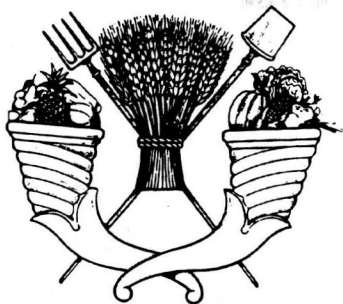




UNIVERSIDAD AUTONOMA CHAPINGO

DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA

**EFFECTO DEL ENRIQUECIMIENTO CON CO₂ EN
INTERACCION CON LA FERTILIZACION N P K
SOBRE LA FISIOLOGIA Y PRODUCCION
DE FLORES EN ANTURIO**

Anthurium x cultorum cv Tropical

T E S I S

Que Como Requisito Parcial
Para Obtener el Grado de

**MAESTRO EN CIENCIAS
EN HORTICULTURA**

**P R E S E N T A : DIRECCION ACADEMICA
DEPTO. DE SERVICIOS ESCOLARES
ORGANIZACIONES PROFESIONALES**

LUIS ALONSO VALDEZ AGUILAR

Chapingo, Méx., diciembre 1995.



DX 82757
-137690



LA PRESENTE TESIS FUE REALIZADA BAJO LA DIRECCION DEL COMITE ASESOR INDICADO; HA SIDO APROBADA POR EL MISMO Y ACEPTADA COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS EN
HORTICULTURA

COMITE ASESOR

PRESIDENTE:



DRA. MARIA TERESA COLINAS LEON

SECRETARIO:



DR. JAIME SAHAGUN CASTELLANOS

VOCAL:



A. 28630

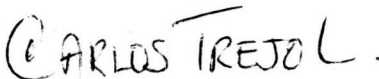
M.C. AMANDO ESPINOZA FLORES

REVISORES



M.C. JOSE MEJIA MUÑOZ

Revisor por el CODEP-Fitotecnia



DR. CARLOS TREJO LOPEZ

Revisor por la Coordinación General de Postgrado

DEDICATORIA

A la familia que he formado:

**Juana María Saucedo Rodriguez
Anakaren Valdez Saucedo.**

A la familia que me ha formado:

**Alonso Valdez Delgado
Angélica Aguilar de Valdez**

A mis hermanos:

**Laura Angélica, Juan Félix, Daniel Oscar,
Martha Gabriela, María del Pilar y Juan
Jesús.**

A mis sobrinos y demás familiares.

AGRADECIMIENTOS

Mí agradecimiento más sincero y profundo a las siguientes personas:

A la Dra. María Teresa Colinas León, por aceptar ser la directora de este trabajo, el cual, solamente bajo su coordinación, he podido concluir.

Al Dr. Jaime Sahagún Castellanos, por su asesoría en la ejecución del experimento y sus siempre atinadas sugerencias.

Al M.C. Amando Espinoza Flores, por su apoyo durante el desarrollo de este trabajo.

Al Dr. Carlos Trejo Lopez y al M.C. José Mejía Muñoz, quienes con la revisión de este escrito colaboraron sustancialmente en mejorarlo.

Al Dr. Agustín López Herrera, por su invaluable apoyo para el establecimiento del experimento y su orientación.

Un profundo agradecimiento a mis maestros, quienes con su trabajo representan un ejemplo a seguir por todos sus estudiantes, especialmente a: Dra. María Teresa Colinas León, Dr. Jaime Sahagún Castellanos, Dr. Tito Vasquez y al M.C. Aureliano Peña Lomelí, pilares en los que se soporta el quehacer académico de esta maestría. Gracias Maestros!

Al Ing. Miguel Mancilla Valencia y al C. Martín Mancilla Valencia, propietarios de "Invernaderos Mancilla", por prestar desinteresadamente sus instalaciones para la ejecución del presente trabajo; agradezco su confianza y amistad

A la generación 93-94 del programa de Maestría en Horticultura, la cual, por su tenacidad, dedicación, empeño y disposición para el trabajo ha sido catalogada como la "Generación de la Excelencia"; Gracias Amigos!: Nora Hilda Cobos, José Fransisco Santiaguillo, Domingo Montalvo, Cuauhtémoc Trujano, Leobardo Ortuño y Felipe Rico.

CONTENIDO

INDICE DE CUADROS.....	i
INDICE DE FIGURAS.....	v
RESUMEN.....	vii
INTRODUCCION	1
REVISION DE LITERATURA	4
2.1. PROPIEDADES QUIMICAS Y FISICAS DEL CO ₂	4
2.2. ENTRADA DEL CO ₂ EN LA PLANTA.	4
2.3. IMPORTANCIA DEL CO ₂ EN LAS PLANTAS.	7
2.3.1. El CO ₂ en la Apertura Estomatal.	7
2.3.2. El CO ₂ en la Fotosíntesis.	8
2.4. FACTORES QUE AFECTAN LA FOTOSINTESIS.	9
2.4.1. Irradiación.	9
2.4.2. Temperatura.	10
2.4.3. Agua.	10
2.4.4. Concentración de CO ₂	11
2.5. ENRIQUECIMIENTO CON CO ₂	12
2.5.1. Aspectos Históricos del Enriquecimiento con CO ₂	12
2.5.2. Efectos Generales del Enriquecimiento con CO ₂	13
2.5.3. El Enriquecimiento con CO ₂ y su Efecto sobre Algunos Componentes de Importancia Fotosintética	14
2.5.3.1. Rubisco.	14
2.5.3.2. Anhidrasa Carbónica.	15
2.5.3.3. Sacarosa Sintetasa y Sacarosa Fosfato Sintetasa.	15
2.5.3.4. Clorofila.	15
2.5.3.5. Almidón.	16
2.5.4. Respuestas de la Fotosíntesis al Enriquecimiento con CO ₂	17

