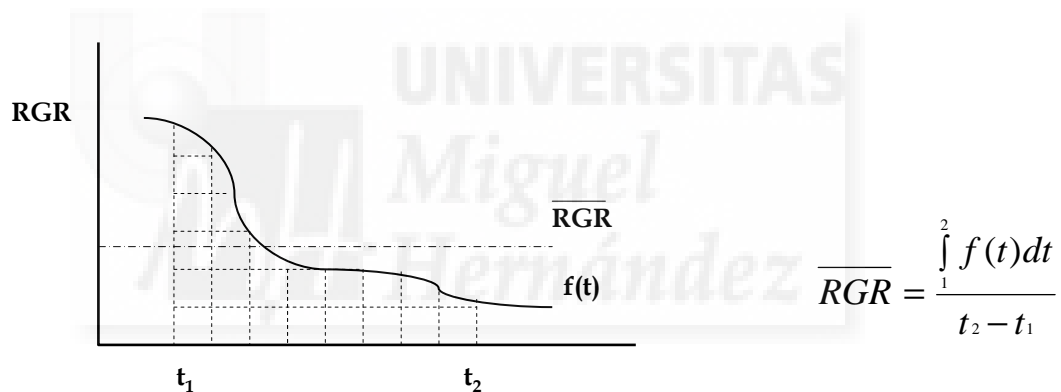


Figura 3.2. Valor medio de una función en un intervalo de tiempo.

El valor medio de la RGR se ha obtenido sumando los valores instantáneos diarios de 1 a 725 días y dividiéndolos por 725 días.

Igual procedimiento fue utilizado cuando M representa la altura de la planta, el número de hojas o el área media de las mismas.

3.4.2.2. Velocidad de asimilación neta de biomasa foliar (NARm).

Es una medida de la eficiencia de los órganos fotosintéticos en producir nuevo crecimiento, contemplando la disponibilidad de recursos y la disposición

foliar. Se define como la producción de masa seca total por unidad de tiempo y de biomasa foliar.

La expresión diferencial es $NARm = (1/M_F) * (dM/dt)$, donde M es la masa seca total de la planta, M_F es la mas foliar y t el tiempo. Sus dimensiones son $M M^{-1} T^{-1}$ y se suele expresar en $mg g^{-1} d^{-1}$.

A partir de su definición, multiplicando y dividiendo la ecuación por M y usando las funciones $lnM=fM(t)$ y $lnM_F=fM_F(t)$, se demuestra que:

$$NARm = f' M(t) e^{[fM(t)-fM_F(t)]}$$

Estimamos la tendencia en el tiempo de la NARm ajustando la ecuación de regresión de Richards a los valores de M y M_F , obteniendo las correspondientes funciones $M(t)$ y $M_F(t)$. Posteriormente aplicamos logaritmos neperianos para obtener $fM(t)$ y $fM_F(t)$ y la derivada $f'M(t)$. Sustituimos todo ello en la ecuación anterior para obtener los valores instantáneos a partir de la siguiente ecuación:

$$NARm(t) = \left(\frac{k}{v}\right) \left(\frac{e^\beta}{e^{(k * t)} + e^\beta} \right) e^{\left(\left(\ln(A) - \left(\frac{1}{v}\right) \ln\left(1 + e^{(\beta - k * t)}\right) \right) - \left(\ln(A_F) - \left(\frac{1}{v_F}\right) \ln\left(1 + e^{(\beta_F - k_F * t)}\right) \right) \right)}$$

Siendo: A, v, β y k parámetros de la función de Richards ajustados a valores de biomasa total y A_F, v_F, β_F, k_F , parámetros de la función de Richards ajustados a valores de biomasa foliar y t el tiempo.

El valor medio de la NARm se ha obtenido sumando los valores instantáneos diarios de 1 a 725 días y dividiéndolos por 725 días.

3.4.2.3. Velocidad de asimilación neta de área foliar (NARa).

Se define como la producción de masa seca total por unidad de tiempo y de área foliar.

La expresión diferencial es $NARa = (1/A) * (dM/dt)$, donde M es la masa seca total de la planta, A es el área foliar y t el tiempo. Sus dimensiones son $M L^{-2} T^{-1}$ y se suele expresar en $g m^{-2} d^{-1}$.

Su valor instantáneo se obtiene a partir de su definición y las funciones $lnM=fM(t)$ y $lnA=fA(t)$, donde $NARa=f'M(t)exp[fM(t)-fA(t)]$. Estimamos la tendencia en el tiempo de la NARa ajustando la ecuación de regresión de Richards y obtenemos los valores instantáneos a partir de la siguiente ecuación:

$$NARa(t) = \left(\frac{k}{v}\right) \left(\frac{e^{\beta}}{e^{(k * t)} + e^{\beta}} \right) e^{\left(\left(\ln(A) - \left(\frac{1}{v}\right) \ln\left(1 + e^{(\beta - k * t)}\right) \right) - \left(\ln(Aa) - \left(\frac{1}{va}\right) \ln\left(1 + e^{(\beta a - ka * t)}\right) \right) \right)}$$

Siendo: A, v, β y k parámetros de la función de Richards ajustados a valores de biomasa total y A_a, v_a, β_a, k_a, parámetros de la función de Richards ajustados a valores de área foliar y t el tiempo.

El valor medio de la NARa se ha obtenido sumando los valores instantáneos diarios de 1 a 725 días y dividiéndolos por 725 días.

3.4.2.4. Fracción de masa foliar (LMF).

Es la relación entre la masa seca foliar y la masa seca total de la planta. Hunt (1990) lo considera como una medida de la inversión productiva de la

planta, puesto que es un índice de la cantidad de recursos que una planta puede derivar hacia órganos potencialmente fotosintetizadores.

Su expresión matemática es: $LMF = M_F/M$, donde M_F representa el total de la masa foliar y M la masa total de la planta. Es adimensional. Este parámetro varía mucho entre especies y depende de las condiciones ambientales a las que está sometida la planta.

Su valor instantáneo se obtiene a partir de su definición y las funciones $\ln M = fM(t)$ y $\ln M_F = fM_F(t)$, donde $LMF = \exp[fM_F(t) - fM(t)]$. Estimamos la tendencia en el tiempo de la LMF ajustando la ecuación de regresión de Richards y obtenemos los valores instantáneos a partir de la siguiente ecuación:

$$LMF(t) = e^{\left(\left[\ln(A_F) - \left(\frac{1}{v_F} \right) \ln \left(1 + e^{(\beta_F - k_F * t)} \right) \right] - \left[\ln(A) - \left(\frac{1}{v} \right) \ln \left(1 + e^{(\beta - k * t)} \right) \right] \right)}$$

Siendo: A_F , v_F , β_F , k_F , parámetros de la función de Richards ajustados a valores de biomasa foliar y A , v , β y k parámetros de la función de Richards ajustados a valores de biomasa total y t el tiempo.

El valor medio de la LMF se ha obtenido sumando los valores instantáneos diarios de 1 a 725 días y dividiéndolos por 725 días.

3.4.2.5. Razón de área foliar (LAR).

Es la relación entre el área foliar y la masa seca total de la planta. Su expresión matemática es: $LAR = A/M$, donde A es el área foliar y M la masa seca total de la planta. Sus dimensiones son $L^2 M^{-1}$ y se puede expresar en $m^2 Kg^{-1}$.

Su valor instantáneo se obtiene a partir de su definición y las funciones $\ln M = fM(t)$ y $\ln A = fA(t)$, donde $LAR = \exp[fA(t) - fM(t)]$. Estimamos la tendencia en el

tiempo de la LAR ajustando la ecuación de regresión de Richards y obtenemos los valores instantáneos a partir de la siguiente ecuación:

$$LAR(t) = e^{\left(\left(\ln(Aa) - \left(\frac{1}{va} \right) \ln \left(1 + e^{(\beta a - ka * t)} \right) \right) - \left(\ln(A) - \left(\frac{1}{v} \right) \ln \left(1 + e^{(\beta - k * t)} \right) \right) \right)}$$

Siendo: A_a , v_a , β_a , k_a , parámetros de la función de Richards ajustados a valores de área foliar y A , v , β y k parámetros de la función de Richards ajustados a valores de biomasa total y t el tiempo.

El valor medio de la LMF se ha obtenido sumando los valores instantáneos diarios de 1 a 725 días y dividiéndolos por 725 días.

3.4.2.6. Área foliar específica (SLA).

Es la relación que existe entre el área foliar y la masa foliar. Coincide con el cociente entre la NAR_m y la NAR_a . Su expresión matemática es: $SLA = A/M_F = NAR_m/NAR_a$. Sus dimensiones son $L^2 M^{-1}$ y se puede expresar en $m^2 Kg^{-1}$.

Su valor instantáneo se obtiene a partir de su definición y las funciones $\ln M_F = fM_F(t)$ y $\ln A = fA(t)$, donde $SLA = \exp[fA(t) - fM_F(t)]$. Estimamos la tendencia en el tiempo de la LAR ajustando la ecuación de regresión de Richards y obtenemos los valores instantáneos a partir de la siguiente ecuación:

$$SLA(t) = e^{\left(\left(\ln(Aa) - \left(\frac{1}{va} \right) \ln \left(1 + e^{(\beta a - ka * t)} \right) \right) - \left(\ln(A_F) - \left(\frac{1}{v_F} \right) \ln \left(1 + e^{(\beta_F - k_F * t)} \right) \right) \right)}$$

Siendo: A_a , v_a , β_a , k_a , parámetros de la función de Richards ajustados a valores de área foliar y A_F , v_F , β_F y k_F parámetros de la función de Richards ajustados a valores de biomasa foliar y t el tiempo.

El valor medio de la SLA se ha obtenido sumando los valores instantáneos diarios de 1 a 725 días y dividiéndolos por 725 días.

3.4.2.7. Cocientes estáticos de las partes de la planta.

Para el cálculo de las relaciones alométricas se utilizaron las biomasa de raíz (R), parte aérea (A) y hoja (H) de cada uno de los 7 muestreos con cuatro repeticiones cada uno de ellos (n=28).

- (A/R) = Biomasa aérea / Biomasa radical
- (H/R) = Biomasa foliar / Biomasa radical

3.4.2.8. Coeficiente de respuesta al crecimiento (GRC).

Según la metodología empleada por Poorter y Van der Werf (1998) se ha utilizado el coeficiente de respuesta del crecimiento (Growth response coefficient, GRC) para estimar la variación de la velocidad de crecimiento relativa (RGR) con respecto a las variaciones de la velocidad de asimilación neta de biomasa foliar (NAR_m), la velocidad de asimilación neta de área foliar (NAR_a), la razón de masa foliar (LMF), la razón de área foliar (LAR) y al área foliar específica (SLA). Las ecuaciones utilizadas han sido:

$$GRC_{NAR_m} = \frac{\ln(NAR_m)_c - \ln(NAR_m)_{s3}}{\ln(RGR)_c - \ln(RGR)_{s3}}$$

$$GRC_{NAR_a} = \frac{\ln(NAR_a)_c - \ln(NAR_a)_{s3}}{\ln(RGR)_c - \ln(RGR)_{s3}}$$

$$GRC_{LMF} = \frac{\ln(LMF)_c - \ln(LMF)_{s3}}{\ln(RGR)_c - \ln(RGR)_{s3}}$$

$$GRC_{LAR} = \frac{\ln(LAR)_c - \ln(LAR)_{s3}}{\ln(RGR)_c - \ln(RGR)_{s3}}$$

$$GRC_{SLA} = \frac{\ln(SLA)_c - \ln(SLA)_{s3}}{\ln(RGR)_c - \ln(RGR)_{s3}}$$

De idéntica forma se ha determinado la GRC para las variaciones de RGR y sus componentes producidas por efecto de la especie o del tiempo.

3.4.3. Parámetros de nutrición.

3.4.3.1. Distribución de elementos minerales relativos a biomasa.

Representa la proporción de los distintos elementos minerales relativa a biomasa en cada órgano de la planta. Un cociente igual a 1 en cualquier parte de la planta indica que la distribución del elemento mineral objeto de estudio es igual a la de biomasa. Si la distribución de nutrientes relativa a biomasa es inferior a 1 existe dilución del nutriente respecto a biomasa y por el contrario si es mayor que 1, hay concentración respecto a biomasa. Este parámetro se calcula a partir de la siguiente expresión, *Distribución relativa a biomasa* = $\%X/\%M$, siendo $\%X$ el porcentaje de un elemento mineral en el órgano respecto al total de la planta, y $\%M$ el porcentaje de biomasa en dicho órgano.

3.4.3.2. Productividad del nitrógeno (NP).

La productividad del nitrógeno (Nitrogen productivity, NP) expresada en $\text{g mmol}^{-1}\text{d}^{-1}$ se define como la producción de masa seca total por unidad de tiempo y de cantidad de nitrógeno total. La expresión diferencial es $NP = (1/N_T) \cdot (dM/d)t$. Donde M es la masa total de la planta, N_T el nitrógeno total de la planta y t el tiempo.

Su valor instantáneo se obtiene a partir de su definición y las funciones $\ln M = fM(t)$ y $\ln N_T = fN_T(t)$, donde $NP = f'M(t) \exp[fM(t) - fN_T(t)]$. Estimamos la tendencia en el tiempo de la NP ajustando la ecuación de regresión de Richards y obtenemos los valores instantáneos a partir de la siguiente ecuación:

$$NP(t) = \left(\frac{k}{v}\right) \left(\frac{e^{\beta}}{e^{(k * t)} + e^{\beta}} \right) e^{\left(\left(\ln(A) - \left(\frac{1}{v}\right) \ln\left(1 + e^{(\beta - k * t)}\right) \right) - \left(\ln(A_N) - \left(\frac{1}{v_N}\right) \ln\left(1 + e^{(\beta_N - k_N * t)}\right) \right) \right)}$$

Siendo: A, v, β y k parámetros de la función de Richards ajustados a valores de biomasa total y A_N, v_N, β_N, k_N, parámetros de la función de Richards ajustados a valores de contenidos de N_T y t el tiempo.

El valor medio de NP se ha obtenido sumando los valores instantáneos diarios de 1 a 725 días y dividiéndolos por 725 días.

NP es un parámetro que relaciona la velocidad de crecimiento relativo de biomasa (RGR) de la planta con la concentración de nitrógeno en la planta (Plant nitrogen concentration, PNC).

$$RGR = NP * PNC$$

La productividad del nitrógeno foliar relaciona la velocidad de asimilación neta con respecto al área (NARa) y la concentración de nitrógeno foliar en la planta (LNCa).

$$NARa = LNP * LNCa$$

3.4.3.3. Velocidad de absorción relativa en elementos minerales (R_x).

El concepto de RGR puede ser aplicado a la absorción de nutrientes minerales (Nutrient relative uptake rate, R_x), así por analogía con RGR la velocidad de absorción relativa de nutrientes (R_x) representa el incremento del elemento mineral X por unidad inicial y tiempo (McDonald, 1990).

Para una velocidad de absorción relativa en un elemento químico dado (R_x), la cantidad del elemento (X) en la planta, en ese momento es:

$$X_t = X_0 * e^{R_x(t-t_0)}$$

Donde X_0 es la cantidad del elemento mineral X en la planta para el tiempo t_0 y $(t-t_0)$ es el periodo en el que el elemento mineral X se ha estado absorbiendo por la planta. Está expresada en $\text{mmol X mol}^{-1}\text{X d}^{-1}$. De la ecuación anterior se deduce que R_x es:

$$R_x = \frac{dX}{X * dt} = \frac{d(\ln X)}{dt}$$

Estimamos la tendencia en el tiempo de la R_x ajustando la ecuación de regresión de Richards

$$X(t) = A \left(1 + e^{(\beta - kt)} \right)^{\frac{-1}{v}}$$

Donde X y t representan una serie de pares de medidas de cantidad de elemento mineral de la planta y tiempo, respectivamente.

Con la transformación logarítmica neperiana de los contenidos totales de elementos en la planta $\ln X = fX(t)$, se obtiene para la ecuación de Richards:

$$fX(t) = \ln X(t) = \ln A \left(1 + e^{(\beta - kt)} \right)^{\frac{-1}{v}}$$

Siendo $R_x = f'X(t)$, los valores instantáneos de la R_x se han calculado a partir de la siguiente ecuación:

$$R_x(t) = \frac{k}{v} \left[\frac{e^\beta}{\left(e^{(k * t)} + e^\beta \right)} \right]$$

El valor medio de la R_x se ha obtenido sumando los valores instantáneos diarios de 1 a 725 días y dividiéndolos por 725 días.

Con diferentes valores de R_x se pueden cultivar plantas las cuales crecen con diferentes RGR. Cuando la RGR tienen una misma tendencia en el tiempo a la R_x , se puede investigar la distribución de la biomasa de la planta y

el crecimiento de la hoja, en relación al elemento suministrado, en plantas que no presenten síntomas de deficiencia.

3.4.3.4. Velocidad de absorción específica (SAR).

La velocidad de absorción específica (Specific absorption rate, SAR), representa la eficiencia de absorción de las plantas calculada en relación a una medida del tamaño de la raíz (masa seca, longitud, etc.) (Welbank, 1962). En este trabajo se ha empleado la masa radicular. Se define como la velocidad de absorción del nutriente por una planta respecto al tiempo, expresado por unidad de masa seca de la raíz. Su expresión diferencial es $SAR = (1/R) * (dX/dt)$. Sus dimensiones son $M M^{-1}T^{-1}$ y se puede expresar en $\mu mol X (g \text{ raíz})^{-1}d^{-1}$.

Su valor instantáneo se obtiene a partir de su definición y las funciones $lnX=fX(t)$ y $lnR=fR(t)$, donde $SAR=f'X(t)exp[fX(t)-fR(t)]$. Estimamos la tendencia en el tiempo de la SAR ajustando la ecuación de regresión de Richards y obtenemos los valores instantáneos a partir de la siguiente ecuación:

$$SAR(t) = \left(\frac{k_x}{v_x} \right) \left(\frac{e^{\beta_x}}{e^{(k_x * t)} + e^{\beta_x}} \right) e^{\left(\left(\ln(A_x) - \left(\frac{1}{v_x} \right) \ln \left(1 + e^{(\beta_x - k_x * t)} \right) \right) - \left(\ln(A_R) - \left(\frac{1}{v_R} \right) \ln \left(1 + e^{(\beta_R - k_R * t)} \right) \right) \right)}$$

Siendo: A_x, v_x, β_x, k_x , parámetros de la función de Richards ajustados a los valores de contenido total de un nutriente en la planta y A_R, v_R, β_R y k_R parámetros de la función de Richards ajustados a valores de biomasa en raíz y t tiempo. Cuando A_x, v_x, β_x, k_x , se refieren a los contenidos foliares de un nutriente en la planta, calculamos el transporte foliar.

El valor medio de SAR se ha obtenido sumando los valores instantáneos diarios de 1 a 725 días y dividiéndolos por 725 días.

3.4.3.5. Transporte foliar y aéreo (J_L y J_S).

El transporte foliar y aéreo (Leaf ion transport rate, J_L y J_S), representa el incremento de la velocidad de un nutriente en la hoja o parte aérea de la planta por unidad de tiempo y masa radicular (Pitman, 1988). Su expresión diferencial es $J_L = (1/R) * (dX_F/dt)$, siendo X_F el contenido foliar o aéreo del elemento en la planta, R la masa radicular de la planta y t el tiempo. Sus dimensiones son M M⁻¹T⁻¹ y se puede expresar en μmol X_F (g raíz)⁻¹d⁻¹.

Su valor instantáneo se obtiene a partir de su definición y las funciones $\ln X_F = fX_F(t)$ y $\ln R = fR(t)$, donde $J_L = f'X_F(t) \exp[fX_F(t) - fR(t)]$. Estimamos la tendencia en el tiempo de J_L y J_S ajustando la ecuación de regresión de Richards y obtenemos los valores instantáneos a partir de la siguiente ecuación:

$$J_L(t) = \left(\frac{k_x}{v_x} \right) \left(\frac{e^{\beta_x}}{e^{(k_x * t)} + e^{\beta_x}} \right) e^{\left(\left(\ln(A_x) - \left(\frac{1}{v_x} \right) \ln \left(1 + e^{(\beta_x - k_x * t)} \right) \right) - \left(\ln(A_R) - \left(\frac{1}{v_R} \right) \ln \left(1 + e^{(\beta_R - k_R * t)} \right) \right) \right)}$$

Siendo: A_x, v_x, β_x, k_x, parámetros de la función de Richards ajustados a los valores de los contenidos en hoja o de la parte aérea, de un elemento X_F de la planta y A_R, v_R, β_R y k_R parámetros de la función de Richards ajustados a valores de biomasa en raíz y t el tiempo.

El valor medio de J_L y J_S se ha obtenido sumando los valores instantáneos diarios de 1 a 725 días y dividiéndolos por 725 días.

3.4.3.6. Velocidad de utilización específica (SUR).

La velocidad de utilización específica (Specific utilization rate, SUR), mide la eficiencia del nutriente en la producción de crecimiento (Hunt, 1982). Se define como la velocidad de producción de masa seca (M) de una planta respecto al nutriente (X) y al tiempo. Expresado por unidad de contenido de nutriente mineral (X). Su expresión diferencial es la siguiente $SUR = (1/X) * (dM/dt)$. Sus dimensiones son M M⁻¹T⁻¹ y se puede expresar en g mol X⁻¹d⁻¹.

Su valor instantáneo se obtiene a partir de su definición y las funciones $\ln X=fX(t)$ y $\ln M=fM(t)$, donde $SUR=fM(t)\exp[fM(t)-fX(t)]$. Estimamos la tendencia en el tiempo de SUR ajustando la ecuación de regresión de Richards y obtenemos los valores instantáneos a partir de la siguiente ecuación:

$$SUR(t) = \left(\frac{k}{v}\right) \left(\frac{e^{\beta}}{e^{(k \cdot t)} + e^{\beta}} \right) e^{\left(\left(\ln(A) - \left(\frac{1}{v}\right) \ln\left(1 + e^{(\beta - k \cdot t)}\right) \right) - \left(\ln(A_x) - \left(\frac{1}{v_x}\right) \ln\left(1 + e^{(\beta_x - k_x \cdot t)}\right) \right) \right)}$$

Siendo: A, v, β, k, parámetros de la función de Richards ajustados a los valores de biomasa total de la planta y A_x, v_x, β_x y k_x parámetros de la función de Richards ajustados a valores de contenido (mmol) de un nutriente N en la planta y t el tiempo.

El valor medio de SUR se ha obtenido sumando los valores instantáneos diarios de 1 a 725 días y dividiéndolos por 725 días.

Sus unidades coinciden con las de la productividad del nitrógeno (NP).

3.4.3.7. Relaciones iónica (Na/K, Na/Ca) y total de cationes.

Utilizando las concentraciones de los iones de Na, K y Ca de cada una de las partes de la planta se han calculado las relaciones iónicas Na/K y Na/Ca, para raíz, tallo y hoja en cada uno de los 7 muestreos realizados con cuatro repeticiones (n=28).

Complementariamente, fue estudiada la concentración total de cationes en cada fracción de la planta, estimada como la suma de las concentraciones de sodio, potasio, calcio y magnesio.

3.4.3.8. Rango de Suficiencia (SR).

El Rango de Suficiencia, denominado en inglés (Sufficiency Range, SR) divide las concentraciones de nutrientes en diversas categorías de diagnóstico. El SR₅ divide las concentraciones de nutrientes en 5 categorías: muy

deficiente, deficientes, suficiente, elevado y muy elevado. Walsh (1973, 1975, 1976) y Powell (1973, 1975) publicaron los límites del SR5 para diversos cultivos. Otros autores (Jones y col., 1991; Chase y Broschat, 1991) publicaron los SR de diversas palmeras, pero entre ellos no se encuentran las de chamaerops y washingtonia.

En nuestro caso, al no disponer de éstos índices para estas especies, en concreto, hemos considerado el tratamiento control (2 dS/m) como el nivel de referencia.

3.4.3.9. Índice DRIS.

El DRIS (Diagnosis and Recommendation Integrated System) fue propuesto por primera vez por Beaufils (1973) y posteriormente fue adaptado y mejorado por Sumner (1977, 1979, 1981). Utiliza las siguientes definiciones (Jones y col., 1991):

- R, S, T: representa simbólicamente la concentración de cualquiera de los elementos minerales de una planta.
- \bar{X}_R : representa la media de un grupo de observaciones y el subíndice muestra la variable medida.
- CV: Coeficiente de variación, una medida de la variabilidad entre individuos en un grupo, como un porcentaje de la media del grupo. El CV se establece calculando la desviación estándar en un grupo y dividiendo por la media del grupo.
- Forma de expresión: el DRIS utiliza las relaciones entre las concentraciones de los elementos como los cocientes y los productos, para determinar su suficiencia relativa. Para cualquier par de elementos R y S, las posibles formas de expresión son R/S, S/R y R x S. Se tomará el cociente cuando la concentración de los nutrientes disminuya o se incremente a la vez, en caso contrario se tomará el producto. Una vez escogida la expresión del cociente, se utilizará R/S en lugar de S/R si tiene una menor desviación estándar. En chamaerops se han utilizado los cocientes siguientes : Na/Cl;

Cl/N; P/Cl; Cl/K; Ca/Cl; Mg/Cl; Na/N; Na/P; Na/K; Na/Ca; Na/Mg; P/N; K/N; Ca/N; Mg/N; P/K y P/Ca y en washingtonia los cocientes y productos siguientes: Na/Cl; Cl/N; P/Cl; Cl/K; Ca/Cl; Mg/Cl; Na/N; P/Na; Na/K; Na/Ca; Na/Mg; Ca/N; Mg/N; P/K; P/Ca; Ca/K; Mg/Ca; N*P; N*K; P*Mg y K*Mg

– Función: Valor numérico calculado para comparar un cociente o producto en una muestra de tejido con sus correspondientes normas de diagnóstico. La función del cociente de nutrientes R y S se expresa como $f(R/S)$.

– Índice: valor numérico para un elemento particular que representa su equilibrio global en una muestra de tejido, en comparación al resto de elementos involucrados. El índice se calcula como la media de todos los valores de función involucrados en un elemento determinado. El índice para el elemento R se escribe como I_R . Los índices de todos los elementos se comparan para evaluar la suficiencia relativa en una muestra de tejido.

Cálculo de los valores de la función.

La función se calcula con una de las dos fórmulas, dependiendo de si el valor en la muestra de tejido (R/S) es mayor o menor que la correspondiente norma $\overline{X}_{R/S}$.

1. Si $R/S > \overline{X}_{R/S}$, entonces
$$f(R/S) = 100 \left[\frac{R/S}{\overline{X}_{R/S}} - 1 \right] \frac{k}{CV_{R/S}}$$

2. Si $R/S < \overline{X}_{R/S}$, entonces
$$f(R/S) = 100 \left[1 - \frac{\overline{X}_{R/S}}{R/S} \right] \frac{k}{CV_{R/S}}$$

Siendo k, un número arbitrario normalmente 10, que se utiliza para garantizar que los valores de la función y del índice, sean números enteros. Al dividirlo por el CV de cada forma de expresión se proporciona más peso a aquellos ratios con una variabilidad inherente menor.

Los valores de la función pueden tener signo positivo o negativo. Cuando $R/S > \overline{X}_{R/S}$, la $f(R/S)$ será positiva, lo que significa que R es mayor que

S en la población estándar de alto rendimiento, o en nuestro caso, los datos del control. Cuando se usa el producto de concentraciones el signo es positivo.

Cálculo de los valores del Índice.

El índice (I_R) está formado por la suma de todos los valores de función donde R aparece en el numerador, menos todos los valores de función donde R aparece en el denominador, dividido entre el número total de valores de la función tenidos en cuenta. Cuando sólo hay dos funciones contribuyendo al índice de un elemento, la fórmula se representa simbólicamente como:

$$I_R = \frac{f(R/S) - f(T/R)}{2}$$

Dado que cada función mide la desviación respecto a una norma determinada todos los valores de los índices deben sumar cero, con un margen de error de más o menos 1. El elemento con el índice más negativo se considera el elemento más relativamente insuficiente, o el elemento más limitante, pero realmente puede ser o no ser deficiente. Ésto identifica no sólo al nutriente limitante, sino también el orden en el que otros nutrientes pueden llegar a serlo.

Índice DRIS-M.

Es una variación del DRIS al que se le ha incorporado el índice de materia seca (I_{dm}). Se le denomina DRIS modificado (DRIS-M) (Walworth y col., 1986; Hallmark y col., 1987; Hallmark y Beverly, 1991). Esta aproximación trata la concentración del elemento como otro cociente (R/dm), obteniendo la función $f(R/dm)$. Los valores de la función son calculados para cada elemento. El índice I_{dm} se obtiene, cambiando el signo al valor medio de las funciones $f(R/dm)$, ya que al ir como denominador dm en las funciones $f(R/dm)$ éstas tienen signo negativo. Solamente se consideran potencialmente limitantes a los elementos con valores de índice más negativos que I_{dm} .

Índice DRIS-BI.

Denominado en inglés, balance index (DRIS BI), es un índice global que se obtiene sumando los valores absolutos de los índices de nutrientes (Sumner, 1977). Indica por lo tanto el grado de desequilibrio nutricional total de una planta o cultivo.

3.4.3.10. Índice PASS.

El índice PASS, denominado en inglés Plant Analysis with Standardized Scores (Baldock y Schulte, 1996), es un sistema híbrido que tiene tres índices. El primero denominado en inglés Independent Nutrient Index (INI), que cumple un objetivo similar al sistema SR. El segundo denominado en inglés Dependent Nutrient Index (DNI), con un objetivo como el DRIS. El tercer índice denominado en inglés Yield Index (PASS-YI) tiene como objetivo valorar el efecto que tendrá el estado nutritivo sobre el rendimiento del cultivo.

PASS-INI.

Al igual que el sistema SR, determina un índice para cada nutriente, pero en vez de establecer una categoría del estado del nutriente, calcula un índice continuo basado en la ecuación 1.

$$SSi = \frac{F(Ci - M)}{SD} \quad \text{ecuación 1}$$

Donde SS es el resultado estandarizado para observaciones i, C_i , es la concentración de nutrientes en la observación i, M es la media de la población estimada (normas para nutrientes o datos control), SD es la desviación estándar de la población estimada, y F es un factor de escala (normalmente un múltiplo de 10).

PASS-DNI.

Se han utilizado los mismos cocientes y productos de elementos nutritivos que los indicados en el DRIS, por utilizar los mismos criterios de

selección, es decir la similitud de variación con el tiempo y el coeficiente de variación. Para calcular el PASS-DNI se ha utilizado la ecuación 1, usada en PASS-INI, pero en este caso la C_i no son concentraciones de nutrientes, sino los cocientes o productos de los pares de nutrientes. Con estos valores estandarizados obtenemos un índice PASS-DNI para cada elemento nutritivo y usando el mismo criterio de signos que en los DRIS se hace la media aritmética de los valores estandarizados en los que ha intervenido un mismo elemento. Todos los valores de los índices PASS-DNI suman cero, al igual que el DRIS.

PASS-YI.

Es un índice global basado en el PASS-INI y está relacionado con el rendimiento. Este índice establece primero que los nutrientes con valores INI por encima de -10 no suelen limitar el crecimiento, por lo tanto usa aquellos nutrientes cuyo valor INI sea menor de -10 . Después eleva al cuadrado la diferencia entre el valor INI y -10 . De forma más formal este índice se calcula:

$$YI_i = \begin{cases} (INI_i + 10)^2, & INI_i < -10 \\ 0, & INI_i \geq -10 \end{cases}$$

Para $i = 1, \dots, n$ nutrientes

$$PASS \ YI = 2 \sum_{j=1}^m YI_j + \sum_{k=m+1}^n YI_k \quad \text{ecuación 2.}$$

Donde $J=1, \dots, m$ indica los nutrientes de respuesta común al rendimiento, en nuestro caso N, P y K.

Donde $K=m+1, \dots, n$ indica los nutrientes de respuesta ocasional al rendimiento, en nuestro caso Ca y Mg.

Finalmente, suma por separado los valores de los índices de rendimiento YI_i de respuesta común y de respuesta ocasional. Los que tienen respuesta común del rendimiento vegetal los pondera multiplicándolos por dos, y los de

respuesta ocasional no los multiplica por ningún coeficiente, según indica la ecuación 2.

La interpretación del PASS-YI es sencilla. El valor mínimo para PASS YI es 0, por tanto, cuanto más cerca estén los nutrientes de su óptimo mayor será el potencial de rendimiento. A la inversa, cuanto mayor sea el PASS-YI, más por debajo de su nivel óptimo estarán los nutrientes y menor será su potencial de rendimiento.

3.4.4. Determinación de elementos minerales.

Para la determinación de los nutrientes en las muestras de material vegetal se sigue básicamente el método de Chapman y Pratt (1961). A 100 mg de material vegetal seco se le añade 3 ml de una mezcla nítrico-perclórica (2:1) permaneciendo a temperatura ambiente durante unas 12 horas. A continuación se realiza una digestión de varias etapas en termobloque, primero suavemente a 50°C durante 2 horas aproximadamente aumentando la temperatura de forma progresiva cada 2-3 horas hasta alcanzar 200°C manteniéndola constante hasta su decoloración total (unas 3 horas). Una vez a temperatura ambiente, el residuo que contiene los elementos minerales es redisuelto y aforado a 50 ml con agua desionizada y almacenado en botellas de plástico para su posterior análisis químico.

Determinación de Nitrógeno total.

La muestra se prepara con una digestión en termobloque a 380 °C a partir de 50 mg de material vegetal a los que se le adicionan 3 ml de H₂SO₄-salicílico y 0,4 g de catalizador K₂SO₄-CuSO₄-Se (100:10:1). La digestión se inicia a 100°C y se aumenta lentamente hasta 380°C, manteniendo la temperatura hasta conseguir un color verde brillante transparente. Después y a temperatura ambiente, el residuo es aforado a 50 ml con agua destilada y almacenado en botellas de plástico para su posterior análisis.

El Nitrógeno amónico se determina con medida espectrofotométrica a 660 nm de la intensidad de coloración verde del complejo producido al reaccionar el Nitrógeno de la muestra con salicilato sódico en presencia de

dicloroisocianurato sódico (fuente de cloro), nitroprusiato sódico como catalizador (Sommer y col., 1992) y citrato sódico como complejante de calcio y magnesio para evitar su precipitación como hidróxidos a valores de pH mayores de doce (Kempers y Zweers, 1986). Para ello se toman 0,2 ml del extracto de digestión H_2SO_4 -salicílico, se le añaden los diferentes reactivos y agua destilada hasta 10 ml y se mantiene en oscuridad durante 45 minutos para el correcto desarrollo del color. A continuación se mide la absorbancia a 660 nm de longitud de onda. Los datos son obtenidos en el espectrofotómetro Hitachi, modelo U-2000.

Determinación de P_T .

La determinación del fósforo-fosfato se llevó a cabo mediante la colorimetría vanadato-molibdato (Kitson y Mellon, 1944). Este método resulta más apropiado para análisis de material vegetal que el método azul molibdeno, dadas las concentraciones relativamente altas de fósforo en los tejidos, y a que las condiciones de colorimetría son menos críticas que para el azul molibdeno (Grimshaw y col., 1989). En la colorimetría desarrollada tiene lugar la formación del complejo fosfato-vanadato-molibdato de color amarillo. Del extracto original se tomó, en matraz de 50 ml, una alícuota (de 5 a 15 ml, dependiendo del peso y características de las muestras), a la que se le añadió 10 ml de reactivo vanadato-molibdato; se completó hasta 50 ml con agua desionizada.

La reacción entre el reactivo y el extracto requiere un tiempo mínimo de media hora para desarrollar plenamente el color. La determinación se realizó por espectrofotometría visible frente a una curva patrón previamente preparada, en las mismas condiciones que los extractos problema, a partir de una solución madre de fosfato monopotásico. Las lecturas se realizaron directamente, sin reducción química, en un espectrofotómetro Hitachi, modelo U-2000, a una longitud de onda de 460 nm.

Determinación de Na^+ , K^+ .

El sodio y el potasio fueron determinados en el extracto de la digestión nítrico-perclórica, por fotometría de llama, previa dilución correspondiente. El fotómetro de llama utilizado fue Jenway PFP 7.

Determinación de Ca^{2+} y Mg^{2+} .

La determinación de estos elementos se realizó por espectrofotometría de absorción atómica. Las diluciones se realizaron con $LaCl_3$, 0,2%, para evitar interferencias. Las determinaciones se realizaron en un espectrofotómetro de absorción atómica Solar Unicam 969.

Determinación de Cl

Para la determinación de cloruros se siguió el método de Guillian (1971). A 400 mg de materia seca, se le añadieron 40 ml de una disolución extractante con una concentración de ácido nítrico 0,1 N y ácido acético glacial del 10%. La mezcla se colocó en el agitador de botellas rotativo durante 1 hora y se dejó reposar toda la noche a temperatura ambiente. A continuación se filtró y en ese extracto se determinó la concentración de Cl^- mediante potenciometría, valorándolo con nitrato de plata 0,01 N con un valorador automático Metrohm 702 SM Tritino.

3.4.5. Análisis estadístico.

El análisis estadístico de los resultados que se presentan ha sido efectuado con el programa SPSS versión 10.0 para Windows, realizando el análisis de la varianza de las distintas variables y el Test de rango múltiple de Tukey para la separación de medias, al nivel de confianza del 95%.

La función de Richards ha sido estimada por el programa Sigma Plot, versión 6.0 para Windows (SPSS, Chicago, IL).

Para estimar el grado de ajuste de las ecuaciones de regresión se ha utilizado el valor del Coeficiente de determinación (R^2) al nivel de significación del 95%.

Las relaciones entre los parámetros de crecimiento y de éstos con la RGR fueron analizados con el coeficiente de correlación de Pearson (r) o con los coeficientes de respuesta al crecimiento (GRC), éste último calculado como el cambio relativo en un componente de crecimiento con respecto al cambio en RGR (Poorter y Van der Werf, 1998).



4. RESULTADOS.



4.1. TOLERANCIA A LA SALINIDAD.

4.1.1. Producción de biomasa.

Las tablas 4.1.1 y 4.1.2, presentan los valores medios de la masa seca (g) de raíz, tallo, hoja y total, para *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta*, respectivamente, en cada uno de los 4 tratamientos y 7 muestreos.

Como se puede observar, los valores de biomasa total en *Chamaerops humilis* disminuyen progresivamente a medida que se aumenta la salinidad en el agua. Así pues, mientras que para el tratamiento salino S₁ el porcentaje de reducción se encuentra en torno al 10,0% con respecto al control, para el tratamiento salino S₂ es ya del 21,8%, llegando a una reducción del 38,1% en el tratamiento salino S₃.

Las disminuciones de biomasa total comienzan a ser significativamente distintas en el tratamiento salino S₂ con respecto al control y son debidas, por igual, a las reducciones de peso seco de raíz, tallo y hoja. En el tratamiento salino S₃ se producen diferencias significativas con el tratamiento salino S₂ y éstas son debidas a los pesos secos de tallos y hojas (tabla 4.1.1).

En *Washingtonia robusta* los valores medios de la biomasa total disminuyen a medida que se incrementa el tratamiento salino, aunque esta disminución tan sólo resulta significativamente distinta en el tratamiento salino S₃ (tabla 4.1.2). Se produce una reducción del 47,7% del tratamiento salino S₃ con respecto al control.

Al igual que ocurre con el análisis de la varianza de biomasa total, solamente se ha obtenido una reducción significativamente distinta de los valores de masa seca en raíz, tallo y hoja en el tratamiento salino S₃. En consecuencia, esta reducción de biomasa total debe ser atribuida a la disminución en peso seco de todos los órganos de la planta.





4.1.2. Ecuaciones de tolerancia a la salinidad.

Diversas publicaciones (Koebernik, 1996; Cañizo, 2002), indican a *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* como especies dentro de las palmeras con resistencia a la salinidad. Una de éstas es la palmera datilera, con un valor umbral de salinidad en el agua de riego de 2,7 dS/m. Este antecedente llevó a considerar que en principio con un agua de riego de 2 dS/m tanto *Chamaerops humilis* como *Washingtonia robusta* no sufrirían reducción en la producción de biomasa y por lo tanto se considera que dicha conductividad del agua de riego (CEa) forma parte del tramo horizontal inicial del modelo de Maas y Hoffman (1977).

Las biomazas totales de *Chamaerops humilis* en los niveles salinos S_1 , S_2 y S_3 se han expresado como porcentajes de la biomasa total del tratamiento control (C). Dichos 3 porcentajes, son los rendimientos relativos (Rr) utilizados para el cálculo del tramo descendente del modelo de Maas y Hoffman (1977) para la tolerancia a la salinidad. La figura 4.1.1, muestra los valores de rendimiento relativo en biomasa frente a la CEa. Se ha obtenido una salinidad umbral de $a = 2,7$ dS/m para CEa, una disminución del Rr de $b = 7,0\%$ por unidad de CEa que sobrepasa el valor umbral y con un Coeficiente de determinación (R^2) de 0,99.

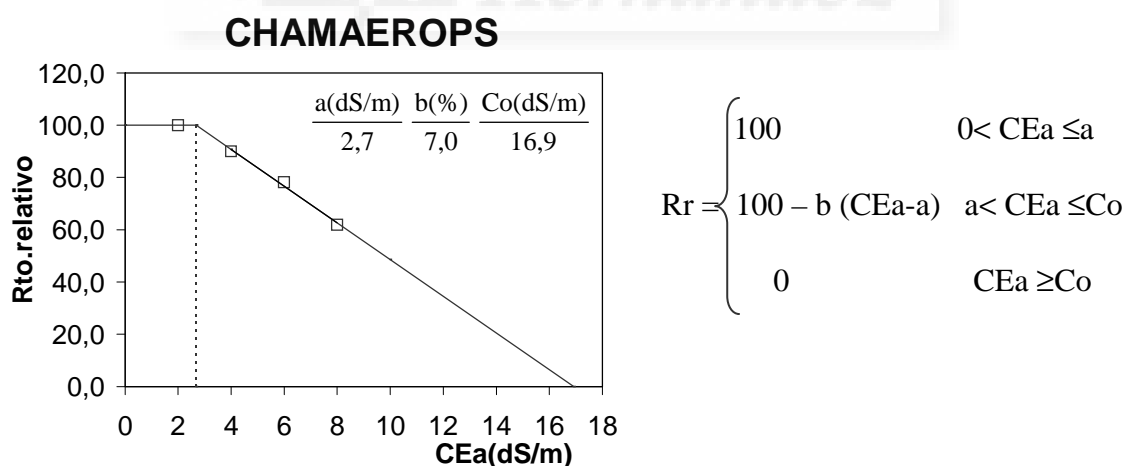


Figura 4.1.1. Tolerancia relativa de *Chamaerops humilis* a la salinidad del agua de riego con arreglo a la producción de biomasa.

Con el objetivo de conocer en que medida la juventud de las plantas las hace más sensibles a la salinidad, se ha determinado la tolerancia para los intervalos de tiempo de 1-403 y 403-725 días. Los resultados son mostrados en la tabla 4.1.3.

Tabla 4.1.3. Valores de rendimientos relativos (Rr), ecuación tramo descendente y coeficiente de determinación (R^2) para los periodos global, inicial y final en *Chamaerops humilis*. Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, $P=0,05$; **, $P=0,01$ y *, $P=0,001$.**

Periodo (días)	CHAMAEROPS		
	Rr (%)	Ecuación tramo descendente	R^2
Global (1-725)	90,0 78,2 61,9	$Rr = -7,02 \text{ CEa} + 118,78$	0,99
1 ^{er} periodo (1-403)	92,1 85,5 55,6	$Rr = -9,14 \text{ CEa} + 132,57$	0,88
2 ^o periodo (403-725)	91,1 78,4 61,1	$Rr = -7,51 \text{ CEa} + 121,89$	0,99

El valor de la pendiente de 9,1 % en el 1^{er} periodo es superior a los 7,5 % obtenido para el 2^o periodo. El coeficiente de determinación para el periodo inicial ($R^2=0,88$) fue inferior al del periodo final ($R^2=0,99$) y al del global ($R^2=0,99$). Este último R^2 es superior al obtenido para los 4 puntos (C, S₁, S₂ y S₃) en el mismo periodo que fue de ($R^2=0,98$). Esto llevó a ratificar el supuesto de partida de que la CEa = 2 dS/m forma parte del tramo horizontal inicial del modelo utilizado.

La figura 4.1.2 muestra la tolerancia relativa de *Washingtonia robusta* a la salinidad del agua de riego.

La gráfica muestra un valor umbral de 3,3 dS/m, una pendiente de 9,5% por cada dS/m del agua de riego que sobrepase el valor umbral y un R^2 de 0,92.

Las ecuaciones del tramo descendente para el periodo experimental global, inicial, y final en *Washingtonia robusta*, son mostradas en la tabla 4.1.4.

La *Washingtonia robusta* presenta en el 1^{er} periodo una reducción de rendimiento relativo mayor que en el 2^o año (10,7 vs 9,7%).

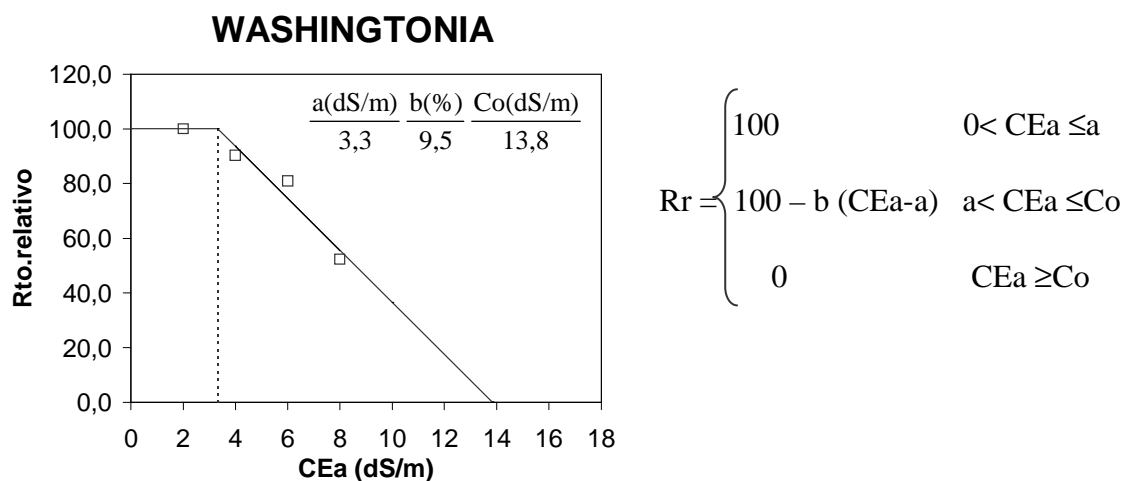


Figura 4.1.2. Tolerancia relativa de *Washingtonia robusta* a la salinidad del agua de riego con arreglo a la producción de biomasa.

Tabla 4.1.4. Valores de rendimientos relativos (Rr), ecuación tramo descendente y coeficiente de determinación (R^2) para el periodo inicial, final y global en *Washingtonia robusta*. Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, $P=0,05$; **, $P=0,01$ y ***, $P=0,001$.

Periodo (días)	WASHINGTONIA		
	Rr (%)	Ecuación tramo descendente	R^2
Global (1-725)	90,3 80,8 52,3	$Rr = -9,51 CEa + 131,54$	0,92
1^{er} periodo (1-403)	94,7 89,3 51,8	$Rr = -10,73 CEa + 142,96$	0,84
2^o periodo (403-725)	89,3 77,6 50,5	$Rr = -9,70 CEa + 130,66$	0,95

El periodo inicial tiene el menor coeficiente de determinación $R^2=0,84$. La R^2 del periodo global (0,92) es superior a la obtenida para C, S₁, S₂ y S₃ en el mismo periodo ($R^2=0,91$). Ésto llevó a ratificar el supuesto de partida de que la $CEa = 2$ dS/m forma parte del tramo horizontal inicial del modelo utilizado.

Utilizando los criterios de la FAO (1987) para estimar la conductividad eléctrica del extracto de pasta de suelo saturada (CEe) a partir de la salinidad del riego (CEa), es decir que $CEe = 1,5 * CEa$ y con los valores de rendimientos

relativos se ha elaborado la tabla 4.1.5 para mostrar la tolerancia a la salinidad de *Ch. humilis* y *W. robusta*.

Tabla 4.1.5. Tolerancia a la salinidad con relación al rendimiento potencial en biomasa y las salinidades del agua (CEa) y suelo (CEe) en *Chamaerops humilis*. *Washingtonia robusta*.

	100%		90%		75%		50%		0%	
	CEe	CEa	CEe	CEa	CEe	CEa	CEe	CEa	CEe	CEa
<i>Ch.humilis</i>	4,0	2,7	6,2	4,1	9,4	6,2	14,7	9,8	25,4	16,9
<i>W.robusta</i>	5,0	3,3	6,6	4,4	8,9	5,9	12,9	8,6	20,8	13,8

En la figura 4.1.3 (a y b) se representa la tolerancia a la salinidad (CEa) de *Ch. humilis* y *W. robusta* junto con la clasificación de cultivos frente a la salinidad

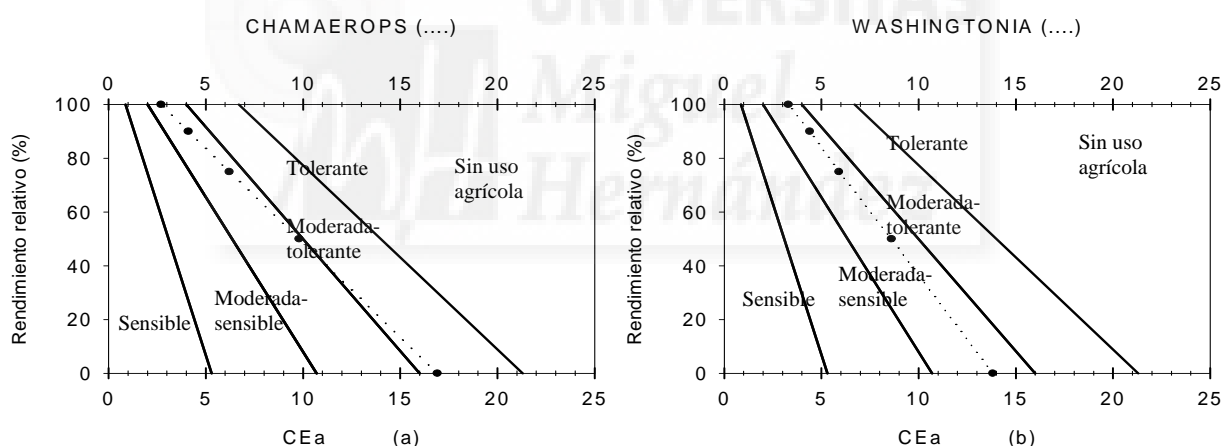


Figura 4.1.3. Tolerancia a la salinidad (CEa) de *Chamaerops humilis* (a) y *Washingtonia robusta* (b) junto con la clasificación de cultivos frente a la salinidad.

En la figura 4.1.4 (a y b) se representa la tolerancia a la salinidad (CEe) de *Ch. humilis* y *W. robusta* junto con la clasificación de cultivos frente a la salinidad. Las pendientes respecto a la salinidad del suelo fueron de 4,7 y 6,4% para *Ch. humilis* y *W. robusta*, respectivamente, de acuerdo con los valores estimados (tabla 4.1.5).

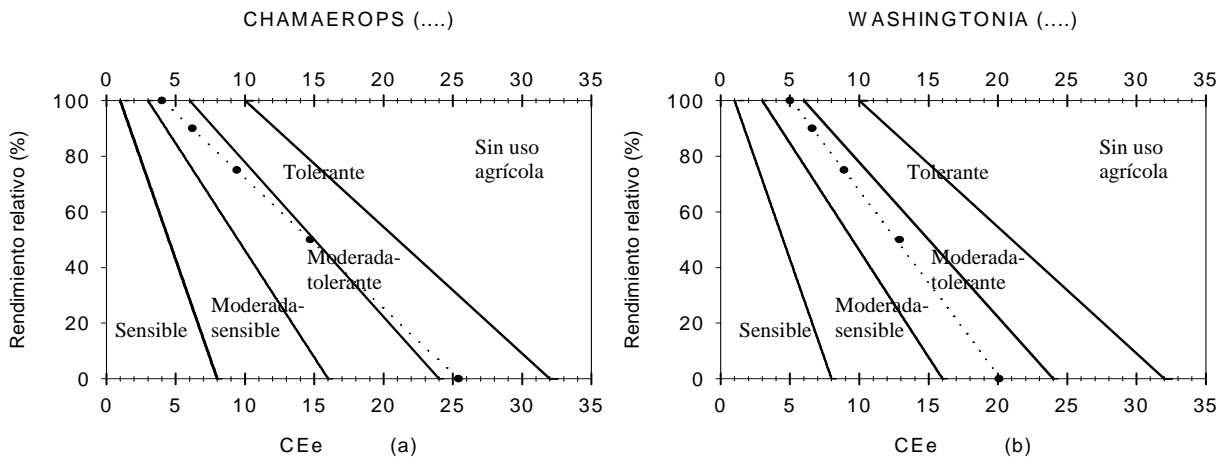


Figura 4.1.4. Tolerancia a la salinidad (CEe) de *Chamaerops humilis* (a) y *Washingtonia robusta* (b) junto con la clasificación de cultivos frente a la salinidad.

Tanto *Ch. humilis* como *W. robusta* pertenecen a los cultivos moderadamente tolerantes a la salinidad. Sin embargo, mientras que la salinidad umbral en el agua de riego de *Ch. humilis* es inferior a la de la *W. robusta* (2,7 vs 3,3 dS/m), la salinidad del agua de riego necesaria para producir una disminución del rendimiento potencial en biomasa del 75%, es superior en chamaerops (6,2 vs 5,9 dS/m). Todo esto muestra que para aguas inferiores a 6 dS/m el palmito es menos tolerante y para valores superiores, por ejemplo, 8 dS/m resulta más tolerante que la washingtonia.

4.1.3. Efecto de la salinidad sobre la altura.

Las *Palmaceas Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* son utilizadas principalmente como plantas ornamentales, de ahí la importancia de estudiar el parámetro altura, porque es fundamental a la hora de determinar el precio de venta de las palmeras y por lo tanto la rentabilidad económica de su cultivo.

Los valores medios de altura (cm) en *Chamaerops humilis* se han visto reducidos a medida que ha aumentado la salinidad en el agua de riego. El análisis de varianza indica una reducción significativa de los valores de altura del tratamiento salino S₃ con respecto al control. Resultando un valor medio del tratamiento control de 28,1 cm, mientras que el tratamiento S₃ presenta los menores valores de altura, con un total de 23,9 cm de media. Esta disminución

en altura supone una reducción del 15,1% en el tratamiento S₃ con respecto al control (tabla 4.1.6).

Tabla 4.1.6. Altura (cm) de las *Palmaceas Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* para los distintos niveles salinos del agua de riego. Los valores son medias de 4 repeticiones. Letras distintas para la misma especie se corresponden con diferencias significativas según el Test de Tukey_{0,05}.

DÍAS	<i>CHAMAEROPS</i>				<i>WASHINGTONIA</i>			
	Altura				Altura			
	2 dSm ⁻¹	4 dSm ⁻¹	6 dSm ⁻¹	8 dSm ⁻¹	2 dSm ⁻¹	4 dSm ⁻¹	6 dSm ⁻¹	8 dSm ⁻¹
1	18,8	18,8	18,8	18,8	29,0	29,0	29,0	29,0
97	34,8	26,8	27,0	24,3	41,5	38,8	45,8	35,3
218	24,1	23,7	27,6	23,8	42,3	46,0	43,7	40,3
403	25,1	24,8	23,4	22,0	60,9	57,9	53,4	41,5
510	23,8	23,3	26,2	21,5	70,4	62,0	63,3	54,3
651	35,5	32,0	29,0	28,3	70,9	64,3	64,3	51,0
725	35,0	35,3	34,3	28,7	73,0	72,3	68,8	58,8
Media	28,1	26,3	26,6	23,9	55,4	52,9	52,6	44,3
Variación %		-6,4	-5,4	-15,1		-4,6	-5,1	-20,1
Análisis de Varianza	a	a	a	b	a	a	a	b

En *Washingtonia robusta*, se observa el mismo comportamiento que en *Chamaerops humilis*. Así pues, los valores medios en altura se ven reducidos progresivamente a medida que se aumenta la salinidad en el agua de riego. Obteniéndose unos valores medios de 55,4 cm para el control y de 44,3 cm para el tratamiento salino S₃. Esta disminución de la altura, supone un porcentaje de reducción del 20,1% en el tratamiento S₃ con respecto al control (tabla 4.1.6). El análisis de la varianza muestra una reducción significativa de los valores de altura, sólo en el tratamiento S₃ con respecto al control.