2.5.5.El Enriquecimiento con CO ₂ y la Fotorrespiración.	21
2.5.6. Efecto del Enriquecimiento con CO ₂ sobre la Translocación y las Relaciones Fuente Demanda.	24
2.5.7. Efecto del CO ₂ sobre la Transpiración. . . .	27
2.5.8. Interacciones Ambientales con el Enriquecimiento con CO ₂	28
2.5.8.1. CO ₂ y Temperatura.	28
2.5.8.2. CO ₂ e Irrradiación.	30
2.5.8.3. CO ₂ y Nutrición.	31
2.5.8.4. CO ₂ y Nitratos.	34
2.5.8.5. CO ₂ y Salinidad.	35
2.5.9. Efecto del CO ₂ sobre la Productividad en Plantas Madre y Calidad de los Esquejes.	36
2.5.10. Efecto del Enriquecimiento con CO ₂ sobre el Desarrollo de la Raíz.	38
2.5.11. Efecto del CO ₂ sobre el Tallo.	39
2.5.12. Efecto del CO ₂ sobre la Hoja.	42
2.5.13. El Enriquecimiento con CO ₂ y la Productividad en Flores de Corte.	44
2.5.14. El Enriquecimiento con CO ₂ sobre Plantas en Maceta.	46
2.5.15. Daños Ocasionados por el Enriquecimiento con CO ₂	47
2.5.16. Estrategias de Aplicación del CO ₂	50

MATERIALES Y METODOS	54
3.1. UBICACION DEL EXPERIMENTO.	54
3.2. MATERIAL VEGETAL.	54
3.3. APLICACION DEL CO ₂	55
3.4. FERTILIZACION.	56
3.5. LABORES DE CULTIVO.	57
3.6. DISEÑO EXPERIMENTAL.	58
3.7. VARIABLES RESPUESTA.	60

3.7.1. Efecto del CO ₂ sobre el Crecimiento.	60
3.7.2. Efecto del CO ₂ sobre Algunos Parámetros Fisiológicos	61
3.7.3. Efecto de la Fertilización con NPK e Incrementos en CO ₂ sobre la Hoja, Rendimiento y Calidad de Flor	62
RESULTADOS Y DISCUSION	63
4.1. EFECTO DEL CO ₂ SOBRE LA FISIOLOGIA.	63
4.1.1. Fotosíntesis Neta.	63
4.1.2. Conductancia y Resistencia Estomatal	75
4.1.3. Concentración Interna.	80
4.1.4. Transpiración.	84
4.1.5. Eficiencia en el Uso del Agua.	89
4.2 EFECTO DEL CO ₂ SOBRE EL CRECIMIENTO DE HOJAS, PEDUNCULO FLORAL Y ESPATA	93
4.2.1. Cinética del Crecimiento de la Hoja.	93
4.2.2. Cinética del Crecimiento del Pedúnculo Floral.	95
4.2.3. Cinética del Crecimiento de la Espata.	99
4.3. EFECTO DEL CO ₂ , N, P, y K SOBRE LAS HOJAS	102
4.3.1. Peso Fresco y Seco del Pecíolo	103
4.3.2. Longitud y Diámetro del Pecíolo.	105
4.3.3. Peso Específico del Pecíolo.	105
4.3.4. Peso Fresco y Peso Seco de la Hoja	108
4.3.5. Area Foliar.	111
4.3.6. Peso Específico de la Hoja	112
4.4. EFECTO DEL CO ₂ , N, P y K SOBRE LA INFLORESCENCIA.	116
4.4.1. Longitud y Diámetro del Pedúnculo Floral	116
4.4.2. Peso Fresco y Peso Seco del Pedúnculo Floral..	121
4.4.3. Peso Específico del Pedúnculo Floral	125
4.4.4. Longitud y Diámetro del Espádice	127
4.4.5. Peso Fresco y Seco del Espádice.	129
4.4.6. Largo, Ancho y Superficie de la Espata	131
4.4.7. Peso Fresco y Seco de la Espata.	135

4.4.8. Peso Específico de la Espata	138
4.5. PRODUCCION DE FLORES.	140
CONCLUSIONES	146
LITERATURA CITADA	149

INDICE DE CUADROS

CUADRO	PAGINA
Cuadro 1. Efecto del incremento en la concentración del CO ₂ atmosférico sobre la fotosíntesis neta ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) en cinco fechas de muestreo en <i>Anthurium x cultorum</i> cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	65
Cuadro 2. Efecto del incremento en la concentración del CO ₂ atmosférico sobre la resistencia estomatal (r_s) ($\text{s} \cdot \text{cm}^{-1}$) y conductancia estomatal (g_s) ($\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$) en cinco fechas de muestreo en <i>Anthurium x cultorum</i> cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	78
Cuadro 3. Efecto del incremento en la concentración atmosférica del CO ₂ sobre la concentración interna (ppm) en cinco fechas de muestreo en <i>Anthurium x cultorum</i> cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	83
Cuadro 4. Efecto del incremento en la concentración del CO ₂ atmosférico sobre la transpiración en cinco fechas de muestreo en <i>Anthurium x cultorum</i> cv Tropical, y humedad relativa (%) promedio en la que se realizaron las mediciones. Chapingo, Méx. 1995.	87
Cuadro 5. Efecto del incremento en la concentración del CO ₂ atmosférico sobre la eficiencia en el uso del agua ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$) en cinco fechas de muestreo en <i>Anthurium x cultorum</i> cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	90
Cuadro 6. Efecto del enriquecimiento con CO ₂ atmosférico sobre la tasa de crecimiento de la hoja ($\text{mm} \cdot \text{día}^{-1}$) en cinco fechas de muestreo en <i>Anthurium x cultorum</i> cv Tropical desde los 10 hasta los 70 días después de su emergencia. Chapingo, Méx. 1995.	97
Cuadro 7. Efecto del enriquecimiento con CO ₂ atmosférico sobre la tasa de crecimiento del pedúnculo floral ($\text{mm} \cdot \text{día}^{-1}$) en cinco fechas de muestreo en <i>Anthurium x cultorum</i> cv Tropical desde los 20 hasta los 90 días después de su emergencia. Chapingo, Méx. 1995.	99
Cuadro 8. Efecto del enriquecimiento con CO ₂ atmosférico sobre la tasa de crecimiento de la espata ($\text{mm} \cdot \text{día}^{-1}$) en <i>Anthurium x cultorum</i> cv Tropical desde los 10 hasta los 100 días después de la emergencia del botón floral. Chapingo, Méx. 1995.	102
Cuadro 9. Cuadrados medios para los niveles de CO ₂ e interacciones con nitrógeno, fósforo y potasio en las variable respuesta: peso fresco de pecíolo (PFP), peso seco de pecíolo (PSP), peso	

específico del pecíolo (PEP), longitud del pecíolo (LP) y diámetro del pecíolo (DP). Chapingo, Méx. 1995.	103
Cuadro 10. Cuadrados medios para los niveles de CO ₂ e interacciones con nitrógeno, fósforo y potasio en las variable respuesta: peso fresco de hoja (PFH), peso seco de hoja (PSH), peso específico de hoja (PEH) y área foliar (AF). Chapingo, Méx. 1995.	103
Cuadro 11. Efecto del enriquecimiento con CO ₂ atmosférico sobre el peso fresco (g), peso seco (g) y peso específico (mg MS·cm ⁻¹) del pecíolo en <i>Anthurium x cultorum</i> cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	104
Cuadro 12. Efecto de las interacciones entre el CO ₂ (ppm) con el N, P y K (ppm) sobre el peso fresco (PF)(g), peso seco (PS)(g) y peso específico (PE)(mg MS·cm ⁻¹) del pecíolo en <i>Anthurium x cultorum</i> _cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	106
Cuadro 13. Efecto del enriquecimiento con CO ₂ atmosférico sobre la longitud (cm) y diámetro (mm) del pecíolo en <i>Anthurium x cultorum</i> cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	107
Cuadro 14. Efecto de las interacciones entre el CO ₂ (ppm) con el N, P y K (ppm) sobre la longitud (LP)(cm) y diámetro (DP)(mm) del pecíolo en <i>Anthurium x cultorum</i> _cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	107
Cuadro 15. Efecto del enriquecimiento con CO ₂ atmosférico sobre el peso fresco (g·hoja ⁻¹), peso seco (g·hoja ⁻¹), peso específico (mg MS·cm ⁻²) y área foliar (cm ²) en hojas de <i>Anthurium x cultorum</i> cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	108
Cuadro 16. Efecto de las interacciones entre el CO ₂ (ppm) con el N, P y K (ppm) en el peso fresco (PF)(g·hoja ⁻¹) y el peso seco (PS)(g·hoja ⁻¹) en hojas de <i>Anthurium x cultorum</i> _cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	109
Cuadro 17. Efecto de las interacciones entre el CO ₂ (ppm) con el N, P y K (ppm) en el peso específico de la hoja (PE)(mg MS·cm ⁻²) y el área foliar (AF)(cm ²) en hojas de <i>Anthurium x cultorum</i> _cv Tropical.	113
Cuadro 18. Cuadrados medios para los niveles de CO ₂ e interacciones con nitrógeno, fósforo y potasio en las variable respuesta: longitud del pedúnculo, diámetro del pedúnculo, peso fresco y peso seco del pedúnculo y peso específico del pedúnculo. Chapingo, Méx. 1995.	117
Cuadro 19. Cuadrados medios para los niveles de CO ₂ e interacciones con nitrógeno, fósforo y potasio en las variable respuesta:	

longitud y diámetro del espádice, peso fresco y seco del espádice. Chapingo, Méx. 1995.	117
Cuadro 20. Cuadrados medios para los niveles de CO ₂ y sus interacciones con el nitrógeno, fósforo y potasio en las variable respuesta: longitud, ancho y superficie de espata, peso fresco y seco de espata y peso específico de espata. Chapingo, Méx. 1995.	118
Cuadro 21. Efecto del enriquecimiento con CO ₂ atmosférico sobre la longitud y diámetro del pedúnculo floral en <i>Anthurium x cultorum</i> cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	118
Cuadro 22. Efecto de las interacciones entre el CO ₂ (ppm) con el N, P y K (ppm) en la longitud del pedúnculo (LPed)(cm) y diámetro del pedúnculo (DPed)(mm) en <i>Anthurium x cultorum</i> _cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	121
Cuadro 23. Efecto del enriquecimiento con CO ₂ atmosférico sobre el peso fresco (g), peso seco (g) y peso específico (mg MS·cm ⁻¹) del pedúnculo en <i>Anthurium x cultorum</i> cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995	122
Cuadro 24. Coeficientes de correlación lineal de Pearson obtenidos entre algunas variables del las hojas con el peso fresco y seco del pecíolo en <i>Anthurium x cultorum</i> . Chapingo, Méx. 1995	124
Cuadro 25. Efecto de las interacciones entre el CO ₂ (ppm) con el N, P y K (ppm) sobre el peso fresco (PF)(g), peso seco (PS)(g) y peso específico (PE)(mg MS·cm ⁻¹) del pedúnculo floral en <i>Anthurium x cultorum</i> _cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	126
Cuadro 26. Efecto del enriquecimiento con CO ₂ atmosférico sobre la longitud (cm) y diámetro (mm) del espádice en <i>Anthurium x cultorum</i> cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	128
Cuadro 27. Efecto de las interacciones entre el CO ₂ (ppm) con el N, P y K (ppm) en la longitud del espádice (LEsp)(cm) y diámetro del espádice (DEsp)(mm) en <i>Anthurium x cultorum</i> _cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	129
Cuadro 28. Efecto del enriquecimiento con CO ₂ atmosférico sobre el peso fresco (g) y peso seco (g) del espádice en <i>Anthurium x cultorum</i> cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	130
Cuadro 29. Efecto de las interacciones entre el CO ₂ (ppm) con el N, P y K (ppm) sobre el peso fresco (PFco)(g) y peso seco (PSco)(g) del espádice en <i>Anthurium x cultorum</i> _cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	132