4.1.4. Efecto de la salinidad sobre el número y tamaño de hojas.

Otros parámetros que influyen en el precio de venta de plantas ornamentales son el número de hojas y su tamaño. Comparando ambas especies, se observa que *washingtonia* tiene menos hojas que *chamaerops* en el periodo global de dos años (tabla 4.1.7). Si analizamos el mismo parámetro con respecto al tiempo, en ambas especies se produce un aumento, en el número de hojas, durante el segundo año. En *chamaerops* se calcula una media, en control, de 6,4 hojas durante el primer año y de 10,0 hojas durante el

segundo año, mientras que *washingtonia* aumenta el número de hojas de 6,4 a 7,5, en el segundo año (tabla 4.1.7).

Tabla 4.1.7. Número de hojas de las *Palmaceas Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* para los distintos niveles salinos del agua de riego. Los valores son medias de 4 repeticiones. Letras distintas para la misma especie se corresponden con diferencias significativas según el Test de Tukey_{0,05}.

DÍAS	NÚMERO HOJAS							
	<i>CHAMAEROPS</i>				<i>WASHINGTONIA</i>			
	2 dSm ⁻¹	4 dSm ⁻¹	6 dSm ⁻¹	8 dSm ⁻¹	2 dSm ⁻¹	4 dSm ⁻¹	6 dSm ⁻¹	8 dSm ⁻¹
1	3,3	3,3	3,3	3,3	5,3	5,3	5,3	5,3
97	6,8	5,0	5,5	6,3	6,5	5,3	6,0	5,0
218	6,8	7,5	7,0	7,3	5,8	4,8	4,7	5,5
403	9,0	8,3	8,0	6,0	8,3	7,5	5,8	5,5
510	8,5	8,0	8,9	7,0	6,8	5,5	5,7	6,3
651	10,8	11,0	10,3	8,3	7,8	7,0	4,3	6,5
725	11,8	11,3	11,7	13,3	7,3	8,0	7,3	7,8
Media global (1-725)	8,1	7,8	7,8	7,4	6,8	6,2	5,6	6,0
Variación %		-4,4	-3,7	-9,3		-8,9	-18,1	-12,1
Análisis de Varianza	a	a	a	a	a	ab	b	b

Con el aumento de la salinidad en el agua de riego, tanto *Ch. humilis* como *W. robusta* reducen el número de hojas. Pero estas reducciones sólo son significativas para los niveles salinos S₂ y S₃ en *washingtonia*.

El área media por hoja es mucho mayor en *washingtonia* que en *chamaerops*, así en control (445,2 vs 55,3 cm²/hoja). Durante el primer año, se calcula en *chamaerops* un área media por hoja, en control, de 29,4 cm²/hoja y de 79,0 cm²/hoja durante el segundo año, mientras que *washingtonia* aumenta el área media por hoja de 230,7 cm²/hoja a 667,2 cm²/hoja, en el segundo año (tabla 4.1.8).

Con el aumento de la salinidad en el agua de riego, tanto *Ch. humilis* como *W. robusta* reducen significativamente su área media por hoja en el tratamiento salino S₃ con respecto al control (26,2 vs 42,2%, respectivamente) (tabla 4.1.8)

Los posteriores estudios: distribución de biomasa y elementos minerales; análisis de crecimiento y nutrición, se han realizado comparando el control C (2 dS/m) y el nivel salino S₃ (8 dS/m), ya que para este último tratamiento los

efectos de la salinidad son significativos en la biomasa, altura de la planta y tamaño foliar.

Tabla 4.1.8. Relación Área media de hoja (cm²/hoja) de las *Palmaceas Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* para los distintos niveles salinos del agua de riego. Los valores son medias de 4 repeticiones. Letras distintas para la misma especie se corresponden con diferencias significativas según el Test de Tukey_{0,05}.

DÍAS	ÁREA MEDIA DE HOJA (cm ² /hoja)							
	CHAMAEROPS				WASHINGTONIA			
	2 dSm ⁻¹	4 dSm ⁻¹	6 dSm ⁻¹	8 dSm ⁻¹	2 dSm ⁻¹	4 dSm ⁻¹	6 dSm ⁻¹	8 dSm ⁻¹
1	14,9	14,9	14,9	14,9	123,9	123,9	123,9	123,9
97	32,0	22,5	15,8	10,2	137,7	155,8	189,7	85,5
218	24,3	36,3	40,6	27,5	185,5	288,9	320,1	203,0
403	46,6	40,4	53,6	22,9	475,5	331,0	324,0	155,3
510	84,8	67,9	60,9	51,5	531,1	521,9	716,9	358,5
651	94,4	81,4	74,9	88,9	667,9	972,4	931,8	378,2
725	90,2	88,4	98,2	69,9	994,5	879,4	799,6	497,0
Media global (1-725)	55,3	50,3	51,3	40,8	445,2	467,6	486,6	257,3
Variación %		-9,1	-7,3	-26,2		5,0	9,3	-42,2
Análisis de Varianza	a	ab	ab	b	a	a	a	b

4.1.5. Discusión sobre tolerancia a la salinidad.

En primer lugar, cabe señalar las diferencias morfológicas de las dos especies elegidas. El palmito presenta menor porte que washingtonia, caracterizado, en el control (2 dS m⁻¹), por aproximadamente una biomasa cuatro veces menor, la mitad de altura y un tamaño foliar, al final del experimento, 11 veces menor.

En la revisión bibliográfica no se ha encontrado información precisa respecto a la resistencia a la salinidad de estas especies. Tras las inundaciones de los viveros de Key West (Florida) provocadas por el huracán Betsy en 1965, se observó que las especies de washingtonias no tuvieron necrosis por salinidad y crecieron muy vigorosas con posterioridad, mientras que *Ch. humilis* resultó con ligeras necrosis en las puntas de las hojas (Koebernick., 1966). Cañizo, (2002), basado en observaciones de campo cataloga a *W. robusta* como tolerante a la salinidad, no en vano su hábitat es el desierto de Méjico, donde las aguas tienen elevada salinidad. Por el contrario *Ch. humilis* es citada como tolerante a la brisa salina, su hábitat es la costa mediterránea. Para el uso de palmeras en jardinerías y paisajismo, guías de

universidades como las de Florida y Hawai (Bezona y col., 2001) catalogan a la *Washingtonia robusta* como tolerante a la salinidad y a *Chamaerops humilis* como moderadamente tolerante.

El conocimiento de la resistencia a la salinidad de las especies vegetales permite la preparación de directrices para su cultivo. Dichos valores de tolerancia son usados para calcular los requerimientos de lixiviación que permitan mantener un cultivo entre el 90 y 100% de su rendimiento potencial (Rhoades, 1974; Rhoades y Merrill, 1976) cuando se usan aguas de riego salinas. En el otro extremo, si los datos de tolerancia hacen prever, de forma inevitable, pérdidas de rendimiento potencial del 50% o superiores, el cultivo debe ser desechado por inviable.

La respuesta de las plantas a la salinidad puede ser evaluada por diversos parámetros como: peso fresco, peso seco, altura, producción de cosecha, etc. La variación de los rendimientos de estos parámetros con los niveles salinos puede seguir modelos matemáticos sigmoidales (Osawa, 1965; McElgunn y Lawrence, 1973), exponenciales (Brown y Bernstein, 1953) o lineales (Maas y Hoffman, 1977; Feinermann y col., 1982; Nieves, M., 1990).

Este último modelo, el lineal de Maas y Hoffman (1977), es el más utilizado. Los valores de salinidad umbral y la pendiente de la recta que determina la disminución del rendimiento relativo con la salinidad del suelo o del agua de riego, han sido publicadas por laboratorios (USSLS, 1954; Bernstein, 1964; Maas, 1983) y otras instituciones (De Forges, 1970; FAO, 1987).

Los rendimientos relativos en la producción de biomásas, encontrados para las aguas de riego de 4, 6 y 8 dS/m, muestran una tendencia lineal con elevados coeficientes de determinación (R^2). Esto indica que la tolerancia a la salinidad de *Ch. humilis* y *W. robusta*, siguen el modelo lineal de Maas y Hoffman (1977), frente al modelo sigmoidal o exponencial. Furr y Rean (1968) observaron que en plantas jóvenes de palmera datilera la disminución del crecimiento (elongación foliar) fue lineal con el incremento de la salinidad.

Los menores valores de R^2 , se obtienen con los datos del primer periodo (1-403 días), 0,88 para *Ch. humilis* y 0,84 para *W. robusta* y los mayores para

el segundo año (403-725 días), 0,99 para *Ch. humilis* y 0,95 para *W. robusta*. El mayor tiempo de exposición a la salinidad de las plantas recolectadas en el segundo año, puede ser responsable de la mayor precisión en el ajuste de los datos a la recta. Las pendientes de las rectas tienen valores absolutos mayores en el primer periodo que en el segundo, tanto para *chamaerops* (9,1 vs 7,5%/dSm⁻¹) como para *washingtonia* (10,7 vs 9,7%/dSm⁻¹). Estas diferencias podrían estar mostrando una mayor sensibilidad a la salinidad de las plantas más jóvenes. Aunque el rendimiento máximo puede variar de año en año, por las variaciones en las condiciones del suelo, del medioambiente o de manejo del cultivo, el uso de rendimientos relativos para la determinación de la pendiente hace que se deba esperar una relativa constancia de año en año. Es decir, los rendimientos absolutos de cada nivel salino suben o bajan con el año, pero los rendimientos relativos respecto al control, permanecen invariables. Por ello la pendiente, en ocasiones, se calcula como la media de las relativamente constantes pendientes, obtenidas en diversos años consecutivos. Las variaciones con el tiempo de nuestras pendientes, de un 18% para *chamaerops* y del 10% para *washingtonia*, pueden deberse a un comportamiento más sensible a la salinidad de las plantas más jóvenes. Las plantas más viejas tienen un sistema de raíces más desarrollado, y pueden tener más habilidad para absorber el agua y tolerar las sales. La tolerancia a la salinidad puede variar con la etapa de crecimiento. Así al pasar de la etapa de germinación o jóvenes a la adulta algunas variedades de trigo (*Triticum vulgare*) y cebada (*Hordeum vulgare*) pasan de tolerancia mediana a alta, la remolacha (*Beta vulgaris*) y el maíz (*Zea mays*), de baja a mediana. Otros cultivos por el contrario no cambian como por ejemplo la habichuela (*Vicia faba*) con tolerancia baja, el arroz (*Oryza sativa*) con mediana y el sorgo (*Sorghum vulgare*) con alta.

Para el global de los datos de la biomasa, *Ch. humilis* tuvo un valor de salinidad umbral de 2,7 dS/m y una pendiente del 7,0%, con una R² de 0,99. El coeficiente de determinación del periodo global es próximo al obtenido para el segundo año y las pendientes se le diferencian en unas décimas. Por ello la tolerancia del periodo global es equivalente sólo a la del segundo periodo.

En *W. robusta* el valor umbral es de 3,3 dS/m y la pendiente del 9,5%, con una R^2 de 0,92. Estos dos últimos datos son, como ocurría en *Ch. humilis*, muy próximos a los obtenidos con los datos del segundo año.

Debido a la menor tolerancia a la salinidad de las plantas jóvenes de palmito y washingtonia sería recomendable que los viveros utilizaran para su producción durante el primer año aguas de riego con CEa de 2 dS/m y para el segundo año se pueden utilizar CEa de 4 dS/m para chamaerops y 4,5 dS/m para washingtonia, ya que los rendimientos potenciales no serían inferiores al 90% (tabla 4.1.5).

Con la ecuación de tolerancia a la salinidad del riego, obtenida a partir de los datos globales (1-725 días), se han estimado los rendimientos para sus correspondientes salinidades del suelo. La conductividad eléctrica del extracto saturado del suelo fue estimada como 1,5 veces la del agua. Este factor corresponde a una fracción de lixiviación entre 0,15 y 0,20. En suelos con yeso natural, las plantas pueden tolerar aproximadamente 2,0 dS/m de salinidad del suelo (FAO, 1987), por encima de los valores dados en la tabla 4.1.5.

De acuerdo con lo antes citado, se estima una salinidad umbral para la salinidad del suelo de 4,0 y 5,0 dS/m en *Ch. humilis* y *W. robusta* respectivamente. Las pendientes para la salinidad del suelo fueron de 4,7 y 6,4 % para *Ch. humilis* y *W. robusta* respectivamente.

Los grupos de tolerancia relativa, propuestos por Maas (1984), con una salinidad umbral para el suelo entre 3,0 y 6,0 dS/m corresponden a cultivos moderadamente tolerantes. De acuerdo con esta clasificación y lo mostrado por la tabla 4.1.5 y las figuras 4.1.3 y 4.1.4, *Ch. humilis* y *W. robusta* son plantas moderadamente tolerantes a la salinidad, si bien el menor valor umbral de la 1ª respecto a la 2ª (2,7 vs 3,3 dS/m) y los menores rendimientos relativos a valores de CEa entre el umbral y 6,0 dS/m, indican que *Ch. humilis* es menos tolerante a la salinidad que *W. robusta*, en dicho intervalo de salinidad media. Sin embargo, para salinidad alta (CEa > 6 dS/m) el chamaerops resulta algo más tolerante que washingtonia (tabla 4.1.5).

Dentro de las palmeras existen tolerancias a la salinidad bien distintas. Así la altura y el peso seco de las plantas jóvenes de *Syagrus romanzoffiana*

disminuyeron linealmente con una pendiente del 10% cuando la salinidad del agua se incrementó de 0,25 a 6,2 dS/m (Broschat y Donselman, datos no publicados; en Broschat y Meeron, 2000). En el otro extremo las plantas jóvenes de palmera datilera regadas con aguas de 39 dS/m sólo disminuyeron el crecimiento en un 40%. Sin embargo, la palmera datilera clasificada como tolerante a la salinidad, aunque tiene un umbral de CEa = 2,7 dS/m, similar a *Ch. humilis* y *W. robusta*, tiene una pendiente menor de 5,5 % para CEa (3,6% para CEe) (FAO, 1987). En condiciones naturales también se dan casos excepcionales, así *Nypa fruticans* crece parcialmente sumergida en el mar y especies como *Cocos nucifera* crece en las playas.

El efecto de la salinidad sobre la altura del palmito y la washingtonia, fue menos acusado que sobre la biomasa, ya que la altura sólo fue reducida significativamente para el nivel salino S₃ (8 dS/m). En respuesta a la salinidad de 4 y 6 dS/m hay una pérdida de la biomasa sin que afecte significativamente al tamaño de las plantas.

Chamaerops y *washingtonia* son utilizadas como plantas ornamentales en jardinería y paisajismo (Cañizo, 2002). Su valor comercial depende no solo de su altura sino también del aspecto de sus hojas. La salinidad, a lo largo de los dos años experimentales, no llegó a producir necrosis en las hojas de las dos *Palmaceas*, sin embargo si afectó al número de hojas y su tamaño. *Chamaerops* no redujo el número de hojas de forma significativa con la salinidad del agua de riego, mientras que *washingtonia* fue más sensible al tener reducciones significativas con aguas de 6 y 8 dS/m. Estos resultados están en concordancia con los observados en diversas variedades de palmeras datileras, donde la reducción significativa en el número de hojas con la salinidad se produjo sólo en los niveles salinos más elevados y para los tratamientos de mayor duración (Aljuburi, 1992). Por otro lado, la salinidad redujo significativamente el tamaño de las hojas en ambas palmeras únicamente en el nivel salino de 8 dS/m, siendo dicha reducción de un 26 % en *chamaerops* y un 42 % en *washingtonia*. En palmeras jóvenes datileras, Furr y Ream (1968), observaron una reducción lineal de la elongación foliar a partir de aguas de riego de 6,5 dS/m. Palmeras similares regadas en campo con aguas de 11 dS/m, redujeron la velocidad de crecimiento foliar al 50 % de las plantas

control (Furr y col., 1966). La pérdida significativa de altura de las plantas en S₃, anteriormente citada, pudo ser consecuencia de esta reducción en el tamaño de las hojas, ya que en los niveles salinos inferiores a S₃, ninguno de estos dos parámetros tuvieron reducciones significativas. A este respecto cabe citar a Ingestad y Lund (1979), quienes concluyeron que el N influye primariamente al desarrollo del área foliar la cual consecuentemente controla otros crecimientos y actividades metabólicas. En consecuencia, debido a la pérdida de tamaño de las hojas y de la altura de la planta, es aconsejable no usar en ningún caso aguas de riego que superen los 6 dS/m, ya que de lo contrario se produciría una gran depreciación en el valor ornamental de chamaerops y washingtonia.

Las observaciones de campo mostraban una mayor resistencia a la salinidad de washingtonia, sin embargo en nuestro estudio, con aguas de 8 dS/m el palmito tiene más rendimiento relativo en biomasa respecto al control y una menor pérdida de superficie foliar. Para profundizar en las causas de estas diferencias de comportamiento entre las dos especies es necesario conocer en que medida la salinidad puede haber alterado la distribución de la biomasa entre los órganos de asimilación, así como si el crecimiento ha favorecido la dilución nutrientes minerales y/o iones tóxicos.

4.2. EFECTO DE LA SALINIDAD SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA Y ELEMENTOS MINERALES.

4.2.1. Distribución de biomasa en raíz, tallo y hojas.

Comparando los valores porcentuales de raíz, tallo y hoja entre ambas especies, se observa que en el tratamiento control, *Chamaerops humilis* posee aproximadamente el mismo porcentaje (%) de biomasa foliar que *Washingtonia robusta* (43,2 vs 41,7%), pero mucho más en raíz (43,1 vs 17,7%) y menos en tallo (13,7 vs 40,6%). Comparando ambas especies en el tratamiento S₃ ocurre algo parecido (figura 4.2.1.a y b).

Chamaerops humilis no presenta diferencias importantes entre el tratamiento control y S₃, manteniéndose los valores relativos de raíz, tallo y hoja aproximadamente iguales, sin que los cambios sean significativos (figura 4.2.1.a).

En *Washingtonia robusta*, se aprecian diferencias significativas en los valores porcentuales de raíz y tallo con la salinidad pero no en las hojas. Los valores porcentuales de raíz, para el tratamiento control y salino, son de un 17,7% y un 23,0% respectivamente y para el tallo del 40,6% y 35,2% respectivamente. Sin embargo, los valores porcentuales de hoja, entre el tratamiento control y salino se mantienen prácticamente constantes (41,7 vs 41,8%) (figura 4.2.1.b).

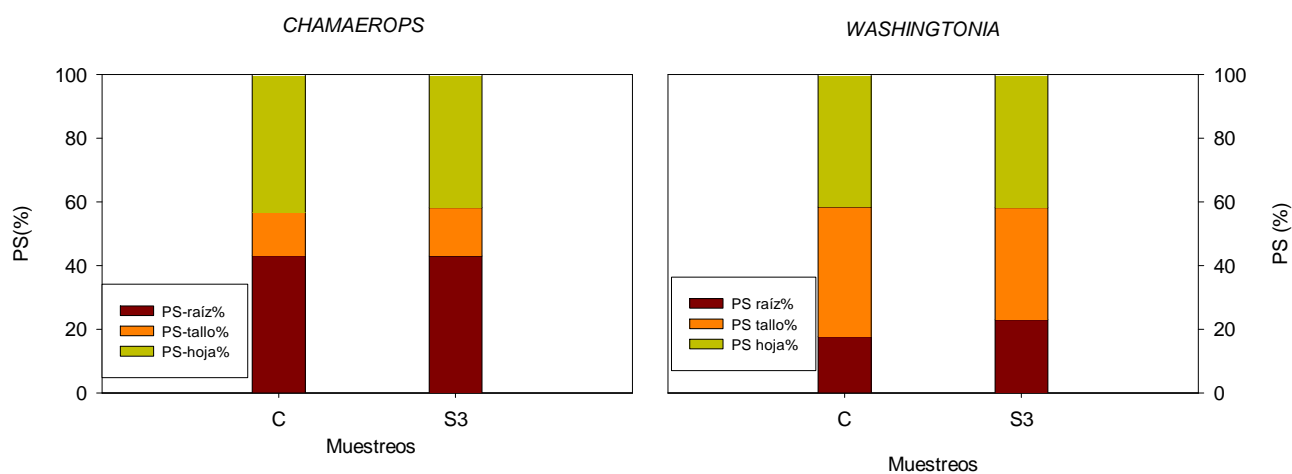


Figura 4.2.1. Valores medios de la distribución porcentual de la raíz, tallo y hoja en *Chamaerops humilis* (a) y *Washingtonia robusta* (b) en condiciones control (2 dSm⁻¹) y S₃ (8 dSm⁻¹). Los valores son medias de 7 muestreos con 4 repeticiones (n = 28).

En la figura 4.2.2.a se exponen las diferencias encontradas en los valores porcentuales de raíz, tallo y hoja entre los tratamientos S_3 y C, para *Chamaerops humilis*.

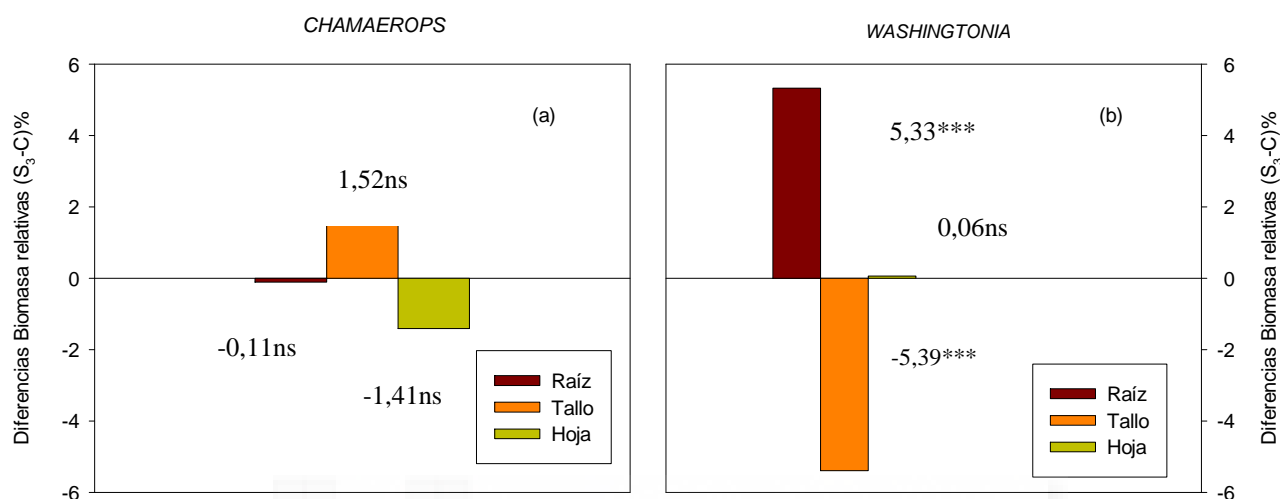


Figura 4.2.2. Diferencias entre los tratamientos control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}) de los % de biomasa de cada órgano de la planta, en *Chamaerops humilis* (a) y *Washingtonia robusta* (b). *** indica efecto significativo al nivel de probabilidad 0,1% y ns indica diferencias no significativas al nivel de probabilidad del 5%.

Como se puede observar se ha producido con la salinidad un ligero aumento porcentual de tallo del 1,52% y una ligera reducción de los porcentajes de biomasa foliar del 1,41% y de biomasa de raíz del 0,11%. Pero estos valores analizados estadísticamente no han resultados significativos.

En *Washingtonia robusta* se ha producido un aumento porcentual de raíz en el tratamiento S_3 del 5,33% con respecto al control y una reducción en la biomasa del tallo del 5,39%. Las variaciones porcentuales observadas en raíz y tallo entre el tratamiento S_3 y C son significativas (figura 4.2.2.b).

Las fotografías 4.2.1 y 4.2.2 muestran el desarrollo vegetativo del *Chamaerops humilis* y de la *Washingtonia robusta* en los tratamientos control (2 dSm^{-1}), S_1 (4 dSm^{-1}), S_2 (6 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}) al final del experimento.



Fotografía 4.2.1. Desarrollo vegetativo de *Chamaerops humilis* en condiciones de control (2 dSm^{-1}), S_1 (4 dSm^{-1}), S_2 (6 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).



Fotografía 4.2.2. Desarrollo vegetativo de la *Washingtonia robusta* en condiciones de control (2 dSm^{-1}), S_1 (4 dSm^{-1}), S_2 (6 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).

4.2.2. Cocientes estáticos (PA/R Y H/R).

Los valores de las relaciones, entre la masa seca de la parte aérea y de la raíz (PA/R) y de la masa seca foliar y de la raíz (H/R), son parámetros que nos permiten estudiar la influencia de los tratamientos salinos sobre el equilibrio entre los órganos.

Se observa un comportamiento distinto de las dos especies con respecto a los coeficientes estáticos. En *Chamaerops humilis* (figura 4.2.3.a) el coeficiente PA/R es 1,4 para los tratamientos control y salino, al igual que el coeficiente H/R cuyo valor es de 1,0 para ambos tratamientos.

Sin embargo, en la *Washingtonia robusta* (figura 4.2.3.b) la salinidad produce una disminución importante de la relación PA/R y de la H/R. Siendo los valores de PA/R para los tratamientos control y salino de 5,0 y 3,7, respectivamente y los valores del coeficiente H/R de 2,4 y 1,9, respectivamente.

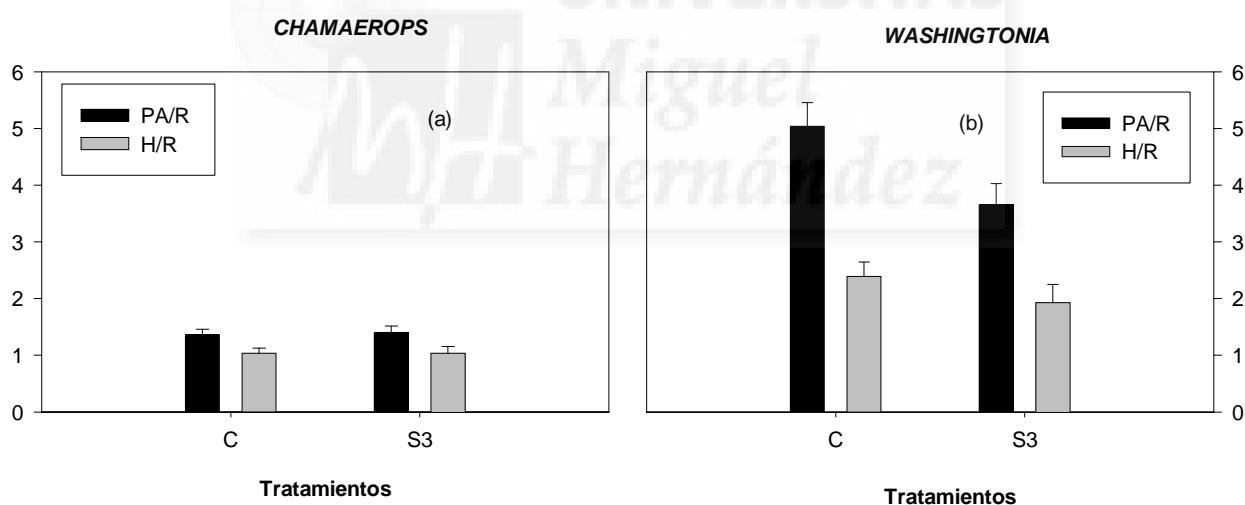


Figura 4.2.3. Valor medio de la relación parte aérea/raíz (■) y de la masa foliar/raíz (■) para *Chamaerops humilis* (a) y *Washingtonia robusta* (b). Los valores son medias de 7 muestreos con 4 repeticiones (n = 28). Las barras de error representan \pm el error estándar de la media.

4.2.3. Contenido de iones fitotóxicos (Cl^- , Na^+).

La tabla 4.2.1 muestra los contenidos, en chamaerops y washingtonia, del ión Cl^- (mmol), en las distintas partes de las plantas, para el tratamiento control y salino. En ambas especies se producen reducciones significativas en todas las partes de la planta, excepto para washingtonia en raíz.

El contenido total de ión Na^+ (mmol) (tabla 4.2.2) se reduce significativamente, con la salinidad, en chamaerops y washingtonia. Analizados los contenidos en las diversas partes de la planta, tenemos que chamaerops presenta reducciones significativas en la raíz (18,2%) y washingtonia en tallo (44,0%) y hoja (52,8%).

4.2.4. Contenido de nutrientes (N, P, K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}).

Los contenidos totales y parciales de los macronutrientes N, P y K^+ (mmol) se reducen significativamente con la salinidad, excepto para washingtonia con el P en raíz, tallo y total (tabla 4.2.3, 4.2.4 y 4.2.5).

Los nutrientes Ca^{2+} y Mg^{2+} presentan reducciones significativas en los contenidos totales y parciales de la planta, con la salinidad, excepto para chamaerops con el Ca^{2+} en tallo y Mg^{2+} en hoja y para washingtonia con el Mg^{2+} en raíz (tabla 4.2.6 y 4.2.7)

4.2.5. Distribución de elementos minerales.

En la figura 4.2.4, se exponen las diferencias encontradas en los valores porcentuales de raíz, tallo y hoja entre los tratamientos S_3 y C, referentes a iones fitotóxicos y nutrientes, en chamaerops. Se puede observar, que se produce con la salinidad, un aumento porcentual significativo de los iones fitotóxicos Cl^- y Na^+ en tallo, siendo éstos del 1,3% y el 1,2% respectivamente y una disminución de Na^+ en raíz del 3,2%. En cuanto a los nutrientes, sólo se producen diferencias porcentuales significativas en Ca^{2+} y Mg^{2+} Los contenidos porcentuales de Ca^{2+} en tallo, aumentan con la salinidad un 3,8%, pero en raíz disminuyen un 6,5%. También los contenidos porcentuales de Mg^{2+} se reducen en raíz un 4,2% y aumentan en hoja un 4,3%.















En washingtonia (figura 4.2.5) se producen aumentos porcentuales significativos en raíz para los iones fitotóxicos y para todos los nutrientes. En tallo se produce una disminución significativa para Na^+ (4,7%) y para Mg^{2+} (4,9%). En la hoja se producen reducciones significativas para los iones fitotóxicos Cl^- y Na^+ del 6,0% y 7,1% respectivamente, también en los nutrientes P y K^+ se producen reducciones significativas de 7,8% y del 5,1% respectivamente.

4.2.6. Distribución de elementos minerales relativa a biomasa.

La distribución relativa a biomasa de un elemento, se calcula dividiendo el % obtenido de dicho elemento, en cada parte de la planta, entre el % de biomasa contenida en la misma parte de la planta. Si el cociente es <1 , indica que se está produciendo una dilución, es decir, disminuye la cantidad del elemento frente a la masa. Si por el contrario el cociente >1 , se está produciendo una concentración.

La tabla 4.2.8 muestra que la salinidad provoca, para chamaerops, un aumento significativo en hoja, de la cantidad de N y de Mg^{2+} frente a masa, ya que la distribución relativa a biomasa, en relación con el nitrógeno, pasa de 1,18 en el tratamiento control a 1,29 en el tratamiento salino, con relación al Mg^{2+} pasa de 0,95 a 1,11 y un aumento significativo de la distribución relativa a biomasa en Na^+ para el tallo (0,35 vs 0,41). Sin embargo, se producen diluciones con la salinidad en tallo para la distribución relativa a N (1,00 vs 0,78) y en raíz para la distribución relativa a Ca^{2+} (0,71 vs 0,56) y la distribución relativa a Mg^{2+} (1,01 vs 0,92).

En washingtonia (tabla 4.2.8) se aprecia una disminución significativa de la concentración de Cl^- , Na^+ , P y K^+ en hoja, con respecto a la biomasa y un aumento significativo del contenido de P y K^+ en tallo.

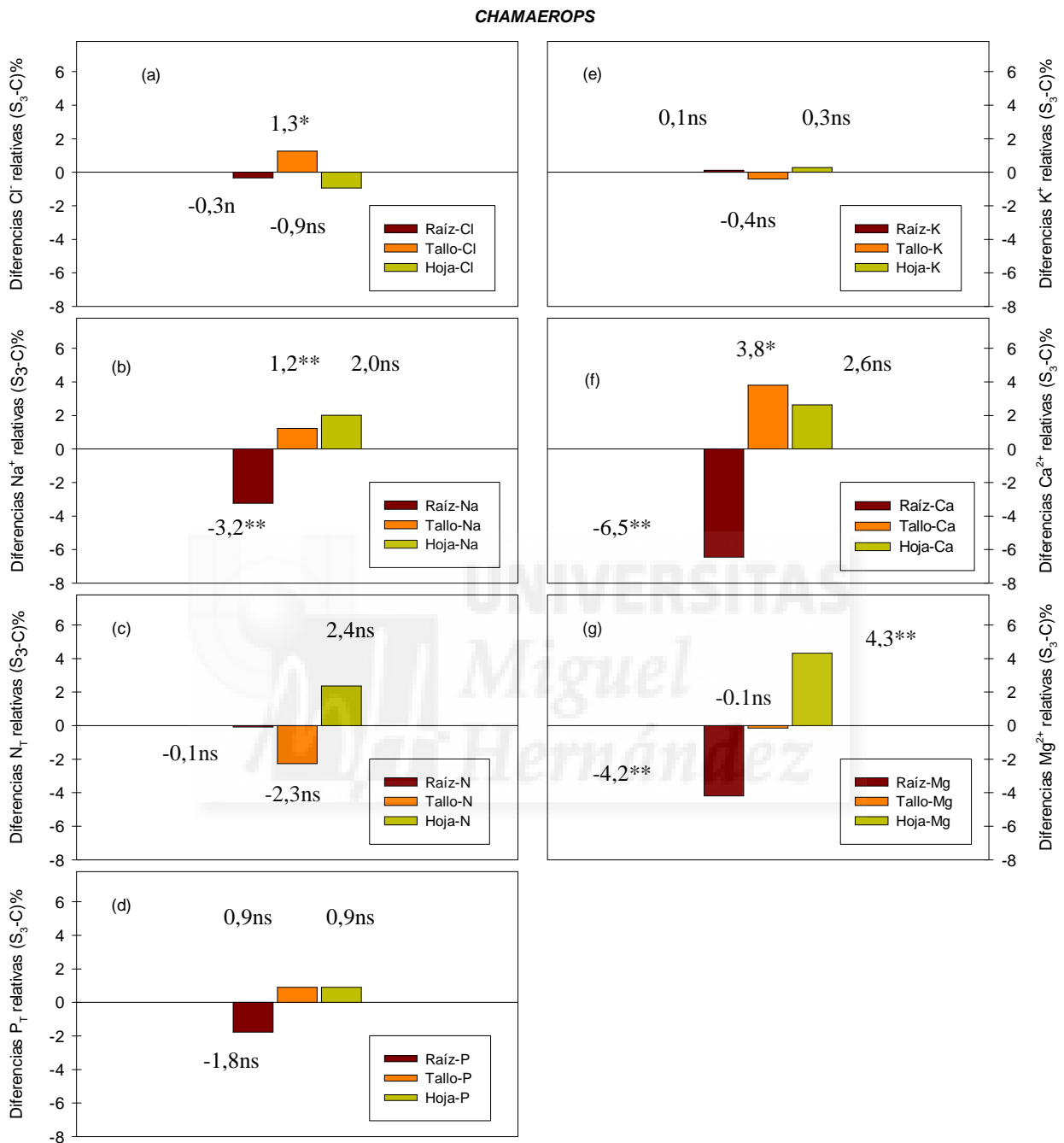


Figura 4.2.4. Diferencias entre los tratamientos control (2 dSm⁻¹) y S₃(8 dSm⁻¹) de los % de iones fitotóxicos y de nutrientes de cada órgano de la planta, en *Chamaerops humilis*. Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, P=0,05, **, P=0,01, *, P=0,001, ns indica no significativo a P=0,05.**

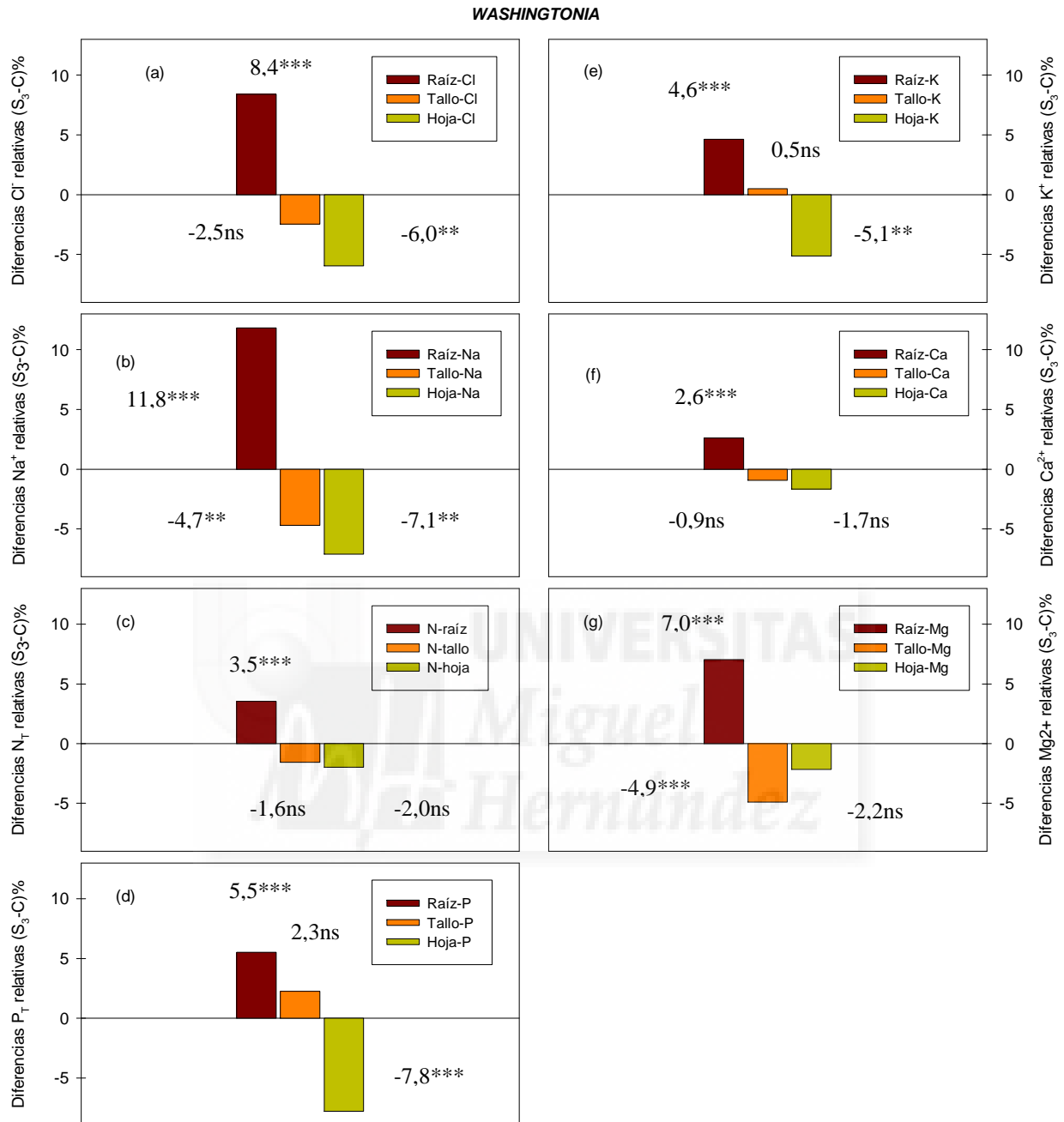


Figura 4.2.5. Diferencias entre los tratamientos control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}) de los % de iones fitotóxicos y de nutrientes de cada órgano de la planta, en *Washingtonia robusta*. Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, $P=0,05$, **, $P=0,01$, ***, $P=0,001$, ns indica no significativo a $P=0,05$.

Tabla 4.2.8. Distribución de elementos minerales relativa a biomasa (M) para condiciones control (2 dSm^{-1}) y salinas (8 dSm^{-1}) en las plantas *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta*. Los niveles de significación están indicados mediante asterisco: *, $P=0,05$, **, $P=0,01$, ***, $P=0,001$, ns indica no significativo a $P=0,05$.

		<i>CHAMAEROPS</i>			<i>WASHINGTONIA</i>		
		C	S ₃	Anova	C	S ₃	Anova
%Cl/%M	raíz	1,38	1,37	ns	1,25	1,34	ns
	tallo	0,55	0,62	ns	0,64	0,66	ns
	hoja	0,71	0,71	ns	1,19	0,98	**
%Na/%M	raíz	1,95	1,89	ns	2,55	2,51	ns
	tallo	0,35	0,41	*	0,52	0,48	ns
	hoja	0,23	0,29	ns	0,77	0,55	**
%N/%M	raíz	0,78	0,77	ns	0,85	0,81	ns
	tallo	1,00	0,78	*	0,38	0,39	ns
	hoja	1,18	1,29	*	1,76	1,68	ns
%P/%M	raíz	0,90	0,86	ns	0,85	0,91	ns
	tallo	0,90	0,91	ns	0,59	0,75	**
	hoja	1,07	1,13	ns	1,40	1,20	***
%K/%M	raíz	1,08	1,08	ns	1,06	1,02	ns
	tallo	0,57	0,53	ns	0,49	0,58	*
	hoja	1,01	1,06	ns	1,44	1,28	***
%Ca/%M	raíz	0,71	0,56	**	0,47	0,50	ns
	tallo	1,31	1,51	ns	0,61	0,69	ns
	hoja	1,07	1,22	ns	1,55	1,51	ns
%Mg/%M	raíz	1,01	0,92	*	1,03	1,11	ns
	tallo	0,90	0,88	ns	0,66	0,64	ns
	hoja	0,95	1,11	**	1,23	1,18	ns

4.2.7. Discusión de la partición de biomasa y elementos.

Partición de la biomasa.

Ambas especies de palmeras en condiciones óptimas de cultivo tuvieron el mismo porcentaje de biomasa foliar, sí bien *chamaerops* se diferenció por un menor tamaño de las hojas y por un mayor número de éstas. Sin embargo el resto de partes de la planta fue bien distinto en ambos tipos de palmeras. *chamaerops* al ser una planta de menor porte presenta a la vez menos % de biomasa en tallo y más en raíz que la *washingtonia*. En concordancia con ello tanto las razones parte aérea /raíz como hojas/ raíz fueron inferiores en *chamaerops* que en *washingtonia*. Así pues, ésta última presenta una marcada tendencia a un mayor desarrollo de la parte aérea y foliar que de la parte radicular. *Chamaerops* presenta el mismo porcentaje (%) de biomasa en hojas

y raíz ($H/R=1$), es decir entre los órganos de absorción de agua y de transpiración. Esta morfología de la planta muestra la mejor adaptación a la sequía de *Ch. humilis* frente a *W. robusta*, la cual tiene una relación $H/R=2,4$ (Cañizo, 2002).

Al nivel de salinidad S_3 (8 dS/m), las plantas de chamaerops no sufrieron cambios significativos en la distribución de su biomasa entre raíz, tallo y hojas. Por el contrario washingtonia aumentó el porcentaje de raíz a costa de la disminución de su tallo, ya que el porcentaje de hojas no cambió con la salinidad (figura 4.2.2 a y b). Este cambio en la morfología de la planta es el responsable de la pérdida significativa de altura al nivel S_3 de salinidad. Dicho cambio morfológico puede favorecer una mayor acumulación en la raíz de iones potencialmente tóxicos y por consiguiente una menor acumulación en las hojas, evitando así el efecto tóxico específico de las sales en las hojas. Al mismo tiempo el aumento del % de raíz puede ser una respuesta de la *W. robusta* a un déficit hídrico provocado por la elevada presión osmótica del agua salina. Brouwer, 1963, propuso su modelo del equilibrio funcional según el cual la falta de agua o nutrientes favorece el desarrollo de las raíces y la falta de luz favorece el crecimiento foliar.

Partición de los elementos minerales

Ch. humilis mostró menores contenidos en todos los nutrientes minerales que *W. robusta*, tanto en el total de planta como en cada una de sus partes (raíz, tallo y hoja). Dichos contenidos fueron coherentes con el menor tamaño de las plantas de chamaerops frente a la de washingtonia. Ambas especies mostraron valores de nutrientes de acuerdo con el modelo de partición, propuesto por Benner y Bazza (1988), según el cual influyen tres factores principales: 1) las diferencias en el grado de absorción de los nutrientes; 2) las diferencias específicas en la movilidad de los elementos dentro de la planta; y 3) las variaciones en los requerimientos nutritivos de los diferentes tejidos.

En condiciones salinas se redujeron significativamente los contenidos totales de todos los nutrientes minerales, incluidos los iones Cl^- y Na^+ , en las dos especies de palmeras (tablas 4.2.1-4.2.7). Dichas reducciones de los

contenidos minerales se produjeron en las diversas partes de la planta, raíz, tallo y hojas, si bien en algunos casos no llegaron a ser significativas. Para *Ch. humilis* las mayores reducciones por salinidad tuvieron lugar en los macronutrientes N, P y K^+ , seguidos de Ca^{2+} y Mg^{2+} y los menos afectados fueron Cl^- y Na^+ . En *washingtonia* el efecto de la salinidad sobre los contenidos de nutrientes tuvo un perfil diferente. Los más reducidos fueron N, K^+ y Ca^{2+} , seguidos de Cl^- , Na^+ y Mg^{2+} y el menos afectado fue el P. Ambos tipos de palmeras mostraron menores contenidos de Na^+ que de Cl^- , tanto en control como en S_3 , lo que muestra que estas palmeras tienen un mayor poder excluidor para el ión Na^+ .

El efecto de la salinidad sobre la distribución de nutrientes minerales entre los distintos órganos de la planta varió con el elemento químico y el tipo de palmera. En *Ch. humilis*, el Ca^{2+} y Mg^{2+} fueron los más afectados, reduciendo sus porcentajes en la raíz con la salinidad y aumentándolo en el tallo u hojas. En *W. robusta*, el efecto de la salinidad sobre la distribución de nutrientes minerales fue general y más acusado. Así la salinidad aumentó significativamente en la raíz los porcentajes de todos los nutrientes. Destacó por la magnitud de su partición los iones Cl^- y Na^+ , con aumentos en la raíz del 8,4 y 11,8 %, respectivamente y las consiguientes reducciones en hojas del 6 y 7 %, respectivamente (figuras 4.2.4 y 4.2.5).

Partición de elementos minerales relativa a biomasa.

La partición de nutrientes relativa a biomasa permite conocer en que medida estos cambios de partición de nutrientes son debidos a los cambios en el tamaño relativo de raíz, tallo y hojas.

En general, no hubo cambios significativos en la partición de nutrientes relativa a biomasa en ambas palmeras, de lo que se desprende que en general los cambios en la distribución de nutrientes estuvieron ligados a los cambios en los porcentajes de raíz, tallo y hojas.

En *Ch. humilis*, la salinidad no produjo cambios, ni en la partición de biomasa, ni en la mayoría de nutrientes minerales. Destacan las significativas reducciones en la raíz, de la distribución relativa a biomasa de Ca^{2+} y Mg^{2+} , como consecuencia de las reducciones en los porcentajes de dichos elementos

en la raíz, antes citados. Así como los aumentos en las hojas de la distribución relativa a biomasa de N y Mg^{2+} (tabla 4.2.8). Estos cambios en la distribución de nutrientes que no son proporcionales a la distribución de biomasa indicarían un efecto nutricional de la salinidad.

Por el contrario, en *W. robusta* la salinidad produjo significativos cambios en la distribución de biomasa, con aumento de la raíz y la reducción del tallo. Deficiencias en el suministro de nutrientes o agua pueden causar una redistribución del crecimiento de las plantas haciendo el crecimiento radicular más rápido que el de la parte aérea e incluso la forma de la raíz puede ser modificada para mejorar su eficiencia (Clarkson y Hanson, 1980). Este aumento en el porcentaje de biomasa de raíz puede justificar el aumento generalizado que hubo en los porcentajes de nutrientes en dicho órgano (figura 4.2.8). El hecho de que todos los valores de distribución relativa a biomasa para la raíz no tuvieran cambios significativos, muestran que los cambios en partición de nutrientes estuvieron ligados a los de la biomasa de la raíz. La mayor plasticidad de la morfología de las plantas de *washingtonia* en respuesta a la salinidad pudo haber evitado las reducciones significativas en los valores de distribución relativa a biomasa de los nutrientes en la raíz, a diferencia de lo ocurrido en *chamaerops*.

Por otro lado, las reducciones significativas de los cocientes % elemento / % biomasa de Cl^- y Na^+ en las hojas de *washingtonia* muestran una tendencia hacia la dilución de los iones tóxicos por crecimiento foliar, lo que con el tiempo evitaría la aparición del efecto tóxico específico. Las reducciones en los valores de distribución relativa a biomasa también afectaron al P y al K^+ foliar, lo que podría dar lugar a deficiencias y/o desequilibrios nutricionales. Las de Cl^- y Na^+ resultan beneficiosas para evitar el efecto tóxico, mientras que las de K^+ no, por su papel en la osmoregulación (Marschner, 1995). Un comportamiento similar en cuanto a reducir las concentraciones foliares de Cl^- , Na^+ , P y K^+ , fue observado en limoneros jóvenes (Cámara y col., 2004) y adultos (Nieves y col., 1990), debido al aumento del porcentaje de raíz y hojas provocado por el uso de un injerto intermedio.

Así la ausencia de proporcionalidad entre las concentraciones de Cl^- y Na^+ en el agua de riego y en las hojas, la ausencia de necrosis en ellas y la

tendencia a la dilución de estos iones por crecimiento foliar en *washingtonia*, descartan el efecto tóxico específico como causa de los distintos rendimientos en condiciones de estrés salino. Para identificar las características morfológicas, fisiológicas y bioquímicas que son responsables de las variaciones del crecimiento de las plantas o de sus cosechas, tanto entre especies como inducidas por el medio ambiente, se necesita un cuidadoso análisis de crecimiento. El conocimiento de la distribución del N y la biomasa entre los diversos órganos de la planta son necesarios para explicar las variaciones de la velocidad de crecimiento.



4.3. ANÁLISIS DE CRECIMIENTO CON RELACIÓN A LA BIOMASA.

4.3.1. Crecimiento estacional de la biomasa y del área media de las hojas.

En la figura 4.3.1 se ha representado la biomasa total en *Chamaerops humilis* para el tratamiento control y S_3 . En abcisas se indica la estación del año en que se hizo un muestreo a las plantas. La gráfica se ha dividido en 3 años naturales para mostrar los cambios de biomasa en cada uno de ellos. En la figura se observa una tendencia a aumentar la diferencia entre los valores de biomasa del control y el tratamiento salino S_3 , siempre a favor del tratamiento control. Así pues, mientras que en el primer año natural

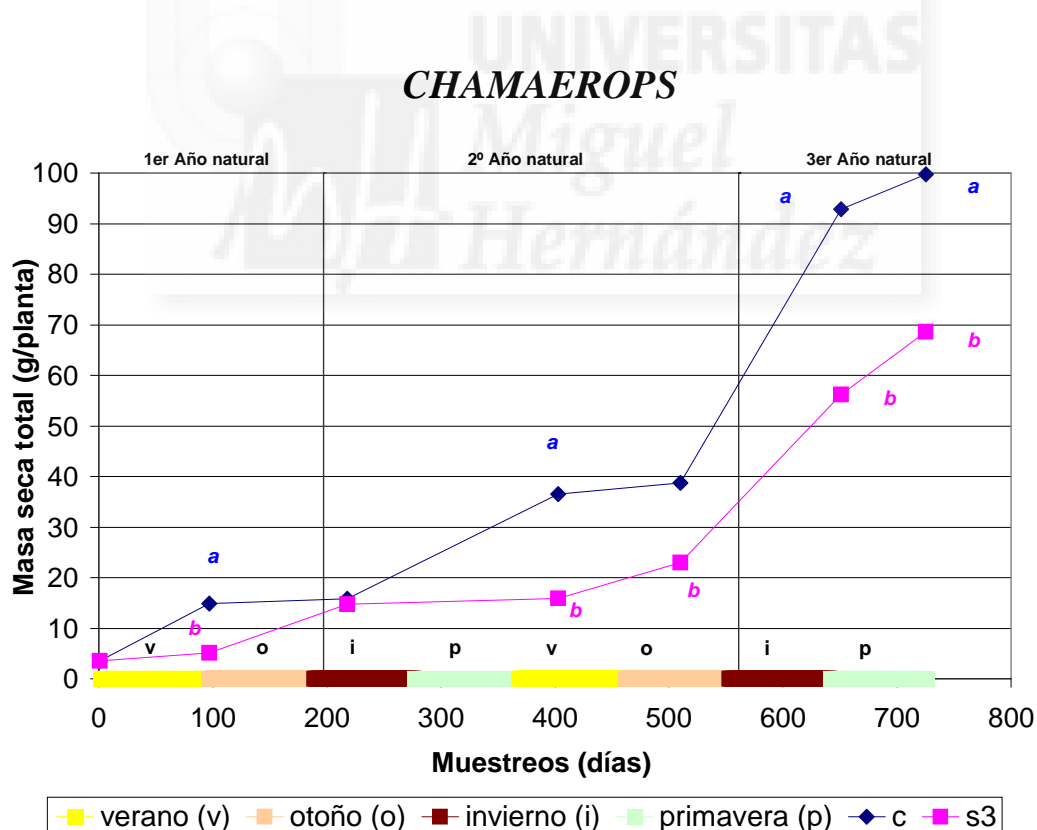


Figura 4.3.1. Evolución de la biomasa total (g/planta) en *Chamaerops humilis* de los tratamientos control (2 dSm^{-1}) y el tratamiento salino S_3 (8 dSm^{-1}) en relación a la estación del año natural. Letras distintas para un mismo muestreo indican diferencias significativas al nivel de probabilidad del 5%.

encontramos una diferencia de 4,9 g entre ambos tratamientos, en el segundo año natural esta diferencia se triplica y alcanza los 12,5 g. En el 3^{er} año natural la diferencia existente entre los tratamientos C y S₃, es de 33,9 g, por lo que es 7 veces mayor con respecto al 1^{er} año.

Por otra parte, se observa que el 3^{er} año natural supuso el mayor crecimiento tanto en el tratamiento control como el S₃. Parece existir una sincronización entre los periodos de crecimiento y parada en ambos tratamientos, coincidiendo el crecimiento con los periodos de primavera (p) y verano (v), mientras que en otoño (o) e invierno (i), encontramos una estabilización de dicho crecimiento.

En *Washingtonia robusta*, la evolución de la biomasa total presenta un comportamiento similar al descrito para el *Chamaerops humilis* (figura 4.3.2).

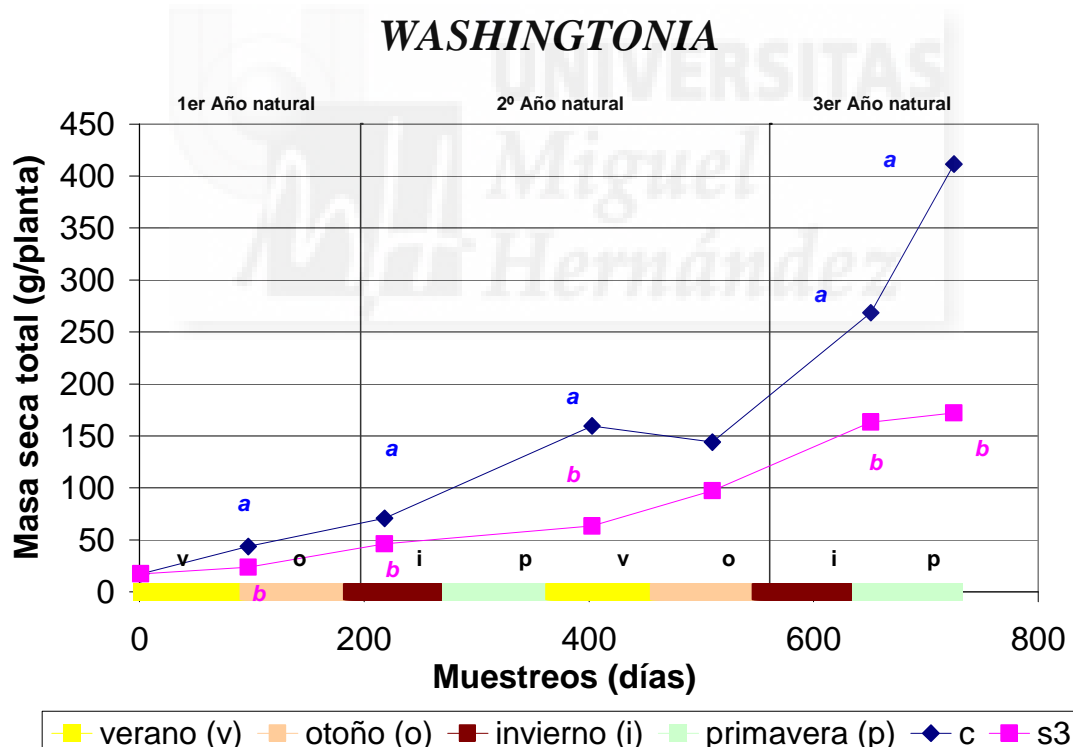


Figura 4.3.2. Evolución de la biomasa total (g/planta) en *Washingtonia robusta* de los tratamientos control (2 dSm^{-1}) y el tratamiento salino S₃ (8 dSm^{-1}) en relación a la estación del año natural. Letras distintas para un mismo muestreo indican diferencias significativas al nivel de probabilidad del 5%.