Cuadro 30. Efecto del enriquecimiento con CO ₂ atmosférico sobre la longitud (cm), ancho (cm) y superficie (cm ²) de la espata en <i>Anthurium x cultorum</i> cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995. .	132
Cuadro 31. Coeficientes de correlación lineal de Pearson obtenidos entre algunas variables de las hojas con la longitud, ancho y superficie de la espata en <i>Anthurium x cultorum</i> . Chapingo, Méx. 1995.	134
Cuadro 32. Efecto de las interacciones entre el CO ₂ (ppm) con el N, P y K (ppm) sobre la longitud (LE)(cm), ancho (AE)(cm) y superficie (SE)(cm ²) de la espata en <i>Anthurium x cultorum</i> _cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	136
Cuadro 33. Efecto del enriquecimiento con CO ₂ atmosférico sobre el peso fresco (g), peso seco (g) y peso específico (mg MS·cm ⁻²) de la espata en <i>Anthurium x cultorum</i> cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.....	136
Cuadro 34. Coeficientes de correlación lineal de Pearson obtenidos entre algunas variables del las hojas con el peso fresco y seco de la espata en <i>Anthurium x cultorum</i> _cv Tropical.. Chapingo, Méx. 1995.	137
Cuadro 35. Efecto de las interacciones entre el CO ₂ (ppm) con los niveles de N, P y K (ppm) sobre el peso fresco (PF)(g·espata ⁻¹), peso seco (PS)(g·espata ⁻¹) y peso específico (PE)(mg MS·cm ⁻²) de la espata en <i>Anthurium x cultorum</i> _cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	139
Cuadro 36. Cuadrados medios para los niveles del CO ₂ y sus interacciones con el nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K) en la producción de flores en <i>Anthurium x cultorum</i> _cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995._	142
Cuadro 37. Efecto del enriquecimiento con CO ₂ (ppm) sobre la producción de flores (número de flores por maceta) en <i>Anthurium x cultorum</i> _cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995. .	143
Cuadro 38. Efecto de las interacciones entre el CO ₂ (ppm) con el N, P y K (ppm) en la producción de flores (Rend)(número de flores por maceta) en <i>Anthurium x cultorum</i> _cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.	145

INDICE DE FIGURAS

FIGURA	PAGINA
Figura 1. Efecto del incremento en la concentración de CO ₂ atmosférica sobre la tasa fotosintética en plantas de anturio, <i>Anthurium x cultorum_cv</i> Tropical, en cinco fechas de muestreo. Cada barra representa el promedio de 10 mediciones . . .	64
Figura 2. Relación entre la concentración interna de CO ₂ (ppm) y la fotosíntesis neta en anturio, <i>Anthurium x cultorum_cv</i> Tropical. Cada punto representa una observación. □=observaciones; ■=estimaciones de la regresión.. . . .	71
Figura 3. Efecto del incremento en la concentración de CO ₂ sobre la conductancia estomatal (línea punteada) y la resistencia estomatal (línea continua) en anturio, <i>Anthurium x cultorum_cv</i> Tropical, en cinco fechas de muestreo. ■=Testigo; *≅600 ppm; ▲=1200 ppm.	76
Figura 4. Efecto del incremento en la concentración ambiental del CO ₂ sobre la concentración interna (C _{int}) del CO ₂ en hojas de anturio, <i>Anthurium x cultorum_cv</i> Tropical. Cada barra es el promedio de 10 mediciones.	81
Figura 5. Efecto del incremento en la concentración ambiental del CO ₂ sobre la tasa de transpiración en plantas de anturio, <i>Anthurium x cultorum_cv</i> Tropical. Cada barra representa el promedio de 10 mediciones.. . . .	85
Figura 6. Efecto del incremento en la concentración ambiental del CO ₂ sobre la eficiencia en el uso del agua en anturio, <i>Anthurium x cultorum_cv</i> Tropical. Cada barra es el promedio de 10 mediciones.. . . .	91
Figura 7. Cinética de crecimiento de la primer hoja desarrollada durante el experimento en plantas de anturio, <i>Anthurium x cultorum_cv</i> Tropical, sometidas a tres niveles de CO ₂ en el ambiente. Cada punto es la media de 10 mediciones. ■=Testigo; *≅600 ppm; ▲=1200 ppm.	94
Figura 8. Cinética de crecimiento del primer pedúnculo floral desarrollado durante el experimento en plantas de anturio, <i>Anthurium x cultorum_cv</i> Tropical, expuestas a tres niveles de CO ₂ . Cada punto representa el promedio de 10 mediciones. ■=Testigo; *≅600 ppm; ▲=1200 ppm.	96
Figura 9. Tasa de crecimiento del primer pedúnculo floral desarrollado durante el experimento en plantas de anturio, <i>Anthurium x cultorum_cv</i> Tropical expuestas a tres niveles de CO ₂ . ■=Testigo; *≅600 ppm; ▲=1200 ppm.	98

Figura 10. Cinética del crecimiento de la primer espata desarrollada durante el experimento en plantas de anturio, *Anthurium x cultorum*_cv Tropical sometidas a tres niveles de CO₂ en el ambiente. Cada punto representa el promedio de 10 mediciones. ■=Testigo; *≈600 ppm; ▲≈1200 ppm. 100

Figura 11. Relación lineal entre la fotosíntesis neta y la producción de flores por maceta en plantas de anturio, *Anthurium x cultorum*_cv Tropical.. . . . 141

RESUMEN

El anturio *Anthurium x cultorum* (= *Anthurium andreanum*) es una planta ornamental empleada como flor cortada, cuya producción implica una alta inversión por la necesidad de instalar invernaderos equipados y porque el material vegetal es muy costoso. Es necesario para este tipo de especies emplear técnicas que aumenten el rendimiento y calidad de las flores, lo que ayudará a mantener competitivos a los productores. El aumento en la concentración de CO₂ en el ambiente ha demostrado ser una de estas técnicas ya que eleva la productividad y calidad en numerosas especies hortícolas y florícolas. Por los motivos expuestos se realizó una investigación con el objetivo de determinar si este cultivo responde favorablemente al enriquecimiento con gas carbónico en la atmósfera, interactuando con los niveles de fertilización del nitrógeno, fósforo y potasio.