No obstante, en esta especie encontramos una mayor diferencia porcentual entre los valores de biomasa del tratamiento C y S₃, a medida que se prolonga el ensayo. En el segundo año natural esta diferencia es mayor que en el 1^{er} año, alcanzando los 55,7 g, pero en el 3^{er} año natural la diferencia existente entre los tratamientos C y S₃ es mayor todavía, alcanzando los 172,4 g, a pesar de no ser un año completo. Y aunque en el 3^{er} año natural el experimento llegó hasta junio, fue significativo el crecimiento de la primavera.

Con respecto al crecimiento estacional del área media de las hojas, en *Chamaerops humilis* (figura 4.3.3), se observa que las diferencias encontradas entre el tratamiento control y salino no son muy importantes. Éstas se duplican durante el segundo año y disminuyen durante el tercero.

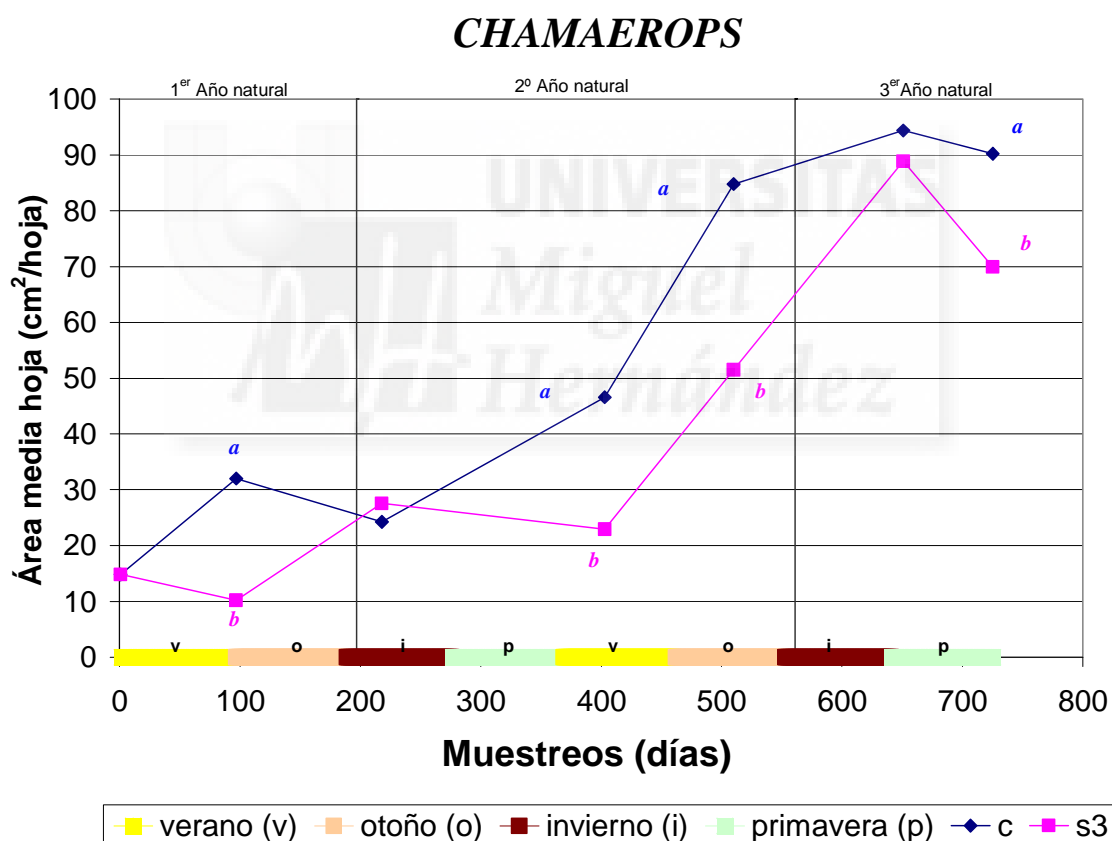


Figura 4.3.3. Evolución del área media de la hoja (cm²/hoja) en *Chamaerops humilis* de los tratamientos control (2 dSm⁻¹) y el tratamiento salino S₃ (8 dSm⁻¹) en relación a la estación del año natural. Letras distintas para un mismo muestreo indican diferencias significativas al nivel de probabilidad del 5%.

Sin embargo, en *Washingtonia robusta* (figura 4.3.4) las diferencias encontradas en el área media de las hojas entre el tratamiento control y salino

son muy parecidas a las diferencias encontradas en biomasa entre ambos tratamientos. En este caso, el 1^{er} año natural encontramos una diferencia de 26,1 cm²/hoja entre ambos tratamientos, en el 2^o año natural esta diferencia es mayor y alcanza los 158,5 cm²/hoja. En el 3^{er} año natural alcanza los 393,6 cm²/hoja.

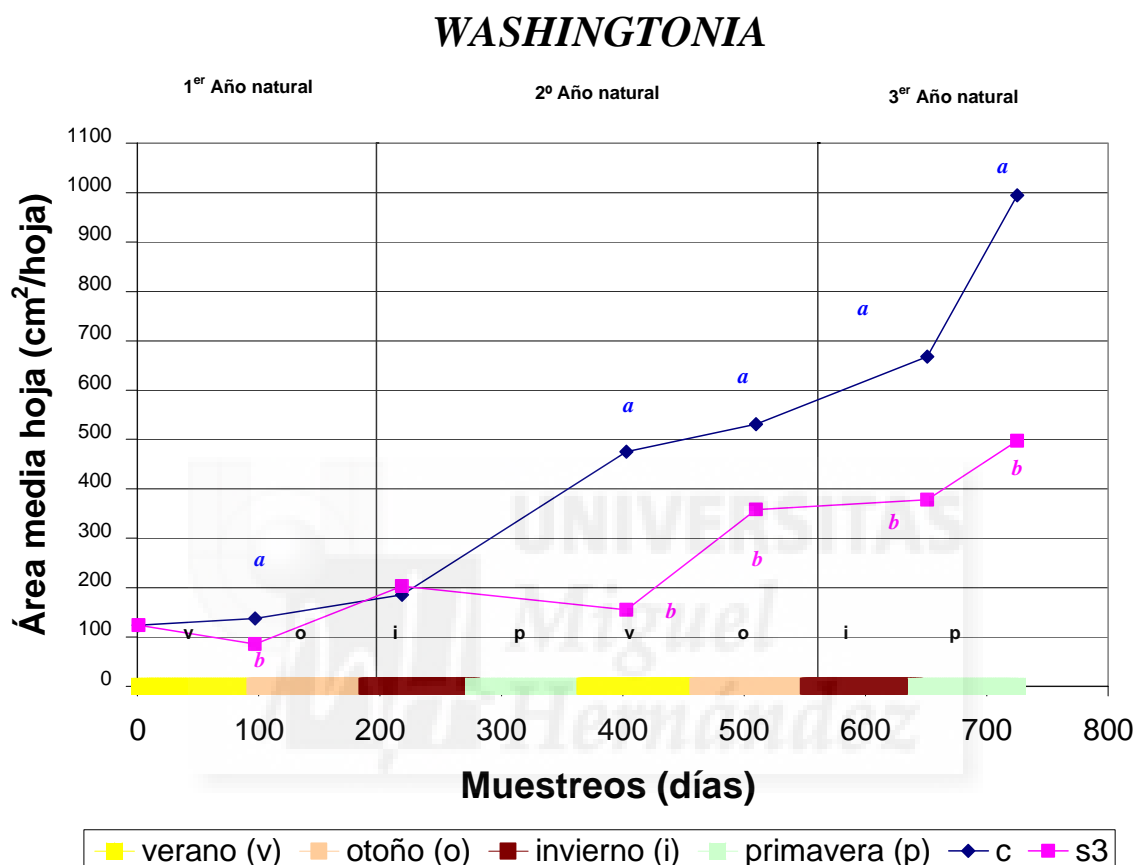


Figura 4.3.4. Evolución del área media de la hoja (cm²/hoja) en *Washingtonia robusta* de los tratamientos control (2 dSm⁻¹) y el tratamiento salino S₃ (8 dSm⁻¹) en relación a la estación del año natural. Letras distintas para un mismo muestreo indican diferencias significativas al nivel de probabilidad del 5%.

4.3.2. Tendencias de los datos experimentales.

Las tendencias en el tiempo fueron estimadas mediante un ajuste de regresión de la función de Richards [$f(t) = A^*(1+\exp(\beta-k*t))^{-1/v}$]. Donde los valores de (t) representan los días de tratamiento salino y f(t) a los valores de biomasa total, foliar, raíz, tallo, área foliar, altura, peso fresco foliar, número de hojas y área media de hoja. Las tablas 4.3.1 y 4.3.2 muestran los parámetros

de A , β , k “ y ” v de la función y sus correspondientes coeficientes de determinación (R^2) para *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta*.

Todas las ecuaciones muestran un alto coeficiente de determinación (R^2), siendo significativas al 95 % (*) y muy significativas al 99% (**), todas las funciones obtenidas. Ello nos indica que los valores obtenidos de la función ajustada pueden representar significativamente a los datos experimentales a efectos del cálculo de los parámetros de crecimiento.

Tabla 4.3.1. Valores de los parámetros A, β, k “ y ” v de la función de Richards $[f(t) = A \cdot (1 + \exp(\beta - k \cdot t))^{-1/v}]$ ajustada a los valores de biomasa total, foliar, raíz, tallo y de área foliar para *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}). R^2 es el coeficiente de determinación. Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, $P=0,05$ y **, $P=0,01$.

Medidas Crecimiento	Parámetros función Richards	CHAMAEROPS		WASHINGTONIA	
		2 dSm^{-1}	8 dSm^{-1}	2 dSm^{-1}	8 dSm^{-1}
Biomasa total	A	99,70	80,0	411,60	163,65
	β	-3,27	29,45	-0,28	46,98
	k	0,0	0,0	0,0	0,1
	v	0,01	9,58	0,18	21,00
	R^2	0,92*	0,95*	0,96*	0,99**
Biomasa raíz	A	45,43	28,66	54,30	40,59
	β	-2,36	34,84	-0,88	-2,50
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	0,03	11,83	0,13	0,03
	R^2	0,93*	0,92*	0,93*	0,99**
Biomasa tallo	A	25,0	15,0	126,45	77,26
	β	36,85	32,83	-3,22	-2,85
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	10,85	11,20	0,01	0,01
	R^2	0,91*	0,98**	0,94*	0,95*
Biomasa foliar	A	37,11	27,55	122,04	64,63
	β	18,91	46,35	7,31	29,03
	k	0,0	0,1	0,0	0,0
	v	7,30	17,14	3,23	17,27
	R^2	0,95*	0,94*	0,94*	0,92*
Área foliar	A	1070,68	940,05	8332,63	4000,0
	β	-5,31	35,92	4,89	39,32
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	0,00	12,00	1,83	21,49
	R^2	0,92*	0,91*	0,96*	0,98**

Tabla 4.3.2. Valores de los parámetros A, β , k “y” v de la función de Richards $[f(t) = A \cdot (1 + \exp(\beta - k \cdot t))^{-1/v}]$ ajustada a los valores de altura, peso fresco foliar, número de hojas y área media para *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm⁻¹) y S₃ (8 dSm⁻¹). R² es el coeficiente de determinación. Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, P=0,05 y **, P=0,01.

Medidas Crecimiento	Parámetros función Richards	CHAMAEROPS		WASHINGTONIA	
		2 dSm ⁻¹	8 dSm ⁻¹	2 dSm ⁻¹	8 dSm ⁻¹
Altura	A	35,00	30,56	86,00	58,75
	β	28,87	19,60	-1,52	3,17
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	44,36	39,44	0,19	4,79
	R ²	0,92*	0,90*	0,96*	0,92*
Peso fresco foliar	A	86,35	65,90	360,60	196,60
	β	2,91	46,36	2,07	9,19
	k	0,0	0,1	0,0	0,0
	v	0,96	15,42	0,88	4,44
	R ²	0,97*	0,95*	0,93*	0,93*
Número de hojas	A	10,34	13,4	7,3	7,8
	β	-2,90	26,74	63,90	32,36
	k	0,0	0,0	0,1	0,0
	v	0,05	19,19	177,01	72,41
	R ²	0,91*	0,91*	0,97*	0,94*
Área media hoja	A	90,53	75,07	994,50	497,00
	β	28,21	51,68	9,17	25,13
	k	0,0	0,1	0,0	0,0
	v	16,41	24,74	4,12	13,14
	R ²	0,93*	0,91*	0,97**	0,92*

4.3.3. Velocidad de crecimiento en altura.

La tabla 4.3.3 muestra que la velocidad de crecimiento absoluta en altura (Absolute growth rate, AGR_h) de la washingtonia, para el tratamiento control, es 2,7 veces superior a la AGR_h de chamaerops (8,0 vs 22,1 cm/año). Con el aumento de la salinidad en el agua de riego, la AGR_h disminuye en chamaerops y washingtonia, un 36,6 y 40,7%, respectivamente, al finalizar el periodo de ensayo. Si analizamos las variaciones de la AGR_h, con respecto al tiempo, al pasar del 1^{er} al 2^o año se observa que para el tratamiento control y salino, en *chamaerops*, aumenta la AGR_h un 24,1% y 8,2%, respectivamente y para washingtonia disminuye en un 39,7% y 20,1%, respectivamente.

La velocidad de crecimiento relativo en altura (Relative growth rate, RGR_h) expresada en $\text{cm cm}^{-1} \text{d}^{-1}$, define el crecimiento en términos de incremento en altura por unidad de altura inicialmente existente y tiempo. La expresión diferencial de la RGR_h es $(1/h) \cdot (dh/dt)$, donde h es la altura de la planta y t el tiempo. Los valores instantáneos se calculan ajustando la ecuación de Richards a la altura de la planta (tabla 4.3.2).

En la tabla 4.3.3, se muestran los valores medios obtenidos a partir de las funciones de Richards. En el tratamiento control se observa que la RGR_h en *washingtonia* es un 1,4 veces superior a la RGR_h en palmito ($0,32$ vs $0,46 \text{ cm cm}^{-1} \text{año}^{-1}$). Con el aumento de la salinidad en el agua de riego, la RGR_h disminuye en *chamaerops* y *washingtonia* un 31%, aproximadamente. Sin embargo, en *chamaerops* estas disminuciones son prácticamente constantes con el tiempo, pero *washingtonia* se reduce en un 39,3% el primer año ($0,66$ vs $0,40 \text{ cm cm}^{-1} \text{año}^{-1}$) y en sólo un 8,5%, durante el segundo año ($0,26$ vs $0,24 \text{ cm cm}^{-1} \text{año}^{-1}$). Con respecto al tiempo, el palmito y la *washingtonia* reducen sus RGR_h , siendo estas reducciones, para el tratamiento control, de un 8,4% en *chamaerops* y de un 60,7% en *washingtonia*.

Tabla 4.3.3. Valores de la Velocidad de crecimiento absoluta en altura (AGR_h) (cm/año) y Velocidad de crecimiento relativa en altura (RGR_h) ($\text{cm cm}^{-1} \text{año}^{-1}$) de las *Palmaceas Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).

	<i>CHAMAEROPS</i>				<i>WASHINGTONIA</i>			
	C		S_3		C		S_3	
	AGR_h	RGR_h	AGR_h	RGR_h	AGR_h	RGR_h	AGR_h	RGR_h
1^{er} año	7,2	0,33	4,9	0,23	27,5	0,66	14,5	0,40
2^o año	8,9	0,30	5,3	0,21	16,6	0,26	11,6	0,24
Media	8,0	0,32	5,1	0,22	22,1	0,46	13,1	0,32

4.3.4. Velocidad de crecimiento foliar (Número de hojas y tamaño).

La velocidad de crecimiento absoluta en número de hojas (AGR_n) (tabla 4.3.4) es inferior en *washingtonia* con respecto a *chamaerops* ($3,5$ vs $1,1$ hojas/planta y año) Con el aumento de la salinidad en el agua de riego, la

AGRn apenas varía en ambas especies. A lo largo del tiempo, en el tratamiento control la AGRn de *chamaerops* disminuye (5,9 vs 1,1 hojas/planta y año) mientras que en *washingtonia* no varía (1,2 vs 1,1 hojas/planta y año). En el tratamiento salino de *chamaerops* y *washingtonia* al pasar del primer al segundo año, aumenta la AGRn.

La velocidad de crecimiento relativo en número de hojas (RGRn) (tabla 4.3.4) es inferior en *washingtonia* con respecto a *chamaerops* (0,2 vs 0,6 hojas/hojas planta y año). Teniendo en cuenta el aumento de la salinidad en el agua de riego, la RGRn no varía con la salinidad ni en *chamaerops*, ni en *washingtonia*. A lo largo del periodo de experimentación, la RGRn permanece constante en el tratamiento salino de ambas especies y disminuye para el tratamiento control en *chamaerops*.

Tabla 4.3.4. Valores de la Velocidad de crecimiento absoluta en número de hojas (AGRn) (Nº hojas/planta y año) y Velocidad de crecimiento relativa en número de hojas (RGRn) (Nºhojas Nºhojas⁻¹ planta y año⁻¹) de las *Palmaceas Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm⁻¹) y S₃ (8 dSm⁻¹).

	<i>CHAMAEROPS</i>				<i>WASHINGTONIA</i>			
	C		S ₃		C		S ₃	
	AGRn	RGRn	AGRn	RGRn	AGRn	RGRn	AGRn	RGRn
1^{er} año	5,9	1,0	2,7	0,6	1,2	0,2	1,1	0,2
2^o año	1,1	0,1	4,7	0,6	1,1	0,2	1,3	0,2
Media	3,5	0,6	3,7	0,6	1,1	0,2	1,2	0,2

En la tabla 4.3.5 la velocidad de crecimiento absoluta en tamaño de la hoja (AGRa) (cm²/año) es 10 veces superior en *washingtonia* con respecto a *chamaerops* (37,1 vs 374,0 cm²/año). Con el aumento de la salinidad en el agua de riego la AGRa disminuye en *chamaerops* y *washingtonia*, siendo estas reducciones de un 11,5% y 48,0%, respectivamente. Analizados los valores con respecto al tiempo, en ambas especies y para el tratamiento control, la AGRa aumenta un 44,2% y 129,7%, respectivamente.

La velocidad de crecimiento relativo del tamaño de la hoja (RGRa) (tabla 4.3.5) es 1,2 veces superior en *washingtonia* con respecto a *chamaerops*. La salinidad en el agua de riego produce aumentos en la RGRa, en *chamaerops*

(87,0 vs 105,1 mm² cm⁻² año⁻¹) y reducciones en *washingtonia* (105,0 vs 92,6 mm² cm⁻² año⁻¹). A lo largo del periodo de experimentación, la RGRa disminuye en ambas especies y para los tratamientos control y salino.

Tabla 4.3.5. Valores de la Velocidad de crecimiento absoluta del tamaño de las hojas (AGRa) (cm²/año) y Velocidad de crecimiento relativa en tamaño de hoja (RGRa) (mm² cm⁻² año⁻¹) de las *Palmaceas Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm⁻¹) y S₃ (8 dSm⁻¹).

	<i>CHAMAEROPS</i>				<i>WASHINGTONIA</i>			
	C		S ₃		C		S ₃	
	AGRa	RGRa	AGRa	RGRa	AGRa	RGRa	AGRa	RGRa
1^{er} año	30,4	105,7	20,2	115,6	226,9	113,7	115,3	94,5
2^o año	43,9	67,0	45,5	94,5	521,1	95,1	273,4	90,7
Media	37,1	87,0	32,9	105,1	374,0	104,5	194,3	92,6

4.3.5. Espesor de la hoja (PF/A), densidad de la biomasa foliar (PF/PS) y contenido de agua.

El genotipo y muchas variables medioambientales afectan al área foliar específica (Specific leaf area, SLA), por ejemplo la disponibilidad de los nutrientes (Sage y Pearcy, 1987).

La SLA se puede descomponer en los siguientes factores:

$$\frac{1}{SLA} = \left(\frac{PF}{A} \right) * \left(\frac{PS}{PF} \right) * \left(\frac{PS_1}{PS} + \frac{PS_2}{PS} + \frac{PS_3}{PS} + \dots \right)$$

Donde PF es el peso fresco de la hoja; A el área de la hoja; PS el peso seco de la hoja; y PS₁, PS₂, PS₃, son los pesos de los diferentes componentes del peso seco de la hoja.

El cociente del PF/A proporciona una aproximación del espesor de la hoja. La fracción PS/PF refleja la densidad del tejido de la hoja, y se expresa como un porcentaje (%PS).

El tercer elemento de la ecuación describe la composición química del peso seco de la hoja. El cambio en la composición química del peso seco de la

hoja no puede producir un cambio de la SLA ya que la suma de todos los componentes siempre vale la unidad.

En la figura 4.3.5.a se observa la evolución del PS/PF entre grupos de en chamaerops. En el tratamiento control la densidad decrece con respecto al tiempo. Después de año y medio de iniciarse el ensayo se produce un cambio de tendencia. Sin embargo, el tratamiento salino decrece constantemente a lo largo del tiempo. En washingtonia se aprecia un comportamiento parecido a chamaerops (figura 4.3.5.c), pero los valores iniciales de la densidad en control son inferiores a los del tratamiento salino.

En la figura 4.3.5.b están representados los valores de PF/A de la hoja en chamaerops para el tratamiento control y salino. En chamaerops el grosor de la hoja decrece inicialmente hasta el quinto de mes de ensayo. Posteriormente aumenta hasta alcanzar un valor máximo de $0,78 \text{ kg m}^{-2}$, para el cociente PF/A. En el tratamiento salino el grosor de la hoja permanece constante a lo largo del tiempo.

En washingtonia (figura 4.3.5.d) el grosor de la hoja crece durante el primer año, llegando a alcanzar un valor máximo de PF/A de $0,59 \text{ kg m}^{-2}$. En el tratamiento salino el grosor aumenta constantemente a lo largo del tiempo hasta alcanzar un valor máximo de PF/A de $0,50 \text{ kg m}^{-2}$.

En la tabla 4.3.6 se presentan los valores medios de la densidad, espesor de la hoja y porcentaje de agua para chamaerops y washingtonia, este último obtenido restando a la unidad, la densidad y multiplicando por 100. Comparando ambas especies, los parámetros de densidad ($0,5$ vs $0,3 \text{ g g}^{-1}$) y espesor ($0,7$ vs $0,6 \text{ kg m}^{-2}$) son mayores en palmito que en washingtonia, mientras como es de esperar el porcentaje de agua es superior en washingtonia (54 vs 67%). Con el aumento de la salinidad en el agua de riego, no varía la densidad de la hoja, ni el porcentaje (%) de agua foliar, en chamaerops y aumenta la densidad en washingtonia. En el 1er año el % de agua permanece en el 49% en palmito, mientras que en washingtonia se reduce pasando del 66 al 57% . El espesor apenas varía para chamaerops con un $4,5\%$ y disminuye en washingtonia un $18,0\%$.

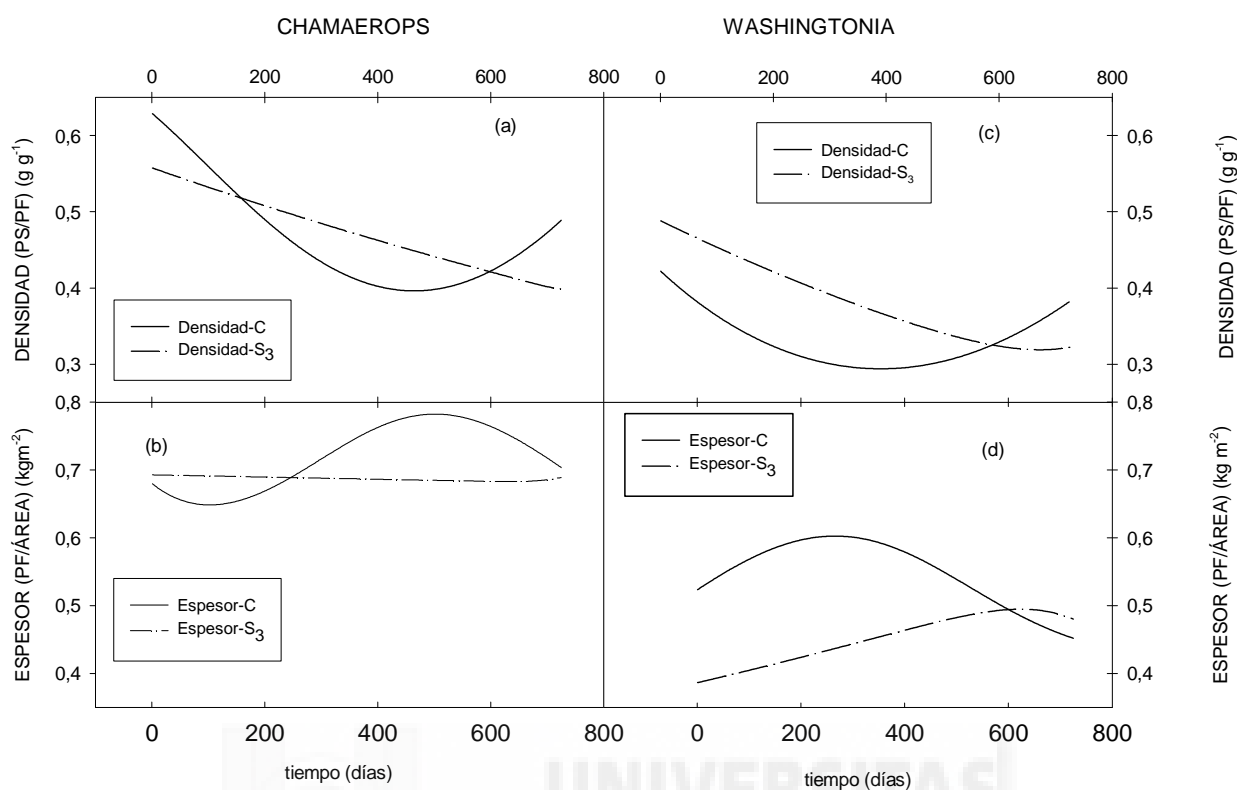


Figura 4.3.5. Tendencias de los parámetros PS/PF y PF/Área para *W. robusta* y *Ch. humilis* en los tratamientos control y S_3 .

Tabla 4.3.6. Valores medios de Densidad (PS/PF), Espesor (PF/A) y Porcentaje de agua de las *Palmaceas Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}), durante el primer y segundo año.

Control	CHAMAEROPS			WASHINGTONIA		
	Densidad (g g^{-1})	Espesor (kg m^{-2})	Porcentaje agua	Densidad (g g^{-1})	Espesor (kg m^{-2})	Porcentaje agua
1 ^{er} año	0,51	0,68	49	0,34	0,58	66
2 ^o año	0,42	0,76	58	0,32	0,52	68
Salino						
1 ^{er} año	0,51	0,69	49	0,43	0,42	57
2 ^o año	0,43	0,68	57	0,34	0,48	66

Analizando los datos en el tiempo, se observa que en chamaerops el % de agua de la hoja aumenta por igual, en el tratamiento control y salino, alrededor de un 17%, sin embargo en washingtonia se mantiene en el tratamiento control y aumenta en el tratamiento salino, hasta igualar al control.

En cuanto al espesor de la hoja destaca un aumento del 12% en control para palmito.

4.3.6. Tendencias de los parámetros de crecimiento en relación con la biomasa.

En la figura 4.3.6.a podemos observar las tendencias en el tiempo de los Ln de la biomasa totales de *Ch. humilis* en control y S₃. En control se produce una convexidad típica de una fase de senescencia en el crecimiento, mientras que en el S₃ la tendencia es lineal. En la figura 4.3.6.b se muestran las tendencias de los Ln de las biomases de *W. robusta* en control y S₃. Estas tendencias indican una fase de senescencia del crecimiento.

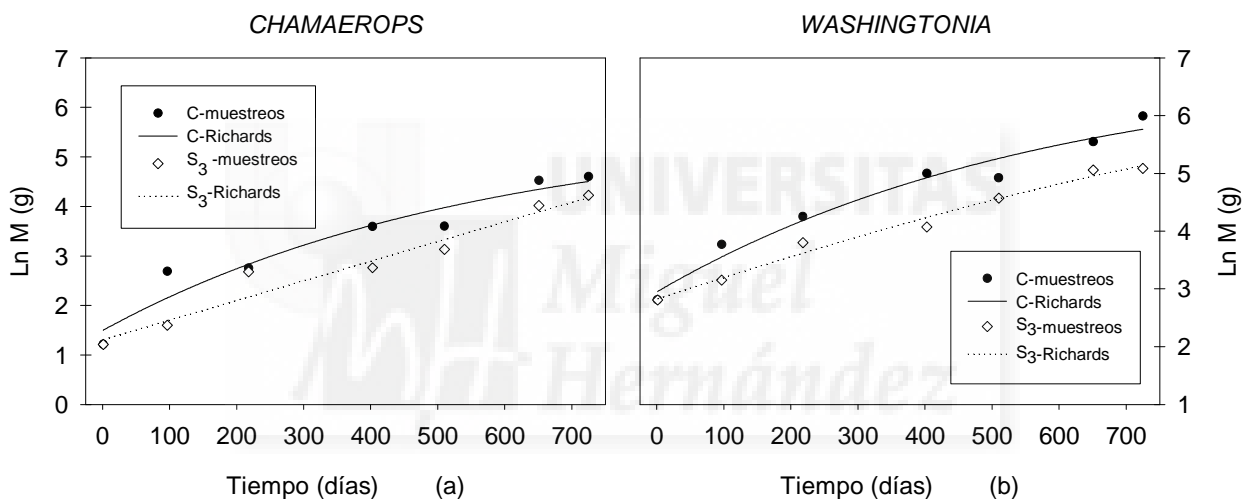


Figura 4.3.6. Tendencias en el tiempo de las transformadas logarítmicas de la biomasa total M (g) para Chamaerops (a) y Washingtonia (b).

La velocidad de crecimiento relativo (Relative growth rate, RGR) constituye el parámetro fundamental del análisis del crecimiento. Las unidades utilizadas son $\text{mg g}^{-1}\text{d}^{-1}$. Expresa el crecimiento en términos de incremento en tamaño por unidad de tamaño inicialmente existente y tiempo. La expresión diferencial de la RGR es $(1/M) \cdot (dM/dt)$, siendo M la biomasa de la planta y t el tiempo.

En chamaerops, las formas convexa y lineal de las tendencias de la biomasa con el tiempo (figura 4.3.6.a) se corresponden con las formas descendentes y constantes de las RGR de la figura 4.3.7.a ya que son las funciones derivadas de las funciones anteriores. En washingtonia, las formas

convexas de las tendencias de la biomasa con el tiempo de la figura 4.3.6.b se corresponden con las formas descendentes de las RGR de la figura 4.3.8 a.

En la figura 4.3.7.a podemos observar como inicialmente la RGR en control, en *Chamaerops humilis*, era superior a la RGR en S₃, pero mientras la RGR del tratamiento control disminuye a lo largo del tiempo, la RGR del tratamiento salino S₃ permanece constante a lo largo del experimento. El día 339 del experimento se igualaron las RGR y ambas siguen con la misma tendencia inicial, pero a partir de este momento la RGR en S₃ es superior a la del control.

En *Washingtonia robusta* (figura 4.3.8.a) inicialmente la RGR en control era superior a la RGR en S₃. Tanto el tratamiento salino como el control disminuyen su velocidad de crecimiento con respecto al tiempo, pero en el tratamiento salino S₃, la variación de su velocidad de crecimiento es menor. El día 467 del experimento se igualaron las RGR y ambas siguen con la misma tendencia inicial, pero a partir de este momento la RGR en S₃ es superior a la RGR en control.

La RGR puede descomponerse en el producto de diversos factores: $RGR=NARm*LMF$ y $RGR=NARa*LAR=NARa*LMF*SLA$

En el análisis de crecimiento se estudia cada uno de los componentes de la velocidad de crecimiento.

La velocidad de asimilación neta de biomasa foliar (Mass-based net assimilation rate, NARm) se define como la producción de masa seca total por unidad de tiempo y de masa seca foliar. Es una medida de la eficiencia de los órganos fotosintéticos. Está expresada en $mg\ g^{-1}d^{-1}$.

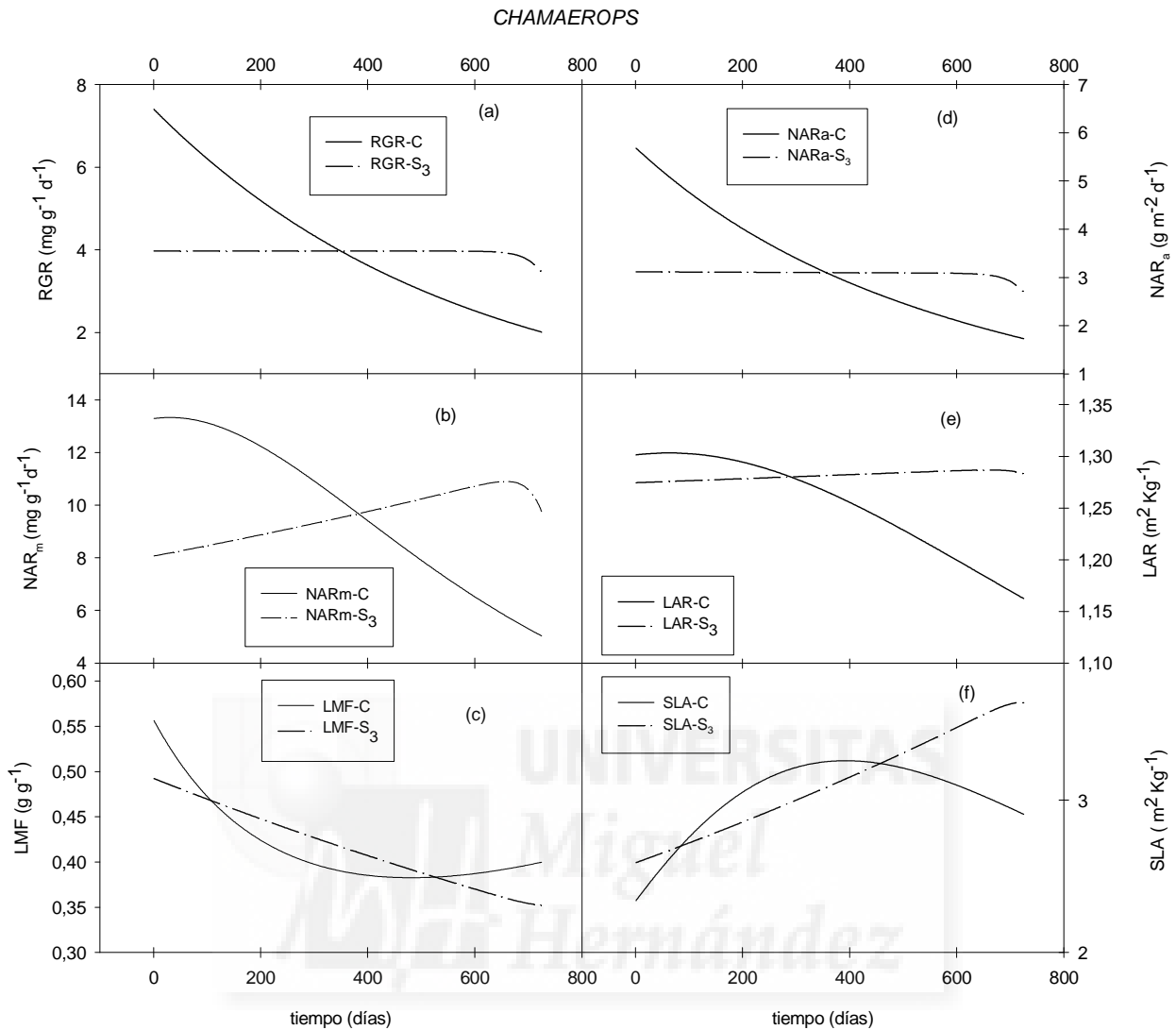


Figura 4.3.7. Tendencias de los parámetros de crecimiento para *Chamaerops humilis* en el tratamiento control y S3

En la figura 4.3.7.b observamos la diferente evolución de la NARm en *Ch. humilis* del tratamiento control y salino S₃. Mientras que en el tratamiento control la NARm disminuye en el tiempo, en el tratamiento salino S₃, aumenta. El día 378 se igualan los valores de ambos tratamientos, continuando ambas con las mismas tendencias.

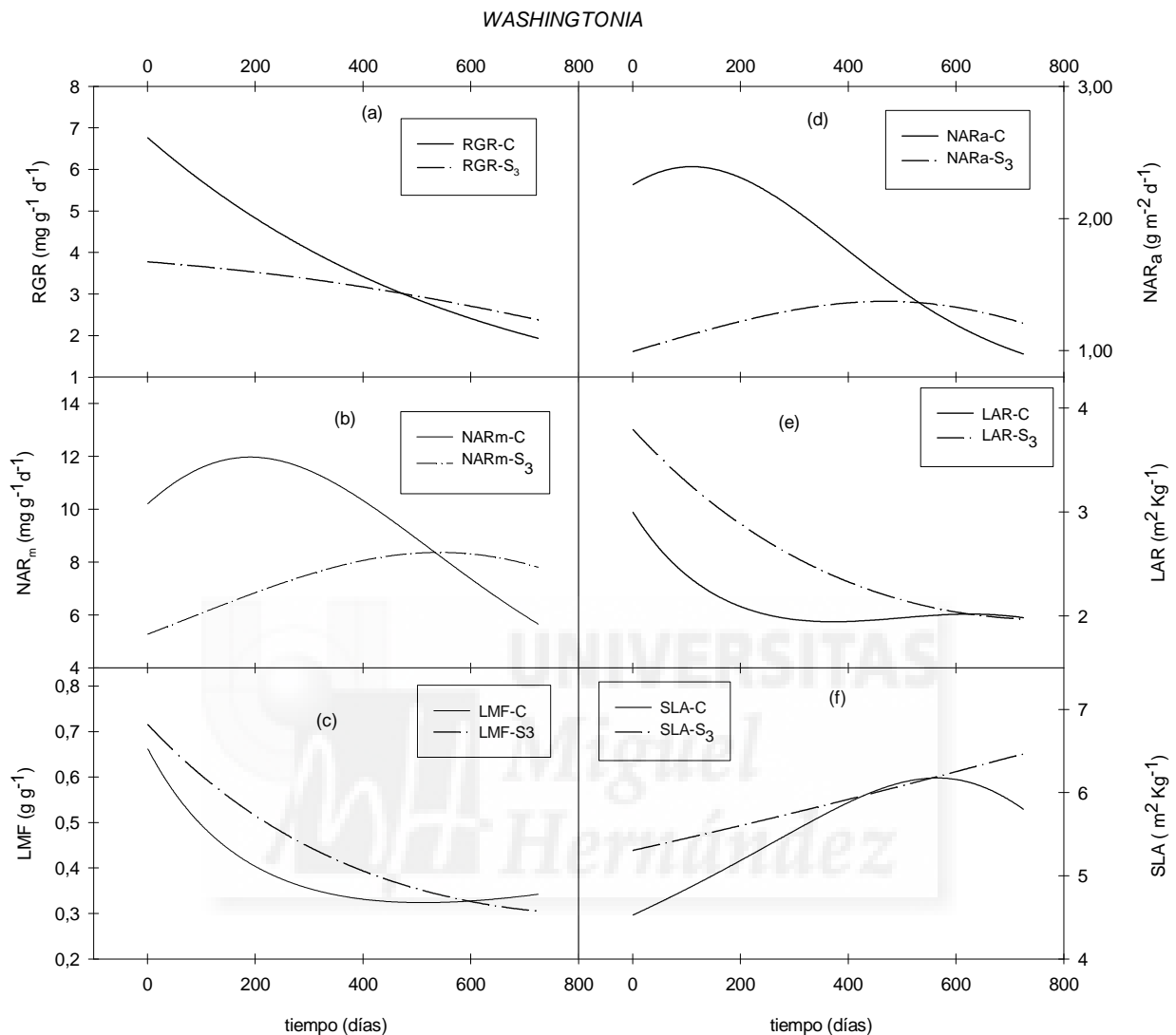


Figura 4.3.8. Tendencias en el tiempo de los parámetros de crecimiento para *Washingtonia robusta* en el tratamiento control y S₃.

En la figura 4.3.8.b observamos la diferente evolución de la NAR_m del tratamiento control y salino S₃ en *W. robusta*. En el tratamiento control se produce primeramente un aumento de los valores hasta el día 212 y posteriormente una disminución de la NAR_m hasta finalizar el experimento. En el tratamiento salino S₃ se produce un aumento de la NAR_m en el tiempo, hasta el día 529, en que ambos tratamientos igualan los valores y continúan decreciendo.

La fracción de masa foliar (Leaf mass fraction, LMF) es la relación entre la masa seca foliar y la masa seca total de la planta y se considera un índice de la biomasa que asimila CO₂ por fotosíntesis y la masa que elimina CO₂ por respiración. Las unidades utilizadas son g g⁻¹.

En la figura 4.3.7.c se observa la evolución de la LMF para *chamaerops* en condiciones control y S₃. En ambos tratamientos disminuyen los valores de la LMF con respecto al tiempo, pero mientras el nivel salino disminuye constantemente, en el tratamiento control se produce una disminución más pronunciada, para remontar posteriormente y sobrepasar los valores de la LMF del tratamiento salino.

En la figura 4.3.8.c se observa que los tratamientos C y S₃, en *W. robusta* disminuyen sus valores a lo largo del tiempo, sin embargo los valores del tratamiento salino S₃ son superiores, durante casi todo el periodo, a los valores del tratamiento control.

La velocidad de asimilación neta sobre la base del área foliar (Area-based net assimilation rate, NARa) se define como la producción de masa seca total por unidad de tiempo y de área foliar. Se ha medido en g m⁻²d⁻¹.

En la figura 4.3.7.d se observa la evolución de la NARa a lo largo del tiempo y resulta similar a la de la NARm tanto en palmito como en *washingtonia*.

La razón de área foliar (Leaf area ratio, LAR) representa el cociente entre el área foliar y la cantidad de biomasa de la planta.

En palmito, la evolución de la LAR (m² kg⁻¹) fueron distintas a las de LMR, pero en *washingtonia* fueron similares a LMR.

El área foliar específica (Specific leaf area, SLA) es la relación que existe entre el área foliar y la masa foliar.

En *Ch. humilis* los valores de la SLA (m² kg⁻¹), tienden a aumentar, con respecto al tiempo. En control, la tendencia fue ascendente y descendente cortándose con la de S₃ (figura 4.3.7.f).

En la figura 4.3.8.f podemos observar la evolución de la SLA con respecto al tiempo en *W. robusta*. Al igual que pasaba en *chamaerops*, los valores del tratamiento S_3 tienen durante todo el periodo una tendencia ascendente. Sin embargo el tratamiento control tiene un doble comportamiento, como también ocurría en *chamaerops*.

4.3.7. Coeficientes de correlación lineal entre RGR y sus componentes.

Las tendencias en el tiempo de la RGR y sus componentes han sido mostradas en los apartados anteriores. Éstas indicaron comportamientos similares en unos casos y tendencias bien distintas en otros.

En la tabla 4.3.7 se presentan los coeficientes de correlación entre los valores de las tendencias de RGR y sus componentes, tanto para *Ch. humilis* como *W. robusta*.

En condiciones control, la RGR tuvo una fuerte correlación positiva con sus componentes en ambas plantas, a excepción de SLA en palmito.

En condiciones salinas, el palmito sólo tuvo correlación significativa entre RGR y NARa. Mientras que en *W. robusta* sólo dejó de haber buena correlación entre RGR y NARa.

Cada uno de los pares NARm vs NARa, LMF vs LAR y SLA vs LAR, estuvieron significativamente correlacionados, a excepción de palmito en salinidad para el primer par y en control para los otros dos pares.

4.3.8. Valores medios y coeficientes de respuesta al crecimiento (GRC) de los parámetros de crecimiento.

Los valores medios de RGR y sus componentes han sido calculados, dividiendo la integral de los valores instantáneos por el intervalo de tiempo. La integral fue estimada como suma de los valores diarios de las funciones usadas en las tendencias de cada parámetro de crecimiento (figuras 4.3.7 y 4.3.8).

Tabla 4.3.7. Coeficiente de correlación de Pearson (r) entre componentes de crecimiento para *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta*, creciendo durante 725 días (n=7) con riegos de control (2 dSm⁻¹) y S₃ (8 dSm⁻¹). Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, P=0,05; **, P=0,01 y *, P=0,001, ns indica no significativo a P=0,05.**

	<i>CHAMAEROPS</i>					<i>WASHINGTONIA</i>				
Control	NAR_m	LMF	NAR_a	LAR	SLA	NAR_m	LMF	NAR_a	LAR	SLA
RGR	0,96**	0,90**	1,00***	0,92**	-0,72 ^{ns}	0,78*	0,91**	0,93**	0,86*	-0,95**
NAR_m		0,74 ^{ns}	0,96**	0,99***	-0,50 ^{ns}		0,44 ^{ns}	0,95**	0,36 ^{ns}	-0,62 ^{ns}
LMF			0,90**	0,65 ^{ns}	-0,95**			0,69 ^{ns}	0,99***	-0,93**
NAR_a				0,92**	-0,72 ^{ns}				0,60 ^{ns}	-0,83*
LAR					-0,39 ^{ns}					-0,87*
Salino										
RGR	-0,18 ^{ns}	0,55 ^{ns}	1,00***	-0,25 ^{ns}	-0,59 ^{ns}	-0,82*	0,93**	-0,57 ^{ns}	0,92**	-0,99***
NAR_m		-0,92**	-0,24 ^{ns}	1,00***	0,90**		-0,97***	0,94**	-0,97***	0,87*
LMF			0,61 ^{ns}	-0,94**	-1,00***			-0,83*	1,00***	-0,96**
NAR_a				-0,31 ^{ns}	-0,64 ^{ns}				-0,84*	0,65 ^{ns}
LAR					0,93**					-0,96**

Uno de los defectos de los coeficientes de correlación lineal entre parámetros es que consideran la variación relativa alrededor de la media pero no tienen en cuenta el valor absoluto de la variación y la proporcionalidad de los cambios en las dos variables relacionadas.

Para determinar en que medida la variación de un factor de la RGR es responsable de la variación en una unidad de la RGR, Poorter & Van der Werf (1998) definieron el coeficiente de respuesta al crecimiento (Growth response coefficient, GRC). Así por ejemplo, si una componente de la RGR se duplica y la otra permanece constante, la RGR se duplicará y ambas variaciones serán totalmente proporcionales. En ese caso la GRC_x del componente x (NAR_m, NAR_a, LMF, LAR o SLA) vale la unidad, esto significa que la variación producida en dicho factor x es totalmente proporcional a la variación de la RGR. El signo positivo del coeficiente nos indicaría que el factor y la velocidad de crecimiento variaron en el mismo sentido.

Un valor cero de GRC_x indica que el cambio de RGR no es acompañado por cambio alguno en la componente x.

La figura 4.3.9 refleja como se comporta la RGR, el parámetro fundamental del análisis del crecimiento, en ambas especies. Se observa, como la RGR del chamaerops permanece, durante los dos años del experimento, por encima de la RGR de la washingtonia, tanto en el tratamiento control como en el salino.

CHAMAEROPS - WASHINGTONIA

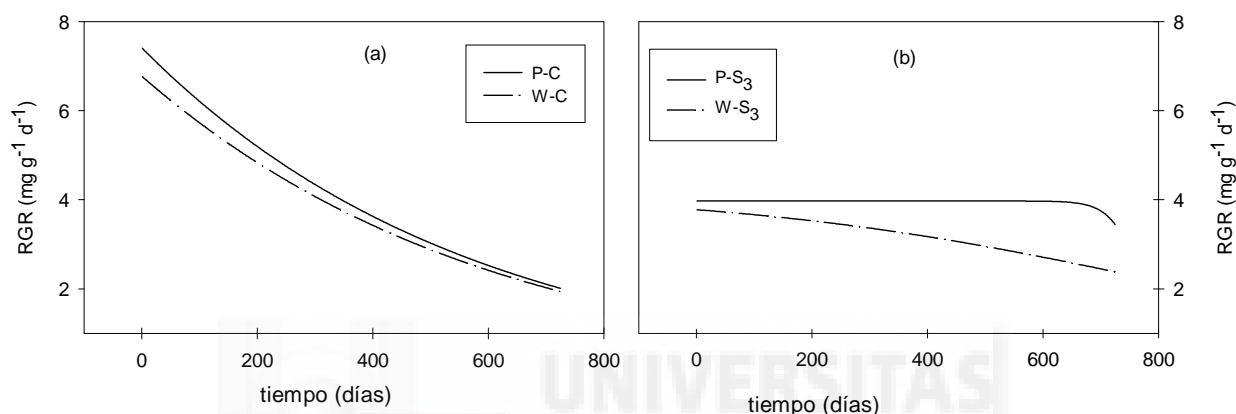


Figura 4.3.9. Tendencias en el tiempo de la RGR para *Chamaerops humilis* (P) y *Washingtonia robusta* (W) en el tratamiento control y S3.

En condiciones salinas ambas especies tienen al inicio del experimento unas velocidades de crecimiento similares, pero menores que en sus respectivos controles. La RGR en S₃ permanece constante con el tiempo para *Ch. humilis* y con un ligero descenso para *W. robusta*. Aumenta por tanto las diferencias de la RGR entre ambas especies con el tiempo.

Con respecto a la salinidad, tenemos que las tendencias en el tiempo de la RGR para chamaerops en condiciones control y S₃, se cortaban hacia la mitad del periodo experimental (figura 4.3.7.a). En consecuencia, se obtienen valores medios de RGR para control y S₃ muy próximos en el periodo de los dos años pero bien distintos en el primer año, donde las plantas fueron menos tolerantes a la salinidad. Con el objetivo de tener un conocimiento más preciso de los efectos de la salinidad se han realizado los análisis de crecimiento a corto plazo (primer año) y a medio plazo (segundo año).

La RGR se puede descomponer como producto de dos factores (NAR_m y LMF) y la suma de las GRC_{NAR_m} y la GRC_{LMF} deben sumar la unidad para que los sumandos reflejen el tanto por uno en que cada uno de los factores es responsable de la variación de la RGR.

Las GRC tienen dos ventajas, la primera es que usamos la propia variación de la RGR como indicador biológico de la severidad de un cambio medioambiental, la segunda es que comprueba que los valores medios de los parámetros de crecimiento están bien calculados, siempre y cuando las GRC de la NAR_m y LMF o NAR_a y LAR o NAR_a, LMF y SLA sumen la unidad.

En la tabla 4.3.8. se muestran los valores medios de RGR y sus componentes, para el primer y segundo año en ambas especies y sus respectivos valores de GRC.

Los coeficientes de respuesta al crecimiento debidos a cambios provocados por la especie (GRC_E), se han calculado para el tratamiento control durante el primer año y para el tratamiento salino durante el segundo año. Esto ha sido debido a que la proximidad de los valores de la RGR entre las especies, ya que su diferencia ocupa el denominador de la ecuación para calcular las GRC. Esto amplifica los valores de la GRC y sus errores. Por todo ello no se muestran en la tabla 4.3.8.

En condiciones control del primer año se observa que la mayor RGR del palmito con respecto a la washingtonia es debida a una mayor NAR_a que compensa los menores valores de la SLA. Para la ecuación $RGR = NAR_a * LMF * SLA$, los valores de GRC fueron 8,29, 0,05 y -7,35, respectivamente.

En condiciones salinas durante el segundo año también se observa que la mayor RGR del palmito con respecto a la washingtonia es debida a una mayor NAR_a que compensa los menores valores de la SLA (GRC_{NAR_a}=2,54, GRC_{LMF}=0,29 y GRC_{SLA}= -1,83).

Tabla 4.3.8. Valores de RGR y sus componentes de crecimiento (NAR_m , NAR_a , LMF, LAR y SLA) de las *Palmaceas Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}), durante el primer y el segundo año. GRC, el coeficiente de respuesta al crecimiento calculado entre la RGR y sus componentes, para el efecto de la especie en control GRC_{EC} y la especie en salino GRC_{ES} , salinidad GRC_S , el tiempo en control GRC_{tC} y el tiempo en salino GRC_{tS} .

1 ^{er} AÑO	CHAMAEROPS						WASHINGTONIA					
	C	S ₃	GRC _{EC}	GRC _S	GRC _{tC}	GRC _{tS3}	C	S ₃	GRC _{ES}	GRC _S	GRC _{tC}	GRC _{tS}
RGR ($\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$)	5,4	4,0		--			5,0	3,5	--	--		
NAR_m ($\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$)	12,2	8,8	0,78	1,02			11,5	6,7	--	1,52		
NAR_a ($\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	4,2	3,1	8,29	0,97			2,2	1,2	--	1,77		
LMF	0,44	0,45	0,05	-0,05			0,44	0,54	--	-0,56		
LAR ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$)	1,3	1,3	-7,24	0,03			2,2	3,0	--	-0,82		
SLA ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$)	2,9	2,8	-7,35	0,11			5,1	5,6	--	-0,23		
2 ^o AÑO												
RGR ($\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$)	2,8	3,9	--	--	--	--	2,7	2,8	--	--	--	---
NAR_m ($\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$)	7,3	10,3	--	1,05	0,77	-14,97	8,2	8,2	0,71	-0,02	0,53	-0,92
NAR_a ($\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	2,3	3,1	--	0,84	0,91	1,48	1,4	1,3	2,54	-0,45	0,80	-0,49
LMF	0,39	0,38	--	-0,06	0,21	16,06	0,33	0,35	0,29	1,00	0,47	2,01
LAR ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$)	1,2	1,3	--	0,17	0,09	-0,48	2,0	2,1	-1,54	1,37	0,19	1,55
SLA ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$)	3,1	3,4	--	0,23	-0,10	-16,52	6,0	6,2	-1,83	0,42	-0,26	-0,45

En chamaerops, tanto en el primer año como en el segundo, la NAR_m es la responsable de las variaciones producidas en la RGR con la salinidad, así por ejemplo para el primer año, $GRC_{NAR_m}=1,02$ y $GRC_{LMF}=-0,05$. En washingtonia, durante el primer año, la disminución de la RGR que se produce con la salinidad, es debida a la disminución que se produce en la NAR_m ($GRC_{NAR_m}=1,52$, $GRC_{LMF}=-0,56$). Sin embargo, durante el segundo año se igualan las RGR del tratamiento control y salino ($2,70$ vs $2,83 \text{ mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$), al igual que los valores de sus componentes. Por lo tanto, los porcentajes (GRC) con los que contribuye cada uno de los factores a la diferencia en el valor de RGR pueden cambiar ampliamente con sólo pequeñas variaciones en los

valores de las componentes de crecimiento. Así los valores de GRC resultan poco fiables a la hora de atribuir los cambios de RGR a un determinado factor.

En el tratamiento control, para *chamaerops* y *washingtonia*, la RGR decrece para el segundo año casi un 50% (5,4-2,8 y 5,0-2,7 mg g⁻¹d⁻¹, respectivamente). Esta disminución de la RGR en *chamaerops* se debe a la disminución de la NAR_m (GRC_{NAR_m}=0,77), sin embargo en *washingtonia* se debe por igual a la disminución de la NAR_m (GRC_{NAR_m}=0,53) y de la LMF (GRC_{LMF}=0,47).

En el tratamiento salino, para *chamaerops*, durante el segundo año, la RGR permanece prácticamente constante (4,0 vs 3,9 mg g⁻¹d⁻¹) ya que el aumento de la NAR_m (8,8-10,3 mg g⁻¹d⁻¹) compensa la disminución de la LMF (0,45-0,38 g g⁻¹). En *washingtonia*, durante el segundo año, la RGR se reduce un 20% y al igual que ocurre en *chamaerops*, es el aumento de la NAR_m (6,7-8,2 mg g⁻¹d⁻¹) el que compensa la disminución de la LMF (0,54-0,35 g g⁻¹).

4.3.9. Discusión del crecimiento en biomasa.

Interespecies.

Los modelos de crecimiento de palmito y *washingtonia* fueron bien distintos. En cuanto al crecimiento en altura el palmito tuvo mayor desarrollo en el segundo año (7,2 vs 8,9 cm/año) mientras que *washingtonia* lo hizo en el primer año (27,5 vs 16,6 cm/año)

En condiciones control el *chamaerops* creció a una media de 8 cm/año frente a los 22 cm/año de *washingtonia*. Estas diferencias de crecimiento entre las dos palmeras, concuerdan con que la altura normal del *chamaerops* adulto es de 3 m frente a los 24 metros de la *washingtonia* (Cañizo, 2002). El rango de crecimiento en altura de las palmeras va de 2 cm/año de *Ravenea hildebrandtii* o *Pseudophoenixsargentii ssp saonae var. Saonae* a los 50 cm/año de *Livistona robinsoniana* o *Bentinckia micobarica* (Zona y Maidman, 2001). Así, podemos considerar a *chamaerops* como una palmera lenta en velocidad de crecimiento en altura (AGR_h) y a *washingtonia* de velocidad de crecimiento

medio. Esta última, no obstante llega en su estado adulto a ser de las más altas.

El palmito produjo en el primer año 5,9 hojas y en el segundo 1,1, mientras que la producción de hoja en *washingtonia* no varió, siendo 1,2 y 1,1 para el primer y segundo año respectivamente. Estudios en que se comparan especies de herbáceos con crecimiento rápido y lento, mostraron patrones de crecimiento foliar diferentes. Así en las primeras, las nuevas hojas comenzaban su desarrollo antes que las hojas ya existentes hayan alcanzado su tamaño máximo, mientras que las de crecimiento lento lo hacen sólo cuando las hojas anteriores están totalmente desarrolladas (Groeneveld y Bergkotte, 1996). Las palmeras se diferencian de otras especies por su crecimiento lento y grandes hojas. Un patrón de crecimiento foliar como el descrito para herbáceos de crecimiento lento, podría estar sucediendo en *washingtonia* como parece indicar la evolución en el número de hojas y su tamaño. Al final del experimento el área media de las hojas de *chamaerops* era 11 veces menor que la *washingtonia* (90,2 vs 994,5 cm²/hoja), de ahí que esta última palmera produzca siempre una hoja al año.

El mayor tamaño inicial de *washingtonia* le llevó a una velocidad de crecimiento absoluto mayor. Sin embargo, *chamaerops* tuvo una RGR superior a *washingtonia* para cada una de las combinaciones de nivel salino (control y S₃) y tiempo (primer y segundo año) (figura 4.3.9 a y b). En condiciones salinas ambas especies tienen desde el inicio del experimento una RGR menor que en control, pero similar entre ellas. Dicha velocidad de crecimiento relativo permanece constante con el tiempo en *Ch. humilis* y con un ligero descenso en *W. robusta*. Aumenta por tanto las diferencias de RGR con el tiempo y muestra así el palmito su mejor adaptación a la salinidad en el nivel S₃.

Los valores de RGR en ambas palmeras fueron similares a los publicados para especies leñosas (Grime y Hunt, 1974, Cámara y col., 2003, 2004). Esta diferencia entre especies fue debida a una mejor eficiencia fotosintética de la superficie foliar (NARa) de *chamaerops*, que compensó su morfología más desfavorable para el crecimiento, ya que tiene menor LAR. Al descomponer éste último parámetro en sus dos componentes LMF y SLA, se

observó que variaban en sentido opuesto, de tal forma que el menor valor de LAR del palmito fue debido al menor valor de la SLA. La LMF y la SLA no son parámetros totalmente independientes. Así una inversión extra de biomasa por unidad de área foliar, a igualdad de otros factores, disminuiría la SLA pero aumentaría la LMF. Si esta biomasa extra por unidad de área foliar incluye maquinaria fotosintética, la disminución de la SLA probablemente coincidiría con un incremento de la velocidad de fotosíntesis y de la NARa. Koning (1989) señaló que la tendencia general entre las especies es una correlación negativa entre los valores de SLA y NARa. Así pues, un mayor contenido en tejido fotosintético por unidad de área foliar en el palmito puede explicar que éste tenga mayor NARa y LMF y por otro lado menor LAR y SLA que *washingtonia*. En coincidencia con nuestros resultados, ha sido observada una cierta generalización para las relaciones entre NARa y RGR o entre LMF y RGR para justificar diferencias de RGR entre especies, (Poorter y Van der Werf, 1998; Wright y Westoby, 2000). Sin embargo, esta dependencia está en desacuerdo con la observación de Poorter (1989), para el que la LAR es un factor más importante que la NARa en la variación de la RGR entre las especies. También está en desacuerdo con el hecho de que, entre especies de plantas jóvenes, la SLA ha sido consistentemente comprobado que tiene una fuerte correlación con la variación de RGR, bajo condiciones óptimas de laboratorio y en un amplio rango de formas de crecimiento características de muchos hábitat (Poorter y Remkes, 1990; Garnier, 1992; Cornelissen y col., 1996; Poorter y Van der Werf, 1998; Reich y col., 1998b; Wright y Westoby 1999, 2000).

Cada estructura foliar puede ser considerada como un equilibrio entre la optimización de la ganancia de C por fotosíntesis y los requerimientos estructurales relacionados con el tamaño, la edad, la posición o la producción de estructuras o compuestos que disuadan a los herbívoros (Mooney y Gulmon, 1979). El SLA describe el área de captura de luz desarrollada por unidad de masa. Cuando aumenta el tamaño de las hojas la SLA tiende a disminuir (Reich y col., 1997). Sin embargo en nuestro caso ocurre lo opuesto, *washingtonia* tiene hojas 11 veces mayores que las del palmito, al final del estudio y su SLA es casi el doble que la del palmito. Por otro lado una baja SLA es frecuentemente el resultado de una acumulación de compuestos

secundarios, tales como taninos, fenoles, o compuestos cuantitativamente más importante como lignina y almidón (Waring y col., 1985, Lambers y Dijkstra., 1987, Dijkstra 1989). Las plantas de crecimiento lento con bajos valores de SLA tienen paredes celulares más gruesas y contienen más células esclerenquimáticas. Éstas son células de menor tamaño, caracterizadas por paredes celulares muy gruesas. Asociado con éstas y otras diferencias anatómicas, las hojas de especies de crecimiento lento tienen más lignina y componentes de pared celular por unidad de masa foliar o área. El menor valor de SLA de *chamaerops* frente a *washingtonia* (en el primer año 2,9 y 5,1 m²/kg, respectivamente) podría estar reflejando diferencias de este tipo, en la composición y/o la morfología foliar, que serían objetivos para posteriores investigaciones.

Salinidad.

Un análisis de crecimiento puede proporcionar también las primeras pistas sobre alguna característica de la planta útil en la lucha por la existencia asociada a una alta o baja RGR. Un análisis de este tipo en condiciones adversas para el crecimiento conduce a la identificación de características vegetales que son adaptaciones para el funcionamiento vegetal bajo tales condiciones.

Ch. humilis, durante el primer año de experimentación, tuvo menor RGR en condiciones salinas que en control, mientras que el segundo año ocurrió lo contrario. Para ambos años y debidos a la salinidad, los coeficientes de respuesta al crecimiento (GRCs) para la NARm fueron próximos a la unidad (1,02 y 1,05) y los de la LMF próximos a cero (-0,05 y -0,06). Martínez, (1998), observó que el palmito cambia la morfología de la planta en respuesta a la falta de disponibilidad de agua en el suelo. La ausencia de cambios con la salinidad en el porcentaje de agua de las hojas de palmito, en ambos años de experimentación, puede estar relacionada con la ausencia de cambios en la morfología de la planta y por tanto que LMF no afecte a los cambios en RGR con la salinidad. Ello puede indicar que el palmito debió tener un cierto ajuste osmótico en condiciones salinas y por consiguiente no debió acusar de forma importante el efecto de sequía por la salinidad. Así, la NARm controló

totalmente los cambios de la RGR con la salinidad en palmito. En la variación de la RGR con un tratamiento salino, la NARm se ha mostrado como el factor más importante en determinar el cambio, tanto en leñosas (Ruiz y col., 1997; Cámara y col., 2003, 2004), como herbáceas (Romero y Marañón, 1994).

La NARm mide la eficiencia fotosintética de las hojas y es una función compleja de fotosíntesis, respiración y distribución de biomasa en tejidos fotosintéticos y no fotosintéticos (Lambers y col., 1989). Al no cambiar la LMF con la salinidad, no ha cambiado a nivel de planta la proporción de tejido fotosintético y respiratorio. Así necesariamente deben haber cambiado las velocidades de fotosíntesis y/o respiración de las biomásas. Las plantas en condiciones salinas pueden disminuir su velocidad de fotosíntesis por una inhibición en las reacciones bioquímicas provocadas por la toxicidad de los iones, la reducción de la conductancia estomática, por el adelanto de la senescencia foliar, y/o una retroalimentación negativa por reducción de la demanda (Munns y Termaat, 1986; Cramer y col., 1990; Munns, R., 1993). La salinidad, por otro lado, tiende a aumentar la tasa de respiración (Schwarz y Gale, 1981). La probable inversión extra en la síntesis de solutos osmóticamente compatibles, los costes de energía en el transporte y compartimentación de iones y la reparación de células dañadas, contribuyen a un aumento de la velocidad de respiración inducida por la salinidad (Penning de Vries, 1975). Una combinación de estos fenómenos fisiológicos puede explicar el menor valor de la NARm en condiciones salinas durante el primer año (12,2 vs 8,8 mg g⁻¹ d⁻¹). Sin embargo, en el segundo año la NARm en control fue menor que en el S3 (7,3 vs 10,6 mg g⁻¹ d⁻¹), haciendo que la RGR en S3 permaneciera constante durante los dos años debido a que el aumento con el tiempo de la NARm compensó la reducción de la LMF. El mantenimiento de la RGR refleja una constancia en el consumo de metabolitos y en la demanda de nutrientes, la cual puede terminar estimulando la velocidad de fotosíntesis (Reekie y Bazzaz, 1987). Como consecuencia de esta adaptación a la salinidad chamaerops tuvo, en el conjunto de los dos años, una RGR en S₃ similar al control (4,0 y 4,1 mg g⁻¹ d⁻¹, respectivamente). En cada uno de los muestreos la biomasa total en S₃ fue inferior a la de control (figura 4.3.1) y al ser iguales las RGR necesariamente el incremento de biomasa por unidad de

tiempo fue también inferior en S₃. Así el aumento de biomasa durante los dos años fue menor para una salinidad elevada, siendo las diferencias entre ambos tratamientos cada vez más acusadas como se indicó en el apartado de Resultados 4.3.1.

En washingtonia también ocurre que la salinidad produjo una menor RGR durante el primer año, mientras que en el segundo la RGR en S₃ fue algo mayor que en control. Sin embargo, la importancia relativa de los componentes NARm y LMF sobre los cambios en la RGR fue diferente al palmito. Así, los GRCs para el primer año fueron 1,52 para la NARm y -0,56 para la LMF. La salinidad aumento la LMF en washingtonia, y estos cambios en la morfología de la planta suponen un aumento de la proporción de masa fotosintética frente a la respiratoria, lo que mejora los valores de RGR en S₃. En el segundo año la NARm no cambia con la salinidad (GRCs = -0,02) y la LMF (GRCs = 1,00) fue la única responsable de la mejor RGR en S₃ que en control. Esta capacidad de aumentar la LMF con la salinidad, que no poseyó el palmito, puede justificar los mejores valores de resistencia a la salinidad de washingtonia frente a chamaerops en los niveles salinos inferiores a 6 dSm⁻¹. En cítricos, la salinidad no tuvo efecto significativo sobre la LMF en árboles menos tolerantes como el naranjo amargo y sus combinaciones con diversos injertos, mientras que si fueron significativos los cambios de LMF en los más tolerantes de mandarino Cleopatra y sus combinaciones con injertos (Cámara, 2001).

La salinidad aumentó la LAR de washingtonia, al aumentar la LMF y la SLA. El cambio en la morfología de las hojas al aumentar ligeramente la SLA, puede ser debido a un menor espesor de la hoja y/o a una disminución de la densidad de la biomasa foliar (Witkowski y Lamont, 1991). Estas modificaciones en la morfología de las hojas fueron debidas a un aumento de la densidad de la biomasa que no fue compensada suficientemente por la disminución del espesor foliar. Ha sido publicado que la salinidad reduce la SLA (Cámara y col., 2003; 2004) y la LAR (Shennan y col., 1987). La reducción del crecimiento con la salinidad, lleva a una menor utilización de azúcares y a la acumulación de carbohidratos en las hojas. Esto provoca un aumento de la densidad de la biomasa y una reducción de la SLA (Munns y Termaat, 1986;

Munns 1993). Sin embargo, el aumento de la SLA y de la LAR supone una mejora de la RGR de *washingtonia*, aunque no fueron acompañados por el buen funcionamiento foliar. Con aguas de 8 dS m^{-1} , *washingtonia* tuvo una significativa reducción en el tamaño de las hojas y aun mayor en la biomasa de la planta, lo que provocó el aumento de la LAR con la salinidad.

En el primer año de experimento *washingtonia* redujo con la salinidad el porcentaje en agua de las hojas de un 66 a un 57 %, mientras que en *chamaerops* no cambió dicho parámetro, siendo éste de un 49% en ambos niveles salinos. Como ya se mostró en la distribución de elementos minerales con relación a la biomasa, *washingtonia* tuvo con la salinidad una significativa dilución por crecimiento foliar del K^+ . Éste nutriente es requerido para el ajuste osmótico y el mantenimiento del potencial de turgor y, además, la expansión de la mayoría de las células vegetales se debe a la acumulación de K^+ (Marschner, 1995; Marshall y Potter, 1991). Ha sido observado en algunas especies que las hojas de las plantas que estaban bien nutridas con K^+ tenían mayor contenido en agua (Xu y col., 2002). El menor contenido en agua de *washingtonia* en el tratamiento salino puede indicar cierta dificultad de las plantas para ajustarse osmóticamente y posiblemente disminuyan su potencial osmótico perdiendo agua. Ésto indicaría que *washingtonia* tiene una mayor dificultad para la absorción de agua a elevadas presiones osmóticas. El mayor contenido en agua de las hojas de *washingtonia* frente a las de *chamaerops* junto a la dilución del K^+ por crecimiento pueden haber influido, al usar aguas de 8 dSm^{-1} , en la mayor reducción del tamaño foliar en *washingtonia* (42,2 vs 26,2%) y en consecuencia del menor rendimiento en biomasa. En el primer año la fracción de masa foliar (LMF) en control fue 0,44 y en S_3 de 0,54, mostrando así éste último una proporcionalmente mayor pérdida de biomasa total que de hojas. Por otro lado, el palmito es una palmera resistente a la sequía (Cañizo, 2002). Martínez, (1998) observó una relación positiva entre el contenido relativo de agua del arbusto y el ángulo formado por la superficie en zig-zag de su limbo foliar. Al disminuir dicho contenido en agua lo hace también el ángulo del limbo, es decir la hoja se pliega. El cambio de ángulo de la hoja ha sido descrito en plantas esclerófilas mediterráneas (Kyparissis y Manetas, 1993) y su objetivo es el de aumentar el uso eficiente del agua y evitar pérdidas de

agua de reservas (Ryel y col., 1993; Powles, 1984). A medida que aumenta la conductividad eléctrica del agua de riego, una planta puede mostrar una menor resistencia a alguno de los efectos de la salinidad: osmótico, tóxico específico o nutricional. Ello provocaría una brusca reducción del crecimiento, dando lugar a una mayor pendiente en la ecuación de tolerancia a la salinidad. *W. robusta* tiene su hábitat natural en zonas muy áridas del desierto de Méjico, pero creciendo en arroyos, barrancos o lugares donde hay agua en el subsuelo (Cañizo, 2002). Esta característica puede mostrar también su debilidad para soportar un elevado efecto osmótico de la salinidad y en consecuencia puede ser la causa de que tenga una mayor pendiente en la ecuación de tolerancia a la salinidad que el palmito.

El chamaerops, tuvo un ligero aumento del SLA con la salinidad durante el segundo año. Así, en este último periodo de tiempo el incremento del SLA en el S_3 podría indicar un consumo de reservas de hidratos de carbono (Jablonski y Geiger, 1987) y nutrientes (Dijkstra, P, 1989). Ésto podría estar relacionado con el estímulo de la velocidad fotosintética, antes comentado, que tuvo chamaerops durante el segundo año.

Tiempo.

El *Ch. humilis* en condiciones control redujo del primero al segundo año su RGR a la mitad. La reducción de la RGR de chamaerops con el tiempo fue consecuencia de reducciones en todos los componentes, excepto en el SLA. El fuerte crecimiento del tallo observado al final del segundo año experimental (primavera), contribuyó a la reducción de la LMF (tabla 4.1.1 y figura 4.2.1). Algunas estructuras vegetales como las hojas son determinadas, es decir, crecen hasta cierto tamaño y entonces se detienen. Por el contrario, otras son estructuras indeterminadas, como tallo y raíces, las cuales crecen por meristemas que continuamente se renuevan así mismo. La menor RGR con el tiempo, puede ser debida a que las plantas de mayor edad, en proporción a la masa total, tienen menor cantidad de tejido en fase de crecimiento (división y aumento de tamaño celular) y por lo tanto mayor proporción de tejido en fase de diferenciación y especialización. No obstante, los componentes de la RGR no son totalmente independientes entre si, como muestran los coeficientes de

correlación lineal (r) significativos encontrados entre ellos (tabla 4.3.7). Así, si se mantienen constantes las velocidades de fotosíntesis y respiración, la disminución de la LMF supone una menor proporción de biomasa fotosintética (hojas) y una mayor proporción de masa respiratoria, lo que llevaría a un descenso en la eficiencia de la hoja (NAR). La pérdida de eficacia en la biomasa foliar (NAR_m) fue más importante como muestran sus respectivos GRC_{tc} (0,21 para LMF y 0,77 para NAR_m). La pérdida de eficacia de la superficie foliar todavía tuvo una contribución mayor como muestran los GRC_{tc} (0,09 para LAR y 0,91 para NAR_a). El SLA es la razón NAR_m/NAR_a. El aumento del SLA con el tiempo está relacionado con un mayor descenso en la NAR_a que en la NAR_m y de ahí su diferencia en los GRC_{tc} entre ambas NAR. Por otro lado, la relativa constancia de los valores de la LAR con el tiempo se justifica por la compensación de los cambios en sentido opuesto de sus dos componentes, es decir el descenso de la LMF y el incremento del SLA. Este comportamiento muestra una tendencia al equilibrio entre la superficie foliar encargada de la asimilación del CO₂ y la masa que por respiración produce su eliminación.

W. robusta, en condiciones control, también redujo su RGR media a un valor cercano a la mitad en el segundo año. Esta reducción fue debida a partes iguales a disminuciones de la proporción de biomasa foliar y de su eficiencia fotosintética. Este reparto fue diferente al observado en palmito donde predominó el efecto de la NAR_m sobre la reducción de la RGR con el tiempo.

En ambas especies de palmeras y niveles de salinidad, hubo una tendencia a minimizar las variaciones de la LAR con el tiempo, debido a que las reducciones de la LMF fueron compensadas en parte con un aumento del SLA. Esta dependencia entre los dos factores, tendente a mantener constante la LAR puede indicar una tendencia al equilibrio funcional entre el área foliar total por un lado y la capacidad de absorber agua y nutrientes por las raíces por otro (Konings, 1989).

En condiciones salinas, la RGR fue constante con el tiempo para *chamaerops* y para *washingtonia* tuvo una reducción de la RGR con el tiempo menor a la sucedida en condiciones control. Este comportamiento de la RGR

fue debido a que en S_3 , a diferencia de lo ocurrido en control, la NAR_m aumentó durante el segundo año, compensando en parte la reducción natural de la LMF con el desarrollo. En la bibliografía la constancia de RGR con el incremento de tamaño de las plantas ha sido asociada con disminuciones de la LAR e incrementos compensatorios de NAR_a (Hunt y Halligan, 1981; Van Dobben y col., 1981). En el presente estudio, el aumento de la NAR_m produjo de hecho RGR ligeramente mayores en S_3 que en control durante el segundo año y contribuyó a que a medio plazo, dos años, las medias de las RGR en S_3 fueran próximas a las de control. La salinidad, tiende a aumentar la tasa de respiración (Schwarz y Gale, 1981), lo que junto al aumento de la proporción de biomasa respiratoria que supone la reducción de LMF, lleva a concluir que el aumento de la NAR_m en el segundo año tuvo que ser debido a un aumento de la actividad fotosintética de la biomasa. Estos aumentos de la tasa de fotosíntesis de las hojas muestran un mecanismo de adaptación, a medio plazo, de las palmeras cuando están sometidas a estrés salino.

Como ya se discutió, una amplia bibliografía indica una estrecha dependencia de la RGR de una especie con su SLA, mientras que en nuestro estudio la mayor RGR del palmito fue debida a la componente NAR_a . Ésta, al igual que la NAR_m , puede ser descompuesta en dos factores mediante un análisis de crecimiento basado en el N. Un segundo análisis de crecimiento usando el N, además de contribuir con su propia profundización al análisis de la RGR, proporciona conclusiones adicionales al cruzar los resultados de ambos métodos. Por tanto los dos análisis son complementarios y permiten profundizar en las diferencias encontradas entre especies, los tratamientos salinos y las tendencias temporales.



4.4. ANÁLISIS DE CRECIMIENTO CON RELACIÓN AL NITRÓGENO.

4.4.1. Tendencias de los contenidos de nitrógeno en la planta.

Las tendencias en el tiempo fueron estimadas mediante un ajuste de regresión de la función de Richards [$f(t) = A \cdot (1 + \exp(\beta - k \cdot t))^{-1/\nu}$]. Donde los valores de (t) representan los días de tratamiento salino y f(t) a los contenidos de nitrógeno total en raíz, tallo, hoja y total. Los datos utilizados están mostrados en la tabla 4.2.3, en el apartado de distribución de elementos minerales. La tabla 4.4.1 muestra los parámetros de A, β , k “y” ν de la función y sus correspondientes coeficientes de determinación (R^2) para *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta*.

Todas las ecuaciones muestran un alto coeficiente de determinación (R^2), siendo significativas al 95 % (*) y muy significativas al 99% (**), todas las funciones obtenidas. Ello nos indica que los valores obtenidos de la función ajustada pueden representar significativamente a los datos experimentales a efectos del cálculo de los parámetros de crecimiento.

4.4.2. Tendencias de los parámetros de crecimiento en relación con el nitrógeno.

La productividad del nitrógeno (Nitrogen productivity, NP) expresada en $\text{g mol}^{-1} \text{N d}^{-1}$ se define como la producción de masa seca total por unidad de tiempo y de contenido de nitrógeno total. La expresión diferencial de NP es $(1/N_T) \cdot (dM/dt)$. Donde M es la masa total de la planta, N_T el contenido de nitrógeno total de la planta y t el tiempo.

En la figura 4.4.1.a podemos observar como inicialmente el NP en control de *Chamaerops humilis*, era superior al NP en S_3 , pero mientras en el tratamiento

control los valores disminuyen a lo largo del tiempo, en el tratamiento salino S_3 aumentan. El día 411 del experimento se igualan los valores y ambos tratamientos siguen con la misma tendencia inicial, pero a partir de ese momento NP en S_3 es superior a NP en control.

Tabla 4.4.1. Valores de los parámetros A, β , k “y” v de la función de Richards [$f(t) = A \cdot (1 + \exp(\beta \cdot k \cdot t))^{-1/v}$] ajustada a los contenidos de nitrógeno (mmol N_T) en raíz, tallo, hoja, parte aérea y total, para *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}). R^2 es el coeficiente de determinación. Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, $P=0,05$; **, $P=0,01$ y *, $P=0,001$.**

		CHAMAEROPS		WASHINGTONIA	
		2 dSm^{-1}	8 dSm^{-1}	2 dSm^{-1}	8 dSm^{-1}
raíz	A	25,05	11,10	65,10	24,20
	β	53,54	62,03	47,40	42,10
	k	0,1	0,1	0,1	0,1
	v	22,41	33,16	13,67	17,26
	R^2	0,92*	0,94*	0,97**	0,97**
tallo	A	20,95	10,35	102,00	32,20
	β	18,91	11,57	-1,36	2,81
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	6,68	4,77	0,05	0,78
	R^2	0,94*	0,97**	0,95*	0,94*
hoja	A	33,23	20,05	175,76	77,50
	β	37,19	0,17	0,36	-2,59
	k	0,1	0,0	0,0	0,0
	v	15,69	0,38	0,29	0,03
	R^2	0,95*	0,90*	0,97*	0,96*
parte aérea	A	55,06	28,30	280,82	109,65
	β	2,70	-1,1	-0,61	-1,98
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	0,94	0,13	0,12	0,05
	R^2	0,92*	0,91*	0,97**	0,94*
total	A	79,84	30,84	346,00	133,90
	β	34,43	45,76	0,98	-2,87
	k	0,0	0,1	0,0	0,0
	v	12,78	22,23	0,38	0,02
	R^2	0,93*	0,91*	0,96*	0,94*

En *Washingtonia robusta* (figura 4.4.2.a) inicialmente los valores de NP en control son superiores a los valores obtenidos en el tratamiento salino. Ambos

disminuyen con respecto al tiempo. El día 519 del experimento se igualaron los valores de NP y ambos tratamientos siguen con la misma tendencia inicial, pero a partir de este momento NP en S₃ es ligeramente superior a NP en control.

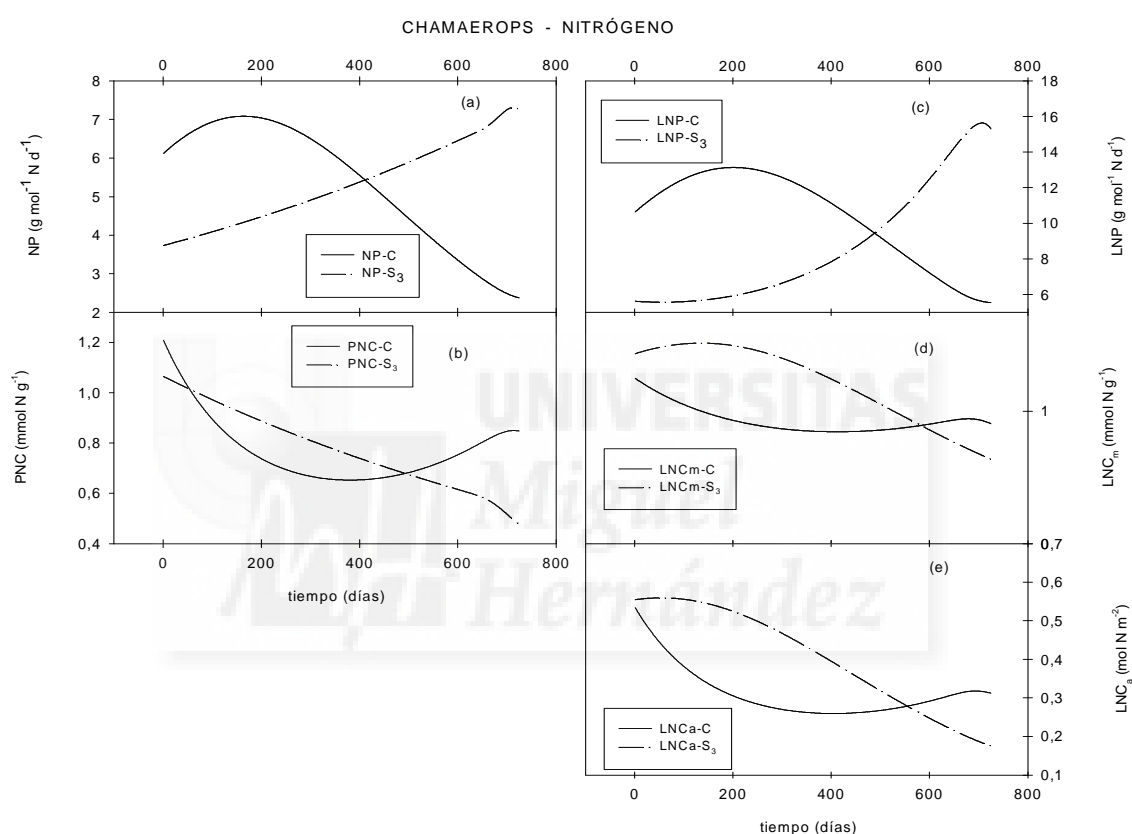


Figura 4.4.1. Tendencias de los parámetros de crecimiento para *Chamaerops humilis* en los tratamientos control y S₃ con respecto al tiempo.

La concentración de nitrógeno en planta (Plant nitrogen concentration, PNC), expresada en mmol N g⁻¹, nos está indicando los mmol totales de nitrógeno por cada gramo de masa de la planta. Su expresión matemática es $PNC = N_T/M_T$, siendo N_T el contenido de nitrógeno total de la planta y M_T la masa total de la planta.

En la figura 4.4.1.b observamos la diferente evolución de la PNC en *Ch. humilis* del tratamiento control y salino S_3 . En el tratamiento control se produce una disminución de la PNC durante el primer año y un aumento de dicha concentración durante el segundo año. Sin embargo en el tratamiento salino S_3 la PNC disminuye progresivamente a lo largo de los dos años de experimento.

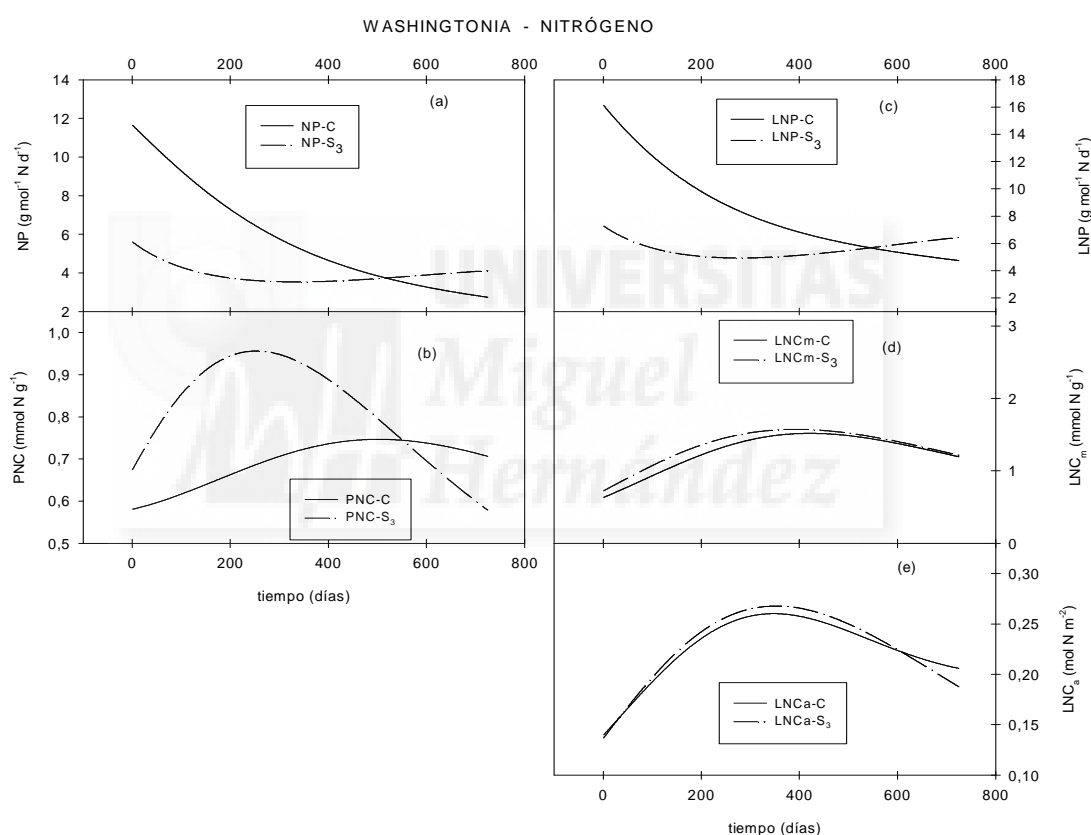


Figura 4.4.2. Tendencias de los parámetros de crecimiento para *W. robusta* en los tratamientos control y S_3 con respecto al tiempo.

En la figura 4.4.2.b se refleja la evolución de la PNC del tratamiento control y salino S_3 en *W. robusta*. En el tratamiento control los valores de la PNC

aumentan hasta un máximo de 0,75 (mmol N g⁻¹) y en el tratamiento salino se obtiene en general valores superiores con un máximo de 0,96 (mmol N g⁻¹).

La RGR puede descomponerse en el producto de $RGR = NP * PNC$.

La productividad del nitrógeno foliar (Leaf nitrogen productivity, LNP) expresada en g mol⁻¹ N d⁻¹, es el incremento de masa seca por unidad de nitrógeno en la hoja y por unidad de tiempo. La expresión diferencial de LNP es $(1/N_F) * (dMT/dt)$. Siendo M_T la masa total de la planta, N_F el contenido de nitrógeno foliar y t el tiempo.

En la figura 4.4.1.c se observa la evolución de la LNP para chamaerops en condiciones control y S_3 , mostrando unas tendencias en el tiempo similares a las de NP. También en *W. robusta* (figura 4.4.2.c) se observa tendencias en el tiempo similares, en control y S_3 , a las de NP.

La concentración de nitrógeno foliar (Leaf nitrogen concentration (mass basis), LNCm) expresada en mmol N g⁻¹, es la relación entre el contenido de nitrógeno foliar y la masa seca foliar de la planta. Su expresión matemática es N_F/M_F , siendo N_F el contenido de nitrógeno foliar y M_F la masa foliar.

La NARm se puede expresar como el producto de la productividad del nitrógeno foliar (LNP) y la concentración de nitrógeno sobre la base de la biomasa (LNCm). De este modo, puede investigarse la influencia del nitrógeno de la hoja en la RGR. Por tanto, si la $NARm = LNP \times LNCm$, y siendo la $RGR = NARm \times LMF$, podemos decir que la $RGR = LNP \times LNCm \times LMF$.

En la figura 4.4.1.d se observa la evolución de la LNCm a lo largo del tiempo en chamaerops. Los valores del tratamiento salino son superiores al control durante casi todo el periodo.

Con respecto a la evolución de la LNCm a lo largo del tiempo de la *washingtonia*, observamos que los tratamientos control y salino tienen un comportamiento muy similar, manteniéndose los valores del S_3 por encima de los

valores del control durante todo el experimento, aunque con escasa diferencia (figura 4.4.2.d).

La concentración de nitrógeno foliar sobre la base del área (Leaf nitrogen concentration (area basis), LNCa), se expresa en mol N m^{-2} y nos está indicando los moles de nitrógeno en hoja por cada metro cuadrado de área foliar. Su expresión matemática es N_F/A , siendo N_F el contenido de nitrógeno foliar de la planta y A el área foliar.

La NARa se puede expresar como el producto de la productividad del nitrógeno foliar (LNP) y la concentración de nitrógeno sobre la base del área foliar (LNCa). Por tanto si la $NARa = LNP \times LNCa$, y siendo la $RGR = NARa \times LMF \times SLA$, podemos decir que la $RGR = LNP \times LNCa \times LMF \times SLA$.

En palmito, la evolución de la LNCa es muy parecida al comportamiento de la LNCm durante los dos años y en washingtonia al igual que ocurre con chamaerops la evolución de los valores en el tiempo de la LNCm y la LNCa, son similares.

4.4.3. Coeficientes de correlación lineal entre la RGR y sus componentes.

En la tabla 4.4.2 se presentan los coeficientes de correlación entre los valores de las tendencias de la RGR y sus componentes (NP, PNC, LNP, LNCm, LNCa), tanto para *Ch. humilis* como para *W. robusta*.

En condiciones control, la RGR en palmito, tuvo una correlación significativa y positiva con el NP, LNCm y LNCa. La washingtonia estuvo correlacionada significativamente con todas las componentes de la RGR excepto la LNCa. Las correlaciones con PNC y LNCm fueron significativas y negativas.

En condiciones salinas, ni el palmito ni la washingtonia tuvieron correlaciones significativas entre la RGR y sus componentes.

Tabla 4.4.2. Coeficiente de correlación de Pearson (r) entre los parámetros de crecimiento basados en el N para *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta*, creciendo durante 725 días con riegos de control (2 dSm⁻¹) y salino (8 dSm⁻¹) (n=7). Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, P=0,05; **, P=0,01 y ***, P=0,001, ns indica no significativo a P=0,05.

<i>CHAMAEROPS</i>						<i>WASHINGTONIA</i>				
Control	NP	PNC	LNP	LNCm	LNCa	NP	PNC	LNP	LNCm	LNCa
RGR	0,84*	0,67 ^{ns}	0,75 ^{ns}	0,82*	0,79*	1,00***	-0,91**	0,99***	-0,78*	-0,62 ^{ns}
NP		0,17 ^{ns}	0,99***	0,39 ^{ns}	0,34 ^{ns}		-0,94**	1,00***	-0,84*	-0,69 ^{ns}
PNC			0,02 ^{ns}	0,97***	0,98***			-0,95**	0,96**	0,84*
LNP				0,24 ^{ns}	0,19 ^{ns}				-0,86*	-0,73 ^{ns}
LNCm					1,00***					0,96**
Salino										
RGR	-0,65 ^{ns}	0,64 ^{ns}	-0,70 ^{ns}	0,69 ^{ns}	0,63 ^{ns}	0,46 ^{ns}	0,58 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	-0,47 ^{ns}	-0,22 ^{ns}
NP		-0,99***	0,97***	-0,97***	-0,99***		-0,45 ^{ns}	0,88**	-0,96**	-0,94**
PNC			-0,93**	0,94**	0,98***			-0,82*	0,42 ^{ns}	0,64 ^{ns}
LNP				-0,99***	-0,98***				-0,83*	-0,93**
LNCm					0,99***					0,96***

Cada uno de los pares NP vs LNP, PNC vs LNCm y LNCm vs LNCa, estuvieron significativamente correlacionados, a excepción de *Washingtonia* en salinidad para el par PNC vs LNCm.

4.4.4. Valores medios y coeficientes de respuesta al crecimiento (GRC) de los parámetros de crecimiento.

Los valores medios de la RGR y sus componentes han sido calculados, dividiendo la suma de los valores instantáneos de las funciones usadas en las tendencias temporales por el intervalo de tiempo (figuras 4.4.1 y 4.4.2).

La tabla 4.4.3 muestra para *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* los valores medios de la RGR y sus componentes, junto con sus coeficientes de respuesta al crecimiento para el primer y segundo año de experimentación.

Tabla 4.4.3. Valores de la RGR y sus componentes de crecimiento (LMF, SLA, NP, PNC, LNP, LNCm y LNCa) de las *palmeas Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}), durante el primer y el segundo año. GRC, el coeficiente de respuesta al crecimiento calculado entre la RGR y sus componentes, para el efecto de la especie en control (GRC_{EC}) y la especie en salino (GRC_{ES}), la salinidad (GRC_S), el tiempo en control (GRC_{TC}) y el tiempo en S_3 (GRC_{TS}).

1 ^{er} AÑO	CHAMAEROPS						WASHINGTONIA					
	C	S ₃	GRC _{EC}	GRC _S	GRC _{TC}	GRC _{TS}	C	S ₃	GRC _{ES}	GRC _S	GRC _{TC}	GRC _{TS}
RGR ($\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$)	5,4	4,0					5,0	3,5				
LMF	0,44	0,45	--	-0,05			0,44	0,54	--	-0,56		
SLA ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$)	2,9	2,8	--	0,11			5,1	5,6	--	-0,23		
NP ($\text{g mol}^{-1} \text{N d}^{-1}$)	6,7	4,4	--	1,33			7,8	4,0	--	1,87		
PNC ($\text{mmol}^{-1} \text{N g}^{-1}$)	0,8	0,9	--	-0,35			0,7	0,9	--	-0,85		
LNP ($\text{g mol}^{-1} \text{N d}^{-1}$)	12,4	6,1	--	2,31			10,7	5,4	--	1,83		
LNCm (mmol N g^{-1})	1,0	1,5	--	-1,27			1,1	1,3	--	-0,28		
LNCa (mol N m^{-2})	0,34	0,52	--	-1,33			0,22	0,22	--	-0,06		
2 ^o AÑO												
RGR ($\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$)	2,8	3,9					2,7	2,8				
LMF	0,39	0,38	--	-0,06	0,21	--	0,33	0,35	0,29	--	0,47	2,01
SLA ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$)	3,1	3,4	--	0,23	-0,10	--	6,0	6,2	-1,82	--	-0,26	-0,45
NP ($\text{g mol}^{-1} \text{N d}^{-1}$)	4,0	6,2	--	1,34	0,80	--	3,7	3,8	1,48	--	1,22	0,28
PNC ($\text{mmol}^{-1} \text{N g}^{-1}$)	0,7	0,6	--	-0,38	0,17	--	0,7	0,7	-0,47	--	-0,19	0,75
LNP ($\text{g mol}^{-1} \text{N d}^{-1}$)	8,4	11,2	--	0,84	0,61	--	5,8	5,7	2,07	--	0,99	-0,30
LNCm (mmol N g^{-1})	0,9	1,0	--	0,27	0,16	--	1,4	1,4	-1,23	--	-0,43	-0,65
LNCa (mol N m^{-2})	0,28	0,29	--	0,06	0,29	--	0,23	0,24	0,63	--	-0,14	-0,30

No se aportan datos de GRC_{EC} ni para la GRC_{ES} del primer año debido a que son poco precisos por la proximidad de los valores de RGR. No obstante, aunque no se puedan conocer con exactitud, en el tratamiento control, que porcentaje de cada componente de crecimiento contribuyó a la RGR, si se puede señalar a la vista de los valores presentados en la tabla 4.4.3, que la mayor RGR

de palmito se debió a su mayor LNP que compensó con creces el menor valor de SLA.

Comparando ambas especies en los niveles S_3 del segundo año de experimento, en el cual se produce una importante diferencia entre las RGR, se obtuvieron para los factores de la ecuación $RGR=LMF*SLA*LNP*LNCa$, los valores de GRC: 0,29, -1,82, 2,07 y 0,63. Los coeficientes de respuesta al crecimiento debidos a cambios provocados por el tratamiento salino (GRC_S) suman 1,0, excepto durante el segundo año de *Washingtonia robusta*, de los cuales no se aportan datos en la tabla 4.4.3 debido a que fueron poco precisos. Como ya comentamos anteriormente, ésto es debido a la relativa proximidad de los valores de la RGR entre el tratamiento control y salino.

En *chamaerops*, tanto en el primer año como en el segundo, la LNP es la responsable de las variaciones producidas en la RGR con la salinidad ($GRC_{LNP}=2,31$ y $0,84$, respectivamente).

En *washingtonia*, durante el primer año, la disminución de la RGR que se produce con la salinidad, es debida a la disminución que se produce en la LNP ($GRC_{LNP}=1,83$). Durante el segundo año se igualan las RGR del tratamiento control y salino, al igual que los valores de sus componentes. Por tanto, al igual que ocurría cuando analizábamos el crecimiento con respecto a la biomasa, no se han producido cambios que se puedan analizar con la suficiente precisión.

Las GRC_{tC} debidas a cambios con el tiempo en el control, en *chamaerops* y *washingtonia* suman 1,0. Las correspondientes al tratamiento salino, para palmito, se distorsionan debido a la relativa proximidad de los valores de las RGR entre el primer y segundo año, por lo que no se aportan datos en la tabla 4.4.3, mientras que los de *washingtonia* si se aportan.

En palmito control la reducción de la RGR con el tiempo se debió fundamentalmente a una reducción de la productividad del nitrógeno (NP y LNP). En *washingtonia* ocurrió igual. En el tratamiento salino S_3 *washingtonia* redujo su

RGR debido a la reducción de la LMF y de la concentración de N en planta (PNC).

4.4.5. Discusión del crecimiento sobre la base del nitrógeno.

Interespecies.

Como ya se citó, la mayor RGR de *Ch. humilis* frente a *W. robusta* para cada una de las combinaciones de salinidad y tiempo, eran debidas a los mayores valores de la NARa. La NARa puede ser descompuesta en LNP y LNCa, de manera que la influencia del N sobre la RGR puede ser investigada sobre la base de como este N es distribuido y utilizado en las hojas (Wright y Westoby 2000). En nuestro estudio los mayores valores de la NARa en chamaerops que en washingtonia fueron debido a que en ambas componentes de la NARa, LNP y LNCa, el palmito tuvo valores más elevados.

Una correlación negativa entre LNP y LNCa; produce valores de NARa relativamente invariantes, por lo que contribuiría poco a la variación de RGR. Este fenómeno ampliamente extendido explicaría una falta de relación entre las variaciones de NARa y RGR (Wright y Westoby 2000), sin embargo no ha ocurrido en nuestro caso entre palmito y washingtonia.

Las diferencias en la productividad del N entre las especies parece coincidir con la disponibilidad del N en el hábitat natural de las mismas (Lambers y col., 1989). La mejor productividad del N foliar (LNP) probablemente sea el reflejo de una mejor velocidad de fotosíntesis por unidad de N foliar, una relativamente menor pérdida de los productos de fotosíntesis por respiración, menores inversiones en biomasa y N en tejidos no fotosintéticos y/o una composición química rica en compuestos de bajo contenido en carbono (Lambers y col., 1989; Pons y col., 1994; Garnier y col., 1995). La fuerte relación de crecimiento entre la RGR y la LNP ($GRC_{ES} = 2,07$) sugiere que la LNP es una característica clave, la cual puede ser considerada junto con SLA y el N foliar, ya indicados, como un componente fundamental de la estrategia de crecimiento de una especie (Wright y Westoby, 2000).

SLA es una función del espesor foliar y de la densidad de la hoja (Witkowski y Lamont 1991; Wilson y col. 1999). Las concentraciones de nitrógeno de los tipos de tejidos implicados en la variación en espesor y densidad de la hoja, pueden afectar a la relación entre SLA y LNCa (Garnier y col., 1997). Existe una estrecha correlación entre fotosíntesis y LNCa debido al hecho de que aproximadamente el 75 % de todo el N en las células del mesófilo de las plantas C3 está asociado con la maquinaria fotosintética (Evans, 1983). *Chamaerops* tuvo un SLA menor que *washingtonia*, el cual fue debido tanto a un mayor espesor foliar como a una mayor densidad de la biomasa. La mayor LNCa de *chamaerops* junto con el mayor espesor foliar puede reflejar un mayor espesor en tejido rico en N como el parenquima. Esta mayor biomasa invertida en tejido fotosintético, del palmito frente a la *washingtonia*, coincide con la explicación encontrada en el análisis de crecimiento basado en la biomasa, para las diferencias entre las componentes NARa, LMF y SLA. Por un lado un menor SLA puede conllevar una menor difusión intercelular de CO₂ (Parkhurst, 1994) o una mayor sombra interna en los cloroplastos (Terashima y Hikosaka, 1995), de modo que cualquiera de estos fenómenos disminuiría la ganancia de C por unidad de N. Sin embargo, Martínez, (1998), en un estudio de campo comprobó que el palmito tiene unos valores de fluorescencia mínima muy bajos al compararlo con otras especies perennes como *Lygeum* (Albardín) o *Stipa*.(Esparto) (Pugnaire y col., 1996; Pugnaire y Haase, 1996) Generalmente, la fluorescencia mínima disminuye como consecuencia de una reducción de la fotoprotección o un aumento de la fijación del CO₂ (Govidjee y col., 1980). El citado estudio concluye que la baja fluorescencia mínima de *chamaerops* puede deberse a una fijación de CO₂ mayor en palmito con respecto a las otras dos especies perennes.

Por otro lado, una mayor riqueza en tejido de parenquima de las hojas, conllevaría mayores valores de productividad del nitrógeno foliar (LNP). El hecho de que *chamaerops* obtiene mayores valores de LNP con menores valores de LNCm, refuerza la hipótesis de que el palmito invierte el N foliar en una mayor proporción en tejidos fotosintéticos que lo hace la *washingtonia*. Según como de eficiente sea el N foliar utilizado en los procesos de crecimiento, es una

característica que explica la falta de relación general de LNC(m y a) y RGR entre las especies. Así se ha encontrado entre estos parámetros de crecimiento unas veces relación positiva (Arendonk y Poorter, 1994; Garnier y Vancaeyzeele, 1994; Cornelissen y col., 1997; Reich y col., 1998); otras negativa (Pons y col., 1994); o incluso sin relación (Huante y col., 1995). Consecuentemente los cambios en la productividad del nitrógeno foliar dificultan el diagnóstico nutricional de las plantas por la falta de una relación general entre LNCm y RGR.

Salinidad.

El *Ch. humilis*. en el primer año redujo su RGR con la salinidad y en el segundo ocurrió lo opuesto. En ambos casos hubo una proporcionalidad total entre las variaciones de RGR y la NARm. Los cambios en los valores medios de la NARm coincidieron con los cambios de la LNP con la salinidad, ya que el otro factor de la NARm, la LNCm siempre fue mayor en condiciones salinas. En el primer año de experimentación los aumentos de LNCm y LNCA con la salinidad fueron acompañados de reducciones de la LNP. Para las correlaciones negativas entre dichos componentes han sido sugeridas diversas causas. Que las especies de LNCA más elevado sean más limitadas por la luz al nivel de radiación en la que crecen (Wright y Westoby, 2001); que se produzca un desacoplo parcial entre la ganancia de C y el N foliar, mostrando las plantas un consumo de lujo en N (Chapin, 1980); que se incrementen los costes de mantenimiento (movimiento de proteínas) más o menos proporcionalmente con el aumento del N, sin que lo haga la velocidad de fotosíntesis bruta (Penning de Vries, 1975; Ryan, 1995) y por último las especies con mayor LNCA distribuyan proporcionalmente menos N a la función fotosintética (Poorter y Evans, 1998). En este último caso se ha observado que las especies de RGR baja utilizan una mayor proporción de N para la defensa (Coley y col., 1985) y en consecuencia menos N para fotosíntesis.

En *W. robusta* se produjo también un descenso de la RGR con la salinidad durante el primer año, siendo la LNP o NP los únicos componentes que descendieron. Durante el primer año las plantas en S₃ tuvieron mayores valores de SLA que el control debido a que la disminución del espesor foliar (peso fresco

/área) provocado por la salinidad superó al aumento de densidad de la biomasa (peso seco /peso fresco), este último por una pérdida en el porcentaje de agua de la hoja. Aumentos de densidad de la biomasa con la salinidad pueden reflejar una sobrecarga de solutos inorgánicos y orgánicos necesarios para el ajuste osmótico, lo que a su vez disminuye la eficacia en la ganancia del carbono. Durante el segundo año se produjo una coincidencia tanto de los valores medios de RGR como de cada uno de los componentes de la RGR, por lo que el efecto de la salinidad fue mínimo, sugiriendo que hubo buena adaptación a la salinidad de *washingtonia* a medio plazo. A bajo suministro de N las ratios NAR, LMF, SLA y NP tienden a disminuir, debido a que el incremento de N en la planta no es mantenido proporcionalmente al incremento de biomasa y como consecuencia los valores de dichas ratios no adquieren estabilidad. A largo plazo, los valores de estas componentes de la RGR se corresponden con el suministro de N que han tenido (McDonald, 1989). Así pues, la similitud de los valores de RGR y sus componentes entre control y S₃ para *washingtonia* en el segundo año, puede ser el reflejo de la similitud entre ambos niveles salinos en los contenidos del N foliar durante los dos años de experimento (figura 4.4.2.d y e).

Tiempo.

Ch. humilis, en control, tuvo unas tendencias similares por un lado para PNC, LNCm y LNCA y por otro para NP y LNP (figura 4.4.1). En el primer año las concentraciones foliares de N (LNCm y LNCA) bajaron y tendieron a estabilizarse durante el segundo mientras que las productividades del N (NP y LNP) pasaron del aumento moderado a descender a partir de los 200 días de experimentación. En consecuencia, los valores medios anuales de LNP descendieron de 12,4 a 8,4 g mol⁻¹ N d⁻¹. Romero y col. (1994), citan tendencias similares en la productividad de los nutrientes minerales en las hojas de las plántulas, los cuales incrementaron su efectividad durante la acumulación de biomasa hasta que empezaron a declinar con el tiempo debido a un incremento de la proporción de hojas viejas y sombra mutua. Los descensos de los valores medios de la NARm que vimos en el análisis de crecimiento basado en la biomasa, son debidos a la disminución con el tiempo

de sus dos componentes LNP y LNCm. Esta última tiene como componentes la LNCa y el SLA, las cuales tienen tendencias opuestas en el tiempo, pero prevaleciendo el efecto de la reducción del valor medio de la LNCa. Éstos cambios, sobre los que predomina el descenso de la productividad del N foliar, reducen la actividad de la biomasa foliar, NARm, que junto a la pérdida de LMF, al desarrollar el palmito el tallo durante el segundo año, provocan que el valor medio de la RGR se reduzca a la mitad.

Ch. humilis, en S₃, tuvo unas tendencias descendentes por un lado para PNC, LNCm y LNCa y por otro ascendentes para NP y LNP (4.4.1). A pesar de que la salinidad tiende a aumentar la tasa de respiración (Schwarz y Gale, 1981) y que durante el segundo año la reducción de la LMF, al desarrollar raíces y tallo, aumenta también la pérdida de carbono por respiración, el palmito aumentó la eficiencia productiva del N con el tiempo, pasando los valores medios anuales para LNP de 6,1 a 11,2 g mol⁻¹ N d⁻¹. Los descensos con el tiempo de las concentraciones de N en las hojas (LNCm y LNCa) estarían apuntando como únicas causas posibles del aumento de la eficiencia del N con el tiempo a una mayor proporción de N en tejido fotosintéticos y /o a una mayor actividad fotosintética. La productividad del N está relacionada con las concentraciones de N orgánico y total en la planta. Así, la variación de NP es principalmente determinada por la acumulación de NO₃⁻. A baja PNC, las hojas contienen menos NO₃⁻ y relativamente más N orgánico. Mucho de éste N orgánico es involucrado en fotosíntesis. Estos cambios en la utilización del N compensan el efecto negativo sobre el crecimiento resultante de la reducción en LMF cuando el N es deficiente (Freijesen y Veen, 1989). De esta manera el chamaerops se adapta al estrés salino mediante una mejora en la eficiencia del N, logrando mantener constante la RGR con el tiempo.

En el análisis sobre la base de la biomasa se observó que los aumentos de la NAR (m,a) con el tiempo en condiciones salinas fueron responsables del mantenimiento de la RGR. La NAR(m,a) está compuesta por los factores de concentración foliar LNC (m,a) y productividad del N foliar (LNP). Este último factor

(LNP) fue el responsable del aumento de la NAR y en consecuencia de mantener constante en el tiempo la RGR, de ahí que en casos como éste el análisis del crecimiento sobre la base del Nitrógeno sea útil al mejorar la información sobre los aumentos de la NARm detectados sobre la base de la biomasa. Una de las conclusiones de estos estudios es la conveniencia de hacer los análisis de crecimiento sobre la base de la biomasa y del N, y que en los cultivos con aguas salinas los niveles foliares de N no son representativos del potencial de crecimiento, ya que la proporción del N fotosintético y la productividad del mismo es afectada por el estrés salino.

En *W. robusta* el descenso de la RGR con el tiempo en condiciones control fue debido tanto a la reducción de LMF como al efecto de ésta en la reducción productividad del N (NP y LNP) (figura 4.4.2). Sin embargo en S₃, los valores de la LNP y NP fueron bajos y permanecieron constantes con el tiempo, por lo que el descenso en la RGR se debió a la reducción de la LMF (figura 4.4.2). *Washingtonia*, en condiciones salinas, no aumentó la productividad del N con el tiempo como lo hizo *chamaerops* para mantener su RGR. El mejor uso del N foliar en el palmito, tanto en condiciones control como salinas, es una importante diferencia de estrategia en el uso de los componentes de crecimiento por parte de ambas especies de palmeras. Los resultados mostraron como es afectada la concentración y productividad del N foliar, por los diversos factores: especie, salinidad y tiempo.

El crecimiento puede ser afectado no sólo por la proporción de los órganos de asimilación, raíces y hojas, sino también por la actividad funcional de los mismos, la cual puede ser valorada por su eficiencia en la absorción y utilización de los elementos minerales. Conocer las acumulaciones y actividades de los otros nutrientes y elementos tóxicos es de gran ayuda para una mejor comprensión del crecimiento vegetal.