En Xocotlán, Texcoco, Méx., se estableció un experimento que consistió en tres niveles de CO₂: testigo, 600 y 1200 ppm. Estos niveles de CO₂ se combinaron con dos niveles de nitrógeno en la solución nutritiva: 130 y 200 ppm; con dos niveles de fósforo: 30 y 50 ppm; y dos niveles de potasio: 180 y 270 ppm. El diseño utilizado fue un bloques al azar con 6 repeticiones, considerando a los bloques anidados en las concentraciones de gas carbónico. La información obtenida se procesó mediante el sistema SAS y la comparación de medias se efectuó mediante la prueba de Tukey con $\alpha \leq 0.05$. El cultivar utilizado fue Tropical, de origen holandés. Los tratamientos con CO₂ iniciaron el 10 de Noviembre de 1994, y se aplicaron diariamente durante un período de seis meses.

El CO_2 produjo incrementos sustanciales en la tasa fotosintética, que en promedio oscilaron entre un 59.2 y 75.8%. Mediante una regresión de tercer grado se pudo estimar que el punto de saturación por CO_2 para el anturio es de alrededor de 650 ppm de concentración interna, mientras que el punto de compensación es de 120 ppm. Para lograr estos niveles de CO_2 interno, mediante una regresión lineal, se estimó que en el ambiente es necesario una concentración de 786 y 155 ppm, respectivamente.

El enriquecimiento con CO_2 provocó el cierre de los estomas ya que se encontró que la conductancia estomatal se redujo entre un 6.7 y 29.8% en promedio; asimismo, la resistencia mostró un aumento del 19.8% en las plantas expuestas a 1200 ppm de CO_2 . La presencia de un nivel incrementado de gas carbónico en el ambiente también fue el causante de que la concentración del CO_2 en el mesófilo de las hojas se elevase significativamente, llegando a ser desde 42.1 hasta un 173.1% en promedio. A pesar del cierre de los estomas, no se obtuvo una disminución en la tasa de transpiración de las plantas, sino más bien un incremento que osciló entre 7.8 y 28.0%; se argumenta que esto se debió al horario de muestreo. Sin embargo, aunque no se redujo la transpiración, la fotosíntesis neta fue lo suficientemente alta para que esto se reflejase en un aumento en la eficiencia en el uso del agua, por lo que se determina que los anturios expuestos a un nivel alto de CO_2 ambiental fijan más gas carbónico por unidad de agua transpirada.

El empleo de concentraciones altas de CO_2 en la atmósfera ocasionó que la tasa de crecimiento de las hojas y pedúnculos florales se incrementase, por lo que estos terminan su desarrollo 10 días antes que el tratamiento testigo. En el caso de la espata, no se obtuvo un adelanto en el desarrollo, aunque sí una mayor tasa de crecimiento; esto explica el que con niveles altos de CO_2 se lograsen espatas más grandes.

El incremento de la fotosíntesis se traduce en una elevación de todas las variables respuesta relacionadas con el peso fresco y seco. Lo anterior ocurrió tanto en la hoja, como en el pecíolo, pedúnculo floral, espádice y espata.

Las hojas que dieron origen a las flores que se desarrollaron durante el experimento mostraron un sensible aumento en el área foliar cuando se les aplicó un nivel de 600 ppm de CO_2 ; este incremento fue en alrededor de 25.6 cm^2 , mientras que con 1200 ppm fue de sólo 1.5 cm^2 . El reducido aumento del área foliar en el tratamiento con 1200 ppm en contraste con el sustancial incremento del 18.4% en su peso seco ocasionan que el peso específico de las hojas de las plantas sometidas a este tratamiento hayan mostrado una elevación significativa, del orden del 17.9%. El pecíolo también respondió al CO_2 , ya que su longitud y diámetro se elevaron; sin embargo, es el diámetro el que muestra una respuesta más notoria, especialmente con 600 ppm de CO_2 ambiental. Este incremento en el diámetro ocasiona incluso que el peso específico del pecíolo se eleve.

La calidad de las flores mejoró en las plantas tratadas con 600 ppm de CO_2 , ya que la longitud y diámetro del pedúnculo sostuvo un aumento del 11.2 y 13.1%, respectivamente. Sin embargo, éstos no se reflejaron significativamente sobre el peso específico. Otro parámetro de calidad es el tamaño de la espata, el cual respondió favorablemente a ambos niveles de CO_2 ; la longitud, ancho, y, en consecuencia, su superficie, mostraron incrementos de hasta 11.6, 6.3 y 19.9%, respectivamente. El espádice, por el contrario, mostró un aumento muy limitado en la longitud, de alrededor del 3.0 y 4.9%, mientras que el diámetro sufrió una reducción del 8.4% en el tratamiento con 1200 ppm.

El rendimiento de flores sostuvo un incremento del 18.7% con 600 ppm de CO₂, en tanto que con 1200 ppm el aumento fue del 26.0%. Con esto, se puede concluir que con 1200 ppm de gas carbónico en el ambiente se logra la mayor producción de flores. Sin embargo, la diferencia entre ambos niveles del gas fue de sólo un 6.1%, en tanto que el costo de elevar la concentración hasta 1200 ppm se triplica. Por lo anterior, se concluye que el nivel óptimo de gas carbónico es de 600 ppm, para lograr el máximo beneficio económico.