4.5. ANÁLISIS DE NUTRICIÓN.

En este apartado se estudia la evolución temporal de los elementos minerales (Cl^- , Na^+ , N_T , P_T , K^+ , Ca^{2+} y Mg^{2+}) en raíz, tallo, hoja y total de la planta, así como el efecto de la salinidad sobre los mismos, en cada una de las especies palmito y washingtonia.

4.5.1. Tendencias en los contenidos de los elementos minerales.

Se han utilizado los datos de contenidos de nutrientes, reflejados en el apartado de distribución de biomasa y nutrientes (tablas 4.2.1-4.2.7), para determinar las tendencias en el tiempo de los mismos.

Las tendencias en el tiempo fueron estimadas mediante un ajuste de regresión de la función de Richards [$f(t) = A \cdot (1 + \exp(\beta - k \cdot t))^{-1/v}$]. Donde los valores de t representan los días y $f(t)$ a los valores de los elementos minerales en raíz, tallo, hoja, parte aérea y total. Las tablas 4.5.1, 4.5.2, 4.5.3, 4.5.4, 4.5.5, 4.5.6 y 4.5.7 muestran los parámetros A , β , k "y" v de la función $f(t)$ y sus correspondientes coeficientes de determinación (R^2) para los distintos elementos minerales antes citados en *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta*. Los valores de los parámetros del N ya fueron presentados, están expuestos en el apartado del crecimiento con relación al nitrógeno (tabla 4.4.1).

Todas las ecuaciones muestran un alto coeficiente de determinación (R^2), siendo significativas a una probabilidad del 95 % (*), muy significativas al 99% (**) o altamente significativas al 99,9% (***). Ello nos indica que los valores obtenidos de la función ajustada pueden representar significativamente a los datos experimentales a efectos del cálculo de los parámetros de nutrición.

Tabla 4.5.1. Valores de los parámetros de A, β , k “y” v de la función de Richards $[f(t) = A \cdot (1 + \exp(\beta - k \cdot t))^{-1/v}]$ ajustada a los contenidos de Cl⁻ (μmol) en raíz, tallo, hoja, parte aérea y total, para *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm^{-1}) y S₃ (8 dSm^{-1}). R² es el coeficiente de determinación. Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, P=0,05; **, P=0,01 y ***, P=0,001.

Contenido de Cl ⁻	Parámetros función Richards	CHAMAEROPS		WASHINGTONIA	
		2 dSm ⁻¹	8 dSm ⁻¹	2 dSm ⁻¹	8 dSm ⁻¹
raíz	A	22080,0	19240,0	29685,0	26841,0
	β	-1,36	-0,99	35,54	56,95
	k	0,0	0,0	0,0	0,1
	v	0,06	0,09	13,69	23,18
	R ²	0,97***	0,92*	0,94*	0,98**
tallo	A	6650,0	3674,9	50265,9	31757,1
	β	0,51	-1,82	1,81	-1,52
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	0,11	0,02	0,18	0,02
	R ²	0,99**	0,96*	0,99**	0,98**
hoja	A	8040,0	7580,0	37350,0	22380,0
	β	6,95	1,35	30,59	37,85
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	2,53	0,59	15,41	25,47
	R ²	0,99***	0,95*	0,96*	0,97**
parte aérea	A	14490,0	12020,0	94209,1	51433,0
	β	3,20	2,42	36,57	47,77
	k	0,0	0,0	0,0	0,1
	v	0,96	0,82	12,91	21,71
	R ²	0,96**	0,95*	0,92*	0,96*
total	A	34970,0	31260,0	125080,0	77759,0
	β	1,09	-1,65	36,66	37,78
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	0,39	0,05	13,09	15,88
	R ²	0,97***	0,95*	0,92*	0,95*

Tabla 4.5.2. Valores de los parámetros A, β , k “y” v de la función de Richards $[f(t) = A \cdot (1 + \exp(\beta - k \cdot t))^{-1/v}]$ ajustada a los contenidos de Na^+ (μmol) en raíz, tallo, hoja, parte aérea y total, para *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}). R^2 es el coeficiente de determinación. Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, $P=0,05$; **, $P=0,01$ y ***, $P=0,001$.

Contenido de Na^+	Parámetros función Richards	<i>CHAMAEROPS</i>		<i>WASHINGTONIA</i>	
		2 dSm^{-1}	8 dSm^{-1}	2 dSm^{-1}	8 dSm^{-1}
raíz	A	12374,9	15139,0	19753,0	16882,0
	β	-3,02	-2,96	-4,57	-2,83
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	0,01	0,01	0,00	0,02
	R^2	0,93*	0,95*	0,93*	0,95*
tallo	A	1161,7	1696,0	12108,5	8162,1
	β	-3,14	-2,09	0,10	-0,26
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	0,01	0,02	0,08	0,06
	R^2	0,92*	0,97*	0,97**	0,98**
hoja	A	866,4	617,6	7238,7	10549,0
	β	17,59	35,37	25,58	1,14
	k	0,1	0,1	0,1	0,0
	v	8,69	19,55	11,42	0,52
	R^2	0,97**	0,99**	0,94*	0,92*
parte aérea	A	3090,7	2326,1	27377,0	28377,0
	β	6,29	17,93	-2,28	2,04
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	1,97	6,17	0,03	0,60
	R^2	0,94*	0,99**	0,96*	0,98**
total	A	17368,9	17498,0	44425,0	30349,0
	β	-3,51	-1,45	-1,24	1,68
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	0,01	0,05	0,08	0,66
	R^2	0,93*	0,96*	0,94*	0,97**

Tabla 4.5.3. Valores de los parámetros A, β , k “y” v de la función de Richards $[f(t) = A \cdot (1 + \exp(\beta \cdot k \cdot t))^{-1/v}]$ ajustada a los contenidos de P_T (μmol) en raíz, tallo, hoja, parte aérea y total, para *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}). R^2 es el coeficiente de determinación. Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, $P=0,05$; **, $P=0,01$ y ***, $P=0,001$.

Contenido de P_T	Parámetros función Richards	CHAMAEROPS		WASHINGTONIA	
		2 dSm^{-1}	8 dSm^{-1}	2 dSm^{-1}	8 dSm^{-1}
raíz	A	1753,0	4728,0	2263,0	2121,0
	β	4,94	-0,49	35,59	27,03
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	1,42	0,11	15,39	13,10
	R^2	0,97**	0,91*	0,90*	0,90*
tallo	A	1923,0	342,8	4675,6	3592,2
	β	-0,31	-3,17	-1,53	-1,04
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	0,07	0,01	0,02	0,04
	R^2	0,99**	0,91*	0,95*	0,97*
hoja	A	2139,2	1287,0	3092,7	2287,2
	β	31,05	28,13	34,88	54,91
	k	0,1	0,0	0,1	0,1
	v	9,36	10,56	33,74	38,63
	R^2	0,99**	0,92*	0,93*	0,91*
parte aérea	A	3527,7	1851,0	13151,0	10572,0
	β	40,14	34,04	29,25	22,15
	k	0,1	0,1	0,0	0,0
	v	10,67	11,60	12,54	9,14
	R^2	0,99**	0,92*	0,93*	0,91*
total	A	5339,3	2768,7	15413,0	12693,0
	β	38,63	36,98	25,43	27,72
	k	0,1	0,1	0,0	0,0
	v	10,70	13,06	10,99	11,82
	R^2	0,99**	0,95*	0,91*	0,92*

Tabla 4.5.4. Valores de los parámetros A, β , k “y” v de la función de Richards [f(t) = $A(1+\exp(\beta-k*t))^{(-1/v)}$] ajustada a los contenidos de K^+ (μmol) en raíz, tallo, hoja, parte aérea y total, para *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}). R^2 es el coeficiente de determinación. Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, $P=0,05$; **, $P=0,01$ y ***, $P=0,001$.

Contenido de K^+	Parámetros función Richards	<i>CHAMAEROPS</i>		<i>WASHINGTONIA</i>	
		2 dSm^{-1}	8 dSm^{-1}	2 dSm^{-1}	8 dSm^{-1}
raíz	A	13101,0	5597,2	16754,0	7657,5
	β	-5,66	83,69	29,0	77,65
	k	0,0	0,1	0,0	0,1
	v	0,00	36,82	14,37	46,66
	R^2	0,94*	0,99**	0,91*	0,93*
tallo	A	3990,8	1854,4	10145,1	5783,1
	β	-1,93	-2,81	-1,48	0,93
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	0,02	0,01	0,02	0,14
	R^2	0,96*	0,94*	0,94*	0,94*
hoja	A	11883,0	7368,0	27142,0	13096,0
	β	2,82	3,09	21,37	-0,82
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	1,00	1,32	18,00	0,25
	R^2	0,98**	0,93*	0,91*	0,96*
parte aérea	A	17006,0	9636,0	52729,0	31215,0
	β	3,96	36,48	53,78	20,42
	k	0,0	0,0	0,1	0,0
	v	1,25	13,06	28,39	10,50
	R^2	0,98**	0,95*	0,96*	0,93*
total	A	30106,0	15756,0	70109,5	41328,0
	β	2,25	49,30	59,69	21,12
	k	0,0	0,1	0,1	0,0
	v	0,78	18,98	30,89	10,89
	R^2	0,96*	0,98**	0,95*	0,91*

Tabla 4.5.5. Valores de los parámetros A, β , k “y” v de la función de Richards [f(t) = $A \cdot (1 + \exp(\beta \cdot k \cdot t))^{-1/v}$] ajustada a los contenidos de Ca^{2+} (μmol) en raíz, tallo, hoja, parte aérea y total, para *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}). R^2 es el coeficiente de determinación. Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, $P=0,05$; **, $P=0,01$ y ***, $P=0,001$.

Contenido de Ca^{2+}	Parámetros función Richards	CHAMAEROPS		WASHINGTONIA	
		2 dSm^{-1}	8 dSm^{-1}	2 dSm^{-1}	8 dSm^{-1}
raíz	A	6899,0	2425,0	10793,0	5655,0
	β	-0,07	43,93	35,08	41,24
	k	0,0	0,1	0,0	0,1
	v	0,19	19,13	10,49	15,80
	R^2	0,95*	0,97**	0,90*	0,98**
tallo	A	2413,2	2160,4	58024,6	30832,2
	β	-3,99	-2,88	-1,99	-2,21
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	0,00	0,01	0,01	0,01
	R^2	0,92*	0,93*	0,93*	0,95*
hoja	A	3644,0	4074,3	45851,0	25888,0
	β	32,84	32,90	32,75	30,03
	k	0,1	0,1	0,0	0,0
	v	14,60	12,38	13,95	14,32
	R^2	0,98**	0,91*	0,90*	0,91*
parte aérea	A	11285,9	8310,8	226768,0	111527,0
	β	3,64	52,78	34,03	22,73
	k	0,0	0,1	0,0	0,0
	v	1,05	17,73	8,56	6,37
	R^2	0,94**	0,95*	0,94*	0,91*
total	A	18807,0	10607,9	237561,0	117182,0
	β	2,13	43,90	29,90	20,32
	k	0,0	0,1	0,0	0,0
	v	0,64	14,25	7,73	5,92
	R^2	0,95*	0,93*	0,94*	0,93*

Tabla 4.5.6. Valores de los parámetros A, β , k “y” v de la función de Richards [f(t) = A*(1+exp(β -k*t))^(-1/v)] ajustada a los contenidos de Mg²⁺ (μ mol) en raíz, tallo, hoja, parte aérea y total, para *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm⁻¹) y S₃ (8 dSm⁻¹). R² es el coeficiente de determinación. Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, P=0,05; **, P=0,01 y ***, P=0,001.

Contenido de Mg ²⁺	Parámetros función Richards	CHAMAEROPS		WASHINGTONIA	
		2 dSm ⁻¹	8 dSm ⁻¹	2 dSm ⁻¹	8 dSm ⁻¹
raíz	A	4532,7	3354,0	14262,0	12026,0
	β	35,54	22,33	41,20	37,45
	k	0,1	0,0	0,1	0,0
	v	13,23	8,90	12,73	12,62
	R ²	0,93*	0,98**	0,96*	0,96*
tallo	A	3127,0	990,8	26915,1	15723,7
	β	-1,57	-2,97	-1,35	-1,73
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	0,02	0,01	0,02	0,02
	R ²	0,98**	0,93*	0,96*	0,97**
hoja	A	3272,3	2962,9	23119,0	14092,0
	β	51,55	52,69	7,72	14,41
	k	0,1	0,1	0,0	0,0
	v	19,70	20,13	2,99	6,01
	R ²	0,92*	0,94*	0,91*	0,93*
parte aérea	A	7155,7	4726,0	69656,0	32635,5
	β	14,45	70,97	44,51	35,40
	k	0,0	0,1	0,1	0,0
	v	4,30	24,00	12,48	11,29
	R ²	0,96*	0,96*	0,95*	0,98**
total	A	10814,7	8327,8	83918,0	44729,0
	β	63,18	35,84	42,02	49,57
	k	0,1	0,1	0,1	0,1
	v	22,77	12,01	12,06	16,04
	R ²	0,92*	0,94*	0,95*	0,98**

Tabla 4.5.7. Valores de los parámetros A,β,k “y” v de la función de Richards [f(t) = A*(1+exp(β-k*t))^(-1/v)] ajustada a los contenidos de Σcationes (Na⁺, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺) (μmol) en raíz, tallo, hoja, parte aérea y total, para *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm⁻¹) y S₃ (8 dSm⁻¹). R² es el coeficiente de determinación. Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, P=0,05; **, P=0,01 y ***, P=0,001

Contenido del total de cationes	Parámetros función Richards	CHAMAEROPS		WASHINGTONIA	
		2 dSm ⁻¹	8 dSm ⁻¹	2 dSm ⁻¹	8 dSm ⁻¹
raíz	A	39400,0	27050,0	61600,0	42100,0
	β	-4,36	41,76	45,03	71,44
	k	0,0	0,1	0,1	0,1
	v	0,00	13,78	17,83	33,34
	R ²	0,91*	0,96*	0,95*	0,98**
tallo	A	5842,63	9059,90	106189,74	61026,57
	β	-5,43	-2,95	-1,95	-2,63
	k	0,0	0,0	0,0	0,0
	v	0,00	0,0	0,01	0,01
	R ²	0,93*	0,98**	0,96*	0,97**
hoja	A	19685,0	14022,4	106659,0	58979,0
	β	5,66	54,76	35,86	26,70
	k	0,0	0,1	0,0	0,0
	v	2,18	25,00	18,64	14,61
	R ²	0,99**	0,98**	0,94*	0,92*
parte aérea	A	38302,0	23694,2	375412,0	183693,0
	β	4,86	65,24	47,62	31,40
	k	0,0	0,1	0,1	0,0
	v	1,50	23,25	14,93	11,25
	R ²	0,97**	0,98**	0,97**	0,94*
total	A	77665,0	50874,0	436972,0	225787,0
	β	1,47	44,25	39,63	33,33
	k	0,0	0,1	0,0	0,0
	v	0,53	15,31	12,93	12,63
	R ²	0,95*	0,97**	0,97*	0,95*

4.5.2. Velocidad de absorción relativa en elementos minerales (R_X).

La velocidad de absorción relativa en un nutriente dado (R_X), indica los incrementos en los contenidos de un elemento X en la planta por unidad de ese elemento presente en la misma y tiempo. Está expresada en $\text{mmol mol}^{-1} \text{d}^{-1}$. Su expresión diferencial es $R_X=(1/X)*(dX/dt)$

Para chamaerops se observa en la figura 4.5.1 (a y b), que las tendencias en el tiempo del tratamiento control y salino tanto para R_{Cl} como para R_{Na} son muy parecidas, todas decrecen con el tiempo. Sus valores medios están muy próximos, correspondiéndole al R_{Cl} en tratamiento control y salino 4,61 y 4,25 $\text{mmol mol}^{-1} \text{d}^{-1}$, respectivamente y al R_{Na} 4,92 y 5,06 $\text{mmol mol}^{-1} \text{d}^{-1}$, respectivamente (tabla 4.5.8).

La tendencia de la R del N, P y Mg^{2+} , en condiciones control y salino, es constante en el tiempo (figura 4.5.1.c.d. y g.). La R del K^+ Ca^{2+} y Σ cationes, en condiciones control, mantienen la misma tendencia descendente de su RGR (figura 4.5.1.e.f. y h.), y en condiciones salinas permanece constante, cruzándose los valores después del primer año y en consecuencia los valores medios al final del experimento son similares.

Los valores medios de la R del N y K^+ disminuyen ligeramente con la salinidad mientras que destaca la reducción del P (tabla 4.5.8).

En la figura 4.5.2, se refleja la evolución de la R en washingtonia, para los diferentes elementos minerales. La tendencia de la R es constante en el tiempo para todos ellos, excepto para el Na^+ y N, cuya tendencia disminuye en el tiempo coincidiendo con la tendencia descendente de su RGR. Con la salinidad disminuyen los valores medios de todos los elementos minerales, destacando la reducción del N que pasa de 4,15 a 2,98 $\text{mmol mol}^{-1} \text{d}^{-1}$ (tabla 4.5.9).

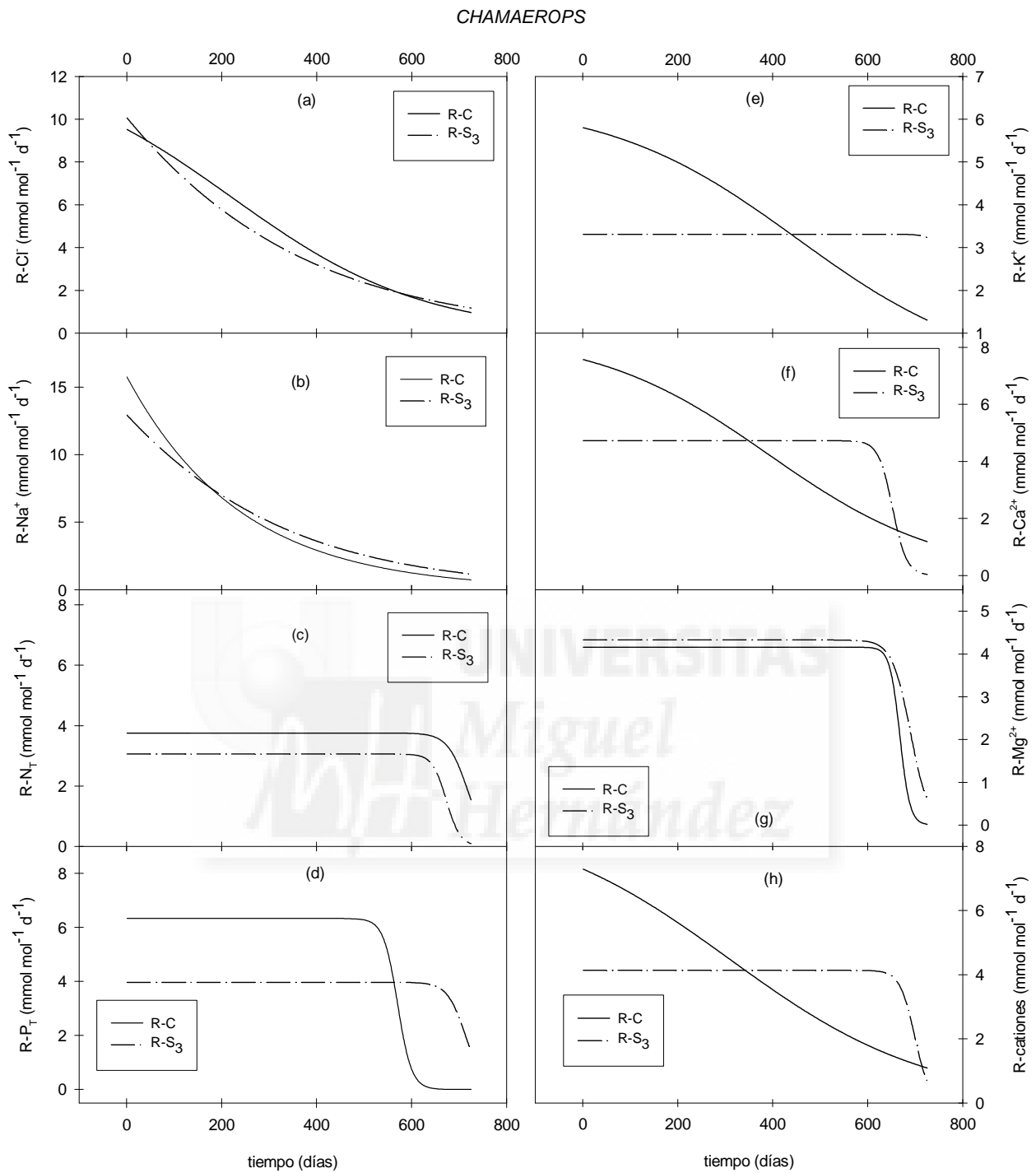


Figura 4.5.1. Tendencias de la velocidad de absorción relativa (R) para los elementos minerales (Cl⁻, Na⁺, N_T, P_T, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺ y Σ cationes) en *Chamaerops humilis* para condiciones control (2 dSm⁻¹) y S₃ (8 dSm⁻¹).

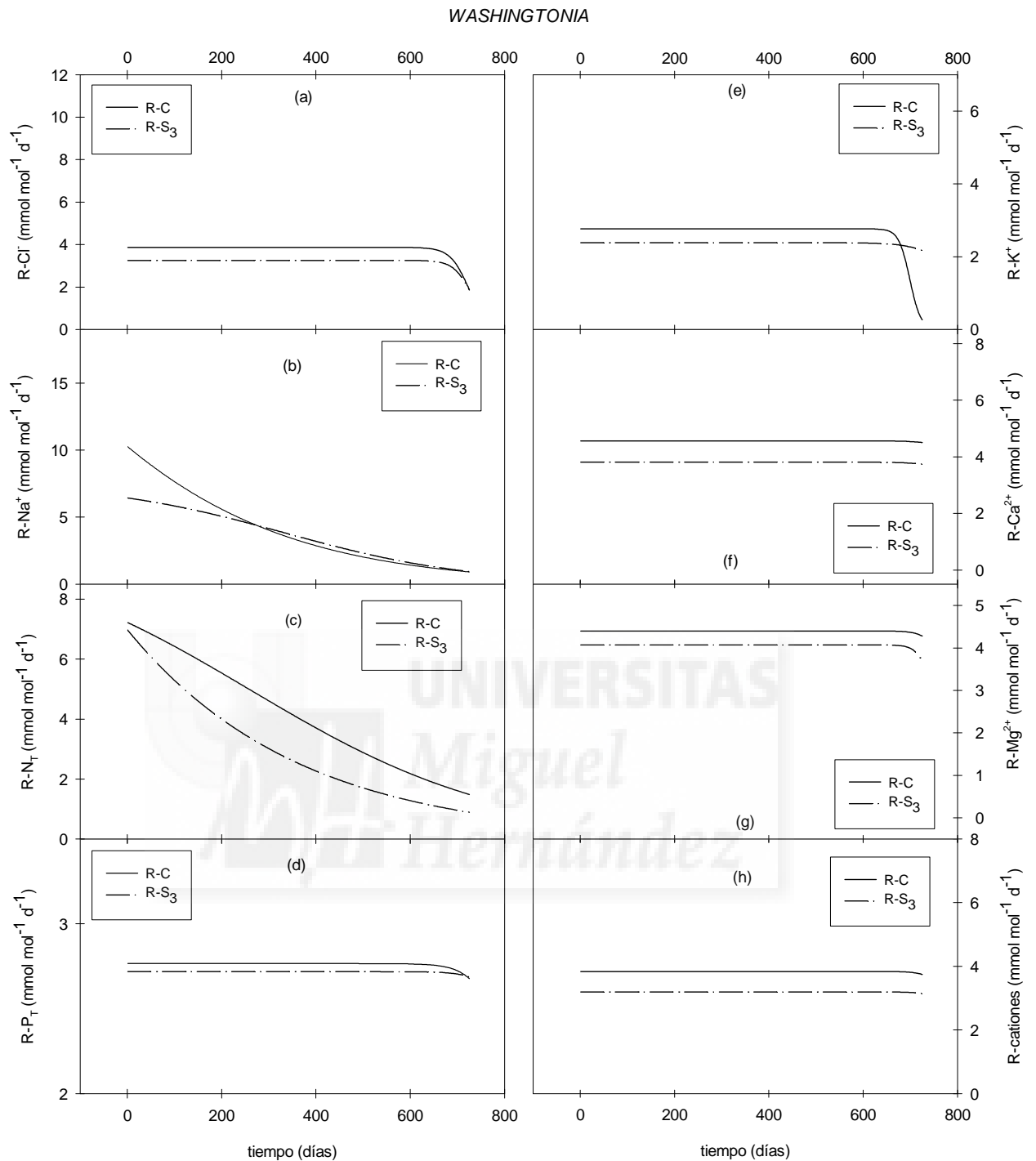


Figura 4.5.2. Tendencias de la velocidad de absorción relativa (R) para los elementos minerales (Cl⁻, Na⁺, N_T, P_T, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺ y Σ cationes) en *Washingtonia robusta* para condiciones control (2 dSm⁻¹) y S₃ (8 dSm⁻¹).

Tabla 4.5.8. Valores medios de la velocidad de absorción relativa (R) ($\text{mmol mol}^{-1} \text{d}^{-1}$) para los elementos minerales (Cl^- , Na^+ , N_T , P_T , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y $\Sigma\text{cationes}$) en *Washingtonia robustas* para condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).

<i>CHAMAEROPS</i> –R ($\text{mmol mol}^{-1} \text{d}^{-1}$)								
C	R_{Cl}	R_{Na}	R_{N}	R_{P}	R_{K}	R_{Ca}	R_{Mg}	$R_{\Sigma\text{cationes}}$
1er año	6,92	8,07	3,76	6,33	5,00	6,29	4,16	5,72
2º año	2,27	1,73	3,56	3,60	2,51	2,66	3,49	2,30
Total	4,61	4,92	3,66	4,97	3,77	4,49	3,82	4,02
S₃								
1er año	6,31	7,76	3,06	3,97	3,31	4,72	4,33	4,13
2º año	2,15	2,32	2,61	3,74	3,31	3,76	3,86	3,80
Total	4,25	5,06	2,84	3,86	3,31	4,25	4,10	3,97

Tabla 4.5.9. Valores medios de la velocidad de absorción relativa (R) ($\text{mmol mol}^{-1} \text{d}^{-1}$) para los elementos minerales (Cl^- , Na^+ , N , P , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y $\Sigma\text{cationes}$) en *Washingtonia robustas* para condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).

<i>WASHINGTONIA</i> – R ($\text{mmol mol}^{-1} \text{d}^{-1}$)								
C	R_{Cl}	R_{Na}	R_{N}	R_{P}	R_{K}	R_{Ca}	R_{Mg}	$R_{\Sigma\text{cationes}}$
1er año	3,87	6,19	5,67	2,77	2,77	4,56	4,40	3,84
2º año	3,71	1,84	2,61	2,76	2,55	4,56	4,39	3,83
Total	3,79	4,03	4,15	2,76	2,66	4,56	4,40	3,83
S₃								
1er año	3,26	5,12	4,37	2,72	2,39	3,82	4,07	3,20
2º año	3,16	2,05	1,56	2,72	2,36	3,81	4,05	3,19
Total	3,21	3,60	2,98	2,72	2,37	3,81	4,06	3,19

La tabla 4.5.10 nos muestra los coeficientes de correlación de Pearson (r) entre la RGR y la R. Todas las correlaciones son positivas. En chamaerops para control la RGR está fuertemente correlacionada con la R excepto en N, P y Mg^{2+} . En el tratamiento salino no hubo correlación en el Cl^- y Na^+ . En washingtonia sólo se dan dos fuertes correlaciones entre la RGR y la R_{Na} y R_{N} , tanto para el tratamiento control como para el salino.

Tabla 4.5.10. Coeficiente de correlación de Pearson (r) de la velocidad de crecimiento relativo (RGR) con la velocidad de absorción relativa de elementos minerales (R) para *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm⁻¹) y S₃ (8 dSm⁻¹) (n=7). Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, P=0,05; **,P=0,01 y ***,P=0,001. ns indica no significativo a P=0,05.

	<i>CHAMAEROPS</i>		<i>WASHINGTONIA</i>	
	R	R	R	R
Iones salinos	Control	Salino	Control	Salino
Cl	1,00 ^{***}	0,46 ^{ns}	0,50 ^{ns}	0,64 ^{ns}
Na	0,99 ^{***}	0,45 ^{ns}	0,99 ^{***}	0,99 ^{***}
Nutrientes				
N _T	0,51 ^{ns}	0,99 ^{***}	0,99 ^{***}	0,93 ^{**}
P _T	0,70 ^{ns}	1,00 ^{***}	0,53 ^{ns}	0,67 ^{ns}
K	0,97 ^{***}	1,00 ^{***}	0,49 ^{ns}	0,71 ^{ns}
Ca	0,98 ^{***}	0,92 ^{**}	0,52 ^{ns}	0,72 ^{ns}
Mg	0,55 ^{ns}	1,00 ^{***}	0,49 ^{ns}	0,63 ^{ns}
Σcationes	0,99 ^{***}	1,00 ^{***}	0,49 ^{ns}	0,65 ^{ns}

4.5.3. Velocidad de absorción específica (SAR)

La velocidad de absorción específica (Specific absorption rate, SAR) expresada en $\mu\text{mol} \times \text{g}^{-1}\text{d}^{-1}$, nos está indicando los μmoles totales de un elemento X absorbidos por la planta por cada gramo de masa radicular (M_R) y día. Su expresión diferencial es $\text{SAR}=(1/\text{M}_R) \cdot (dX/dt)$.

En *Ch. humilis* la evolución de la SAR, en el tratamiento control y salino, para el Cl⁻ y Na⁺, es decreciente en el tiempo.(figura 4.5.3.a y b). Con la salinidad aumentan los valores medios de la SAR del Cl⁻ y Na⁺ (46,9% y 36,6%, respectivamente) (tabla 4.5.11).

En *chamaerops*, los valores medios de la SAR del N, P y K⁺ disminuyen con la salinidad, mientras que los valores medios de la SAR de Ca²⁺, Mg²⁺ y Σcationes aumentan sólo ligeramente (tabla 4.5.11).

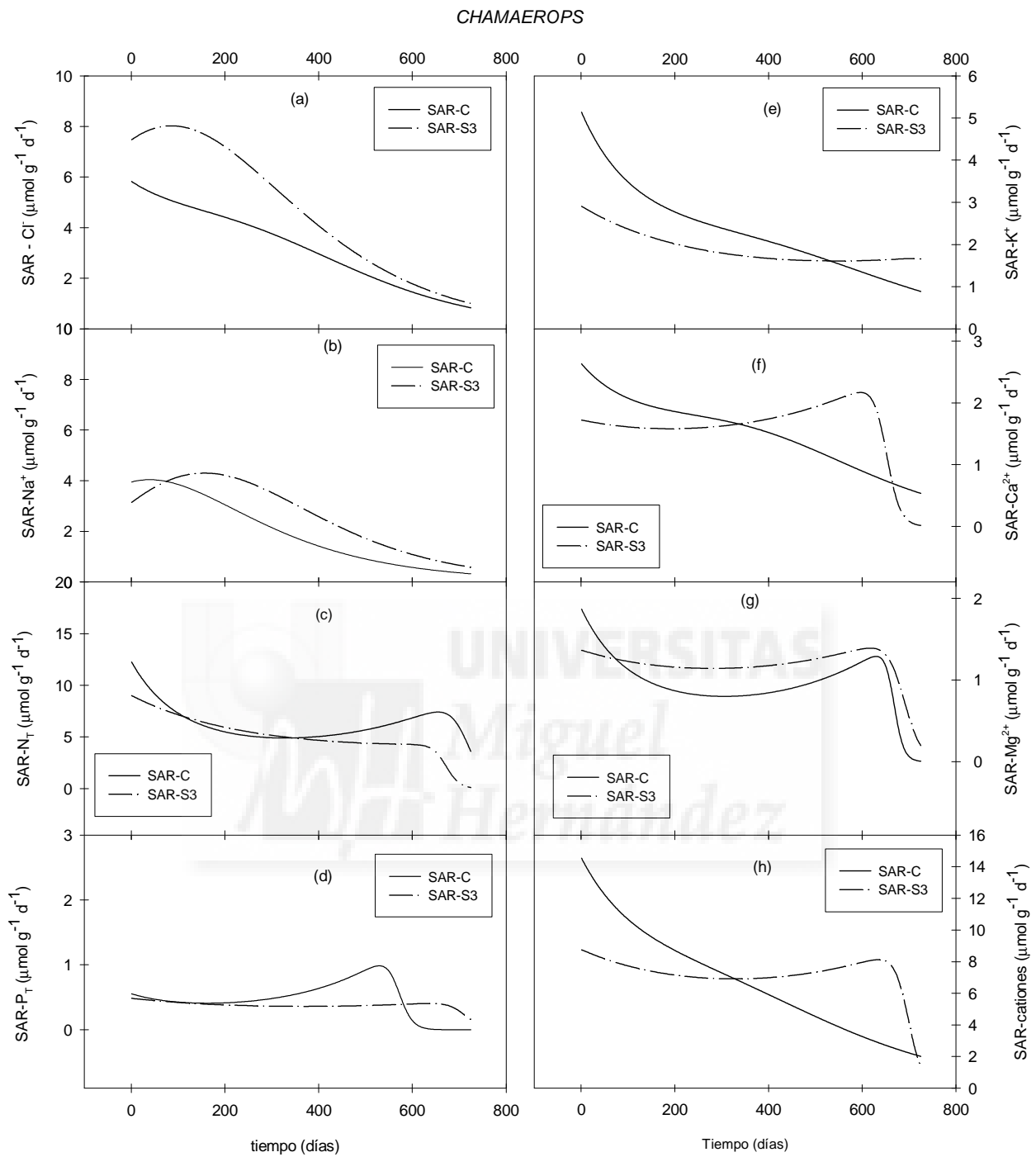


Figura 4.5.3. Tendencias de la velocidad de absorción específica (SAR) para los elementos minerales (Cl⁻, Na⁺, N_T, P_T, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺ y Σ cationes) en *Chamaerops humilis* para condiciones control (2 dSm⁻¹) y S₃ (8 dSm⁻¹).

Tabla 4.5.11. Valores de la velocidad de absorción específica (SAR) ($\mu\text{ mol g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) para los elementos minerales (Cl^- , Na^+ , N_T , P_T , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y $\Sigma\text{cationes}$) en *Chamaerops humilis* para condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).

<i>CHAMAEROPS</i> –SAR ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{ d}^{-1}$)								
C	SAR _{Cl}	SAR _{Na}	SAR _N	SAR _P	SAR _K	SAR _{Ca}	SAR _{Mg}	SAR _{Σcationes}
1er año	4,50	3,09	6,56	0,46	3,10	1,95	1,03	9,42
2º año	1,90	0,82	5,99	0,48	1,55	1,07	0,89	4,03
Total	3,21	1,96	6,28	0,47	2,33	1,52	0,96	6,74
S₃								
1er año	6,94	3,83	6,37	0,40	2,14	1,62	1,20	7,42
2º año	2,45	1,52	3,78	0,37	1,64	1,58	1,17	7,00
Total	4,71	2,68	5,08	0,38	1,89	1,60	1,18	7,21

En la figura 4.5.4 se refleja la diferente evolución de la SAR en *W. robusta*. La SAR del Cl^- , P, K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y $\Sigma\text{cationes}$, tiene una evolución en el tiempo para los tratamientos control y salino muy parecida, dibujando una línea cóncava. La SAR del Na^+ y N desciende en el tiempo, siendo este descenso más acusado en el nitrógeno. Con la salinidad los valores medios de la SAR ,en *washingtonia*, descienden para todos los elementos minerales, destacando las reducciones de N, K^+ y Ca^{2+} del 37,2%, 41,9% y 41,2%, respectivamente (tabla 4.5.12). En general, los valores de la SAR en *washingtonia* descendieron con la salinidad más que en *chamaerops*.

Tabla 4.5.12. Valores de la velocidad de absorción específica (SAR) ($\mu\text{ mol g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) para los elementos minerales (Cl^- , Na^+ , N_T , P_T , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y $\Sigma\text{cationes}$) en *Washingtonia robusta* para condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).

<i>WASHINGTONIA</i> –SAR ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{ d}^{-1}$)								
C	SAR _{Cl}	SAR _{Na}	SAR _N	SAR _P	SAR _K	SAR _{Ca}	SAR _{Mg}	SAR _{Σcationes}
1er año	5,95	4,20	19,19	0,70	4,70	5,19	2,52	15,75
2º año	7,37	1,57	12,44	0,60	3,67	8,87	4,05	20,38
Total	6,65	2,89	15,84	0,65	4,19	7,02	3,28	18,04
S₃								
1er año	4,90	2,96	14,36	0,63	2,55	3,18	2,01	10,65
2º año	6,05	1,68	5,47	0,66	2,32	5,09	3,53	13,39
Total	5,47	2,33	9,94	0,64	2,43	4,13	2,76	12,01

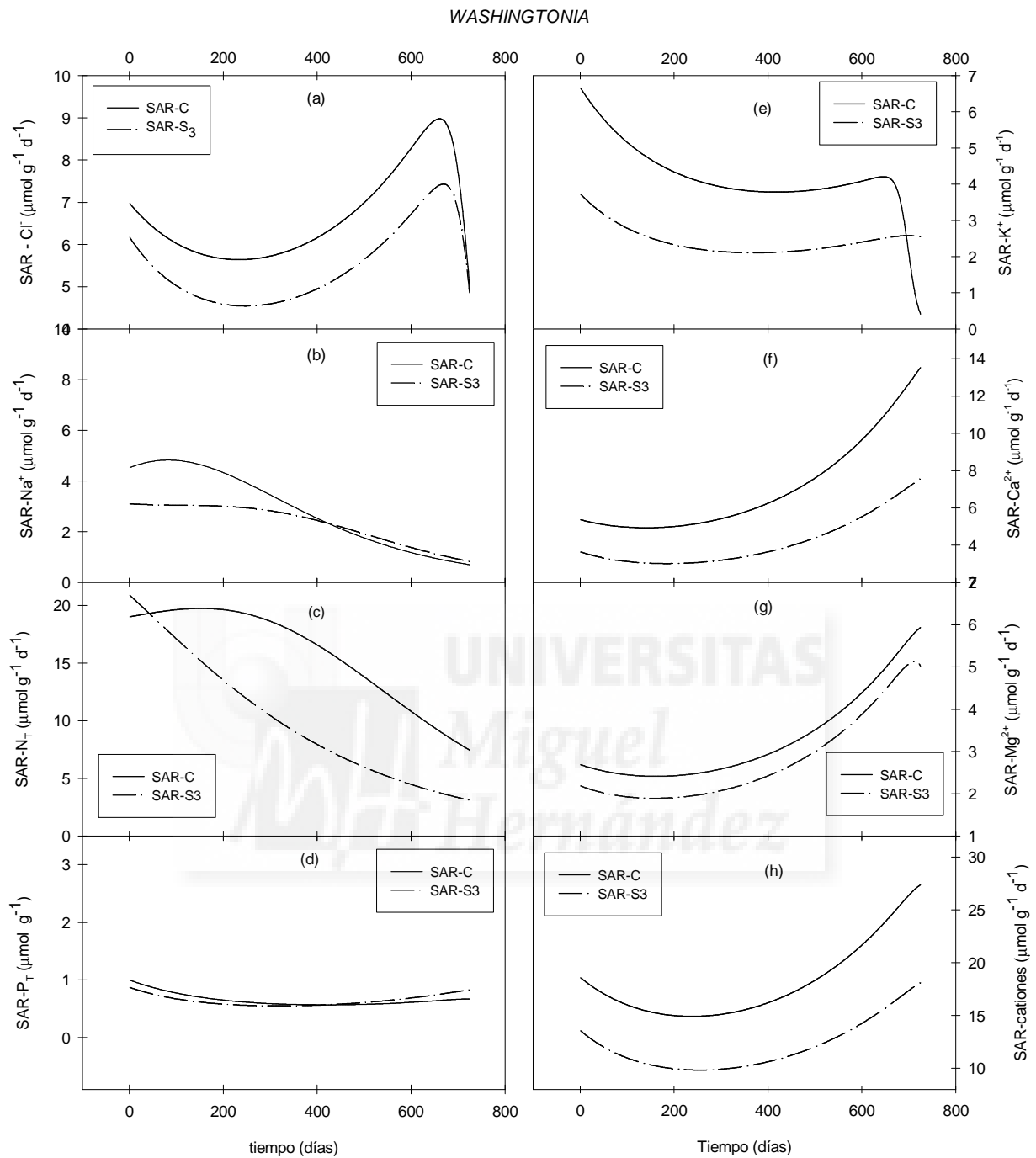


Figura 4.5.4. Tendencias de la velocidad de absorción específica (SAR) para los elementos minerales (Cl^- , Na^+ , N_T , P_T , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y $\Sigma\text{cationes}$) en *Washingtonia robusta* para condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).

La RGR está correlacionada significativamente con la SAR de los iones salinos Cl^- y Na^+ , para el tratamiento control en *chamaerops*. Sin embargo, en el tratamiento salino, no existe ninguna correlación con dichos iones. Para los nutrientes, se observan correlaciones de la RGR con la SAR, en el tratamiento control, excepto para la SAR de N_T , P_T y Mg^{2+} . En el tratamiento salino están correlacionadas la RGR y la SAR de todos los nutrientes excepto la SAR del K^+ (tabla 4.5.13).

En *washingtonia* (tabla 4.5.13) están correlacionadas la RGR con la SAR del Na^+ , tanto para el tratamiento control como salino. Para los nutrientes, la SAR de N_T , Ca^{2+} y Mg^{2+} están correlacionadas con la RGR en el tratamiento control y salino, pero la SAR del N_T está correlacionada positivamente. El P_T y K^+ sólo tienen correlación positiva con la SAR en control.

Tabla 4.5.13. Coeficiente de correlación de Pearson (r) de la velocidad de crecimiento relativo (RGR) con la velocidad de absorción específica (SAR) de los elementos minerales de las plantas *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}) (n=7). Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, $P=0,05$; **, $P=0,01$ y *, $P=0,001$. ns indica no significativo a $P=0,05$.**

	<i>CHAMAEROPS</i>		<i>WASHINGTONIA</i>	
	SAR	SAR	SAR	SAR
Iones salinos	Control	Salino	Control	Salino
Cl	0,99***	0,56ns	-0,13ns	-0,24ns
Na	0,99***	0,60ns	0,96**	0,99***
Nutrientes				
N_T	0,74ns	0,78*	0,88**	0,95**
P_T	0,33ns	0,92**	0,79*	-0,14ns
K	0,98***	0,31ns	0,81*	0,49ns
Ca	0,98***	0,96**	-0,82*	-0,92**
Mg	0,72ns	0,98***	-0,81*	-0,95**
Σ cationes	1,00***	0,96***	-0,65ns	-0,74ns

4.5.4. Transporte foliar (J_L).

El transporte foliar (Leaf ion transport rate, J_L) expresado en $\mu\text{mol X g}^{-1} \text{d}^{-1}$, nos indica los μmoles del elemento X absorbidos por la hoja por cada gramo de masa radicular y día. Su expresión diferencial es $J_L = (1/M_R) * (dX_F/dt)$, siendo X_F el elemento foliar de la planta, M_R la masa radicular de la planta y t el tiempo.

En *Ch. humilis*, con la salinidad, los valores medios de J_L del Cl^- superan al control, sobretodo durante el primer año (1,47 vs 0,79 $\mu\text{mol g}^{-1} \text{d}^{-1}$) (figura 4.5.5), los valores medios de J_L de Na^+ y K^+ se mantienen constantes con la salinidad y el J_L de Ca^{2+} y Mg^{2+} aumentan con la salinidad en un 72,4% y 50%, respectivamente (tabla 4.5.14).

En washingtonia, las tendencias en el tiempo para N y K^+ todos los elementos fueron descendentes (figura 4.5.6). Con la salinidad los valores medios del transporte foliar de todos los elementos se redujeron, destacando por un lado las de los iones fitotóxicos Cl^- Na^+ y por otro lado la del N, Ca^{2+} y $\Sigma\text{cationes}$ (tabla 4.5.15).

4.5.5. Transporte aéreo (J_S).

El transporte aéreo (Shoot ion transport rate, J_S) expresado en $\mu\text{mol X g}^{-1} \text{d}^{-1}$, indica los μmoles del elemento X absorbidos por las hojas y tallo, por cada gramo de masa radicular y día. Su expresión diferencial es $J_S = (1/M_R) * (dX_S/dt)$, siendo X_S el elemento aéreo de la planta y M_R la masa radicular de la planta y t el tiempo.

Las tendencias en el tiempo del J_S , en chamaerops, para el tratamiento control y salino de todos los minerales, son similares a las tendencias del J_L , pero lógicamente con valores mayores (figura 4.5.7). Con la salinidad aumenta el J_S del Cl^- igual que ocurría en el transporte foliar, así como también aumenta el J_S del Ca^{2+} y Mg^{2+} en un 20,0% y 30,5% (tabla 4.5.16).

En washingtonia, las tendencias de J_S en los tratamientos control y salino son similares, excepto para el Na^+ en el que se cruzan los valores después del primer año (figura 4.5.8). Con la salinidad disminuyen los valores medios del transporte aéreo de todos los elementos, destacando las

disminuciones del Cl^- , Na^+ , N , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y $\Sigma\text{cationes}$ (tabla 4.5.17). En general estas reducciones del transporte aéreo fueron más acusadas que en *Chamaerops*.

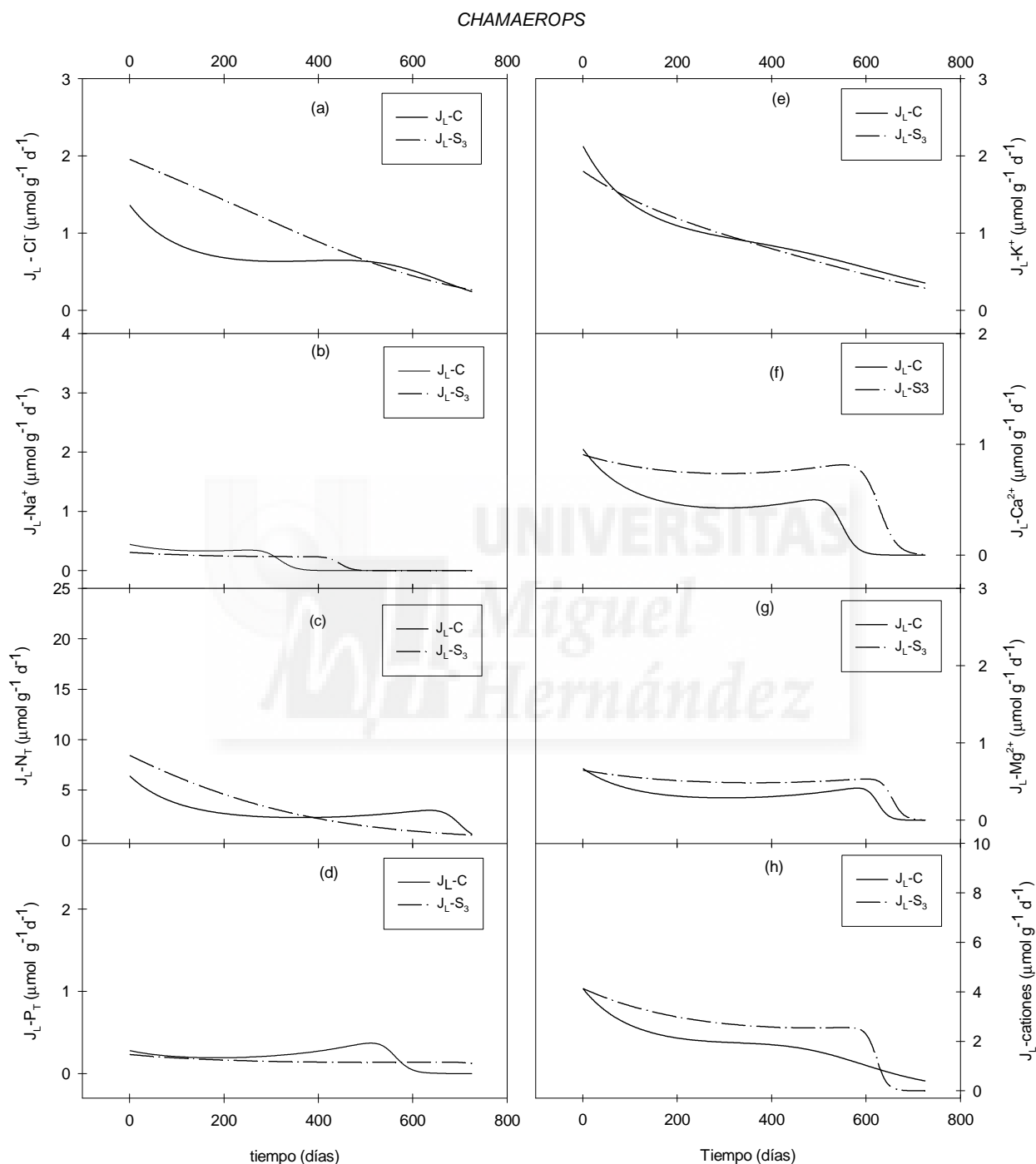


Figura 4.5.5. Tendencias del transporte foliar (J_L) para los elementos minerales (Cl^- , Na^+ , N_T , P_T , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y $\Sigma\text{cationes}$) en *Chamaerops humilis* para condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).

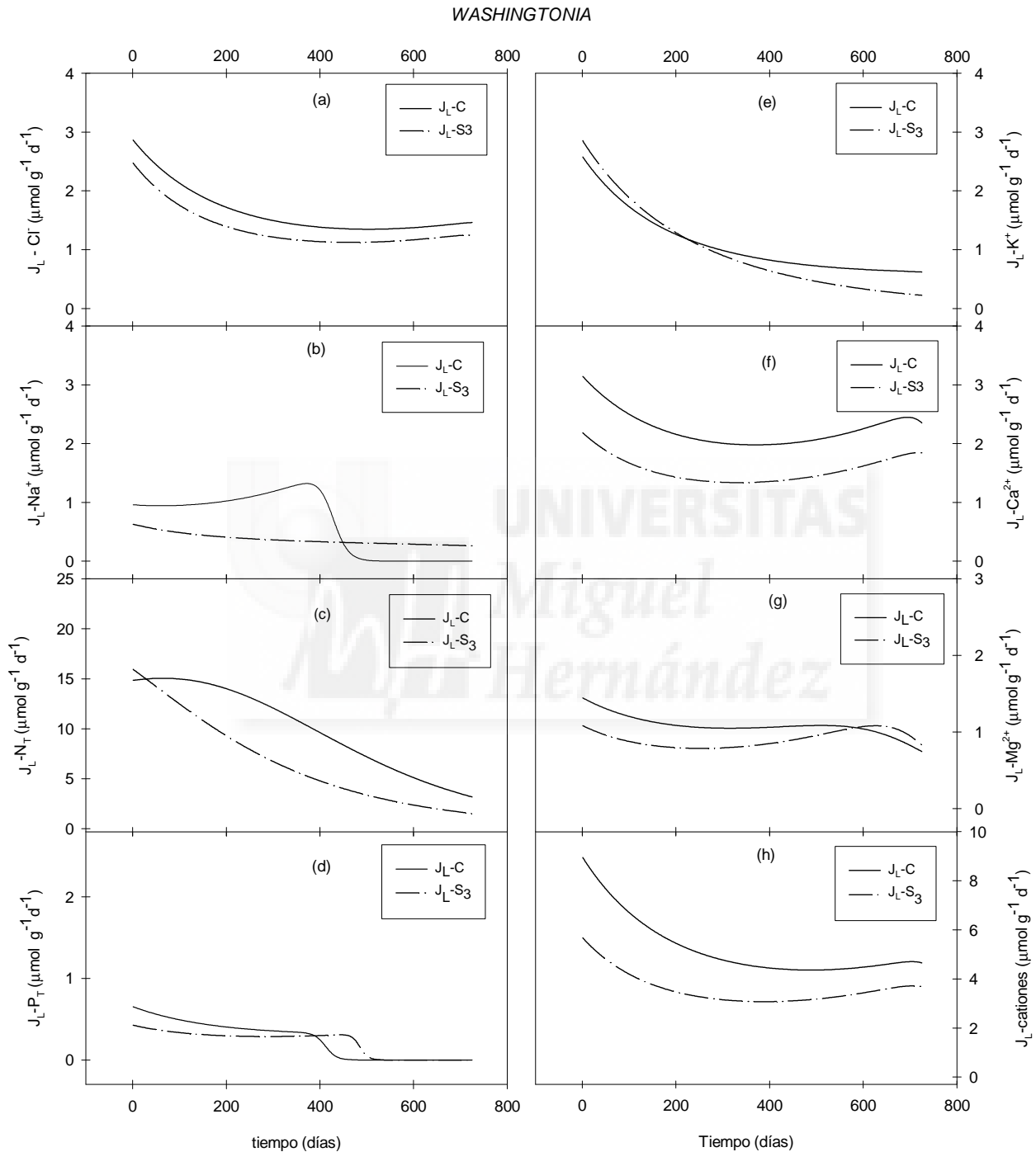


Figura 4.5.6. Tendencias del transporte foliar (J_L) para los elementos minerales (Cl^- , Na^+ , N_T , P_T , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y $\Sigma\text{cationes}$) en *Washingtonia robusta* para condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).

Tabla 4.5.14. Valores medios del transporte foliar (J_L) ($\mu\text{ mol g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) para los elementos minerales (Cl^- , Na^+ , N_T , P_T , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y $\Sigma\text{cationes}$) en *Chamaerops humilis* para condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).

<i>CHAMAEROPS</i> $-J_L$ ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{d}^{-1}$)								
C	$J_{L-\text{Cl}}$	$J_{L-\text{Na}}$	$J_{L-\text{N}}$	$J_{L-\text{P}}$	$J_{L-\text{K}}$	$J_{L-\text{Ca}}$	$J_{L-\text{Mg}}$	$J_{L-\Sigma\text{cationes}}$
1er año	0,79	0,31	3,23	0,21	1,24	0,54	0,37	2,44
2º año	0,54	0,00	2,44	0,18	0,63	0,25	0,26	1,27
Total	0,66	0,16	2,84	0,20	0,94	0,40	0,32	1,86
S₃								
1er año	1,47	0,26	5,04	0,17	1,26	0,78	0,53	3,15
2º año	0,57	0,05	1,28	0,14	0,56	0,58	0,41	1,83
Total	1,03	0,16	3,18	0,16	0,91	0,68	0,47	2,49

Tabla 4.5.15. Valores medios del transporte foliar (J_L) ($\mu\text{ mol g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) para los elementos minerales (Cl^- , Na^+ , N_T , P_T , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y $\Sigma\text{cationes}$) en *Washingtonia robusta* para condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).

<i>WASHINGTONIA</i> $-J_L$ ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{d}^{-1}$)								
C	$J_{L-\text{Cl}}$	$J_{L-\text{Na}}$	$J_{L-\text{N}}$	$J_{L-\text{P}}$	$J_{L-\text{K}}$	$J_{L-\text{Ca}}$	$J_{L-\text{Mg}}$	$J_{L-\Sigma\text{cationes}}$
1er año	1,89	1,05	13,70	0,44	1,45	2,32	1,15	5,97
2º año	1,38	0,25	6,41	0,04	0,71	2,18	1,02	4,48
Total	1,64	0,65	10,08	0,24	1,08	2,25	1,08	5,23
S₃								
1er año	1,56	0,44	10,11	0,32	1,50	1,55	0,85	3,81
2º año	1,16	0,30	3,06	0,10	0,42	1,55	0,97	3,33
Total	1,36	0,37	6,61	0,21	0,97	1,55	0,91	3,57

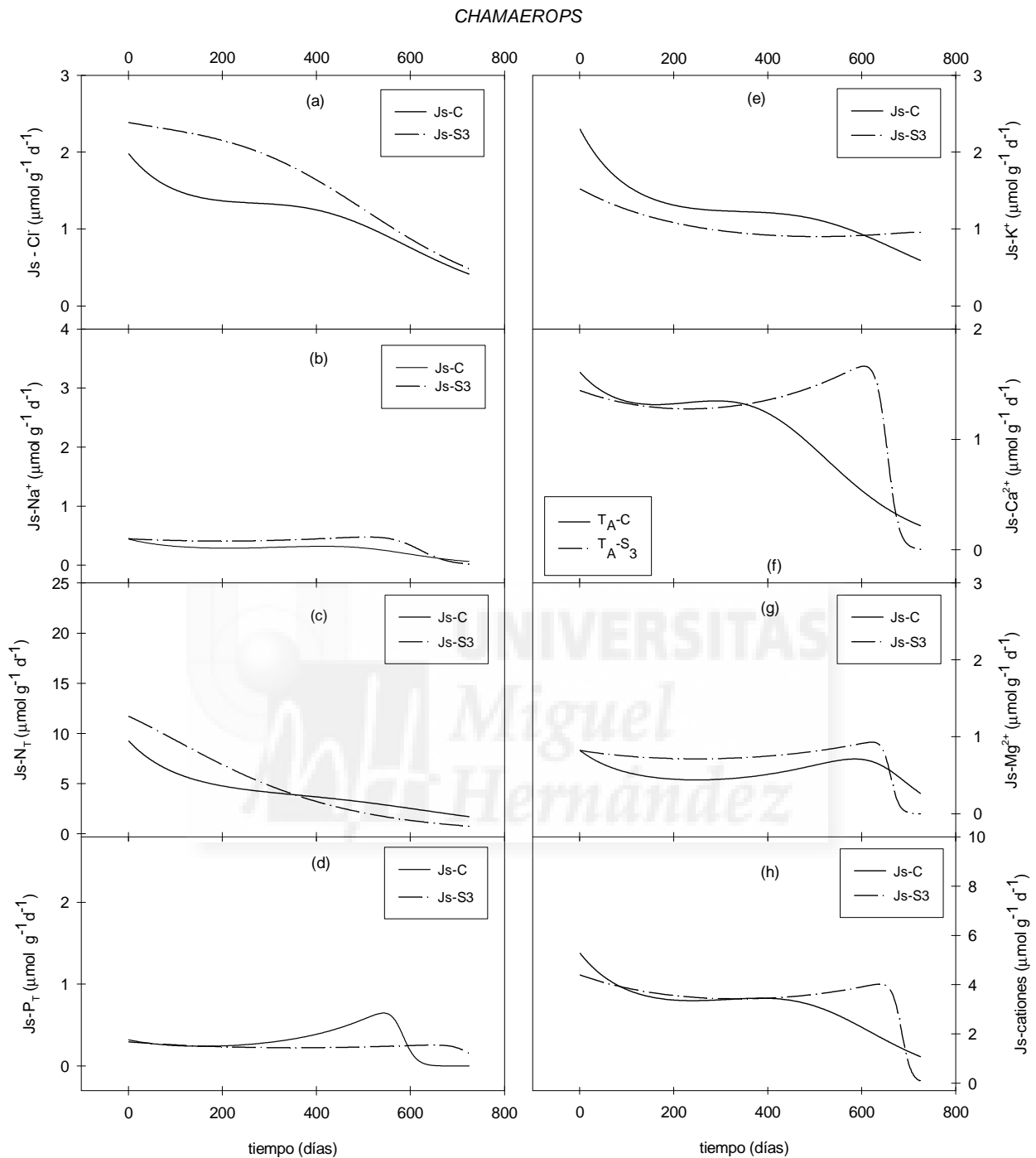


Figura 4.5.7. Tendencias del transporte aéreo (J_s) para los elementos minerales (Cl^- , Na^+ , N_t , P_t , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y $\Sigma\text{cationes}$) en *Chamaerops humilis* para condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).

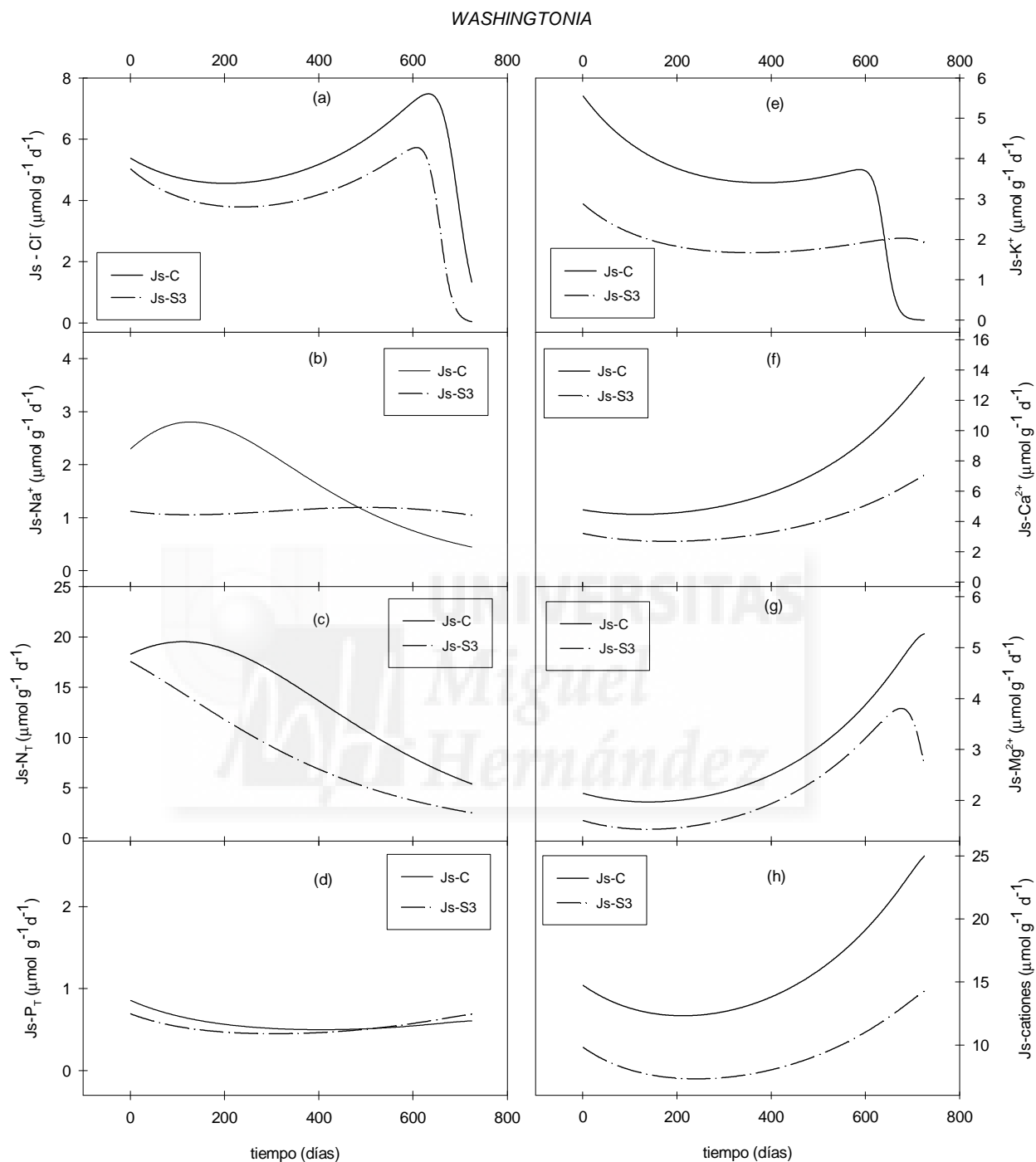


Figura 4.5.8. Tendencias del transporte aéreo (J_s) para los elementos minerales (Cl^- , Na^+ , N_T , P_T , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y $\Sigma\text{cationes}$) en *Washingtonia robusta* para condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).

4.5.16. Valores medios del transporte aéreo (J_s) ($\mu\text{ mol g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) para los elementos minerales (Cl^- , Na^+ , N_T , P_T , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y $\Sigma\text{cationes}$) en *Chamaerops humilis* para condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).

<i>CHAMAEROPS</i> – J_s ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{d}^{-1}$)								
C	$J_{S-\text{Cl}}$	$J_{S-\text{Na}}$	$J_{S-\text{N}}$	$J_{S-\text{P}}$	$J_{S-\text{K}}$	$J_{S-\text{Ca}}$	$J_{S-\text{Mg}}$	$J_{S-\Sigma\text{cationes}}$
1er año	1,46	0,32	5,41	0,27	1,47	1,36	0,52	3,70
2º año	0,90	0,23	2,84	0,32	1,00	0,75	0,58	2,59
Total	1,18	0,27	4,14	0,30	1,23	1,06	0,55	3,15
S₃								
1er año	2,14	0,42	7,44	0,25	1,15	1,32	0,74	3,70
2º año	1,09	0,34	1,88	0,24	0,92	1,22	0,69	3,31
Total	1,62	0,38	4,68	0,24	1,04	1,27	0,71	3,51

Tabla 4.5.17. Valores medios del transporte aéreo (J_s) ($\mu\text{ mol g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) para los elementos minerales (Cl^- , Na^+ , N_T , P_T , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y $\Sigma\text{cationes}$) en *Washingtonia robusta* para condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).

<i>WASHINGTONIA</i> – J_s ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{d}^{-1}$)								
C	$J_{S-\text{Cl}}$	$J_{S-\text{Na}}$	$J_{S-\text{N}}$	$J_{S-\text{P}}$	$J_{S-\text{K}}$	$J_{S-\text{Ca}}$	$J_{S-\text{Mg}}$	$J_{S-\Sigma\text{cationes}}$
1er año	4,77	2,50	18,17	0,61	4,04	4,74	2,07	12,90
2º año	5,86	1,01	9,61	0,54	2,74	8,62	3,56	17,90
Total	5,31	1,76	13,92	0,57	3,40	6,67	2,81	15,38
S₃								
1er año	4,06	1,09	12,38	0,51	2,00	2,84	1,53	7,85
2º año	4,06	1,16	4,61	0,55	1,84	4,66	2,79	10,32
Total	4,06	1,12	8,52	0,53	1,92	3,74	2,15	9,08

4.5.6. Velocidad de utilización específica (SUR).

La velocidad de utilización específica (Specific utilization rate, SUR) mide la eficiencia del nutriente en la producción de crecimiento. Se define como la capacidad de producción de masa seca (M) de una planta respecto al tiempo expresado por unidad de contenido de nutriente mineral (X). Su expresión diferencial es $SUR=(1/X)^*(dM/dt)$, siendo sus dimensiones son $g\ mol^{-1}X\ d^{-1}$. Los valores para el N fueron mostrados bajo la denominación de Productividad del nitrógeno, en el análisis de crecimiento.

En la figura 4.5.9 se observa que las tendencias en el tiempo de la SUR, para el tratamiento control, son descendentes. Los valores del tratamiento control superan a los valores del tratamiento salino durante el primer año (figura 4.5.9). Con la salinidad se redujo la SUR de los nutrientes P, Ca^{2+} , Mg^{2+} y Σ cationes y además las de los iones Cl^- y Na^+ (tabla 4.5.18).

Tabla 4.5.18. Valores medios de SUR ($g\ mol^{-1}\ d^{-1}$) para los elementos minerales (Cl^- , Na^+ , P, K, Ca^{2+} , Mg^{2+} y Σ cationes) en *Chamaerops humilis* para condiciones control ($2\ dSm^{-1}$) y S_3 ($8\ dSm^{-1}$)

<i>CHAMAEROPS</i> –SUR ($g\ mol^{-1}\ d^{-1}$)							
C	SUR _{Cl}	SUR _{Na}	SUR _P	SUR _K	SUR _{Ca}	SUR _{Mg}	SUR _{Σcationes}
1er año	18,12	30,95	162,62	18,77	37,63	49,92	7,08
2º año	7,72	13,83	46,03	10,46	15,89	26,21	3,68
Total	12,95	22,45	104,73	14,65	26,84	38,15	5,39
S_3							
1er año	8,22	19,00	90,00	14,15	26,37	32,70	5,04
2º año	8,20	14,13	89,64	17,74	20,60	28,82	4,74
Total	8,21	16,59	89,83	15,93	23,51	30,77	4,89

En *washingtonia*, las tendencias de la SUR son descendentes para todos los elementos en control. Los valores del tratamiento control superan a los valores del tratamiento salino durante casi todo el ensayo (figura 4.5.10). Con la salinidad se redujo principalmente la velocidad de utilización específica

de los nutrientes P, Ca^{2+} y Mg^{2+} y la Σ cationes, además la de los iones Cl^- y Na^+ , al igual que en palmito (tabla 4.5.19).

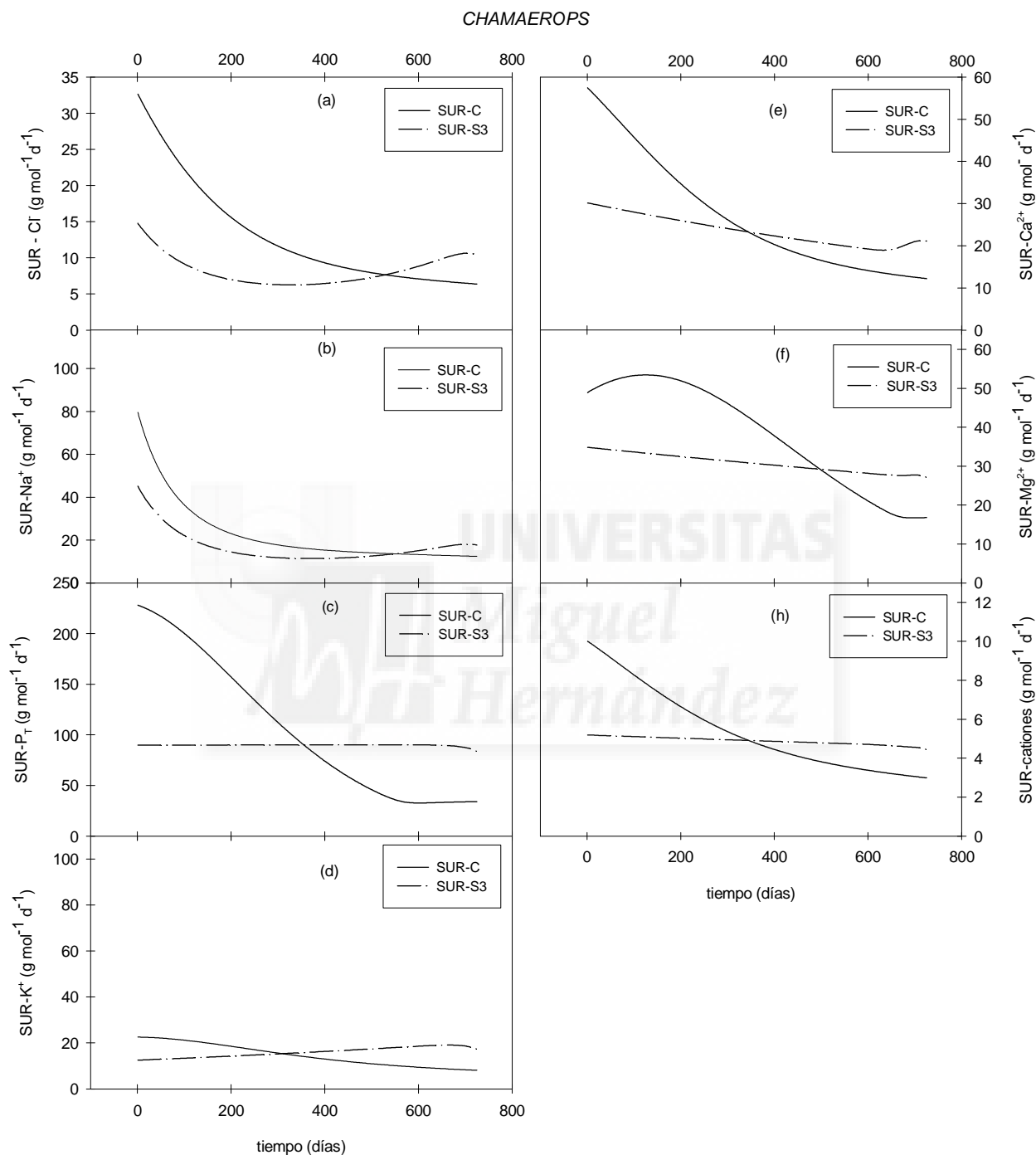


Figura 4.5.9. Tendencias de la velocidad de utilización específica (SUR) para los elementos minerales (Cl^- , Na^+ , P_T , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y Σ cationes) en *Chamaerops humilis* para condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).

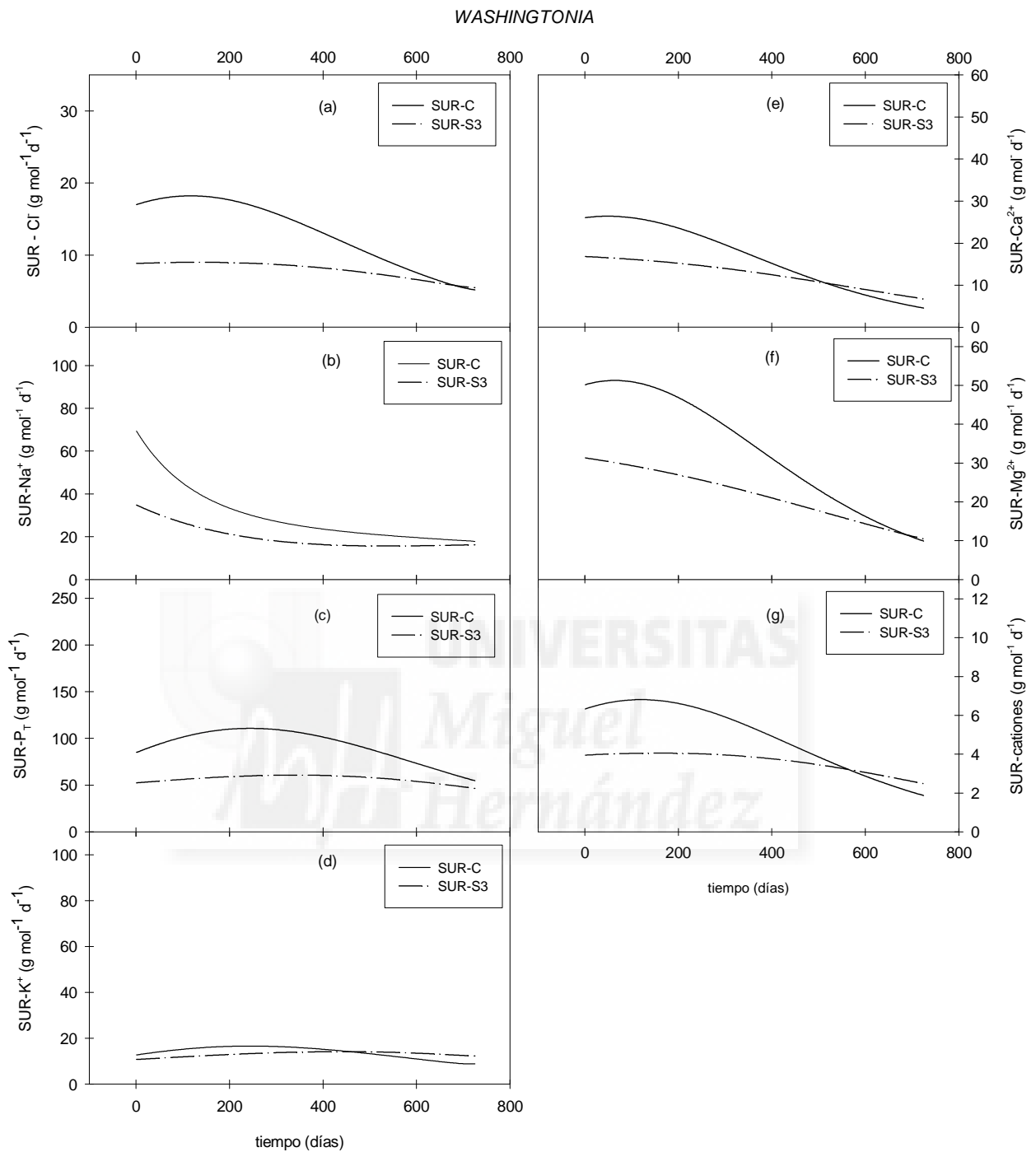


Figura 4.5.10. Tendencias de la velocidad de utilización específica (SUR) para los elementos minerales (Cl^- , Na^+ , P_T , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y $\Sigma\text{cationes}$) en *Washingtonia robusta* para condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).

Tabla 4.5.19. Valores medios de la velocidad de utilización específica (SUR) ($\text{g mol}^{-1} \text{d}^{-1}$) para los elementos minerales (Cl^- , Na^+ , P_T , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y Σ cationes) en *Washingtonia robusta* para condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}).

<i>WASHINGTONIA</i> – SUR ($\text{g mol}^{-1} \text{d}^{-1}$)							
C	SUR _{Cl}	SUR _{Na}	SUR _P	SUR _K	SUR _{Ca}	SUR _{Mg}	SUR _{Σcationes}
1er año	17,07	38,61	104,27	15,63	23,21	45,92	6,39
2º año	9,17	20,72	81,14	12,20	9,85	20,58	3,46
Total	13,14	29,73	92,79	13,93	16,57	33,34	4,94
S₃							
1er año	8,87	23,22	57,99	12,65	15,23	27,15	4,01
2º año	7,05	15,95	55,54	13,62	9,93	16,18	3,25
Total	7,96	19,61	56,77	13,13	12,60	21,71	3,63

La RGR está correlacionada significativamente con la SUR de los iones salinos Cl^- y Na^+ , para el tratamiento control en *chamaerops*. Sin embargo, en el tratamiento salino, no existe ninguna correlación con dichos iones. Para los nutrientes, en el tratamiento control, se observan correlaciones de la RGR con la SUR en todos los elementos y solamente está correlacionada con el P, en el tratamiento salino (tabla 4.5.20).

En *washingtonia* (tabla 4.5.20) está correlacionada la RGR con la SUR del Cl^- y Na^+ , en el tratamiento control y salino. En los nutrientes la RGR está correlacionada con la SUR de todos ellos excepto el N en el tratamiento salino y el P y K^+ en control y salino.

4.5.7. Relaciones iónicas Na/K y Na/Ca y suma de cationes.

4.5.7.1. Relación iónica Na/K en raíz, tallo y hoja.

En la figura 4.5.11 aparecen representados los cocientes de la relación sodio/potasio en raíz, tallo y hoja de la planta *Chamaerops humilis* para los tratamientos control y salino. En dicha representación, el eje de abcisas se situó a un valor de la ordenada correspondiente a la unidad; éste tipo de histogramas proporciona, visualmente, una rápida lectura del estado de dilución o concentración de un nutriente respecto al otro en la relación iónica. En la raíz se observa, que a partir del 3^{er} muestreo, el cociente Na/K es superior a la

unidad para el tratamiento control y salino, siendo los valores del tratamiento salino superiores al control. En condiciones salinas hay una tendencia a incrementar la proporción Na/K en raíz y tallo, pero sin que se llegue a producir en las hojas. Con la salinidad aumentó significativamente la relación Na/K en todas las partes de la planta (tabla 4.5.21).

Tabla 4.5.20. Coeficiente de correlación de Pearson (r) de la velocidad de crecimiento relativo (RGR) con la velocidad de utilización específica (SUR) de los elementos minerales de las plantas *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta* en condiciones control (2 dSm^{-1}) y S_3 (8 dSm^{-1}) (n=7). Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, $P=0,05$; **, $P=0,01$ y *, $P=0,001$. ns indica no significativo a $P=0,05$.**

	<i>CHAMAEROPS</i>		<i>WASHINGTONIA</i>	
	SUR	SUR	SUR	SUR
Iones salinos	Control	Salino	Control	Salino
Cl	0,97***	-0,17ns	0,92**	0,97***
Na	0,88**	0,01ns	0,95**	0,80*
Nutrientes				
N_T	0,84*	-0,65ns	1,00***	-0,41ns
P_T	0,99***	1,00***	0,59ns	0,54ns
K	0,99***	-0,32ns	0,58ns	-0,41ns
Ca	0,99***	0,33ns	0,97***	1,00***
Mg	0,91**	0,57ns	0,96**	1,00***
Σcationes	0,99***	0,73ns	0,91**	0,96**

La figura 4.5.12 refleja la relación Na/K en *Washingtonia*. En la raíz los cocientes obtenidos son mayores que la unidad, tanto en el tratamiento control como salino, excepto en el primer muestreo. Para el tallo y la hoja, en todos los muestreos y en ambos tratamientos, los valores de la relación Na/K son inferiores a la unidad. La tendencia con la salinidad al aumento de la proporción Na/K en la raíz fue menos acusada que en el palmito e inexistente en tallo y hojas. Con la salinidad aumentó significativamente la relación Na/K en raíz (tabla 4.5.22).

4.5.7.2. Relación iónica Na/Ca en raíz, tallo y hoja.

La variación temporal de la relación iónica Na/Ca, en la raíz, tallo y hoja de la planta *Ch. Humilis*, aparecen representadas en la figura 4.5.13.

La proporción de Na en raíz, resultó muy superior en condiciones salinas. Para tallo y hoja, los valores de la relación Na/Ca son inferiores a la unidad en todos los muestreos y en ambos tratamientos. Con la salinidad aumentó significativamente la relación Na/Ca en todas las partes de la planta (tabla 4.5.21).

En *washingtonia* (figura 4.5.14), a partir del primer muestreo, el cociente Na/Ca en raíz, es superior a la unidad en el tratamiento control y salino. El efecto de la salinidad sobre el aumento del cociente Na/Ca fue escaso a diferencia de lo ocurrido en palmito. En tallo y hoja, los cocientes son inferiores a la unidad en ambos tratamientos. Con la salinidad no hubo variaciones significativas de la relación Na/Ca en la planta (tabla 4.5.22).

4.5.7.3. Suma de cationes en raíz, tallo y hoja.

Al examinar la variación temporal del total de cationes en *Ch. humilis* (figura 4.5.15), se observa la similitud entre las plantas del tratamiento control y salino. Con la salinidad no se produjeron variaciones significativas en el Σ cationes en diferentes partes de la planta (tabla 4.5.21).

En *W. robusta* (figura 4.5.16), en raíz se produce inicialmente una reducción en el total de cationes y posteriormente un aumento, al final del experimento. En el tallo se observa un aumento en los dos últimos muestreos, sin embargo en la hoja, la suma de cationes permanece con valores similares a lo largo del tiempo en el tratamiento control y salino. Con la salinidad se produjeron aumentos significativos en el Σ cationes, solamente en la raíz (tabla 4.5.22).

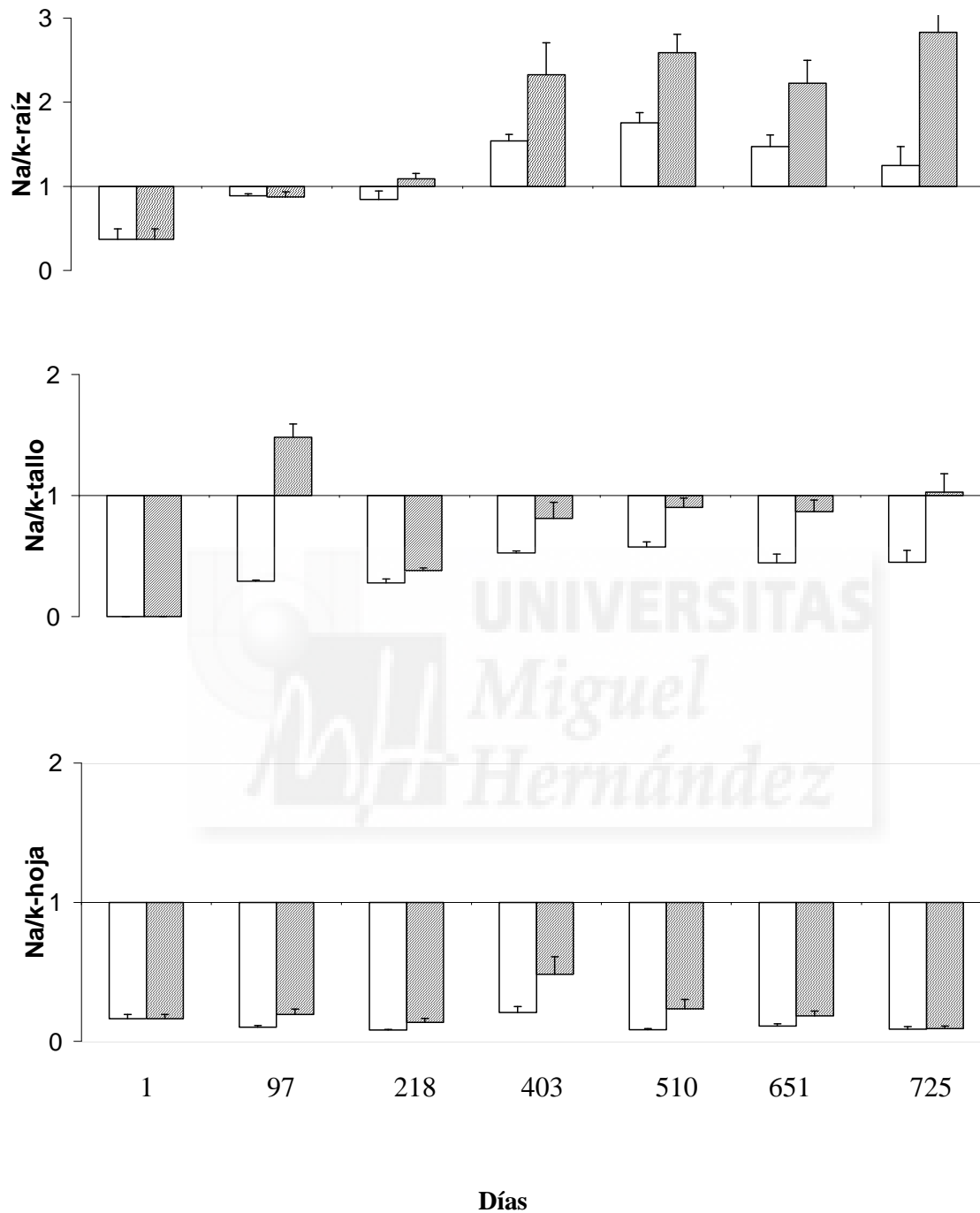
CHAMAEROPS

Figura 4.5.11. Variación temporal en la relación Na/K en raíz, tallo y hoja de la planta *Chamaerops humilis*, cultivada en condiciones control (□) y salino (▨). Las barras indican los errores estándar (n=4).

WASHINGTONIA

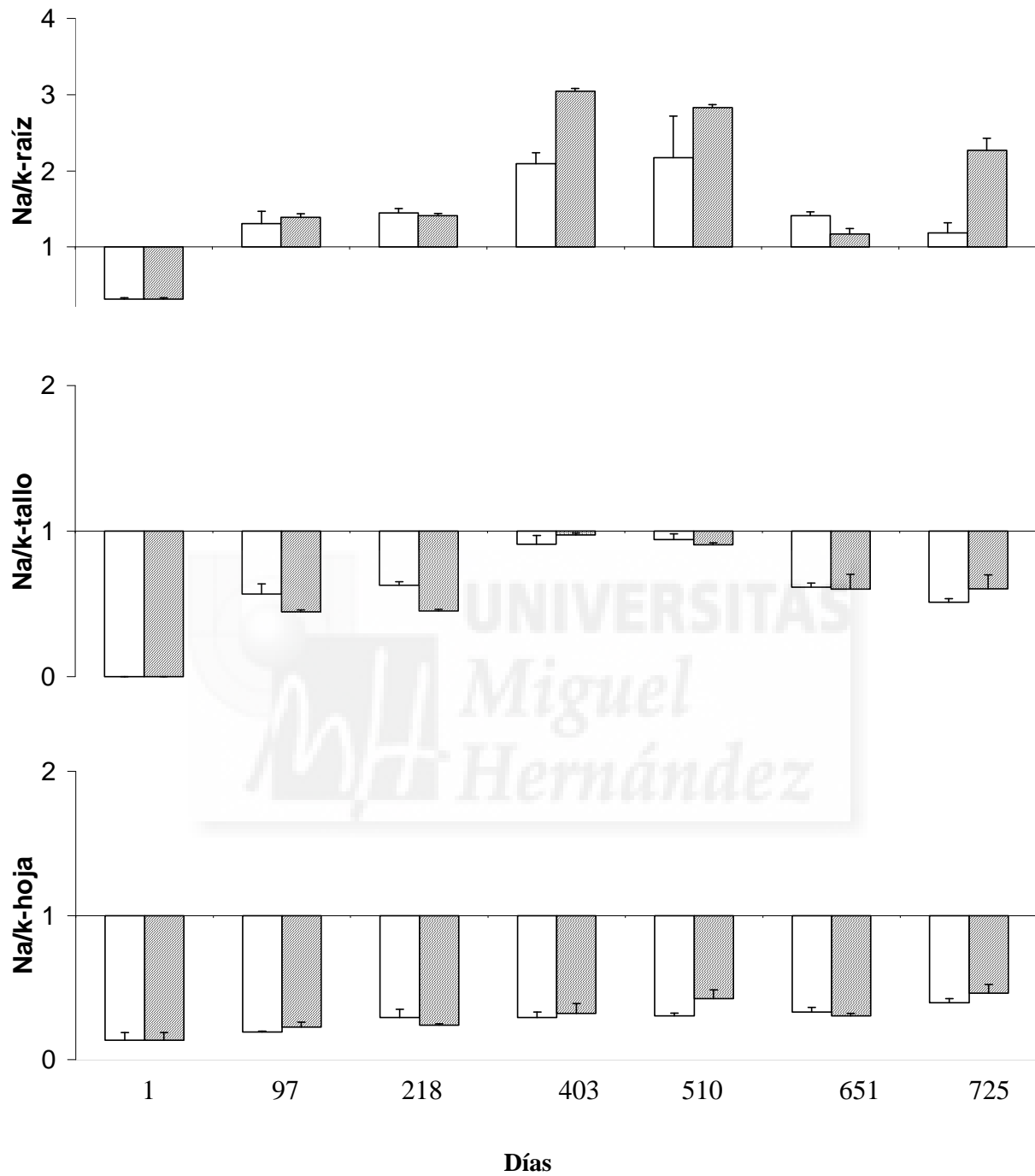


Figura 4.5.12. Variación temporal en la relación Na/K en raíz, tallo y hoja de la planta *Washingtonia robusta*, cultivada en condiciones control (□) y salino (▨). Las barras indican los errores estándar (n=4).

CHAMAEROPS

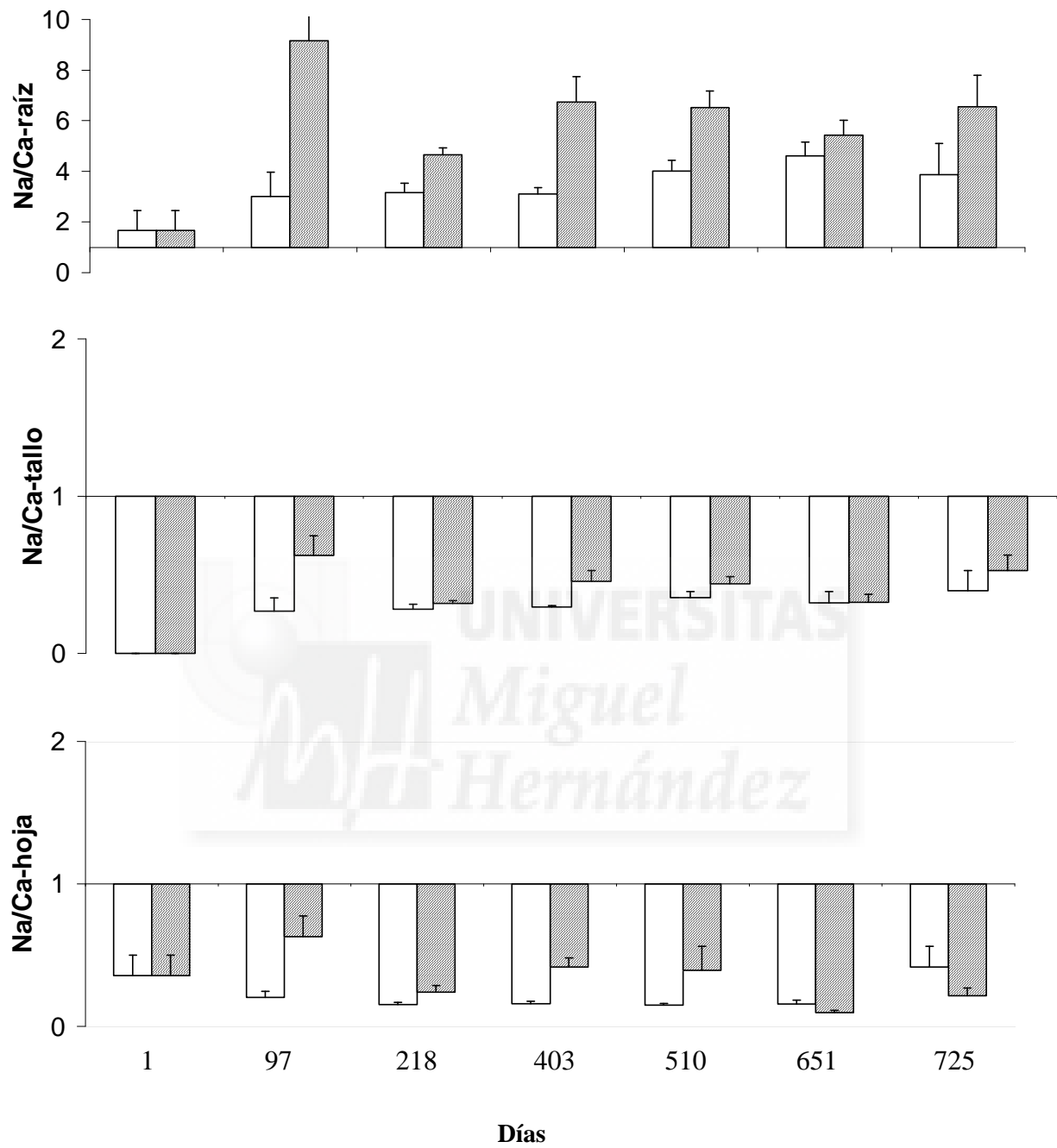


Figura 4.5.13. Variación temporal en la relación Na/Ca en raíz, tallo y hoja de la planta *Chamaerops humilis*, cultivada en condiciones control (□) y salino (▨). Las barras indican los errores estándar (n=4).

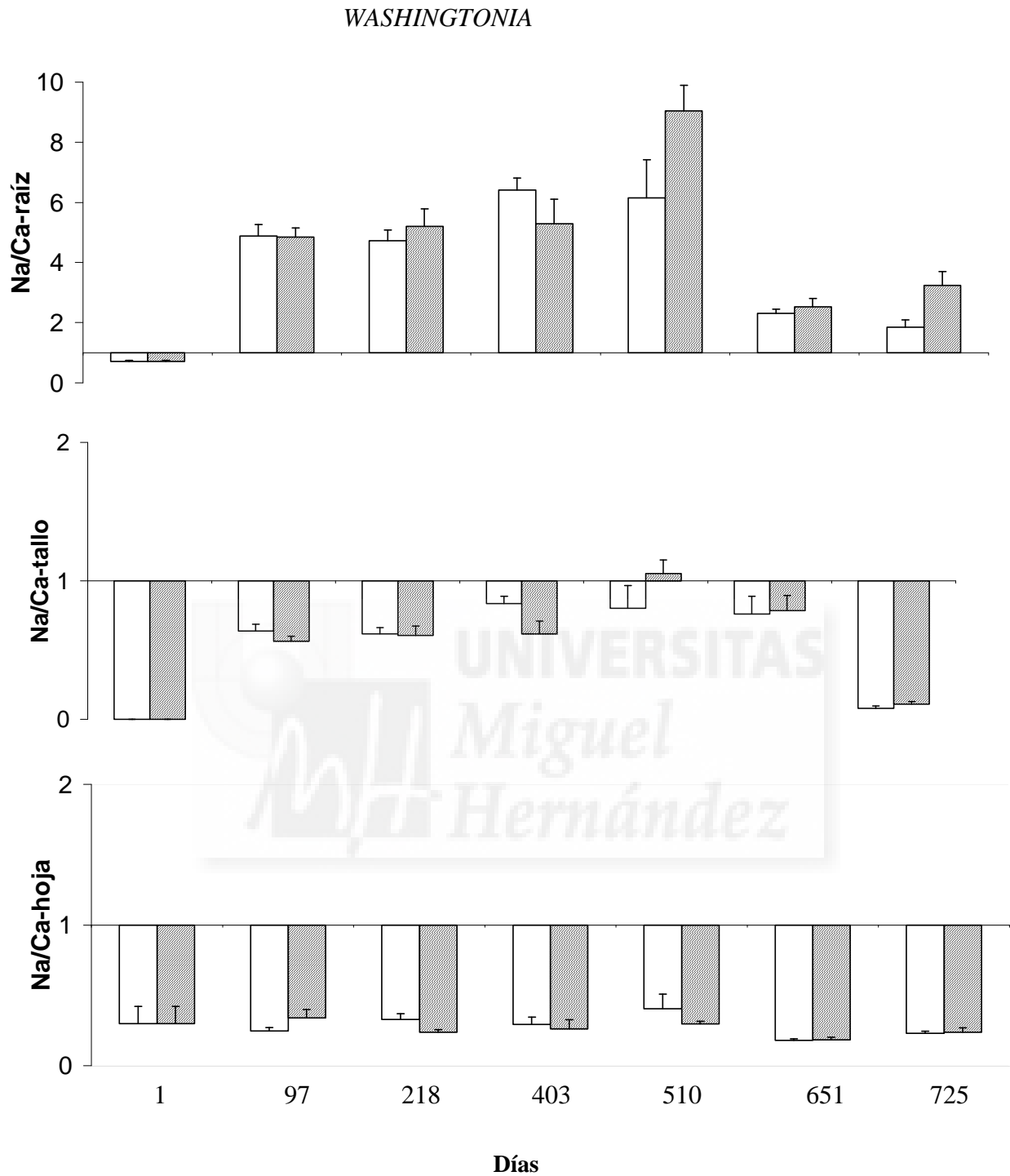


Figura 4.5.14. Variación temporal en la relación Na/Ca en raíz, tallo y hoja de la planta *Washingtonia robusta*, cultivada en condiciones control (□) y salino (▨). Las barras indican los errores estándar (n=4).

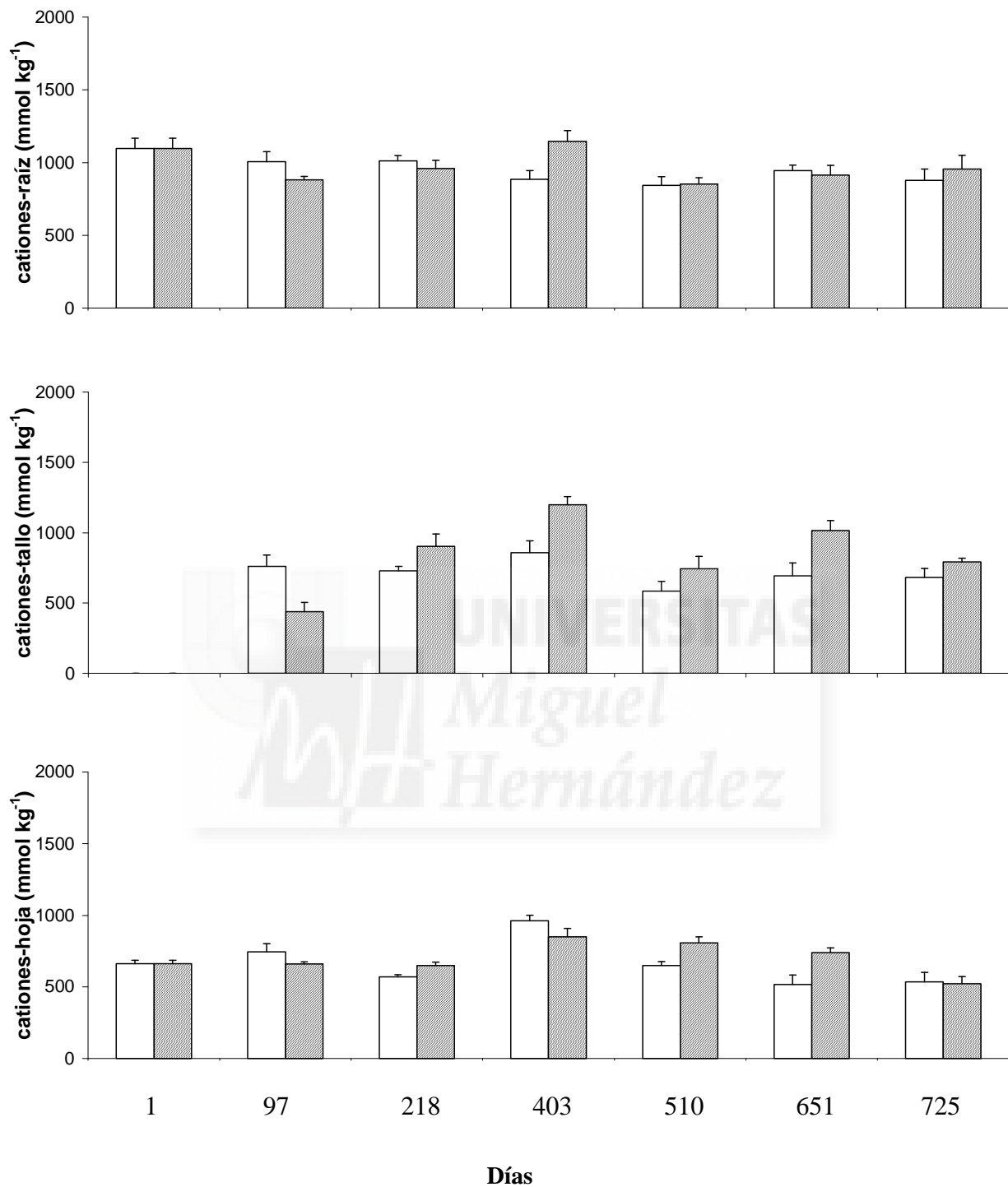
CHAMAEROPS

Figura 4.5.15. Variación temporal en el total de cationes en raíz, tallo y hoja de la planta *Chamaerops humilis*, cultivada en condiciones control (□) y salino (▨). Las barras indican los errores estándar (n=4).

WASHINGTONIA

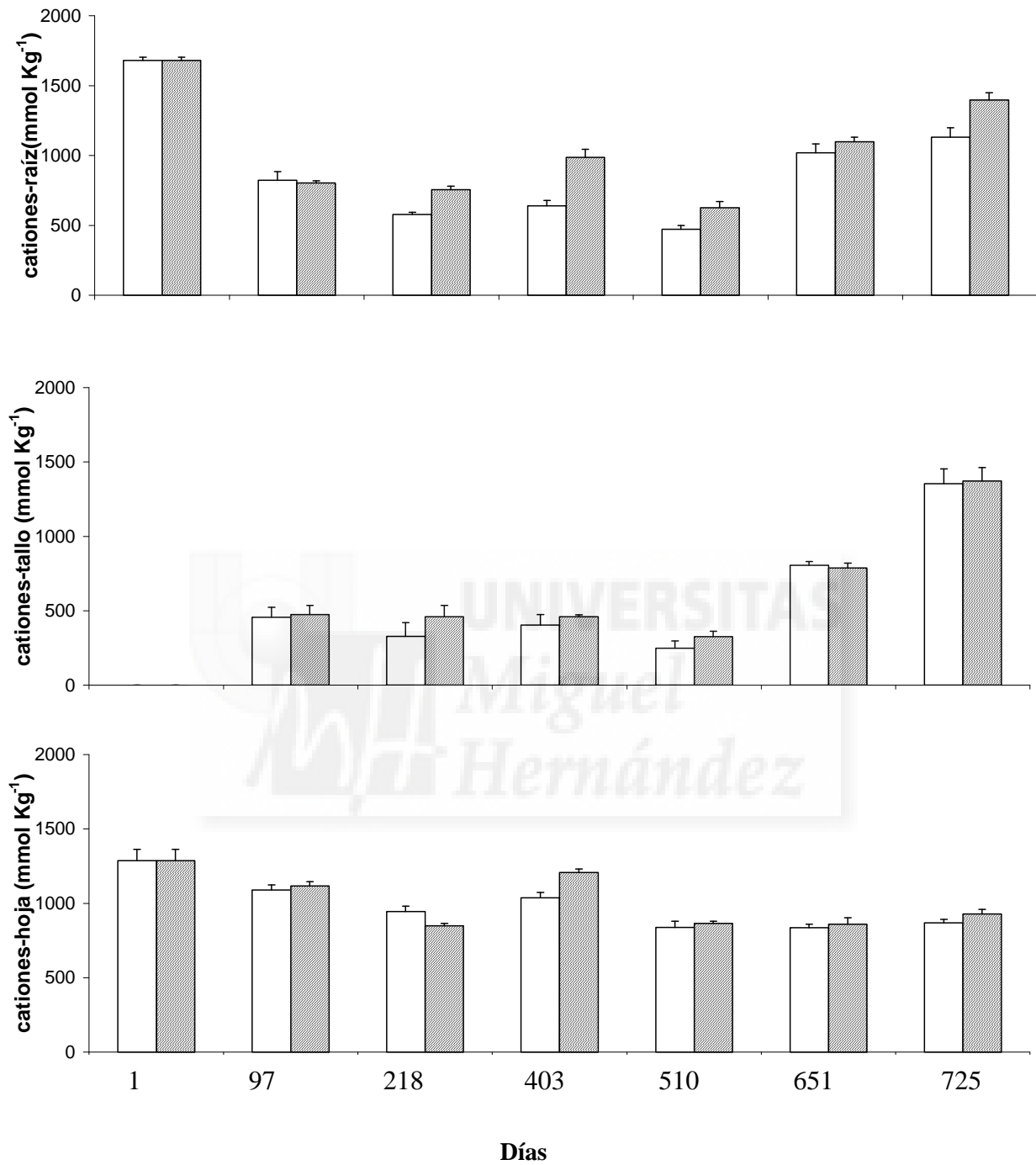


Figura 4.5.16. Variación temporal en el total de cationes en raíz, tallo y hoja de la planta *Washingtonia robusta*, cultivada en condiciones control (□) y salino (▨). Las barras indican los errores estándar (n=4).

Tabla 4.5.21. Valores medios de las relaciones Na/K, Na/Ca y Σ cationes en raíz, tallo y hojas de *Chamaerops humilis* para los tratamientos control y salino. Los valores son medias de 7 muestreos con 4 repeticiones (n=28). Los niveles de significación del efecto de la salinidad están indicados mediante asteriscos: *, P=0,05, **, P=0,01, ***, P=0,001, ns indica no significativo a P=0,05.

<i>CHAMAEROPS</i>									
	RAÍZ			TALLO			HOJA		
	Na/K	Na/Ca	Σ cationes	Na/K	Na/Ca	Σ cationes	Na/K	Na/Ca	Σ cationes
Control	1,16	3,35	971,68	0,37	0,27	639,72	0,12	0,23	686,48
Salino	1,76	5,81	972,13	0,78	0,38	702,93	0,21	0,34	713,76
Anova	***	***	ns	***	*	ns	***	*	ns

Tabla 4.5.22. Valores medios de las relaciones Na/K, Na/Ca y Σ cationes en raíz, tallo y hojas de *Washingtonia robusta* para los tratamientos control y salino. Los valores son medias de 7 muestreos con 4 repeticiones (n=28). Los niveles de significación del efecto de la salinidad están indicados mediante asteriscos: *, P=0,05, **, P=0,01, ***, P=0,001, ns indica no significativo a P=0,05.

<i>WASHINGTONIA</i>									
	RAÍZ			TALLO			HOJA		
	Na/K	Na/Ca	Σ cationes	Na/K	Na/Ca	Σ cationes	Na/K	Na/Ca	Σ cationes
Control	1,4	4,2	907,1	0,6	0,6	493,2	0,3	0,3	987,0
Salino	1,8	4,4	1050,4	0,6	0,5	588,1	0,3	0,3	1016,9
Anova	***	ns	***	ns	ns	*	ns	ns	ns

4.5.8. Niveles foliares e Índices DRIS y PASS.

4.5.8.1. Niveles foliares.

La tabla 4.5.23. muestra las concentraciones foliares de los elementos minerales en palmito para cada uno de los muestreos. Las concentraciones foliares de Cl^- , Na^+ y Mg^{2+} aumentan con la salinidad en un 19,6%, 62,0% y 26,9%, respectivamente. El P y N se reducen en un 22,4% y 6,4%, respectivamente, pero sólo la reducción del P es significativa (tabla 4.5.25).

En *W. robusta* (tabla 4.5.24) la salinidad produce un aumento de las concentraciones foliares de P y Mg^{2+} en un 11,6% y 14,7%, respectivamente,

siendo ambas significativas (tabla 4.5.26) y una reducción, no significativa, de las concentraciones foliares del N y K⁺. Es importante señalar que las concentraciones foliares de Cl⁻ y Na⁺ apenas aumentan con la salinidad en un 2,1% y 1%, respectivamente.

4.5.8.2. Índices DRIS y PASS.

Los índices DRIS y PASS-DNI aportan una información adicional, que los rangos tradicionales de normalidad no detectan, ya que identifican los desequilibrios nutricionales, es decir la suficiencia de cada elemento en relación a los otros en la planta, y no la concentración crítica de un nutriente específico.

En la tabla 4.5.25, el índice DRIS para *Ch. humilis*, muestra como elementos nutritivos desequilibrados, al tener valores inferiores a -10 al N, P y K⁺ con valores de -15, -29 y -17, respectivamente. El índice DRIS-M, en el que se incluye la masa como un índice más, mantiene como nutrientes desequilibrados al N, P y K⁺ con valores de -14, -28 y -16, respectivamente, al tener valores inferiores al I_m de -10,. Los índices DRIS-BI y DRIS-M-BI, obtenidos como suma de los valores absolutos de todos los índices DRIS y DRIS-M, con valores de 122 y 136, respectivamente, indican un desequilibrio nutricional general importante.

Respecto a los índices PASS (INI, DNI y YI) el INI, al igual que el Rango de suficiencia (SR), identifica las deficiencias de nutrientes y el DNI indica el elemento desequilibrado con respecto a los demás. Para *chamaerops* (tabla 4.5.25) el PASS-INI señala al P, con un valor de (-16) como elemento deficiente al tener un valor inferior a -10. Esto coincide con el análisis de varianza que señala al P como único elemento con una reducción significativa en su concentración foliar provocada por la salinidad.

El PASS-DNI confirma el diagnóstico y mantiene como elementos desequilibrados con respecto a los demás al N, P, K⁺ y Ca²⁺, con valores de -24, -24, -21 y -13, respectivamente. El PASS-YI, con un valor de 68 indica un importante efecto del bajo nivel del P sobre el rendimiento en *Ch. humilis*.





Tabla 4.5.25. Cuadro comparativo de los Niveles foliares y los Índices DRIS y PASS para *Chamaerops humilis*. Los valores son medias de 7 muestreos con 4 repeticiones (n=28). Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, P=0,05, **, P=0,01, ***, P=0,001, ns indica no significativo a P=0,05.

	<i>CHAMAEROPS</i>								
	Cl	Na	N	P	K	Ca	Mg	Idm	Σ
Control (mmol kg ⁻¹)	263,4	37,2	1138,8	63,6	320,7	214,1	114,5		
Salino (mmol kg ⁻¹)	315,0	60,3	1065,6	49,3	295,0	213,2	145,2		
Anova	***	***	ns	**	ns	ns	**		
DRIS	12	35	-15	-29	-17	0	14		
DRIS-M	14	40	-14	-28	-16	0	14	-10	
DRIS-BI									122
DRIS-M-BI									136
PASS-INI	28	99	0	-16	-8	3	31		
PASS-DNI	10	57	-24	-24	-21	-13	15		
PASS-YI									68

Para *W. robusta*, el índice DRIS y el DRIS-M (tabla 4.5.26) muestran como nutrientes desequilibrados con respecto a los demás al N y K⁺ con valores DRIS-M de -11 y -8, respectivamente, por estar ambos elementos por debajo del índice de masa (-5).

Tabla 4.5.26. Cuadro comparativo de los de los Niveles foliares y los Índices DRIS y PASS para *Washingtonia robusta*. Los valores son medias de 7 muestreos con 4 repeticiones (n=28). Los niveles de significación están indicados mediante asteriscos: *, P=0,05, **, P=0,01, ***, P=0,001, ns indica no significativo a P=0,05.

	<i>WASHINGTONIA</i>								
	Cl	Na	N	P	K	Ca	Mg	Idm	Σ
Control (mmol kg ⁻¹)	399,0	94,5	1232,4	62,3	386,4	346,7	159,3		
Salino (mmol kg ⁻¹)	407,2	95,5	1159,9	69,6	371,3	367,4	182,7		
Anova	ns	ns	ns	*	ns	ns	**		
DRIS	-1	-1	-11	13	-8	4	3		
DRIS-M	0	-1	-11	14	-8	5	5	-5	
DRIS-BI									40
DRIS-M-BI									48
PASS-INI	7	11	-13	36	0	26	50		
PASS-DNI	-10	6	-13	23	-7	1	-1		
PASS-YI									16

Los índices DRIS-BI y DRIS-M-BI, obtenidos como suma de los valores absolutos de todos los índices DRIS y DRIS-M, con valores de 40 y 48, respectivamente, indican un desequilibrio nutricional inferior al palmito. El PASS-INI muestra al N como elemento nutricional deficiente con un valor de -13, al ser el único con valor inferior a -10, y el PASS-DNI al igual que el DRIS-M corrobora como elementos desequilibrados, con respecto a los demás, al N y K⁺ con valores de -13 y -7. El PASS-YI con un valor de 16, indica un desequilibrio nutricional inferior al palmito y solamente relaciona al N con la pérdida de rendimiento.