El nitrógeno interactuó significativamente con el CO₂ para producir una respuesta más positiva en la producción de flores. Con 200 ppm de este nutriente combinado con 600 ppm de CO₂ se logra alcanzar una producción similar a la obtenida con 1200 ppm, por lo que lo antes señalado en el sentido de aplicar niveles de 600 ppm del gas, es confirmado. Sin embargo, con esta misma concentración del nitrógeno, se obtienen flores ligeramente más pequeñas.

El fósforo, aplicado en 50 ppm, mostró efectos favorables en la mayoría de las variables respuesta estudiadas, aunque sin llegar a la significancia estadística. En el caso del rendimiento de flores, si se obtuvo significancia en la interacción, en la que se observa que si no se aplica CO₂ al ambiente resulta mejor aplicar esta concentración del nutriente, mientras que con niveles incrementados de gas carbónico no existe diferencia entre aplicar cualquiera de ambos niveles.

El potasio no mostró ningún efecto positivo en la respuesta de los anturios, ya que no se obtuvieron interacciones significativas.

Para la produccion de flores y follajes

INTRODUCCION

Dentro de la horticultura ornamental, la floricultura tropical posee un alto potencial de desarrollo en el corto o mediano plazo, debido a lo atractivo y "exótico" que resultan para los consumidores las flores y follajes de origen tropical. Dentro de las plantas tropicales, el anturio (*Anthurium andreanum* Lind. ex Andre = *Anthurium x cultorum*) es sumamente apreciado por la vistosidad de sus espatas color rojo, rosa, blanco y bicolors. En nuestro país se cuenta con una superficie cultivada de menos de 10 hectáreas y la producción obtenida se encuentra por debajo del nivel de demanda interna por lo que incluso se llega a importar flor cortada, principalmente de Holanda.

Uno de los factores que influyen en la reducida superficie cultivada en México son los altos costos que implica la instalación de una plantación de anturios. Además, esta especie resulta muy exigente en cuanto a condiciones ambientales, por lo que debe ser cultivado en regiones que presenten un clima cercano al óptimo o bien en invernaderos, lo que incrementa aún más los costos. En México existen lugares en donde el anturio puede ser cultivado con un mínimo de infraestructura, por lo favorable de su clima; entre éstos se encuentran los estados de Veracruz y Morelos, entre otros. En otras entidades, como en el Estado de México o el de Querétaro, se requiere de mayores inversiones para proporcionarle a las plantas los requerimientos de humedad relativa y temperatura necesarios. Sin embargo, estas últimas entidades cuentan con una gran ventaja: la cercanía con la ciudad de México, el principal centro de consumo y distribución de ornamentales del país; por esta razón el cultivo de anturios, a pesar de las desventajas en el clima, ha despertado el interés de muchos productores en regiones templadas.

Para los productores de anturio en clima templado es necesario implementar técnicas que permitan obtener una mayor producción y calidad en su cultivo, con el objeto de amortizar lo más rápido posible los costos de instalación y alcanzar un alto grado de competitividad.

En muchas especies ornamentales, incluso en hortalizas y en cultivos básicos, se ha demostrado que la aplicación de bióxido de carbono (CO_2) estimula incrementos en la producción y/o calidad al elevar la tasa fotosintética en la planta. En anturio para flor cortada no existen reportes del efecto que tiene el incremento del CO_2 , pero en *Anthurium scherzerianum* Schott (= *A. x hortelanium*), una especie cultivada principalmente como planta en maceta, se ha determinado que con niveles de 600 y 900 ppm de CO_2 se obtienen plantas de mejor calidad y en un ciclo más corto, comparado con los niveles de CO_2 normales (Schmidt, 1986; Schmidt y Lauterbach, 1984). Por esta razón es interesante estudiar la posibilidad de que el CO_2 pudiese incrementar la productividad en anturios para corte.

Se debe tomar en consideración que en caso de que el CO_2 incrementase la tasa fotosintética en anturio, y esto se refleje finalmente en un aumento en la producción, la demanda de nutrientes tal vez se incremente en forma paralela para compensar el desarrollo de nuevos tejidos y órganos vegetales; por tal motivo, el estudio del efecto del incremento en el CO_2 debe realizarse en presencia de diferentes niveles de los nutrientes más importantes. Por lo anteriormente expuesto se realizó la presente investigación con los siguientes:

OBJETIVOS

- 1.-Determinar el efecto del incremento en la concentración de CO_2 en la atmósfera sobre la tasa fotosintética, crecimiento,

producción y calidad en anturio para flor de corte.

2.-Determinar si aplicaciones adicionales de nitrógeno, fósforo y potasio tienen efecto sobre la respuesta de las plantas de anturio al desarrollarse en atmósferas con un incremento de CO_2 .

HIPOTESIS

1.- El incremento en la concentración de CO_2 en el ambiente favorece la actividad fotosintética en anturio lo cual debe estar asociado con un mayor crecimiento, producción de flores y obtención de mejor calidad.

2.- Al presentarse un incremento en la tasa fotosintética la demanda de nitrógeno, fósforo o potasio se incrementa, por lo que aplicaciones adicionales de estos elementos deben mejorar la respuesta de las plantas al CO_2 .

REVISION DE LITERATURA

2.1. PROPIEDADES QUIMICAS Y FISICAS DEL CO₂

El bióxido de carbono o anhídrido carbónico (CO₂) es un gas incoloro, inodoro e inflamable a temperatura ambiental (Pallas, 1984). A temperatura de -78.5⁰ C es un líquido incoloro y volátil, o bien, un sólido blanco parecido a la nieve (Pallas, 1984), al cual comunmente se le conoce como "hielo seco" (Bargalló, 1962).