4.5.10. Necesidades de nutrientes minerales y fertilización.

En la tabla 4.5.27, están reflejadas las cantidades tomadas por las plantas, *Ch. humilis* y *W. robusta*, de N, P y K⁺, en el tratamiento control y durante todo el ensayo, siendo de 77,7-4,1-28,7, y 334,6-13,8-58,4, respectivamente. Ambas especies absorben durante el primer año alrededor del 30% y el segundo año el 70%. Los contenidos totales, más elevados, corresponden al N seguido del K⁺ y P, para ambas especies.

Para poder obtener las dosis orientativas de abonado, se han calculado las unidades fertilizante (U.F.) de dichos elementos (N, P₂O₅, K₂O).

Tabla 4.5.27. Absorción (mmol/planta), consumo en U.F. (g/planta), equilibrio de los nutrientes y dosis orientativas de abonado en U.F.(g/planta) para el N, P y K.

	Absorción	Consumo	Equilibrio	Dosis orientativas
	Δ (mmol/planta)	Δ UF(gr/planta)	Proporción UF	UF(gr/planta)
	N-P-K	N-P ₂ O ₅ -K ₂ O	N-P ₂ O ₅ -K ₂ O	N-P ₂ O ₅ -K ₂ O
<i>Ch.humilis</i>	77,7-4,1-28,7	1,09-0,29-1,35	4-1-5	2-0,5-2,5
<i>W. robusta</i>	334,6-13,8-58,4	4,68-0,98-2,75	5-1-3	8,5-2-5

Para conocer la proporción de U.F., las dividimos por el menor valor obtenido, resultando 4-1-5, para chamaerops y 5-1-3, para washingtonia. Una vez obtenida la proporción de U.F consumidas por la planta, calculamos las dosis orientativas de abonado teniendo en cuenta que la eficiencia de los fertilizantes generalmente usados en la Comunidad Valenciana está en el

rango del 55 al 75%. Para el caso más desfavorable, obtenemos para chamaerops 2-0,5-2,5 gramos de U.F. por planta y año. Sin embargo washingtonia necesitaría cuatro veces más de N y P y el doble de K⁺ (8,5-2-5).

Para ver si es necesario limitar las dosis de fertilizantes cuando se usen aguas salinas, hemos efectuado cálculos para el uso de los fertilizantes con los índices de salinidad más desfavorables. La salinidad generada es la siguiente:

- Nitrato amónico (NH₄NO₃) (33,5% N). Índice de salinidad (1,49 dS/m).

$$\frac{1,09 \text{ gN}}{\text{planta}} * \frac{1 \text{ planta}}{10 \text{ L}} * \frac{100 \text{ gNH}_4\text{NO}_3}{33,5 \text{ gN}} * \frac{1,49 \text{ dS/m}}{(\text{NH}_4\text{NO}_3) \text{ g/l}} = 0,483 \text{ dS/m}$$

- Ácido fosfórico (H₃PO₄, 75%) (54% P₂O₅). Índice de salinidad (1,7 dS/m).

$$\frac{0,29 \text{ gP}_2\text{O}_5}{\text{planta}} * \frac{1 \text{ planta}}{10 \text{ L}} * \frac{100 \text{ gH}_3\text{PO}_4}{54 \text{ gP}_2\text{O}_5} * \frac{1,7 \text{ dS/m}}{(\text{H}_3\text{PO}_4) \text{ g/l}} = 0,092 \text{ dS/m}$$

- Sulfato de potasa (KHSO₄) (50% K₂O). Índice de salinidad (1,7 dS/m).

$$\frac{1,35 \text{ gK}_2\text{O}}{\text{planta}} * \frac{1 \text{ planta}}{10 \text{ L}} * \frac{100 \text{ gKHSO}_4}{54 \text{ gK}_2\text{O}} * \frac{1,4 \text{ dS/m}}{(\text{KHSO}_4) \text{ g/l}} = 0,378 \text{ dS/m}$$

La salinidad generada por el total de fertilizantes utilizados en chamaerops, durante dos años y en 10 litros de agua sería de 0,483+0,092+0,378 = 0,953 dS/m y para washingtonia sería de 2,083+0,308+0,770 = 3,161 dS/m. Si dividimos estas cantidades por el número de riegos realizados durante los dos años (60), obtenemos la salinidad generada por los fertilizantes, en cada riego, y para chamaerops y washingtonia sería de 0,016 y 0,053 dS/m, respectivamente.

Al repartir entre los diversos riegos estas disoluciones fertilizantes, la CEa aumentaría en unas centésimas de dS/m. Siendo la pendiente en la ecuación de la tolerancia a la salinidad para *Ch. humilis* y *W. robusta* del 7% y 9,5%, respectivamente, los rendimientos bajarían menos de una décima de %, siempre y cuando la CEa superara el valor umbral de 2,8 y 3,2 dS/m para

chamaerops y washingtonia, respectivamente. Por todo ello, no es necesario limitar las dosis de fertilización cuando se usen aguas salinas.

4.5.11. Discusión sobre análisis de nutrición.

La interacción entre crecimiento vegetal, acumulación de iones, y absorción y utilización de nutrientes, son complejas, y las relaciones causa-efecto son difíciles de establecer (Robinson, 1986).

Velocidad de absorción relativa de los elementos minerales (R).

Las plantas de *Ch. humilis* mostraron tendencias descendentes con el tiempo en la velocidad de crecimiento de los iones salinos Cl^- (R_{Cl}) y Na^+ (R_{Na}), sin que hubieran diferencias en los valores instantáneos de control y S_3 (figura 4.5.1). Este descenso refleja bien una mayor capacidad de las plantas con la edad para controlar la absorción de iones salinos y/o un efecto del mayor contenido total de Cl^- y Na^+ con el tiempo. Al mismo tiempo muestra que la R de los iones salinos no es afectada por la concentración externa de NaCl. Los resultados son coherentes con la ausencia de exceso de iones tóxicos en la planta, así como la mejora de la tolerancia a la salinidad con el tiempo.

En condiciones control el Ca^{2+} , el K^+ y la suma de cationes tuvieron una R descendente y bien correlacionada con el descenso de RGR con el tiempo. Por el contrario el N, el P y el Mg^{2+} tuvieron valores constantes de R y por lo tanto, no correlacionados con RGR. A diferentes valores de R_N es posible que las plantas crezcan con diferentes RGR. En general, cuando el suministro de N es inadecuado para el crecimiento máximo y no es mantenido proporcional al incremento de la biomasa, las plantas llegan a ser deficientes en N y puede, predeciblemente, no alcanzar una estabilidad en las componentes de crecimiento NAR, LMF y SLA (McDonald, 1990). Así pues, el descenso de la RGR con el tiempo y de sus componentes NARa y LAR pueden haber sido una adecuación a la absorción de N. En condiciones salinas, por el contrario, tanto la RGR en biomasa como la velocidad de crecimiento relativo de los nutrientes (R) tuvieron valores constantes con el tiempo y significativamente correlacionados. Así mismo como las componentes de la RGR: NARa y LAR, permanecieron también constantes con el tiempo, se deduce de su estabilidad,

la adecuación entre crecimiento y nutrición conseguida por chamaerops en condiciones de estrés salino.

Por otro lado, la salinidad redujo principalmente los valores medios de R_N (de 3,7 a 2,8 $\text{mmol mol}^{-1} \text{ dia}^{-1}$), de R_P (de 5,0 a 3,9 $\text{mmol mol}^{-1} \text{ dia}^{-1}$) y de R_K (de 3,8 a 3,3 $\text{mmol mol}^{-1} \text{ dia}^{-1}$). Estas reducciones en la R con la salinidad son concordantes con los datos ya mostrado de que N, P y K^+ fueron los nutrientes que más redujeron con la salinidad su contenido total en las plantas de chamaerops.

W. robusta mostró para ambos niveles salinos tendencias descendentes con el tiempo en la velocidad de absorción relativa del Na^+ (R_{Na}), y constantes en las de Cl^- (R_{Cl}) y sin que hubiera diferencias en los valores instantáneos de control y S_3 (figura 4.5.2). No obstante, los valores medios de R, en ambos iones y aguas de riego, fueron siempre menores en washingtonia que en chamaerops. Las velocidades de crecimiento relativo del N en control y S_3 , tuvieron tendencias descendentes con el tiempo y significativamente correlacionadas con las respectivas RGR. Por el contrario el resto de nutrientes tuvieron valores constantes con el tiempo para ambas aguas de riego y no se correlacionaron ni con la RGR en biomasa de control ni con la de S_3 . Esta falta de correlación entre el crecimiento en biomasa y nutrientes, podría deberse a variaciones en la productividad o velocidades de utilización de los mismos.

Por otro lado, la salinidad redujo los valores medios de la R destacando la reducción de R_N de 4,2 a 3,0 $\text{mmol mol}^{-1} \text{ dia}^{-1}$. Estos datos son coherentes con las reducciones por salinidad observadas en los contenidos totales de las plantas de washingtonia.

Velocidad de absorción específica (SAR).

Las plantas de *Ch. humilis* tuvieron para ambos tipos de agua de riego, unas correlaciones entre la SAR y la RGR, similares a las obtenidas entre R y RGR para cada uno de los nutrientes. En chamaerops los valores de SAR de Cl^- y Na^+ descendieron con el tiempo (figuras 4.5.3.a,b y tabla 4.5.11), mostrando una tendencia similar a la R_{Cl} y R_{Na} .

La salinidad produjo ligeras subidas de la SAR de Cl^- , Na^+ , Ca^{2+} y Mg^{2+} y descensos en las de N, P y K^+ . La similitud en los valores medios de la SAR del

total de cationes mostrados entre el control y el tratamiento salino S₃ (6,7 vs 7,2 $\mu\text{mol g}^{-1} \text{d}^{-1}$), indican un mecanismo compensatorio para mantener constante el contenido total de cationes y por lo tanto no hay un cambio importante en la actividad de absorción de la raíz con la salinidad. El aumento de la SAR del Na⁺ y el descenso de la SAR del K⁺ con el tratamiento salino, indica una competencia entre dichos cationes monovalentes en la absorción radicular. Funciones compensatorias en la absorción radicular de cationes han sido encontradas en otras plantas (Robinson, 1986, Romero y col., 1994). Una disminución en la absorción de K⁺ y acumulación de Na⁺ en las plantas estresadas con salinidad parece ser una de las respuestas más ampliamente extendidas asociadas con la reducción del crecimiento vegetal (Kafkafi, 1984).

El descenso en la actividad de absorción de los macronutrientes, con la salinidad, junto con la constancia en el % de raíz, influyó en que el N, P y K⁺ tuvieran las mayores reducciones en los contenidos totales en las plantas y también en los valores de R, citados anteriormente.

Por el contrario, la salinidad en *W. robusta*, produjo un descenso generalizado y más acusado de los valores de SAR. Sin embargo, este descenso de la actividad de absorción de la raíz fue en parte compensado por el aumento en el porcentaje de la misma con la salinidad. Así, a excepción del R_N, los valores de R en S₃ fueron sólo ligeramente inferiores a los de control.

Velocidad de transporte foliar y aéreo (J_L - J_S).

En condiciones salinas el transporte de Cl⁻ a la hojas de *Ch. humilis* fue descendiendo con el tiempo hasta adquirir un valor medio durante el 2º año similar al control. Así pues durante el primer año tanto la SAR, como el transporte foliar (J_L) de Cl⁻ fue mucho más elevado en condiciones salinas que en control. Por el contrario el transporte de Na⁺ a las hojas fue mucho menor y con el mismo valor medio en ambos niveles salinos. Una mayor SAR de Na⁺ con la salinidad y la ausencia de cambio en la velocidad de transporte indican una acumulación del Na⁺ en la raíz. La velocidad de transporte de K⁺ descendió con el tiempo pero su valor medio tampoco cambió con la salinidad. Esta constancia en el transporte de ambos cationes para los tratamientos control y salino muestra que *chamaerops* no posee la habilidad de retirar Na⁺ del xilema

y translocar el K^+ de la raíz, como mecanismo de tolerancia a la salinidad (Jeschke, 1984). Con la salinidad aumentó en buena medida el transporte a las hojas de Ca^{2+} y Mg^{2+} . El aumento en demanda foliar de estos cationes en condiciones salinas no fue compensada por el ligero aumento en la absorción radicular de los mismos, lo que produjo la reducción en el contenido total de Ca^{2+} y Mg^{2+} en la raíz, ya citado en apartado 4.2. Los descensos con la salinidad, de la distribución de Ca^{2+} y Mg^{2+} relativa a la biomasa en la raíz fueron pues debidos a un mayor descenso en los porcentajes de estos cationes que en los porcentajes de biomasa, ya que éstos últimos no cambiaron con la salinidad. El Na^+ rápidamente desplaza al Ca^{2+} de sus posiciones de enlace extracelular. La deficiencia de Ca^+ puede deteriorar la selectividad y la integridad de la membrana celular y permitir la acumulación pasiva de Na^+ en los tejidos de las plantas. Los efectos de atenuación de la toxicidad del Na^+ por el Ca^{2+} son conocidos desde antiguo (Kearney y Cameron, 1902). Más recientemente Cramer (2002), publicó en una revisión las interacciones Na/Ca en condiciones salinas, desde una perspectiva fisiológica

La salinidad en *W. robusta*, produjo un descenso generalizado de los valores del transporte a las hojas, al igual que ocurrió con la SAR de la raíz. El transporte del Cl^- y Na^+ a la parte aérea fue más fuertemente inhibido por la salinidad que la absorción radicular, como se deduce del menor porcentaje de ión transportado respecto al absorbido. Así el transporte aéreo (J_S) de Cl^- pasa de 79,8 % de la SAR en control al 74,2 % en S_3 y el Na^+ se reduce del 60,8 al 48,0 %. Este comportamiento favorece la menor acumulación en las hojas de los iones tóxicos Cl^- y Na^+ , los cuales resultaron diluidos por efecto del crecimiento foliar como mostraron los significativamente menores valores del cociente porcentaje ión / porcentaje biomasa en S_3 (tabla 4.2.9).

Velocidad de utilización específica de elementos minerales (SUR).

El *Ch. humilis*, en condiciones control, tuvo para la SUR de cada uno de los nutrientes una tendencia descendiente con el tiempo. Así la RGR y la SUR de todos y cada uno de los nutrientes estuvieron significativamente correlacionadas. La salinidad redujo la velocidad de utilización específica de los nutrientes P, Ca^{2+} y Mg^{2+} . La menor eficiencia de las hojas en la utilización de estos nutrientes puede estar asociada con la inhibición del crecimiento.

En *W. robusta* hubo mayores valores medios de SUR para Cl^- y Na^+ en las plantas control respecto a las S_3 . El crecimiento de las plantas puede estimularse a bajas concentraciones de Na^+ , principalmente como resultado del efecto del sodio sobre la expansión celular y el equilibrio hídrico en la célula (Marschner, H., 1986). Sin embargo las concentraciones foliares de Na^+ y Cl^- son similares en ambos niveles salinos, por lo que el mayor crecimiento de las plantas en control produjo este mayor valor de SUR. Por otro lado, los descensos con la salinidad, en los valores medios de la SUR de P, Ca^{2+} y Mg^{2+} podrían explicar, al menos parcialmente, la reducción en la RGR. El descenso en la SUR con la salinidad puede deberse a una reducción de la actividad de nutrientes por la toxicidad de Cl^- y Na^+ (Cramer y col., 1986) o por la competición con dichos iones en la solución salina (Grattan y Grieve, 1992).

Relaciones Na/K y Na/Ca.

Ch. humilis posee en la parte aérea menos Na^+ que K^+ o Ca^{2+} , independientemente del nivel salino. Sin embargo, en la raíz se produce una acumulación de Na^+ mostrada por valores superiores a la unidad de las relaciones Na/K y Na/Ca. Dichos cocientes se incrementaron significativamente con la salinidad en raíz, tallo y hoja. Una inhibición competitiva entre Na^+ y K^+ por los lugares de absorción celular, ya visto con el aumento de la SAR de Na^+ y la reducción de la SAR de K^+ con la salinidad, puede justificar el aumento de la relación Na/K. El crecimiento de la raíz puede ser inhibido por elevadas relaciones Na/Ca (Kent y Läuchli, 1985; Hansen y Munns, 1988). Ha sido demostrado que uno de los factores clave en la tolerancia a la salinidad es la capacidad para mantener una baja proporción en el citosol de Na/K (Yeo, 1998; Maathuis y Amtmann, 1999).

El Ca^{2+} ejerce un papel protector de la membrana citoplasmática y puede afectar a la absorción de Na^+ por las células de la raíz.

En *W. robusta* los aumentos con la salinidad de las relaciones Na/K y Na/Ca fueron no significativos, a excepción de Na/K en raíz. Esto implica un mejor comportamiento de la raíz en el control de la absorción de iones en condiciones salinas.

Niveles foliares e índices DRIS y PASS.

Con el objetivo de conocer las deficiencias y desequilibrios nutricionales provocados por la salinidad, así como valorar la posible influencia de los mismos sobre la reducción del crecimiento de las palmeras, se tomó la composición mineral de las hojas del tratamiento control como estándar y se comparó con las obtenidas en S₃ mediante análisis de varianza y aplicación de la metodología usada en los índices DRIS y PASS para el diagnóstico de la nutrición vegetal.

En *Ch. humilis* el nivel de N foliar tuvo una ligera reducción con la salinidad que no llegó a ser significativa (tabla 4.5.25). Por el contrario, ya se vio que el contenido de N total en la planta fue reducido significativamente por la salinidad. Comportamientos similares han sido observados por otros autores (Munns y Termaat, 1986; Hu y Schmidhalter, 1998). Hu y Schmidhalter (2005) han sugerido que la menor RGR de las plantas en condiciones salinas puede prevenir el efecto de dilución de los nutrientes por crecimiento foliar y que la concentración de N puede no estar asociada a los perjuicios de la salinidad sobre el crecimiento vegetal. En nuestro experimento, con la salinidad se redujo la SAR pero aumento el transporte del N a la parte aérea, contribuyendo de esta forma a mantener constante la concentración foliar de N. El uso en el experimento de NH₄NO₃, pudo tener un efecto interactivo entre Na⁺ y NH₄⁺ por un lado y entre Cl⁻ y NO₃⁻ por otro, dado el antagonismo conocido entre ellos (Bernstein y col., 1974; Martínez y Cerdá, 1989), contribuyendo así a la reducción de la absorción radicular del N en condiciones salinas.

El nivel foliar de K⁺ tuvo una reducción con la salinidad que no llegó a ser significativa. Elevadas concentraciones de Na⁺ en la disolución externa causa una disminución de la concentración de K⁺ en muchas especies vegetales (Hu y Schmidhalter, 1997). Esta disminución puede ser debida a un antagonismo entre K⁺ y Na⁺ en los lugares de absorción radicular, en el transporte al xilema (Lynch y Läuchli 1984) o inhibición de los procesos de absorción (Suhayda y col., 1990). En la absorción radicular se produjo un descenso de la SAR del K⁺ y un aumento de la SAR del Na⁺ en condiciones

salinas. Por el contrario, el transporte a la parte aérea del K^+ respecto al absorbido por las raíces, se mantuvo aproximadamente igual en ambos tratamientos (53 y 55 % del absorbido). Por lo que la reducción del nivel foliar de K^+ se debe a la disminución de su absorción radicular por antagonismo con el Na^+ .

La concentración de P en las hojas fue reducida significativamente en un 22 % por la salinidad, pasando de una concentración media de 63,6 mmol/kg a 49,3 mmol/kg. Como ya se indicó, en las plantas de *chamaerops*, la salinidad no produjo cambios en las proporciones entre raíz, tallo y hojas. La actividad de la raíz para la absorción del P fue reducida por la salinidad en un 20%, la SAR paso de 0,47 a 0,38 $\mu\text{mol P/g día}$, por el contrario la actividad de la raíz para transportar P a la parte aérea estuvo en un 63% del absorbido tanto para el control como para el S_3 . De ello se deduce que esta reducción por la salinidad en los niveles foliares de P del *chamaerops*, son debidos a una reducción de la absorción del P por la raíz. Zhukovskaya, 1973, informó que las sales de Cl^- y SO_4^{2-} pueden competir con los iones $H_2PO_4^-$ en términos de absorción radicular y reducir la absorción de P en girasol (*Helianthus agnus*) y cebada (*Hordeum vulgare*). En nuestro experimento el agua de pozo contiene 69,0 mmol/l de Cl^- y 17,7 mmol/l de SO_4^{2-} , que pueden haber afectado a la capacidad de las raíces de *chamaerops* para absorber el P. Las hojas no presentaron las decoloraciones típicas citadas en la bibliografía para las palmeras ornamentales cultivadas con deficiencia de P, sin embargo en ésta si se cita como primer síntoma en la deficiencia de este elemento una marcada reducción en la velocidad de crecimiento, la cual si se produjo (Broschat y Meerow, 2000). La significativa correlación entre la RGR y la SUR del P en condiciones salinas, junto con la ausencia de significación estadística para las correlaciones de los otros elementos podría estar mostrando que el P está actuando como elemento limitante del crecimiento. Para el experimento se utilizó el fertilizante complejo 10-20-5, en el que la proporción de P_2O_5 , era más elevada que las recomendadas para las palmeras ornamentales en la bibliografía. Por ejemplo: complejo 3-1-2 (Broschat, 1999) o fertilizante liquido 5-2-5 (Broschat, 1995). La adición de P u otras estrategias para aumentar su absorción, en la mayoría de los casos son más efectivas en situaciones de

estrés hídrico que del salino. En condiciones de campo los efectos de la fuerza iónica y la baja solubilidad de los minerales de P-Ca, disminuyen la disponibilidad de P en condiciones salinas, por lo que se hacen necesaria repetidas aplicaciones de fertilizantes fosforados a los suelos salinos (Hu y Schmidhalter, 2005).

Los índices DRIS, muestran al N, P y K^+ como los elementos nutritivos más desequilibrados, con valores negativos inferiores a -10 (tabla 4.5.25). Estos índices tienen la ventaja de ser independiente de la época de muestreo. No obstante el índice DRIS-M, en el que se incluye la masa como un índice más, permite conocer si la masa es desequilibrada respecto a los nutrientes y por lo tanto tener en cuenta un posible efecto dilución o concentración de los nutrientes. El valor de índice de masa (Idm) -10 , muestra una deficiencia en la masa respecto a los nutrientes, en este caso no provocada por un atraso en la fecha optima de recolección de hojas sino por la reducción del crecimiento en condiciones salinas. De acuerdo con los criterios de diagnostico nutricional, solo los índices de nutrientes con valores inferiores al de Idm deben ser considerados desequilibrados. En este caso se mantiene el N, P y K^+ como los más limitantes del crecimiento (-14 , -28 y -16 , respectivamente). El índice DRIS-M-BI, que se obtiene por suma de los valores absolutos de todos los índices DRIS-M, tiene un valor de 136, lo que puede diagnosticarse como un desequilibrio nutricional global importante.

Los índices PASS (INI, DNI y YI), fueron diseñados para agrupar las ventajas de los rangos de suficiencia (SR) y de los DRIS, al tiempo que evitar sus defectos (Baldock y Schulte, 1996). El PASS INI puede hacer la función del rango de suficiencia indicando el elemento nutricional que se encuentra en un nivel deficiente. El DNI al igual que el DRIS indica el elemento desequilibrado respecto a los demás. El YI similar al de DRIS-M-BI indica el desequilibrio nutritivo global, pero en el calculo del mismo se hacen tres grupos, los que no influyen en el redimiendo, los que raramente lo hacen y los más influyentes. La contribución sobre el cálculo del Índice de Rendimiento (YI) de cada uno de los tres grupos, es nula, moderada y elevada, respectivamente. De esta forma se consigue un mejor diagnostico evitando incluir en la fertilización elementos nutritivos que no sean rentables por el nulo o pequeño aumento sobre la

producción frente a su coste (Baldock y Schulte, 1996). En el primer grupo se ha incluido el Cl^- y el Na^+ ; en el segundo el Ca^{2+} y el Mg^{2+} y en el tercero el N, P y K^+ .

Mediante el índice INI se considera deficientes aquellos nutrientes cuyos valores sean menores de -10 , siendo precisamente éstos los que se utilizan en el cálculo del PASS-YI. En nuestro caso solo está el P con INI -16 , por tanto éste es el único elemento que se va a relacionar con el rendimiento obteniéndose un PASS-YI de 68.

Los niveles foliares de Cl^- , Na^+ y Mg^{2+} , aumentaron significativamente con la salinidad, reflejando la falta de control de chamaerops a la elevada concentración externa de estos iones. Los dos primeros mediante el efecto tóxico al acumularse en las hojas inciden negativamente en crecimiento vegetal (Clarkson y Hanson, 1980; Greenway y Munns, 1980).

Así pues, de la utilización del análisis de la varianza y de los índices DRIS y PASS, se concluye que estos métodos proporcionan valoraciones concordantes y complementarias de las alteraciones en la composición mineral de las hojas. Ellos muestran que la salinidad, a medio plazo, provoca en chamaerops reducciones ligeras en los niveles foliares de N y K^+ e importantes en el P, así como un aumento también importante en la acumulación foliar de los iones con efecto tóxico Cl^- y Na^+ , todo lo cual tiende a ocasionar pérdidas de rendimiento en el crecimiento vegetal.

En *W. robusta*, los niveles foliares de N y K^+ disminuyen con la salinidad, pero sin llegar a ser significativos en el análisis de la varianza. Los índices DRIS y DRIS-M dan para el N -11 y para el K -8 , siendo los únicos elementos con valores inferiores al índice de masa $\text{Idm} -5$ (tabla 4.5.26). El DRIS-M-BI para *W. robusta* indica un desequilibrio global de nutrientes muy inferior al ocurrido en chamaerops (48 vs 136, respectivamente). El índice PASS-INI señala sólo al N como nutriente deficiente, con un valor de -13 , siendo pues el único que interviene en el cálculo del índice de rendimiento PASS-YI. El PASS-DNI indica de nuevo un desequilibrio por reducción de los niveles foliares de N y K^+ , con los valores -13 y -7 , respectivamente. El índice PASS-YI muestra un

efecto nutricional sobre el rendimiento mucho menor en *washingtonia* que en *chamaerops*, 16 y 68, respectivamente.

El análisis de varianza muestra que no hubo aumento significativo en la acumulación foliar de Cl^- y Na^+ , descartándose pues un efecto tóxico de los mismos. Los niveles foliares de dichos iones en *W. robusta* fueron similares a los encontrados en plantas sensibles a la salinidad, como los cítricos, mostrando estas últimas necrosis en las hojas e importantes pérdidas de rendimiento (Nieves y col., 1990). La ausencia de necrosis en las hojas de *washingtonia* a los niveles foliares encontrados en control y S_3 , sugieren que los iones Cl^- y Na^+ deben haber sido compartimentados, evitando una elevada concentración de los mismos en el citoplasma celular. La elevada concentración externa de Mg^{2+} en el agua de pozo (13,3, mmol/l) se reflejó en un aumento del nivel foliar al igual que sucedió con *chamaerops*.

En conclusión, el efecto de la salinidad sobre los niveles foliares de nutrientes en *W. robusta* fueron poco importantes, así como sobre la acumulación foliar de los iones con capacidad de efecto tóxico, Cl^- y Na^+ . Por tanto, el mayor rendimiento de *Chamaerops humilis* frente a *Washingtonia robusta* con aguas de 8 dS m^{-1} , no se puede justificar por el efecto tóxico ni por un efecto sobre los niveles foliares de nutrientes, sino que más bien por el efecto osmótico de la salinidad.

Niveles foliares de referencia.

Dado que en el periodo de crecimiento foliar, las hojas presentan niveles altos y variables de nutrientes, éstas no son recomendadas para el diagnóstico nutricional. Por ello, consideramos más apropiado tomar los del segundo año en el ensayo. Así pues se tomaron los valores de los muestreos 5ª y 6ª, correspondientes a noviembre y marzo, para contribuir a establecer los rangos de normalidad en los niveles foliares. El *Ch. humilis* presenta unos niveles foliares en N, P y K^+ en el control para dichos meses de 1,17-1,42; 0,32-0,25 y 1,30-0,77 %, respectivamente, los cuales haciendo honor a su nombre de *humilis* tiene unos niveles de N incluso inferiores a las palmeras ornamentales de menores concentraciones foliares como los presentados por "Pony tail" (*Beaucarnea recurvata*) con un rango estándar de 1,50-2,00 % o *Rhapis*

(*Rhapis excelsa*) rango de N de 1,20-2,80 o (Jones y col., 1991; Chase y Broschat, 1991). *W. robusta* presenta unos niveles foliares en N, P y K⁺ en el control para dichos meses de 2,00-1,65; 0,16-0,13 y 1,22-0,85 %, respectivamente. Los mayores rangos de P de *Chamaerops* frente a *Washingtonia*, son debidos a que la segunda mantuvo constante los contenidos de P foliar total durante el segundo año mientras que el crecimiento de la hoja hizo reducir paulatinamente las concentraciones. Sin embargo, la concentración foliar media de P correspondiente a los dos años de experimentación fue similar en ambas especies.

Al final del experimento, los niveles foliares de N, P y K⁺ en el control estuvieron en torno a 1,30-0,30 y 1,00 %, respectivamente, para palmito y 1,80-0,15 y 1,00 % para *Washingtonia*, por lo que están dentro de los rangos de suficiencia de las palmeras con niveles foliares bajos (Jones y col., 1991; Chase y Broschat, 1991).

Necesidades de nutrientes minerales y consideraciones en el uso de fertilizantes.

Las diferencias entre los contenidos totales de N-P-K en plantas durante los dos años de experimento (tablas 4.2.3-4.2.5), mostraron unas necesidades de dichos elementos para *Ch. humilis* de 77,7-4,1-28,7 mmol/planta, respectivamente. Para cubrir estas necesidades el palmito debe consumir 1,087-0,291-1,532 g/planta de las Unidades Fertilizantes (UF) N-P₂O₅-K₂O, respectivamente (tabla 4.5.27). Así pues los fertilizantes minerales que se utilicen en el cultivo de *Chamaerops* deben tener un equilibrio en las UF de 4-1-5. La eficiencia media estimada para los fertilizantes más utilizados en la Comunidad Valenciana oscila del 55 al 75 % (Legaz y col., 1993), por lo que las dosis orientativas de fertilizantes para los dos años, alcanzarían los valores de N-P₂O₅-K₂O de 2-0,5-2,5 g/planta, respectivamente.

Las necesidades de N-P-K de *W. robusta* para los dos años de experimento fueron 334,6-13,8-58,4 mmol/planta, respectivamente. Para cubrir estas necesidades debe consumir 4,648-0,979-2,752 g/planta de las Unidades Fertilizantes (UF) N-P₂O₅-K₂O, respectivamente (tabla 4.5.27). Así pues los fertilizantes minerales que se utilicen en el cultivo de *Washingtonia* deben tener

un equilibrio en las UF de 5-1-3. Teniendo en cuenta la menor eficiencia media (55 %), estimada para los fertilizantes más utilizados, las dosis orientativas de los mismos para los dos años, alcanzarían los valores en N-P₂O₅-K₂O de 8,5-1,7-5,0 g/planta, respectivamente. Existen diferencias en el consumo de fertilizantes, siendo éste en correspondencia al tamaño de la planta, es decir mayores en *W. robusta* que en *Ch. humilis*. Sin embargo las concentraciones foliares presentaron valores similares.

Para las dos especies, los incrementos con las estaciones del año en los contenidos totales de nutrientes minerales, muestran un crecimiento continuo con el tiempo de la absorción de nutrientes, sin que se aprecien cambios estacionales (tabla 4.5.26). Hay por lo tanto, una mayor absorción de nutrientes minerales en el segundo año. Por el contrario, los valores de la actividad radicular para la absorción de N-P-K, son mayores en el primer año, como muestran los valores medios anuales de la SAR (tablas 4.5.11 y 12). Así pues en la absorción de nutrientes minerales predomina el efecto del tamaño de la raíz sobre el de su actividad, por lo que las necesidades de fertilización tienen que hacerse de acuerdo a la edad y tamaño de la planta, más que por las estaciones del año. En plantas en crecimiento, este comportamiento es habitual (Legaz y col., 1993). Basándonos en estas características, las dosis orientativas de fertilizantes antes indicadas para los dos años, deben distribuirse utilizando en el primer año alrededor de un cuarto del total para chamaerops, mientras que para washingtonia debe ponerse un tercio del suyo.

En cultivos como naranjos, con dosis orientativas de fertilizantes nitrogenado de hasta 800 g/ árbol (Del Amor y col., 1985; Legaz y col., 1993) y sensibles a la salinidad, con un umbral de tolerancia de 1,3 dS/m y una pendiente de 13 %/dSm⁻¹ (Maas 1993), puede ser necesario en verano hacer limitaciones en la cantidad y en el tipo de fertilizante, con el fin de evitar el exceso de salinidad en el agua de riego. En el caso de chamaerops y washingtonia las necesidades de fertilizantes son muy pequeñas y su distribución con el agua de riego supone un incremento en la conductividad eléctrica consecuentemente también muy pequeño, de forma que la repercusión sobre el rendimiento sería despreciable. Las estimaciones hechas para fertilizantes de los más desfavorables por su salinidad daban pérdidas de

rendimiento menores del 0,1 %. Por todo ello, en estas especies de palmeras, no es necesario hacer limitaciones en las aportaciones de fertilizantes cuando se utilicen aguas salinas

Como conclusión general *Washingtonia robusta* es más tolerante a la salinidad que el palmito con aguas de riego inferiores a 6 dSm^{-1} debido a la mejor morfología de la planta y las hojas, LAR y SLA, a su dilución por crecimiento foliar de los iones tóxicos y a un menor desequilibrio de los niveles foliares de nutrientes. Por el contrario con 8 dSm^{-1} , *washingtonia* redujo el porcentaje de agua en las hojas afectando en mayor medida al tamaño foliar y al crecimiento en biomasa. Muestra así una debilidad al efecto osmótico de la salinidad. El palmito con el mantenimiento del porcentaje de agua en las hojas y su capacidad para aumentar la productividad del Nitrógeno foliar, resultó más tolerante a la salinidad en este tratamiento. Así pues la mayor pendiente de la ecuación de tolerancia a la salinidad de *W. robusta* puede justificarse por su debilidad al efecto osmótico de las aguas de riego de elevada salinidad (8 dSm^{-1}).

Para los objetivos de conocer los rangos de crecimiento y nutrición de estas palmeras, así como los mecanismos de resistencia a la salinidad, esta memoria permite extraer algunas conclusiones principales.



5. CONCLUSIONES.



De los resultados obtenidos en el experimento presentado en esta Memoria de Tesis Doctoral, se desprenden las siguientes conclusiones más relevantes:

Del estudio de resistencia a la salinidad del agua de riego de *Chamaerops humilis* y *Washingtonia robusta*, con 4 niveles salinos (2, 4, 6 y 8 dS/m), se concluye:

1.- Las dos especies mantuvieron importantes diferencias morfológicas en el tratamiento control (2 dS/m). El palmito presenta menor porte que *Washingtonia*, caracterizado al final del experimento, aproximadamente por una biomasa cuatro veces menor, la mitad de altura y un tamaño foliar once veces menor.

2.- Ambas palmeras son clasificadas como moderadamente resistentes a la salinidad, teniendo *Chamaerops humilis* un valor umbral de salinidad de $2,7 \text{ dS m}^{-1}$ y una pendiente en la reducción del rendimiento en biomasa del $7,0 \text{ \%/ dS m}^{-1}$, y *Washingtonia robusta* de 3,3 y 9,5, respectivamente. Por tanto, el palmito es menos resistente a la salinidad que *Washingtonia robusta* para aguas inferiores a 6 dS/m, pero con agua de 8 dS/m ocurre lo opuesto ya que:

- a. El palmito tiene más rendimiento en biomasa.
- b. Se producen las primeras reducciones significativas del tamaño foliar y de la altura, las cuales son menores en palmito.

Del estudio de distribución de biomasa y elementos minerales con dos niveles salinos en el agua de riego (2 y 8 dS/m), se concluye:

1.- En condiciones control, ambas especies presentaron diferencias en la distribución de biomasa y ambas tienen aproximadamente el mismo

porcentaje de biomasa foliar, sin embargo, el palmito tiene mucho más porcentaje de raíz y menos de tallo.

2.- *Chamaerops humilis*, no cambió significativamente los porcentajes de biomasa de raíz, tallo y hojas con la salinidad, pero si cambiaron los cocientes entre los porcentajes de nutrientes y los de biomasa. Así se redujeron significativamente los de Ca^{2+} y Mg^{2+} en la raíz y aumentaron las de N y Mg^{2+} en las hojas.

3.- *Washingtonia robusta*, mostró una plasticidad a la salinidad aumentando el porcentaje de biomasa de la raíz en detrimento del tallo. Las distribuciones de elementos minerales relativas a la biomasa fueron reducidas significativamente en las hojas para P, K^+ , Na^+ y Cl^- , mostrando una tendencia a la dilución por crecimiento foliar en condiciones salinas. Las de Cl^- y Na^+ resultan beneficiosas para evitar el efecto tóxico, mientras que las del K^+ no por su papel, entre otros, en la osmoregulación.

Del análisis de crecimiento sobre la base de la biomasa y el nitrógeno con dos niveles salinos en el agua de riego (2 y 8 dS/m), se concluye:

1.- *Chamaerops humilis*, tiene una Velocidad de Crecimiento Relativo (RGR) mayor que *Washingtonia robusta*, destacando los siguientes resultados:

- a. *Washingtonia robusta*, tiene una morfología más favorable al crecimiento, por su mayor Razón de Área Foliar (LAR), la cual es debida a su componente Área Foliar Específica (SLA) y ésta a su vez, a la menor densidad y espesor foliar.
- b. *Chamaerops humilis*, tiene una Velocidad de Absorción Neta (NARa) mayor, favorecido por sus dos componentes: Productividad del Nitrógeno Foliar (LNP) y Concentración del Nitrógeno Foliar (LNCa).

Ésto, junto al mayor espesor foliar, es coherente con un espesor mayor en tejidos fotosintéticos ricos en N como el parenquima.

- c. La LNP es una nueva característica clave en la estrategia de crecimiento de una especie, junto a las ya usuales del SLA y el nivel foliar del N.

2.- La salinidad redujo la LNP y la RGR, a corto plazo, 1 año, pero a medio plazo, 2 años, las diferencias de RGR por salinidad son mínimas en ambas especies, mostrando la adaptación al estrés en dos estrategias:

- a. *Chamaerops humilis*, en el 2º año incrementa la LNP en condiciones salinas superando al control y manteniendo constante la RGR.
- b. *Washingtonia robusta*, en el primer año reduce el porcentaje de agua foliar, afectándose más que en la otra especie el tamaño de la hoja y el rendimiento. Después tiende a la coincidencia entre ambos niveles salinos de todos los factores de RGR.

3.- Con el tiempo la RGR desciende, excepto en palmito que permanece constante a salinidad alta. La componente LAR tiende a mantener sus valores a lo largo del tiempo, debido a que las reducciones de la fracción de masa foliar (LMF) son compensadas en parte por los aumentos del SLA, mostrado así un equilibrio entre fotosíntesis y respiración durante el crecimiento.

Del análisis de nutrición con dos niveles salinos en el agua de riego (2 y 8 dS/m), se concluye:

1.- La salinidad induce alteraciones nutritivas, tendiendo a reducir los niveles foliares de N y K⁺ y las Velocidades de Utilización Específica (SUR) del P, Ca²⁺ y Mg²⁺.

2.- El mayor rendimiento de *Chamaerops humilis* frente a *Washingtonia robusta* con aguas de 8 dS/m, no se puede justificar por el efecto tóxico

de Cl^- y/o Na^+ , ni por un efecto sobre los niveles foliares de nutrientes, dado que con la salinidad:

- a. *Chamaerops humilis* incremento significativamente los niveles foliares de Cl^- y Na^+ mientras que *Washingtonia robusta* no lo hizo. Este último se diferenció porque redujo la Velocidad de Absorción Específica (SAR) y el transporte a las hojas (J_L) de dichos iones.
- b. *Chamaerops humilis* redujo significativamente el nivel foliar de P y tuvo un Índice de Rendimiento, PASS-YI, peor que *Washingtonia robusta*, 68 y 16, respectivamente.

3.- Las dosis orientativas de Unidades Fertilizantes (N, P_2O_5 , K_2O) para los dos años son pequeñas: 2-0,5-2,5 g UF/planta en *Chamaerops humilis* y 8,5-1,7-5,0 g UF/planta en *Washingtonia robusta*. Al final del experimento, los niveles foliares de N, P y K en el control estuvieron en torno a 1,30-0,30 y 1,00 %, respectivamente, para palmito y 1,80-0,15 y 1,00 para *Washingtonia*, por lo que están dentro de los rangos de suficiencia de las palmeras con niveles foliares bajos.

Como conclusión principal se puede destacar que la mayor pendiente en la ecuación de tolerancia a la salinidad de *Washingtonia* frente al palmito, se debe a su menor resistencia a un elevado efecto osmótico de la salinidad.



6. BIBLIOGRAFÍA.



- Abrahamson, W.G. y Caswell, H., 1982. On the comparative allocation of biomass, energy and nutrients in plants. *Ecology*, 63:982-991.
- Alam, S.M., 1999. Nutrient uptake by plants under stress condition. En *Handbook of Plant and Crop Stress*, M. Passarakli eds. (New York: Marcel Dekker), pp. 285-314.
- Alarcón, J.J., Bolarín, M.C., Sánchez-Blanco, M.J. y Torrecillas, A., 1994. Growth and osmotic adjustment of two tomato cultivars during and after saline stress. *Plant and soil*, 166: 75-82.
- Alarcón, J.J., Sánchez-Blanco, M.J., Bolarín, M.C. y Torrecillas, A., 1993. Water relations and osmotic adjustment in *Lycopersicon esculentum* and *L. pennellii* during shorth-term salt exposure and recovery. *Physiol. Plant.*, 89, 441-447.
- Aljuburi, H.J., 1992. Effect of Sodium Chloride on Seedling Growth of Four Date Palm Varieties. *Annals of Arid Zone*, 31(4):259-262.
- Amtmann, A. y Sanders, D., 1999. Mechanisms of Na⁺ uptake by plant cells. *Advances in Botanical Research Incorporation Advances in Plant Pathology*, 29:75-112.
- Asch, F., Dingkuhn, M., Miezán, K. y Dörffing, K., 2000. Leaf K/Na ratio predicts salinity induced yield loss in irrigated rice. *Euphytica*, 113:109-118.
- Ashraf, M. y Harris, P.J.C., 2004. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Science*, 166:3-16.
- Aslam, M., Qureshi, R.H., Ahmed, N., 1993. A rapid screening technique for salt tolerance in rice (*Oriza sativa* L.). *Plant and Soil*, 105: 99-107.
- Atkinson, C.J., Mansfield, T.A., Kean, A.M. y Davies, W.J., 1989. Control of stomatal aperture by calcium in isolated epidermal tissue and whole leaves of *Commelina-Communis* L. *New Phytologist*, 111:9-17.

- Awada, S., Campbell, W.F., Dudley, L.M., Jurinak, J.J. y Khan, M.A., 1995. Interactive effects of sodium-chloride, sodium-sulfate, calcium-sulfate, calcium-chloride on snapbean growth, photosynthesis, ion uptake. *J. Plant Nutr.*, 18:889-900.
- Ayers, A.D., Brown, J.W. y Wadleigh, G.H., 1952. Salt tolerance of barley and wheat in soil plots receiving several salinization regimes. *Agron. J.*, 44:307-310.
- Baldock, J. y Schulte, E., 1996. Plant analysis with standardized scores combines DRIS and sufficiency range approaches for corn. *Agr. J.*, 88:448-456.
- Baldock, J.O. y Schulte, E.E., 1989. The DRIS/calcium problem. In *Proc. Fertilizer, Aglime & Pest Mgt. Conf.*, 28th. 1989. Dep. Soil Science, Univ. of Wisconsin-Madison, pp. 36-43.
- Barber, S.A. y Olson, R.A., 1968. Fertilizer use on corn. In *Changing Patterns in Fertilizer Use*, ed. L.B. Nelson et al. Madison, Wis: Soil Sci. Soc. Am. pp. 163-188.
- Barber, S.A. y Ozanne, P.G., 1970. Autoradiographic evidence for the differential effect of 4 plant species in altering the Ca content of the rhizosphere soil. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 34:635-637.
- Barta, D.J. y Tibbitts, T.W., 2000. Calcium localization and tipburn development in lettuce leaves during early enlargement. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 125:294-298.
- Bartels, D. y Sunkar, R., 2005. Drought and salt tolerance in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 24:23-58.
- Batanouny, K.H., 1996. Ecophysiology of halophytes and their traditional use in the arab world. En: *Halophytes and Biosaline Agriculture* (R. Choukr-Allah, C.V. Malcom, A. Hamdy, eds.). Marcel Dekker, Inc. New York, pp. 31-53.
- Beaufils, E.R., 1973. Diagnosis and recommendation integrated system (DRIS). A general scheme for experimentation and calibration based on principles developed from research in plant nutrition. *Soil Science. University of Natal. Sur África*, 1:1-132.

- Benner, B.L. y Bazzaz, F.A., 1988. Carbon and mineral element accumulation and allocation in two annual plant species in response to timing of nutrient addition. *J. Ecol.*, 76:19-40.
- Bernstein, L. y Hayward, H.E., 1958. Physiology of salt tolerance. *Annu. Rev. plant. Physiol*, 9: 25-46.
- Bernstein, L., 1963. Osmotic adjustment of plants to saline media. II. Dinamic phase. *Amer. J. Bot.*, 50: 360-370.
- Bernstein, L., 1964. Effects of salinity on mineral composition and growth of plants. *Amer. Soc. Hort. Sci.*, 4, 25-45.
- Bernstein, L., Ehlig, C.F. y Clark, R.A., 1969. Effect of grape rootstocks on chloride accumulation in leaves. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 94. 584-590.
- Bernstein, L., Francois, L.E. y Clark, R.A., 1974. Interactive effects of salinity and fertility on yields of grains and vegetables. *Agronomy Journal*, 66:412-421.
- Bezona, N., Hensley, D., Yogi, J., Tavares, J., Rauch, F., Iwata, R., Kellison, M. y Wong, M., 2001. SALT and wind tolerante of landscape plants for Hawaii. College of Tropical Agriculture & Human Resources (CTAHR). University of Hawaii at Manoa, pp.7.
- Blackman, V.H., 1919. The compound interest law and plant growth. *Ann. Bot.*, 33:353-360.
- Bloom, A., Chap, J. En: F.S. y Mooney, H.A., 1985. Resource limitation in plants an economic analogy. *Annu. Rev. Ecol. System*, 16, 363-392.
- Blumwald, E., 2000. Sodium transport and salt tolerance in plants. *Current Opinion in Cell Biology*, 12: 431-434.
- Bolarín, M.C. y Caro, M. 1995. Aguas de riego. In: La calidad de las aguas continentales españolas: Estado actual e investigación. Alvarez-Cobelas, M. and Cabrera, F. Eds. Geofoma Ediciones. Logroño. p.307.
- Botella, M.A., Martínez, V., Pardínez, J. y Cerdá, A., 1997. Salinity induced potassium deficiency in maize plants. *Journal of Plant Physiology*, 150:200-205.
- Bouldin, D.R., 1961. Mathematical description of the diffusion processes in the soil-plant system. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 25:476-479.

- Bouma, D., 1967. Nutrient uptake and distribution in subterranean clover during recovery from nutritional stresses. I. Experiments with phosphorus. *Aust. J. Biol. Sci.*, 20:601-612.
- Bowen, G.D., Skinner, M.F. y Bevege, D.I., 1974. Zinc uptake by mycorrhizal and uninfected roots of *Pinus radiata* and *Araucaria cunninghamii*. *Soil. Biol. Biochem.*, 6:141-144.
- Brewster, J.L. y Tinker, P.B., 1970. Nutrient cation flows in soil around plant roots. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 34:421-426.
- Broschat, T.K. y Meerow, A.W., 1991. Palm nutrition guide. Univ. Fla. Coop. Ext. Serv. Circ. SS-ORH-02.
- Broschat, T.K. y Meerow, A.W., 2000. Ornamental palm horticulture. University Press of Florida. 15 Northwest 15 th Strett. Gainesville, FL 32611.
- Broschat, T.K., 1984. Nutrient deficiency symptoms in five species of palms grown as foliage plants. *Principes*, 28:6-14.
- Broschat, T.K., 1990. Potassium deficiency of palms in south Florida. *Principes*, 34:151-155.
- Broschat, T.K., 1994a. Removing potassium-deficient leaves accelerates rate of decline in pygmy date palms. *HortScience*, 29:823.
- Broschat, T.K., 1994b. Nutrition of ornamental palms. *Acta Horticulturae*, 360:217-222.
- Broschat, T.K., 1995. Nitrate, phosphate and potassium leaching from container grown plants fertilized by several methods. *HortScience*, 30:74-77.
- Broschat, T.K., 1997. Release rates of controlled-release and soluble magnesium fertilizers. *HortTechnology*, 7:58-60.
- Broschat, T.K., 1999. Nutrition and fertilization of palms. *Principes*, 43(2):73-76.
- Brouwer, R., 1963. Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. En: *Meded. Inst. Biol. Scheikd. Onderzoek Landbouwgewass. En*, 213:31-39.
- Brown, J.C., 1978. Mechanism of iron uptake by plants. *Plant Cell Environ*, 1:249-258.

- Brown, J.C., Clark, R.B. y Jones, W.E., 1977. Efficient and inefficient use of phosphorus by sorghum. *J. Soil Sci. Soc. Am.*, 41:747-750.
- Brown, J.W. y Bernstein, L., 1953. Salt tolerance of grasses: effects of variations in concentrations of sodium, calcium, sulfate and chloride. US Salinity Laboratory Report to Collaborates, Riverside, Cal, pp. 44-46.
- Bull, R.A., 1961. Studies on the deficiency diseases of the oil palm. 2. Macronutrient deficiency symptoms in oil palm seedlings grown in sand culture. *J. West Africa Inst, Oil Palm Res*, 3:254-264.
- Cámara, J.M., 2001. Efecto del injerto intermedio de naranjo salustiano en la respuesta de los cítricos a la salinidad. Tesis Doctoral. Universidad Miguel Hernández, p. 328.
- Cámara, J.M., Nieves, M. y Cerdá, A., 2003. Improvement in growth and salt resistance of lemon (*Citrus limon*) trees by an interstock-induced mechanism. *Tree Physiology*, 23:879-888.
- Cámara, J.M., Nieves, M. y Cerdá, A., 2004. Interstock-induced mechanism of increased growth and salt resistance of orange (*Citrus sinensis*) trees. *Tree Physiology*, 24:1109-1117.
- Campbell, L.C., Miller, M.H. y Loneragan, J.F., 1975. Translocation of boron to plant fruits. *Aust. J. Plant Physiol*, 2:481-487.
- Carden, D.E., Walker, D.J., Flowers, T.J. y Miller, A.J., 2003. Single-cell measurements of the contributions of cytosolic Na⁺ and K⁺ to salt tolerance. *Plant Physiology*, 131:676-683.
- Carpena, O., 1966. Contribución al conocimiento de la clorosis férrica. CEBAS. Murcia.
- Causton, D.R. y Venus, J.C., 1981. The biometry of plant growth. Edward Arnold. London. U.K.
- Causton, D.R., 1991. Plant growth analysis, the variability of relative growth rate within a sample. *Ann. Bot.*, 67: 137-144.
- Cerdá, A., Bingham, F.T. y Hoffman, G.J., 1977. Interactive effect of salinity and phosphorus on sesame. *Soil Sci. Soc. Amer. J.*, 41: 915-918.

- Cerdá, A., Pardines, J., Botella, M.A. y Martínez, V., 1995. Effect of potassium on growth, water relations, the inorganic and organic solute contents in 2 maize cultivars grown under saline conditions. *Journal of Plant Nutrition*, 18:839-851.
- Claassen, N. y Barber, S.A., 1974. A method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux into roots of plants. *Plant Physiol*, 54:564-568.
- Clarkson, D.T. y Hanson, J.B., 1980. The mineral nutrition of higher plants. *Annu. Rev. plant Physiol*, 31, 239-298.
- Clarkson, D.T., 1985. Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. *Annu. Rev. Plant Physiol*, 36:77-115.
- Clarkson, D.T., Mercer, E.R., Johnson, M.G. y Mattam, D., 1975. The uptake of nitrogen (ammonium and nitrate) by different segments of roots of intact barley plants. *Agric. Res. Counc. G.B. Letcombe Lab. Ann. Rep. 1974*, pp.10-13.
- Clement, C.R., Hopper, M.J. y Jones, L.H.P., 1978. The uptake of nitrate by *Lolium perenne* from flowing nutrient solution. I. Effect of NO_3^- concentration. *J. Exp. Bot.*, 29:453-464.
- Clement, C.R., Jones, L.H.P. y Hopper, M.J., 1979. Uptake of nitrogen from flowing nutrient solution: effect of terminated and intermittent nitrate supplies. In *Nitrogen Assimilation of Plants*, ed. E. J. Hewitt, C.V. Cutting. London: Academic.
- Cohen, M.S. y Lepper, J.Jr., 1977. Effect of boron on cell elongation and division in squash roots. *Plant Physiol*. 59:884-887.
- Coley, P., Bryant, J. y Chapin, F., 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230:895-899.
- Conover, C.A. y Poole, R.T., 1982. Influence of nitrogen source on growth and tissue nutrient content of foliage plants. *HortScience*, 17:518 (abstract).
- Conover, C.A., Poole, R.T. y Henley, R.W., 1975. Growing acclimatized foliage plants. *Fla. Foliage Grower*, 12(9):1-4.

- Cooper, K.M. y Tinker, P.B., 1978. Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. II. Uptake and translocation of phosphorus, zinc and sulphur. *New Phytol*, 81:43-52.
- Cornelissen, J.H.C., Castro Diez, P. y Hunt, R., 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology*, 84:755-765.
- Cornelissen, J.H.C., Werger, M.J.A., Castro-Diez, P., van Rheenán, J.W.A. y Rowland, A.P., 1997. Foliar nutrients in relation to growth, allocation and leaf traits in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia*, 111:460-469
- Cramer, G.R., 1992. Kinetics of maize leaf elongation. 2. Responses of a Na⁺-excluding cultivar and a Na⁺-including cultivar to varying Na⁺/Ca⁺ salinities. *J. Exp. Bot.*, 43,857-864.
- Cramer, G.R., 2002. Sodium-calcium interactions under salinity stress, in Läuchli, M., Lüttge, U.: *Salinity: Environment-Plants-Molecules*. Kluwer Academic Publishers, London, pp.205-228.
- Cramer, G.R., Epstein, E. y Läuchli, A., 1988. Kinetics of root elongation of maize in response to short-term exposure to NaCl and elevated calcium-concentration. *J.Exp.Bot.*, 39, 1513-1522.
- Cramer, G.R., Epstein, E. y Läuchli, A., 1990. Effects of sodium, potassium and calcium on salt-stressed barley. I. Growth analysis. *Physiol. Plant*, 80:83-88.
- Cramer, G.R., Epstein, E. y Läuchli, A., 1991. Effects of sodium, potassium and calcium on salt-stressed barley. II. Elemental analysis. *Physiol. Plant.*, 81:197-202.
- Cramer, G.R., Läuchli, A. y Epstein, E., 1986. Effects of NaCl and CaCl₂ on ion activities in complex nutrient solutions and root growth of cotton. *Plant Physiol*, 81:792-797.
- Cramer, G.R., Läuchli, A. y Polito, V.S. 1985. Displacement of Ca⁺² by Na⁺ from the plasmalema of root cells. A primary response to salt stress? *Plant Physiol*, 79, 207-211.

- Cramer, G.R., Lynch, J., Läuchli, A. y Epstein, E., 1987. Influx of Na⁺, K⁺ and Ca⁺² into roots of salt stressed cotton seedlings. Effects of supplemental Ca⁺². *Plant Physiol*, 83: 510-516.
- Curtis, P.S. y Laüchli, A., 1986. The role of leaf area development and photosynthetic capacity in determining growth of kneaf under moderate salt stress. *Aust. J. Plant Physiol*, 18:553-565.
- Chapin, E.S., 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:233-260.
- Chapin, III, F.S. y Van Cleve, K., 1989. Approaches to studying nutrient uptake, use and loss in plants. En: *Plant Physiological Ecology* (Eds. R.W. Pearcy, J.R. Ehleringer, H.A. Money y P.W. Rundel). Chapman and Hall. Londres, pp. 185-207.
- Chapin, III, F.S., 1987. Adaptation and physiological responses of wild plants to nutrient stress. En: *Genetic Aspect of Plant Mineral Nutrition* (Eds. H.W. Gabelman y B.C. Loughman). Martinus Nijhoff, Dordrecht. Holanda.
- Chapman, H.D. y Pratt, P.F., 1961. *Methods of analysis for soils, plant and waters*. University of California, Division of Agric. Sci., p. 309.
- Chase, A.R. y Broschat, T.K., 1991. *Diseases and disorders of ornamental palms*. Amer. Phytopath. Soc. Press, St. Paul, Minn.
- Cheeseman, J.M., 1988. Mechanisms of salinity tolerance in plants. *Plant Physiology*, 87:547-550.
- De Forges, J.M., 1970. Research on the utilization of saline water for irrigation in Tunisia. *Nat Resour*, 6:2-6.
- De la Torre y J.R., 2001. *Árboles y arbustos de la España peninsular*. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes. Ediciones Mundi Prensa, p.512.
- Del Amor, F., Leon, A. y Torrecillas, A., 1985. *Guía práctica para el riego y la fertilización de los cítricos*. 2ª edición. CEBAS-CSIC y Caja Rural, S. Coop. CDTO. LTDA. Orihuela, Alicante, p.101.
- Del Cañizo, J.A., 2002. *Palmeras 100 géneros, 300 especies, características, clima, suelo, uso en jardinería, cuidados y curiosidades*. Mundi-Prensa, p.298.

- Dickey, R.D., 1977. Nutritional deficiencies of woody ornamental plants used in Florida landscapes. Univ. Fla. Agric. Exp. Sta. Bull., p.791.
- Dijkshoorn, W., 1962. Metabolic regulation of the alkaline effect of nitrate utilization in plants. Nature, 194:165-167.
- Dijkstra, P., 1989. The regulation of SLA: optimization and chemical composition. In: Lambers, H., Cambridge, M.L., Konings, H. & Pons, T.L. (eds), Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants, SPB Academic Publishing, The Hague, This volume, pp.125-140.
- Doddema, H., Hofstra, J.J. y Feenstra, W.J., 1978. Uptake of nitrate by mutants of *Arabidopsis thaliana*, disturbed in uptake or reduction of nitrate. 1. Effect of nitrogen source during growth on uptake of nitrate and chlorate. Physiol. Plant, 43:343-350.
- Dracup, M., 1991. Increasing salt tolerance of plants through cell culture requires greater understanding of tolerance mechanisms. Aust. J. Plant Physiol, 18: 1-15.
- Drew, M.C. y Nye, P.H., 1969. The supply of nutrient ions by diffusion to plant roots in soil. II. The effect of root hairs on the uptake of potassium by roots of rye grass (*Lolium multiflorum*). Plant Soil, 31:407-424.
- Drew, M.C. y Nye, P.H., 1970. The supply of nutrient ions by diffusion to plant roots in soil. III. Uptake of phosphate by roots of onion, leek and rye grass. Plant Soil, 33:545-563.
- Dunham, R.J. y Nye, P.H., 1974. The influence of soil water content on the uptake of ions by roots. II. Chloride uptake and concentration gradients in soil. J. Appl. Ecol., 11:581-596.
- Egmond, F. y Van Aktas, M., 1977. Iron nutritional aspects of the ionic balance of plants. Plant Soil, 48:685-703.
- Ehleringer, J.R., 1984. Ecology and ecophysiology of leaf pubescence in North American desert plants. Biology and Chemistry of Plant Trichomes (E. Rodríguez, P.L. Healy, I. Menhta, eds.), plenum Press, New York, pp.113-132.
- Ehret, D.L., Redmann, R.E., Harvey, B.L. y Cipywnyk, A., 1990. Salinity-induced calcium deficiencies in wheat and barley. Plant and soil, 128: 143-151.

- Epstein, E. y Bloom, A.J., 2005. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. 2ª edición. Sunderland, Mass.
- Epstein, E., 1972. Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives New York: Wiley, pp.325-344.
- Epstein, E., 1980. Responses of plants to saline environments. Genetic Engineering of Osmoregulation. (Rain, D.V., Valentine, R.L., Hollander, A. Eds.). Plenum Press, New York, pp.7-21.
- Epstein, E., Elzam, O.E. y Rains, D.W., 1963. Resolution of dual mechanisms of potassium absorption by barley roots. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 49:684-&.
- Epstein, E., Norlyn, J.D., Rush, D.W., Kingsbury, R.W., Kelley, D.B., Cunningham, G.A. y Wrona, A.F., 1980. Saline culture of crops: a genetic approach. Science, 210:399-404.
- Epstein, E., y Jefferies, R.L., 1964. The genetic basis of selective ion transport in plants. Ann. Rev. Plant Physiol, 15:169-184.
- Erickson, R.O., 1948. Am. J. Bot. 35:729-739.
- Erickson, R.O., 1976. An. Rev. Plant Physiol. 27:407-434.
- Evans, G.C., 1972. The Quantitative Analysis of Plant Growth. En: Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Evans, J.R., 1983. Photosynthesis and Nitrogen Partitioning in Leaves of *T. aestivum* and Related Species. PhD Thesis, Australian National University.
- FAO., 1987. La calidad del agua en la agricultura. Estudio FAO de Riego y Drenaje: 29.
- Feinermann, E., Yaron, D. y Bielorai, H., 1982. Linear crop response functions to salinity with a threshold salinity level. Water Resour Res., 18:101-106.
- Flowers T.J., Yeo, A.R., 1981. Variability in the resistance of sodium chloride salinity within rice (*Oryza sativa* L.) varieties. New Phytologist, 88: 363-373.
- Flowers, T.J. y Yeo, A.R., 1989. Effects of salinity on plant growth and crops yields. Environmental Stress in Plant. (J. H. Cherry, ed.). NATO ASI Series.

- Flowers, T.J., Troke, P.F. y Yeo, A.R., 1977. The mechanisms of salt tolerance in halophytes. *Annu. Rev. plant Physiol*, 28, 89-121.
- Folch, R., 1986. *Vegetació dels Països Catalans*. Ed. Ketres. Barcelona, p. 541.
- Font Quer, P., 1988. *Diccionario de Botánica*. Península. XXXII, p.1244.
- Francois, L.E., Donovan, T.J. y Maas, E.V., 1991. Calcium deficiency of artichoke buds in relation to salinity. *Hortsci.*, 26: 549-553.
- Freijssen, A.H.J. y Veen, B.W., 1989. Phenotypic variation in growth as affected by N-supply: nitrogen productivity. Institute for Ecological Research, P.O. Box 317, 3233 ZG Oostvoorne, The Netherlands; Centre for Agrobiological Research (CABO), P.O. Box 14, 6700 AA Wageningen, The Netherlands.
- Frutos, G. y Torres, M., 1989. Análisis de crecimiento de plantas: Aspectos teóricos. *An. Real. Acad. Farm.* 55:283-291.
- Furr, J.R. y Ream, C.L., 1968. Salinity effects in growth and uptake of seedlings of the date, *Phoenix dactylifera L.* *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 92, 268-273.
- Furr, J.R., Ream, C.L. y Ballard, L., 1966. Growth of young date palms in relation to soil salinity and chloride content of the pinnae. *Date Growers' Inst. Rept.*, 43:4-8.
- Garnier, E., 1992. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *Journal of Ecology*, 80:665-675.
- Garnier, E., Cordonnier P., Guillerm, J.L. y Soni, L., 1997. Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia*, 111:490-498.
- Garnier, E., Gobin, O. y Poorter, H., 1995. Nitrogen productivity depends on photosynthetic nitrogen use efficiency and on nitrogen allocation within the plant. *Annals of Botany*, 76:667-672.
- Garnier, E., y Vancaeyzeele, S., 1994. Carbon and nitrogen content of congeneric annual and perennial grass species: relationships with growth. *Plant, Cell and Environment*, 17:399-407.
- Garnier, E., 1991. Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants. *Trends Eco. Evol.*, 6:136-131.

- Gerdemann, J. W., 1968. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in plant growth. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 6:397-418.
- Gerloff, G.C., 1977. Plant efficiencies in the use of nitrogen, phosphorus and potassium. See Ref. 371, pp. 161-173.
- Ghassemi, F., Jakeman, A.J. y Nix, H.A., 1995. *Salinisation of land and water resources: human causes, extent, management and case studies*. Wallingford, Oxon, UK.
- Gibbs, J., Dracup, M., Greenway, H. y Mc Comb, J.A., 1989. Effects of high NaCl on growth, turgor and internal solutes of tobacco callus. *J. Plant Physiol.*, 134:61-69.
- Gilmore, A.E., 1971. The influence of endotrophic mycorrhizae on the growth of peach seedlings. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 96:35-37.
- Gorham, J. y Wyn Jones, R.G., 1983. Solute distribution in *Suaeda maritima*. *Planta*, 157:344-349.
- Gorham, J., Wyn Jones, R.G. y Mc Donnell, E., 1985. Some mechanism of salt tolerance in crop plants. *Plant and Soil*, 89:15-40.
- Govidje, E., Donnton, W.J.S., Fork, D.C. y Armond, P.A., 1980. Chlorophyll a fluorescence transient as an indicator of water potential of leaves. *Year Book-Carnegie Inst. Washington*, 79:191-193.
- Grattan, S.R. y Grieve, C.M., 1992. Mineral element acquisition and growth-response of plants grown in saline environments. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 38:275-300.
- Grattan, S.R. y Grieve, C.M., 1999. Salinity-mineral nutrient relations in horticultural crops. *Sci. Hortic.*, 78:127-157.
- Greenway, H. y Munns, R., 1980. Mechanisms of salt tolerance in non-halophytes. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 31:149-190.
- Greenway, H., 1962. Plant response to saline substrates. I. Growth and ion uptake of several varieties of *Hordeum* during and after sodium chloride treatment.
- Grime, J.P. y Hunt, R., 1974. Relative growth rate its range and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol.*, 63:393-442.

- Grimshaw, H.M., Allen, S.E. y Parkinson, J.A., 1989. Nutrient elements. En: Chemical Analysis of Ecological Materials (Ed. S.E. Allen). Blackwell Scientific Publications. Oxford, pp. 81-159.
- Groeneveld, H.W. y Bergkotte, M., 1996. Cell wall composition of leaves of an inherently fast and a slow-growing grass species. *Plant Cell Environ*, 19:1389-1398.
- Guerrier, G., 1983. Relations entre la tolérance ou la sensibilité a la salinité lois de la germination et les composantes de la nutrition en sodium. *Biol. Plant*, 226:22-28.
- Guilliam, M.G., 1971. Rapid measurement of chlorine in plant materials. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 35:512-513.
- Hackett, C., 1968. A study of the root system of barley. I. Effects of nutrition on two varieties. *New Phytol*, 67:287-300.
- Hallmark, W.B. y Beverly, R.B., 1991. Review: An update in the use of the Diagnosis and Recommendation Integrated System. *J. Fert. Issues*, 8:74-88.
- Hallmark, W.B., de Mooy, C.J., Morris, H.F., Pesek, J., Shao, K.P. y Fontenot, J.D., 1988. Soybean phosphorus and potassium deficiency detection as influenced by plant growth stage. *Agron. J.*, 80:586-591.
- Hallmark, W.B., Walworth, Sumner, M.E., de Mooy, C.J., Pesek, J. y Shao, K.P., 1987. Separating limiting from non-limiting nutrients. *J. Plant Nutr.* 10:1381-1390.
- Hansen, E.H. y Munns, D.N., 1988. Effects of CaSO_4 and NaCl on growth and nitrogen fixation of *Leucaena leucocephala*. *Plant Soil*, 107:95-99.
- Harper, J.L. y Ogden, J., 1970. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *J. Ecol.*, 58:681-698.
- Hickman, J.C. y Pitelka, L.F., 1975. Dry weight indicated energy allocation in ecological strategy analysis of plants. *Oecologia*, 21:117-121.
- Hillel, D. y Vlek, P., 2005. The sustainability of irrigation. *Advances in Agronomy*, 87:55-84.

- Ho, L.C. y Adams, P., 1994. Regulation of the partitioning of dry matter and calcium in cucumber in relation to fruit growth and salinity. *Ann. Bot.*, 73:539-545.
- Hoffman, G.J. y Jobes, J.A., 1978. Growth and water relations of cereal crops as influence by salinity and relative humidity. *Agron. J.*, 70:765-769.
- Hsiao, T.C., Acebedo, F., Fereres, E. y Henderson, D.W., 1976. Stress metabolism, water stress, growth, and osmotic adjustment. *Phitos. Trans. R. Soc. London*.
- Hu, Y. y Schmidhalter, U., 1997. Interactive effects of salinity and macronutrient level on wheat. 2. Composition. *Journal of Plant Nutrition*, 20:1169-1182.
- Hu, Y. y Schmidhalter, U., 1998. Spatial distributions and net deposition rates of mineral elements in the elongating wheat (*Triticum aestivum L.*) leaf under saline soil conditions. *Planta*, 204:212-219.
- Hu, Y. y Schmidhalter, U., 2005. Drought and salinity: A comparison of their effects on mineral nutrition of plants. *J. Plant Nutr. Sci.*, 168:541-549.
- Hu, Y., Oertli, J.J. y Schmidhalter, U., 1997. Interactive effects of salinity and macronutrient level on wheat. 1. Growth. *J. Plant Nutr.*, 20:1155-1167.
- Huante, P., Rincón, E. Y Acosta, I., 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* 9:849-858.
- Hunt, R., 1982. Plant growth curves. An introduction to the functional approach to plant growth analysis. En: Edward Arnold, London, pp. 14-46.
- Hunt, R., 1990. Basic growth analysis. Unwin Hyman Ltd. Londres.
- Hunt, W.F. y Halligan, G., 1981. Growth and development of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) grown at constant temperature. I. Influence of light and temperature on growth and net assimilation. *Aust. J. Plant. Physiol*, 8:181-190.
- Ingestad, T., 1971. A definition of optimum nutrient requirement in birch seedlings. II. *Physiol. Plant*, 24:118-125.
- Ingestad, T. y Lund, A.B., 1979. Nitrogen stress in birch seedlings. I. Growth technique and growth. *Physiol. Plant*, 45:137-148.

- Ingestad, T., 1982. Relative addition rate and external concentration: driving variables used in plant nutrition research. *Plant, Cell Environ*, 5:443-453.
- Institut Valencià d'Estadística. 2003. Anuari estadístic Comunitat Valencià.
- Islam, N., Patil, G.G., Torre, S. y Gislerod, H.R., 2004. Effects of relative air humidity, light, and calcium fertilization on tipburn and calcium content of the leaves of *Eustoma grandiflorum* (Raf.) Shinn. *European Journal of Horticultural Science*, 69:29-36.
- Jablonski, L.M. y Geiger, D.R., 1987. Responses of sugar beet plant morphology and carbon distribution to shortened days. *Plant Physiol. Biochem*, 25:787-796.
- Jacoby, B., 1994. Mechanisms involved in salt tolerance by plants. Pessaraki, M. ed., *Handbook of plant and Crop Stress*. Marcel Dekker, New York, pp. 97-123.
- Janes, B.E., 1966. Adjustment mechanism of plant subjected to varied osmotic pressures of nutrient solution. *Soil Sci.*, 101:180-188.
- Jeschke, W.D., 1984. K-Na exchange at cellular membranes, intracellular compartmentation of cations and salt tolerance. *Salinity Tolerance in Plants: Strategies for Crop Improvement* (R.C. Staples, G.H. Toenniessen, eds.), Wiley and Sons, New York, pp. 37-66.
- Johnson, H.B., 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. *The Botanical Review*, 41, 233-258.
- Jones, J., Wolf, B. y Mills, H., 1991. *Plant analysis handbook*. Micro-Macro Publishing, INC., Athens, Georgia, p. 213.
- Kafkafi, U., 1984. Plant nutrition under saline conditions. In *Soil Salinity under Irrigation* (eds I. Shainberg & J. Shalhevet), Springer-Verlag. Berlin, pp.319-331.
- Kearney, T.H. y Cameron, F.K., 1902. The effect upon seedling plants of certain components of alkali soils. *USDA Office of the Secretary Report*, 71:1-60.
- Keay, J., Biddiscombe, E.F. y Ozanne, P.G., 1970. The comparative rates of phosphate absorption by eight annual pastures species. *Aust. J. of Agric. Res.*, 21:33-44.
- Kelling, K.A. y Schulte, E.E., 1986. DRIS as a part of routine plant analysis program. *J. Fert. Issues*, 3:107-112.

- Kempers, A.J. y Zweers, A., 1986. Ammonium determination in soil extract by the salinity-late method. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 17(7):715-723.
- Kent, L.M. y Läuchli, A., 1985. Germination and seedling growth of cotton: salinity-calcium interactions. *Plant Cell Environ*, 8:155-159.
- Kijne, J.W., 2006. Abiotic stress and water scarcity: Identifying and resolving conflicts from plant level to global level. *Field Crops Research*, 97:3-18.
- Kitson, R.E. y Mellon, M.G., 1944. Colorimetric determination of Phosphorus as molybdivanadophosphonic acid. *Ind. Eng. Chem. Anal. Ed.*, 16:379-383.
- Knight, H., Trewavas, A.J. y Knight, M.R., 1997. Calcium signalling in *Arabidopsis thaliana* responding to drought and salinity. *Plant Journal*, 12:1067-1078.
- Knigt, H., 2000. Calcium signaling during abiotic stress in plants. *International Review of Cytology- A Survey of Cell Biology*, 195:269-324.
- Knoni, B., 1981. Las palmeras. Cestería tradicional ibérica. Ed. Serbal.Barcelona.
- Kochian, L.V. y Lucas, W.J., 1982. Potassium-transport in corn roots. 1. Resolution of kinetics into a saturable and linear component. *Plant Physiology*, 70:1723-1731.
- Koebornik, J., 1996. Salt tolerance in young palms. *Principes*, 10:12-14.
- Konings, H., 1989. Physiological and morphological differences between plants with a high NAR or a high LAR as related to environmental conditions. Variation in Growth Rate and Productivity (Eds. Lambers, M.L. Cambridge, H. Konings y T.L. Pons). SPB Academic Publishing bv. La Haya, pp. 101-123.
- Kyparissis, A. y Manetas, Y., 1993. Seasonal leaf dimorphism in a semideciduous mediterranean shomb: ecophysiological comporisons between winter and summer leaves. *Acta Oecologia*, 14:23-32.
- Lambers, H. y Dijkstra, P., 1987. A physiological analysis of genotypic variation in relative growth rate: Can growth rate confer ecological advantage? In: Van Andel, J., Bakker, J.P. y Snaydon, R.W. (eds), *Disturbance in Grasslands. Causes, Effects and Processes*, Junk, Dordrecht, pp. 237-252.

- Lambers, H., Freijesen, N., Poorter, H., Hirose, T. y Van Der Werf, A., 1989. Analysis of growth based on net assimilation rate and nitrogen productivity. Their physiological background. En: Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity. (Eds. H. Lambers, M.L. Cambridge, H. Konings y T.L. Pons). SPB Academic Publishing. La Haya, pp. 1-17.
- Läuchli A. y Epstein, E., 1990. Plant responses to saline and sodic conditions. En: Agricultural Salinity Assessment and Management (K.K. Tanji, ed.), ASCE. New York, pp. 113-137.
- Läuchli A., 1984. Salt exclusion: An adaptation of legumes for crops and pastures under saline conditions. En: Salinity Tolerance in Plants: Strategies for Crop Improvement (R.C. Staples, G.H. Toenniessen, eds.), Wiley and Sons, New York, pp. 171-187.
- Läuchli A., Wieneke, J., 1979. Studies on growth and distribution of Na⁺, K⁺ and Cl⁻ in soybean varieties differing in salt tolerance. Z. Pflanzennaehr. Bodenkd, 142: 3-13.
- Läuchli, A. y Epstein, E., 1984. Mechanism in salt tolerance in plants. Cal. Agric., 38, 18-19.
- Läuchli, A. y Schubert, S., 1989. The role of calcium in the regulation of membrane and cellular growth processes under salt stress. Environmental Stress in Plants (J.H. Cherry, ed.), Springer-Verlag, Berlín, pp. 131-138.
- Läuchli, A., 1976. Genotypic variation in transport. See Ref. 220, pp. 372-393.
- Legaz, F., Serna, M.D. y Primo-Millo, E., 1993. Mejora de la eficiencia en la utilización de los fertilizantes nitrogenados. I. Congreso de Citricultura de La Plana.
- Leidi, E.O., Siberbush, M. y Lips, S.H., 1991. Wheat growth as affected by nitrogen type, pH and salinity. 1. Biomass production and mineral-composition. J. Plant Nutr., 14:235-246.
- Levitt, J., 1980. Responses of plant to environmental stress. Water, Radiation, Salt, and other Stresses. Vol. II. Academic Press, London.

- Lindgren, D.T., Gabelman, W.H. y Gerloff, G.C., 1977. Variability of phosphorus uptake and translocation in *Phaseolus vulgaris* L. under phosphorus stress. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 102:674-677.
- Liu, J.P. y Zhu, J.K., 1997. An arabidopsis mutant that requires increased calcium for potassium nutrition and salt tolerance. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 94:14960-14964.
- López , M.V. y Satti, S.M.E., 1996. Calcium and potassium-enhanced growth and yield of tomato under sodium chloride stress. Plant Science, 114:19-27.
- López, G., 1982. La guía de Incafo de los árboles y arbustos de la Península Ibérica. Incafo. Madrid, p.866.
- López, G., 2001. Los árboles y arbustos de la Península Ibérica e Islas Baleares. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Ediciones Mundi Prensa, 1727 pp.
- Lynch, J. y Läuchli, A., 1984. Potassium-transport in salt-stressed barley roots. Planta, 161:295-301.
- Lynch, J., Cramer, G.R. y Läuchli, A., 1987. Salinity reduces membrane associated calcium in corn root protoplast. Plant Physiol, 83:390-394.
- Lynnch, J. y Läuchli, A., 1984. Potassium-transport in salt-stressed barley roots. Planta, 161:295-301.
- Llorente, S., 1966. Influencia del hierro en el balance de nutrientes del limonero Verna. IOATS. Murcia.
- Lloyd, J. y Howie, J., 1989. Response of orchard "Washington Navel" orange, *Citrus sinensis* (L). Osbeck to saline irrigation water. I. Canopy characteristics and seasonal patterns in leaf osmotic potential, carbohydrates and ion concentrations. Aust. J. Agric. Es., 40:359-369.
- Maas, E.V. y Hoffman, J., 1977. Crop salt tolerance-current assessment. J. Irrig., 103:115-134.
- Maas, E.V., 1983. Salt tolerance of plants. In: Christie BR (ed) Handbook of plant science in agriculture. CRC Press, Boca Raton, Florida.

- Maas, E.V., 1984. Salt tolerance of plants. In: The handbook of plant science in Agricultura. B.R. Christie (ed). CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Maas, E.V., 1993. Salinity and citriculture. *Tree Physiol*, 12:195-216.
- Maathuis, F.J.M. y Amtmann, A., 1999. K^+ nutrition and Na^+ toxicity: The basis of cellular K^+/Na^+ ratios. *Annals of Botany*, 84:123-133.
- Malavolta, E.G. Vitti y De Oliveira, S., 1997. Avaliação do estado nutricional das plantas. Principios e aplicações. 2ª edição. Piracicaba. Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato. Brasil.
- Marschner, H., 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, London.
- Marshall, B. y Potter, J.R., 1991. Concepts of nutritional and environmental interactions determining plant productivity. In *Plant Growth: Interactions with nutrients and environments* (eds J.R. Porter & D.W. Lawlor), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 99-124.
- Martínez, C.C., 1998. Caracterización del crecimiento y comportamiento hídrico del palmito en condiciones semiáridas. Trabajo Final de Carrera. Universidad de Almería, p. 79.
- Martínez, J. y Giménez, M., 1995. Calidad agronómicas de las aguas de pozo en la Vega Baja del Segura. En: *Revista de investigación del bajo Segura*. Vol 2, 37-52.
- Martínez, V. y Cerdá, A., 1989. Influence of N-source on rate of Cl, N, Na and K uptake by cucumber seedlings grown in saline condition. *J. Plant Nutr.*, 12:971-983.
- Martínez, V., Cerdá, A. y Guillén, M.G., 1987. Calidad de aguas para riego en la Región de Murcia. Proc. VII Congreso Nacional de Química Agrícola y Alimentaria. II, p. 461.
- McDonald, A.J.S., 1989. Phenotypic variation in growth rate as affected by N-supply: its effects on NAR, LWR and SLA. In: Lambers, H., Cambridge, M.L., Konings, H. & Pons, T.L. (eds), *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants*. SPB Academic Publishing, The Hague, This volume, pp. 35-44.

- McDonald, A.J.S., 1990. Phenotypic variation in growth rate as affected by N-supply: its effects on net assimilation rate (NAR), leaf weight ratio (LWR) and specific leaf area (SLA). In Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants/ ed. by H. Lambers... [et al.]. The Hague: SPB Academic Publishing, The Netherlands, pp. 35-44.
- McElgunn, J.D. y Lawrence, T., 1973. Salinity tolerance of Altai wild rye-grass and other forage grasses. Can J. Plant Sci., 53:303-307.
- Mclaughlin, S.B. y Wimmer, R., 1999. Tansley Review N^o. 104-calcium physiology and terrestrial ecosystem processes. New Phytologist, 142:373-417.
- Meiri, A., Hoffman, G.J., Shannon, M.C., Poss, J.A., 1982. Salt tolerance of three muskmelon cultivars under two radiation levels. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 107:1168-1172.
- Merlo, M.E., Alemán, M.M., Cabello, J. y Peñas, J., 1993. On the Mediterranean Fan Palm (*Chamaerops humilis*) .Dpto. Biología Vegetal, E.U. Politécnica, Campus de Almería, Universidad de Granada, España. Principes, 37(3):151-158.
- Miao, S.L. y Bazzaz, F.A., 1990. Responses to nutrient pulses of two colonizers requiring different disturbance frequencies. Ecology, 71:2166-2178.
- Mittler, R., 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends in Plant Science, 7:405-410.
- Mooney, H.A. y Gulmon, S.L., 1979. Environmental and evolutionary constraints on the photosynthetic characteristics of higher plants. In: Solbrig, O., Jain, S., Johnson, G.B. & Raven, P.H. (eds), Topics in Plant Population Biology, Columbia University Press, New York, pp. 316-337.
- Moore, T.C., 1979. Biochemistry and Physiology of Plant Hormones. Springer-Verlag, New York.
- Morad, P., Lacoste, L. y Silvestre, J., 2000. Effects of calcium deficiency on nutrient concentration of xylem sap of excised tomato plants. Journal of Plant Nutrition, 23:1051-1062.

- Mozafar, A. y Oertli, J.J., 1992. Root-zone temperature and salinity: Interacting effects on tillering, growth and element concentration in barley. *Plant and Soil*, 139: 31-38.
- Munns, R., 1993. Physiological processes limiting plant growth in saline soils. Some dogmas and hypotheses. *Plant Cell Environ*, 16:15-24.
- Munns, R. y Termaat, A., 1986. Whole-Plant responses to salinity. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13:143-160.
- Munns, R., 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell and Environment*, 25:239-250.
- Munns, R., Greenway, H., Delane, R. y Gibbs, R., 1982. Ion concentration and carbohy states of the elongating leaf tissue of *Hordeum vulgare* growing at high external NaCl. II. Causes of the growth reduction, *J. Exp. Bot.*, 33:574-583.
- Munson, R.D. y Nelson, W.R., 1990. Principles and practices of plant analysis.. In R.L. Westerman (ed.) *Soil Testing and plant analysis*. 3rd ed. SSSA Book Series no. 3. SSSA, Madison, WI., pp. 359-386
- Nassery, H. y Jones, R.L., 1976. Salt-induced pinocytosis in barley and bean. *J. Exp. Bot.*, 27:358-367.
- Neumann, P., 1997. Salinity resistance and plant growth revisited. *Plant Cell Environ*, 20: 1193-1198.
- Ng, C.K.Y., Mcainsh, M.R., Gray, J.E., Hunt, L., Leckie, C.P., Mills, L. y Hetherington, A.M., 2001. Calcium-based signalling systems in guard cells. *New Phytologist*, 151:109-120.
- Nieman, R.H. y Shannon, M.C., 1977. Screening plant for salinity tolerance. En: *Plant Adaptation to Mineral Stress in Problems Soils* (M.J. Wright, ed). Cornell University Press, Ithaca.
- Nieves, M., 1990. Tolerancia del limonero a la salinidad. Tesis Doctoral. CEBAS-CESIC. Universidad de Murcia, p. 364.
- Nieves, M., 2005. Evaluación de la salinidad en la Vega Baja del Segura y de los cultivos sostenibles. Proc. XXIII Congreso Nacional de Riego. Asociación Española de Riegos y Drenajes. Elche. pp. 83-84.

- Nieves, M., Martínez, V., Cerdá, A. y Guillén, M.G., 1990. Yield and mineral composition of "Verna" lemon trees as affected by salinity and rootstock combination. *J. Hort. Sci.*, 65:359-366.
- Nissen, P., 1974. Uptake mechanisms: inorganic and organic. *Ann. Rev. Plant Physiol*, 25:53-79.
- Nye, P.H. y Tinker, P.B., 1969. The concept of a root demand coefficient. *J. Appl. Ecol.*, 6:293-300.
- Nye, P.H. y Tinker, P.B., 1977. *Solute Movement in the Soil-Root System*. Oxford: Blackwell. 342 p.
- Oertli, J.J., 1991. Nutrient management under water and salinity stress, in: *Proceeding of the symposium on nutrient management for sustained productivity*. Depart. Soils Punjab Agric. Unver. Ludhiana, India, pp. 138-165.
- Olsen, S.R. y Kemper, W.D., 1968. Movement of nutrients to plant roots. *Adv. Agron.*, 20:91-151.
- Osawa, T., 1965. Studies on the salt tolerance of vegetables crops with special reference to mineral nutrition. *Bull Univ. Osaka Pref. Ser B.*, 16:13-57.
- Osmond, C.B., 1980. Integration of photosynthetic carbon metabolism during stress. En: *Genetics engineering of osmoregulation* (D.W. Rains, R.C. Valentine, A. Hollaender, eds.),. Plenum Press, New York, pp: 171-185.
- Owusu-Bennoah, E. y Wild, A., 1979. Autoradiography of the depletion zone of phosphate around onion roots in the presence of vesicular-arbuscular mycorrhiza. *New Phytol.* 82:133-140.
- Papadopoulos, I. y Rending, V.V., 1983. tomato plant response to soil salinity. *Agron. J.*, 75, 696-700.
- Paranychianakis, N.V. y Chartzoulakis, K.S., 2005. Irrigation of Mediterranean crops with saline water: from physiology to management practices. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 106:171-187.
- Parkhurst, D.F., 1994. Diffusion of CO₂ and other gases inside leaves. *New Phytol*, 126:449-479.

- Penning de Vries, F.W.T., 1975. The cost of maintenance processes in plant cells. *Ann Bot.*, 39:77-92.
- Pérez, F. y Martínez-Laborde, J.B., 1994. Introducción a la fisiología vegetal. Ed. Mundi-prensa, p.218.
- Pitman, M.G., 1988. Whole plants. In *Solute transport in plant cells and tissues*. Ed. D.A. Baker and J.L. Hall. Longman: Harlow, UK. pp 346-391.
- Plaut, Z., Grava, A., Yehezkel, C. y Matan, E., 2004. How do salinity and water stress affect transport of water, assimilates and ions to tomato fruits? *Physiologia Plantarum*, 122:429-442.
- Pollard, A.S., Parr, A.J. y Loughman, B.C., 1977. Boron in relation to membrane function in higher plants. *J. Exp. Bot.* 28:831-841.
- Pons, T.L., Van der Werf, A. y Lambers, H., 1994. Photosynthetic nitrogen use efficiency of inherently slow-and fast-growing species: Possible explanations for observed differences. In: *A Whole-plant perspective of carbon-nitrogen interactions*, J. Roy & E. Garnier (eds). SPB Academic Publishing, pp.61-77.
- Poole, R.T. y Henley, R.W., 1981. Constant fertilization of foliage plants. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 106:61-63.
- Poorter, H. y Remkes, C., 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth. *Oecologia*, 53:553-559.
- Poorter, H. y Evans, J.R., 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, 116:26-37.
- Poorter, H. y Garnier, E., 1996. Plant growth análisis: an evaluation of experimental desing and computational approach. *Physiol. Plant*, 75:237-244.
- Poorter, H. y Lewis, C., 1986. Testing differences in relative growth rate, A method avoiding curve fitting and pairing. *Physiol Plant*, 67:223-226.
- Poorter, H. y Nagel, O., 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Aust. J. Plant Physiol*, 27:595-607.

- Poorter, H. y Van der Werf, A., 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. In *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*. Ed. H. Lambers, H. Poorter and M.M.I. van Vuuren. Bakhuis Publishers: Leiden, The Netherlands, pp. 309-336.
- Poorter, H., 1989. Plant growth análisis: towards a synthesis of the classical and the functional approach. *Physiol, Plant*, 75:237-244.
- Poorter, H., Remkes, C. y Lambers, H., 1990. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Ecologia*, 83:335-339.
- Poorter. Página web [http:// www bio.uu.np](http://www.bio.uu.np)
- Powell, R.D., 1973. Soil and applied manganese. UWEX Bull. A2526. Univ. of Wisconsin-Extension, Madison, WI.
- Powell, R.D., 1975. Soil and applied copper. UWEX Bull. A2527. Univ. of Wisconsin-Extension, Madison, WI.
- Powles, S.B., 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Review of Plant Physiology*, 35:15-44.
- Prenzel, J., 1979. Mass flow to the root system and mineral uptake of a beech stand calculated from 3-year field data. *Plant Soil*, 51:39-49.
- Pugnaire, F.I. y Haase, P., 1996. Comparative physiology and growth of two perennial tussock grass species in a semi-arid environment. *Annals of Botany*, 77(1):81-86.
- Pugnaire, F.I., Haase, P., Incoll, L.D. y Clark, S.C., 1996. Response of the tussock grass *Stipa tenacissima* to watering in a semi-arid environment. *Functional Ecology*, 10(2):265-274.
- Puig, A. y Ramoneda, P., 1997. Palmeras. Un reino vegetal. Floraprint España S.A., p 239.
- Rains, D.W., Schmid, W.E. y Epstein, E., 1964. Absorption of cations by roots. Effects of hydrogen ions + essential role of calcium. *Plant Physiology*, 39:274-&.
- Reddy, A.S.N., 2001. Calcium: silver bullet in signaling. *Plant Science*, 160:381-404.

- Reddy, V.S. y Reddy, A.S.N., 2004. Proteomics of calcium-signaling components in plants. *Phytochemistry*, 65:1745-1776.
- Reekie, E.G. y Bazzaz, F.A., 1987. Reproduction effort in plants. 3. Effects of reproduction on vegetative activity. *American Naturalist*, 129:907-919.
- Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Walters, M.B., Vanderkleim D.W. y Bushena, C., 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Funct Ecol.*, 12:327-338.
- Reich, P.B., Walters, M.B. y Ellsworth, D.S., 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 94:13730-13734.
- Rengasamy, P., 2002. Transient salinity and subsoil constraints to dryland farming in Australian sodic soils: an overview. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 42:351-361.
- Rengasamy, P., 2006. World salinization with emphasis on Australia. *Journal of Experimental Botany*, 57:1017-1023.
- Rhoades, J.D. y Merrill, S.D., 1976. Assessing the suitability of water for irrigation: Theoretical and empirical approaches. *FAO Soils Bull*, 31:69-109.
- Rhoades, J.D., 1974. Drainage for salinity control. In: *Drainage for Agriculture*. Van Schilfgaarde J. (ed). Amer. Soc. Agron. Monograph No. 17, pp.433-462.
- Rhodes, D. y Hanson, A.D., 1993. Quaternary Ammonium and tertiary Sulfonium Compounds in Higher-Plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 44:357-384.
- Rhodes, L.H. y Gerdemann J.W., 1978. Hyphal translocation and uptake of sulfur by vesicular-arbuscular mycorrhizae of onion. *Soil. Biol. Biochem.* 10:355-360.
- Richards, F.J., 1959. A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.*, 10:290-300.
- Rivera, D. y Obon de Castro, 1991. La guía Incafo de la plantas útiles y venenosas de la Península Ibérica y Baleares (excluidas medicinales). Incafo. Madrid, p. 1257.

- Robinson, D., 1986. Compensatory changes in the partitioning of dry matter in relation to nitrogen uptake and optimal variations in growth. *Annals of Botany*, 58, 841-848.
- Rodriguez, V., Bautista, D. Rodriguez, O. y Díaz, L., 1999. Relación entre el balance nutricional y la biometría del plátano (*Musa* AAB subgrupo plátano cv. Hartón) y su efecto sobre el rendimiento. *Rev. Fac. Agron. LUZ*, 16:425-432.
- Rodriguez-Navarro, A. y Rubio, F., 2006. High-affinity potassium and sodium transport systems in plants. *Journal of Experimental Botany*, 57:1149-1160.
- Rodriguez-Navarro, A., 2000. Potassium transport in fungi and plants. *Biochimica et Biophysica Acta-Reviews on Biomembranes*, 1469:1-30.
- Rogers, M.E., Grieve, C.M. y Shannon, M.C., 2003. Plant growth and ion relations in lucerne (*Medicago sativa* L.) in response to the combined effects of NaCl and P. *Plant Soil*, 253:187-194.
- Romero, J.M. y Marañón, T., 1994. Long-term response of *Melilotus segetalis* to salinity. I. Growth and partitioning. *Plant Cell Environ*, 17:1243-1248.
- Romero, J.M., 1992. Análisis de crecimiento y alocaión de nutrientes en respuesta a la salinidad. Tesis Doctoral. Departamento de Biología Vegetal y Ecología. Universidad de Sevilla, p.412.
- Romero, J.M., Marañón, T. y Murillo, J.M., 1994. Long-term responses of *Melilotus segetalis* to salinity. II. Nutrient absorption and utilization. *Plant, Cell and Environment*, 17,1249-1255.
- Römheld, V. y Marschner, H., 1979. Fine regulation of iron uptake by the Fe-efficient plant *Helianthus annuus*. See Ref. 13, pp. 405-417.
- Romo, A., 1997. Árboles de la Península Ibérica y Baleares. Editorial Planeta, p.347.
- Ruiz, D., Martínez, D. y Cerdá, A., 1997. Citrus response to salinity: growth and nutrient uptake. *Tree Physiol*, 17:141-150.
- Russell, R.S. y Clarkson, D.T., 1973. The uptake and distribution of potassium by crop plants. See Ref., 228:79-92.

- Russell, R.S. y Clarkson, D.T., 1975. Ion transport in root systems. In *Perspectives in Experimental Biology*, ed. N. Sunderland, Oxford: Pergamon, 2:401-411.
- Ryan, M.G., 1995. Foliar maintenance respiration of subalpine and boreal trees and shrubs in relation to nitrogen content. *Plant Cell Environ* 18:765-772.
- Ryel, R.J., Beyschlag, W. y Caldwell, M.M., 1993. Foliage orientation and carbongain in tussock grasses as assessed with a new whole-plant gas-exchange model. *Functional Ecology*, 7:115-124.
- Sacher, R.F. y Staples, R.C., 1984. Chemical microscopy for study of plants in saline environments. En: *Salinity tolerance in plants. Strategies for crops improvement* (Eds. R.C. Staples y G.H. Toenniessen). Wiley Interscience. Nueva York. pp. 17-35.
- Sage, R.F. y Pearce, R.W., 1987. The nitrogen use efficiency of C₃ and C₄ plants. I. Leaf nitrogen, growth and biomass partitioning in *Chenopodium album* and *Amaranthus retroflexus* (L.). *Plant Physiol*, 84:954-958.
- Salim M., 1989. Salinity effects on growth and ionic relations of two Triticale varieties differing in salt tolerance. *J. Agron. Crop Sci.*, 162:35-42.
- Salisbury, F.B. y Ross, C.W., 2000. *Fisiología de las plantas. Células: agua, soluciones y superficies*. Paraninfo. Thomson Learning. V.I., p. 305.
- Sánchez, A., Marín, P., García, A. Delgado, M.J. y Ortiz, R., 2005. Variación de la salinidad en los fluvisoles de la Vega Baja del Segura (SE España) en el bienio 2002-2004. *Proc. XXIII Congreso Nacional de Riego. Asociación Española de Riegos y Drenajes*. Elche. pp.75-76.
- Sánchez-Blanco, M.J., Bolarín, M. C., Alarcón, J.J. y Torrecillas, A., 1991. Salinity effects on water relations in *Lycopersicon esculentum* and its wild salt-tolerant relative species *L. Pennelii*. *Physiol. Plant*, 83:269-274.
- Sanders, D., Brownlee, C. y Harper, J.F., 1999. Communicating with calcium. *Plant Cell*, 11:691-706.
- Sanders, F.E., Mosse, B. y Tinker, P.B., 1975. *Endomycorrhizas*. London: Academic.

- Schachtman, D. y Liu, W.H., 1999. Molecular pieces to the puzzle of the interaction between potassium and sodium uptake in plants. *Trends in Plant Science*, 4:281-287.
- Schachtman, D.P. y Munns, R., 1992. Sodium accumulation in leaves of *Triticum* species that differ in salt tolerance. *Aust. J. Plant Physiol*, 19:331-341.
- Schachtman, D.P., Bloom y A.J., Dvorak, J., 1989. Salt-tolerant *Triticum x Lophopyrum* derivatives limit the accumulation of sodium and chloride ions under saline stress. *Plant Cell Environ*, 12:47-55.
- Schroeder, J.I., Allen, G.J., Hugouvieux, V., Kwak, J.M. y Waner, D., 2001. Guard cell signal transduction. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 52:627-658.
- Schroeder, J.I., Ward, J.M. y Gassmann, W., 1994. Perspectives on the physiology and structure of inward-rectifying K⁺ Channels in higher plants: biophysical implications for K⁺ uptake. *Annu. Rev. biophys. Biomol. Struct.*, 23:441-471.
- Schwarz, M. y Gale, J., 1981. Maintenance respiration and carbon balance of plants at low levels of sodium chloride salinity. *Journal of Experimental Botany*, 32:993-991.
- Shannon, M.C., 1979. In quest of rapid screening techniques for plant salt tolerance. *HortScience*, 14:587-589.
- Shennan, C., Hunt, R. y Macrobbe, E.A.C., 1987. Salt tolerance in *Aster tripolium* L.I. The effect of salinity on growth. *Plant, Cell Environ*, 10:59-65.
- Slama, F., 1986. Intervention des racines dans la sensibilité ou la tolerance à NaCl de plantes cultivées. *Agronomie*, 6:651-658.
- Smika, D., Haas, H. y Power, W., 1965. Effects of moisture and nitrogen fertilizer on growth and water use by native grass. *Agron. J.*, 57:483-486.
- Soliman, M.S., Shalabi, H.G. y Campbell, W.F., 1994. Interaction of salinity, nitrogen and phosphorus fertilization on wheat. *J. Plant Nutr.*, 17:1163-1173.
- Soltanpour, P.N., Malakowti, M.J. y Ronaghi, A., 1995. Comparison of Diagnosis and Recommendation Integrated System and nutrient sufficiency range for corn. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 59:133-139.

- Sommer, S., Kjellerup, V. y Kristjansen, O., 1992. Determination of total ammonium nitrogen in pig and cattle slurry, sample preparation and analysis. Proc. Agric. Scand B, 146-151.
- Song, J.Q. y Fujiyama, H., 1996. Ameliorative effect of potassium on rice and tomato subjected to sodium salinization. Soil Science and Plant Nutrition, 42:493-501.
- Specht, R.L. y Groves, R.H., 1966. A comparison of phosphorus nutrition of Australian Health plants and introduced economic plants. Aust. J. Bot., 14:201-221.
- Speer, M. y Kaiser, W.M., 1994. Replacement of nitrate by ammonium as the nitrogen-source increases the salt sensitivity of peaplants. 2. Intercellular and intracellular solute compartmentation in leaflets. Plant Cell Environ, 17:1223-1231.
- Suhayda, C.G., Giannini, J.L., Briskin, D.P. y Shannon, M.C., 1990. Electrostatic changes in *Lycopersicon esculentum* root plasmamembrane resulting from salt stress. Plant Physiol, 93:471-478.
- Sumner, M.E., 1977. Effect of corn leaf sampled on N, P, K, Ca y Mg content on calculated DRIS indices. Commun. Soil Sci. Plant Anal., 8:269-280
- Sumner, M.E., 1979. Interpretation of foliar analysis for diagnostic purposes. Agron. J., 71:343-348.
- Sumner, M.E., 1981. Diagnosing the sulfur requirement of corn and wheat using foliar analysis. Soil Sci. Soc. Am. J., 45:87-90.
- Sumner, M.E., 1982. The diagnosis and recommendation integrated system (DRIS). En: Soil & plant analysis seminar. Council on Soil Testing and Plant Analysis. Anaheim. California.(EE.UU.), pp. 149-188.
- Sussman, M.R. y Harper, J.F., 1989. Molecular biology of the plasma membrane of higher plants. Plant Cell, 1:953-960.
- Szabolcs, I., 1994. The concept of soil resilience. En Soil resilience and sustainable land use. I. Greenland y Szabolcs, eds., (Wallingford: CAB International), pp. 33-39.

- Tanguilig, V.C., Yambao, E.B., O'Toole, J.C. y Dedatta, S.K., 1987. Water-stress effects on leaf elongation, leaf water potential, transpiration, and nutrient-uptake of rice, maize and soybean. *Plant Soil*, 103:155-168.
- Tanji, K.K., 1990. *Agricultural Salinity Assessment and Management*. American Society of Civil Engineers. New York.
- Taylor, B.K. y Goubran, F.H., 1976. Effects of phosphate and pH stress on the growth and function of apple roots. *Plant Soil*, 44:149-162.
- Terashima, I. y Hikosaka, K., 1995. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant Cell Environ*, 18:1111-1128.
- Tester, M. y Davenport, R., 2003. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Annals of Botany*, 91:503-527.
- Tinker, P.B., 1975. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizas on higher plants. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 29:325-350.
- Torres Bernal, C., Bingham, F.T. y Oertli, J., 1974. Salt tolerance of mexican wheat. II. Relation to variable sodium chloride and length of growing season. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 38:778-780.
- Torres, M., 1987. VII Reunión Nacional de la Sociedad Española de Fisiología Vegetal. Oviedo. Resumen VI, 47, p. 193.
- Torres, M., Pérez-Boada, S. y Duran, J.M., 1988. *Env. Exp. Bot.* 28:315-321.
- Tyerman, S.D. y Skerrett, I. M., 1999. Root ion channels and salinity. *Scientia Horticulturae*, 78:175-235.
- US Salinity Laboratory Staff, 1954. *Diagnosis and improvement of saline and alkali soils*. US Dep Agric, Handbook 60.
- Van Arendonk, J.J.C.M. y Poorter, H., 1994. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant, Cell and Environment*, 17:963-970.
- Van Dobben, W.H., Van Ast, A. y Corré, W.J., 1981. The influence of light intensity on morphology and growth rate of bean seedling. *Acta Bot. Neerl.*, 30:33-45.
- Van Genuchten, M.Th., 1983. *Analyzing crop salt tolerance data: Model description and user's manual*. U.S. Salinity Lab., USDA/ARS, Calif. Res. Rep.120.

- Vernon, A.J. y Allison, J.C.S., 1963. A method of calculating net assimilation rate. *Nature*, pp. 200-814.
- Very, A.A. y Sentenac, H., 2003. Molecular mechanisms and regulation of K⁺ transport in higher plants. *Annual Review of Plant Biology*, 54:575-603.
- Walsh, L.M., 1973. Soil and applied nitrogen. Soil and applied phosphorus. Soil and applied potassium. Soil and applied boron. Soil and applied calcium. Soil and applied magnesium. Univ. of Wis. Ext. Bull. A2519 to A2524. Univ. of Wisconsin-Extension, Madison.
- Walsh, L.M., 1975. Soil and applied sulfur. Univ. of Wis. Ext. Bull. A2525. Univ. of Wisconsin-Extension, Madison.
- Walsh, L.M., 1976. Soil and applied zinc. Univ. of Wis. Ext. Bull. A2528. Univ. of Wisconsin-Extension, Madison.
- Walworth, J., Letsch, W.S. y Sumner, M.E., 1986. Use of boundary lines in establishing diagnostic norms. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 50:123-127.
- Waring, R.H., McDonald, A.J.S., Larsson, S., Ericsson, T., Wiren, A., Arwidsson, E., Ericsson, A. y Lohammar, T., 1985. Differences in chemical composition of plants grown at constant relative growth rates with stable mineral nutrition. *Oecologia*, 66:157-160.
- Warner, R.L., Lin, C.J. y Kleinhofs, A., 1977. Nitrate reductase-deficient mutants in barley. *Nature*, 269:406-407.
- Watad, A.A., Reuveni, M., Bressan, R.A. y Hasegawa, P.M., 1991. Enhanced net K⁺ uptake capacity of NaCl-adapted cells. *Plant Physiol*, 95:1265-1269.
- Wei, W.X., Bilsborrow, P.E., Hooley, P., Fincham, D.A., Lombi, E. y Forster, B.P., 2003. Salinity induced differences in growth, ion distribution and partitioning in barley between the cultivar Maythorpe and its derived mutant golden promise. *Plant Soil*, 250:183-191.
- Welbank, P.J., 1962. The effects of competition with *Agropyron repens* and nitrogen and water-supply on the nitrogen content of *Impatiens parviflora*. *Ann. Bot.*, 26:361-373.

- White, P.J. y Broadley, M.R., 2001. Chloride in soils and its uptake and movement within the plant: A review. *Annals of Botany*, 88:967-988.
- Wickens, L.K. y Cheeseman, J.M., 1988. Application of growth analysis to physiological studies involving environmental discontinuities. *Physiol. Plant*, 72:271-277.
- Wild, A., Woodhouse, P.J. y Hopper, M.J., 1979. A comparison between the uptake of potassium by plants from solutions of constant potassium concentration and during depletion. *J. Exp. Bot.*, 30:697-704.
- Wilkinson, H.F., Longeragan, J.F. y Quirk, J.P., 1968. The movement of zinc to plant roots. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 37:831-833.
- Wilson, P.J., Thompson, K. y Hodgson, J.G., 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytol*, 143:155-162.
- Williams, R.F., 1948. The effects of phosphorus supply on the rates of intake of phosphorus and nitrogen upon certain aspects of phosphorus metabolism in graminaceous plants. *Aust. J. Sci. Res. B* 1:333-361.
- Williams, R.F., 1975. *The shoot and leaf growth. A study in quantitative Biology.* Cambridge University Press.
- Witkowski, E.T.F. y Lamont, B.B., 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 88:486-493.
- Wollenweber, B., Porter, J.R. y Lubberstedt, T., 2005. Need for multidisciplinary research towards a second green revolution – Commentary. *Current Opinion in Plant Biology*, 8:337-341.
- Woodhouse, P.J., Wild, A. y Clement, C.R., 1978. Rate of uptake of potassium by three crop species in relation to growth. *J. Exp. Bot.*, 29:885-894.
- Wright, I.J. y Westoby, M., 1999. Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *J. Ecol.*, 87:85-97.

- Wright, I.J. y Westoby, M., 2000. Cross-species relationship between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species. *Functional Ecology*, 19:97-107.
- Wright, I.J. y Westoby, M., 2001. Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalisations across growth forms and growth irradiance. *Oecologia*, 127:21-29.
- Wright, R.D. y Niemiera, A.X., 1987. Nutrition of container-grown woody nurse crops. *Hortic. Rev.*, 9:75-101.
- Wyn Jones, R.G., 1981. Salt tolerance. *Physiological Processes Limiting Plant Productivity*. (C. B. Johnson, ed.). pp. 271-292.
- Xu, G.H., Wolf, S. y Kafkafi, U., 2002. Ammonium on potassium interaction in sweet pepper. *Journal of Plant Nutrition*, 25:719-734.
- Yeager, T.H. y Barret, E., 1984. Phosphorus leaching from P³²-superphosphate-amended soiless container media. *HortScience*, 19:216-217.
- Yeo, A.R., 1983. Salinity resistance: physiologies and prices. *Physiol. Plant*, 58:214-222.
- Yeo, A.R., 1998. Molecular biology of salt tolerance in the context of whole-plant physiology. *Journal of Experimental Botany*, 49:915-929.
- Zekri, M. y Parson, L.R., 1990. Calcium influences growth and leaf mineral concentration of citrus under saline conditions. *Hort. Sci.*, 25:784-786.
- Zekri, M., 1991. Effects of NaCl on growth and physiology of sour orange and Cleopatra mandarin seedlings. *Sci. Hortic.*, 47: 305-315
- Zhong, H. y Läuchli, A., 1994. Spatial distribution of solutes, K⁺, N, Ca²⁺ and their deposition rates in the growth zone of primary cotton roots: effects of NaCl and CaCl₂. *planta*, 194:34-41.
- Zhu, J.K., 2001. Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science*, 6:66-71.
- Zhu, J.K., 2003. Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 6:441-445

Zhu, J.K., Liu, J.P. y Xiong, L.M., 1998. Genetic analysis of salt tolerance in *Arabidopsis*: Evidence for a critical role of potassium nutrition. *Plant Cell*, 10:1181-1191.

Zhukovskaya, N., 1973. Absorption and accumulation of phosphate by plants under conditions of salinization. *Soviet. Plant Physiol*, 20:55-61.

Zimmermann, V., 1978. Physics of turgor and osmoregulation. *Annu. Rev. plant Physiol*, 29:121-148.

Zona, S. y Maidman, K., 2001. Growth rates of palms in fairchild tropical garden. *Journal of the International Palm Society. Issue of Palms*. 45 (3), p.6. <http://www.palms.org/palmsjournal/2001/growthrate.htm>.





ANEXO.



Abreviatura Español/Inglés	Definiciones	Unidades
VCR RGR	Velocidad crecimiento relativo. Relative growth rate. Matemáticamente equivale a: $SLA * NAR_a * LMR$ o $SLA * LNP * LNC_a * LMR$	$mg\ g^{-1}\ d^{-1}$
VAN_B $NAR_m - ULR_m$	Velocidad asimilación neta (biomasa). Mass-based net assimilation rate.	$mg\ g^{-1}\ d^{-1}$
VAN_A NAR_a	Velocidad asimilación neta (área). Area-based net assimilation rate.	$g\ m^{-2}\ d^{-1}$
FMF LMF-LWR-LMR	Fracción de masa foliar. Leaf mass fraction.	$g\ g^{-1}$
RAF LAR	Razón área foliar. Leaf area ratio.	$m^{-2}\ kg^{-1}$
AFE SLA	Área foliar específica. Specific leaf area.	$m^{-2}\ kg^{-1}$
PN NP	Productividad del nitrógeno. Nitrogen productivity.	$g\ mol^{-1}\ N\ d^{-1}$
CNP PNC	Concentración N planta. Plant nitrogen concentration.	$mmol\ N\ g^{-1}$
PNF LNP	Productividad N foliar. Leaf nitrogen productivity.	$g\ mol^{-1}\ Nd^{-1}$
CNF_B LNC_m	Concentración N foliar(masa). Leaf nitrogen concentration (mass basis).	$mmol\ N\ g^{-1}$
CNF_A LNC_a	Concentración N foliar(área)= CNF_B/SLA Leaf nitrogen concentration (area basis). Equivale a : LNC_m/SLA	$mol\ N\ cm^{-2}$
VAE SAR	Velocidad absorción específica. Specific absorption rate.	$\mu mol\ X\ (g\ raíz)^{-1}\ d^{-1}$
VUE=NP SUR	Velocidad utilización específica N. Specific utilization rate.	$mg\ mmol^{-1}\ X\ d^{-1}$
$T_F - T_A$ $J_L - J_S$	Velocidad de transporte de ión a las hojas y a la parte aérea. Leaf-shoot ion transport rate.	$\mu mol\ X\ (g\ raíz)^{-1}\ d^{-1}$
CRC GRC	Coefficiente de respuesta al crecimiento. Growth response coefficient.	