El hielo seco se sublima a temperaturas ambientales y mantiene congelados los recipientes en que se encuentra (Bargalló, 1962). El CO₂ tiene un peso molecular de 44.01 g·mol⁻¹ y comprende aproximadamente el 0.034% del volumen del aire seco, o el 0.052% del peso del mismo aire (Pallas, 1984). Su densidad es de 1.977 g·L⁻¹ a 0⁰ C y 1 atm de presión (Bargalló, 1962). En los Estados Unidos de América, la concentración del CO₂ se expresa en unidades conocidas como "partes por millón" (ppm), en tanto que en el Reino Unido, como en el resto de Europa las unidades empleadas son el "volumen por millón" (vpm o ppmv); (Pallas, 1984). En el Sistema Internacional de Unidades (SI) la concentración del CO₂ se expresa como "moles por metro cúbico" (mol·m⁻³), o bien como milimoles o micromoles por metro cúbico (mmol·m⁻³ ó μmol·m⁻³) (Pallas, 1984). Un mol de CO₂ por metro cúbico equivale a 44.01 g·m⁻³ del gas; un milimol por metro cúbico sería 0.04401 g·m⁻³ ó 44.01 mg·m⁻³; un micromol sería 0.00004401 g·m⁻³ ó 0.04401 mg·m⁻³. Otras unidades empleadas son los microlitros de CO₂ por litro de aire (μl·L⁻¹).

2.2. ENTRADA DEL CO₂ EN LA PLANTA

El CO₂ entra a la planta principalmente a través de las hojas, penetrando en ellas mediante los estomas (Salisbury y Ross,

1985; Ting, 1982). En los estomas se lleva a cabo una entrada y salida de gases sumamente activa (Bidwell, 1979); entre estos se encuentra el CO_2 , el cual se intercambia entre la atmósfera y la hoja mediante el fenómeno conocido como difusión (Bidwell, 1979; Salisbury y Ross, 1985; Ting, 1982). La difusión consiste en el movimiento de una sustancia de un lugar hacia otro siguiendo un gradiente de concentración, de donde existe una mayor concentración de una sustancia en particular hacia donde se presenta una menor concentración de la misma.

La concentración de CO_2 en el ambiente varía entre 0.030 a 0.035% (Bidwell, 1979; Boodley, 1981; Salisbury y Ross, 1985), lo que equivale de 300 a 350 ppm; sin embargo, en las ciudades industrializadas la concentración puede llegar hasta 500 ppm (Boodley, 1981). La concentración interna es definida como el CO_2 localizado en la superficie de las células de la hoja; esta concentración es considerada como cero (Bidwell, 1979; Ting, 1982). La fuerza conductora que determina la velocidad de difusión para el CO_2 , es la diferencia que existe entre la concentración de CO_2 en la atmósfera y la concentración en el sitio de fijación de la hoja (Ting, 1982). Para que el CO_2 se difunda a través de los estomas, es necesario que cruce por algunas barreras que representan una interferencia a la difusión, estas barreras se conocen como resistencia (r) (Salisbury y Ross, 1985; Ting, 1982).

La primer resistencia que el CO_2 encuentra para difundirse hacia el interior de la hoja es la resistencia de la capa frontera (r_a); la capa frontera es definida como la región que se encuentra por encima de la superficie de la hoja y en donde el aire está sin perturbación (Ting, 1982), o bien como la parte de la atmósfera encima de la hoja en la cual los gases deben difundirse antes de que su concentración alcance la concentración atmosférica como un todo (Salisbury y Ross, 1985).

La r_a es mayor si el aire del ambiente está inmóvil, y es menor si el aire está en movimiento (Ting, 1982). La segunda resistencia para el CO_2 es la representada por los estomas; esta resistencia se conoce como resistencia estomatal (r_s) (Salisbury y Ross, 1985; Ting, 1982). La r_s está en función principalmente del grado de apertura de los estomas; si los estomas se encuentran cerrados, la r_s será mayor si los estomas están abiertos (Ting, 1982). Además de este componente fisiológico, la r_s es influenciada por un componente físico, ya que el tamaño, número y espaciamiento de los estomas la determinan también (Ting, 1982). Una vez que el CO_2 cruza el estoma, entra en la cavidad subestomatica, y posteriormente se mezcla con la solución de los fluidos del mesófilo; dentro de este, el CO_2 se difunde o es transportado hacia el cloroplasto en donde ocurre su reducción bioquímica (Ting, 1982). El transporte y el proceso bioquímico asociado con la fijación del CO_2 son considerados como una resistencia adicional, llamada resistencia del mesófilo (r_m) (Salisbury y Ross, 1985; Ting, 1982). La r_m cuenta con dos componentes; un componente físico, el cual es determinado por el transporte del CO_2 en el mesófilo, y el componente bioquímico, determinado por su fijación (Ting, 1982).

De esta forma, la resistencia total es la suma de las tres resistencias parciales: $R = r_a + r_s + r_m$ (Salisbury y Ross, 1985). Las unidades en las que se expresan las resistencias son el tiempo que se requiere para que el CO_2 se difunda en una unidad de longitud ($\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$) (Ting, 1982). La difusión del CO_2 puede ser expresada en términos de conductancia (g), en lugar de resistencias (Ting, 1982); este término es un indicador de la capacidad o velocidad de difusión. La conductancia es el recíproco de la resistencia, esto es: $g = 1/r$, y sus unidades son la distancia que el CO_2 se difunde por segundo ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$) (Ting, 1982). La conductancia total también

está compuesta por conductancia de la capa frontera (g_a), conductancia estomatal (g_s) y conductancia del mesófilo (g_m) (Ting, 1982). La conductancia estomatal es el componente más importante de la conductancia total, y representa la capacidad de difusión a través del estoma, asimismo, es también una medición indirecta de su grado de apertura; estomas abiertos tienen una mayor conductancia que estomas cerrados (Ting, 1982). La conductancia en algunas ocasiones es de mayor utilidad dado que es directamente proporcional a la difusión del CO_2 , en tanto que la resistencia es inversamente proporcional a esta (Ting, 1982).

2.3. IMPORTANCIA DEL CO_2 EN LAS PLANTAS

2.3.1. El CO_2 en la Apertura Estomatal

El CO_2 juega un papel determinante en la apertura y cierre de los estomas, ya que estos son muy sensibles a las concentraciones del gas (Devlin y Witham, 1983). Una baja concentración de CO_2 dentro de la hoja induce la apertura estomática (Bidwell, 1977; Devlin y Witham, 1983; Salisbury y Ross, 1985; Ting, 1982), mientras que una alta concentración interna conduce al cierre estomatal (Bidwell, 1977; Devlin y Witham, 1983; Salisbury y Ross, 1985). Sin embargo, si existe suficiente radiación fotosintética y si el agua no es una limitante, los estomas tienden a abrirse a pesar de un alto contenido interno, ya que este es consumido rápidamente en la fotosíntesis (Bidwell, 1977).

La fotosíntesis ocasiona una disminución en la concentración interna de CO_2 , lo que a su vez repercute en un ascenso del pH ya que el CO_2 se encuentra en forma de ácido carbónico (H_2CO_3) (Bidwell, 1977; Devlin y Witham, 1983; Ting, 1982); el pH alcalino activa la enzima fosforilasa del almidón, con lo que este polisacarido se hidroliza produciendo glucosa (Bidwell, 1977; Ting, 1982). Cuando ocurre esto en las células oclusivas del estoma, se presenta un incremento del potencial osmótico ya que el almidón

tiene un potencial menor que el de la glucosa (Salisbury y Ross, 1985; Ting, 1982).

El mismo pH alcalino provoca cambios en la permeabilidad de las membranas, con lo que salen de las células iones H^+ , provenientes del ácido málico en las células oclusivas (Devlin y Witham, 1983; Salisbury y Ross, 1985), permitiendo la entrada de iones K^+ , acumulados en la vacuola (Salisbury y Ross, 1985; Ting, 1982), y que provienen de las células que rodean al estoma (Salisbury y Ross, 1985); esto hace que el potencial osmótico de las células disminuya, provocando que el agua tienda a entrar mediante osmosis hacia las células oclusivas, lo que se traduce en la apertura del estoma al aumentar la turgencia (Bidwell, 1977; Devlin y Witham, 1983; Salisbury y Ross, 1985; Ting, 1982).

En condiciones de oscuridad la fotosíntesis cesa, por lo que el CO_2 interno aumenta debido a la respiración; esto ocasiona que los niveles de H_2CO_3 se incrementen, y con ello el pH se torne ácido (Bidwell, 1977). El pH ácido provoca que la glucosa se convierta en almidón, el potencial osmótico se incrementa y el agua sale de las células oclusivas, cerrándose los estomas (Bidwell, 1977).

El ácido abscísico es una hormona que se concentra en las células guarda cuando la planta se encuentra sometida a situaciones de déficit de agua; se ha observado que esta sustancia también es un factor importante en el cierre estomatal (Devlin y Witham, 1983; Salisbury y Ross, 1985). El ácido málico y los iones de cloro (Cl^-), junto a los ya citados iones de H^+ , K^+ , glucosa, almidón y ácido abscísico, son los compuestos responsables de la apertura y cierre estomático.

2.3.2. El CO₂ en la Fotosíntesis

El CO₂ es una de las principales materias primas necesarias para que el proceso fotosintético se lleve a cabo; se requiere también de agua y energía luminosa. La energía radiante es atrapada por la clorofila y transformada en energía química que es empleada para reducir el CO₂ atmosférico en azúcares, los que a su vez pueden ser oxidados y liberar su energía en una forma útil para el crecimiento, desarrollo y mantenimiento de la planta (Ting, 1982). Se ha demostrado que una baja concentración de CO₂ en el ambiente limita la fotosíntesis y que las plantas responden favorablemente cuando la concentración alcanza niveles adecuados, incluso por encima de los niveles atmosféricos normales.

2.4. FACTORES QUE AFECTAN LA FOTOSÍNTESIS

2.4.1. Irradiación

Como un proceso dependiente de la luz, la fotosíntesis es afectada por la energía luminosa presente (Bidwell, 1979); la fijación de CO₂, se incrementa al elevarse la irradiación (Ting, 1982; Salisbury y Ross, 1985), lo cual ocurre normalmente alrededor del mediodía (Salisbury y Ross, 1985). El punto en el cual la fotosíntesis ya no se eleva a pesar de que la energía luminosa continúe elevándose se le ha llamado punto de saturación por Luz, y se representa con I_s (Ting, 1982); fisiológicamente, el hecho de que la fotosíntesis ya no se incrementa se explica porque las reacciones del ciclo de Calvin-Benson limitan la respuesta, puesto que se ha observado que al agregar CO₂ al ambiente, el punto de saturación es más elevado que con CO₂ normal (Bidwell, 1979).

Al nivel de irradiancia en el cual la absorción fotosintética de CO₂ es igual al CO₂ liberado mediante la respiración, se le conoce como punto de compensación por luz, representándose con I_c (Salisbury y Ross, 1985; Ting, 1982). En plantas u hojas adaptadas

a la sombra, el I_s es mucho más bajo que para plantas u hojas adaptadas a la luz; este punto podría ser de 1 a 5 $\mu\text{mol de fotones}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para las de sombra, y de 10 a 20 $\mu\text{mol de fotones}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para las plantas de sol (Taiz y Zeiger, 1991).

En plantas C3, el I_s ocurre a menores irradiancias, en tanto que en plantas C4 se requiere de mayor energía luminosa para alcanzar la saturación. El I_c también muestra un comportamiento variable, dependiendo de la especie y sus adaptaciones. En plantas C3, la irradiancia requerida para compensar las pérdidas por respiración es mayor que en plantas C4, donde el I_c se encuentra muy cercano a cero (Ting, 1982).

Una intensidad luminosa excesivamente alta ocasiona que la fotorespiración se incremente; este fenómeno es muy marcado en plantas C3, y reducido en las C4 (Devlin y Witham, 1983).

2.4.2. Temperatura

Ha sido determinado que la temperatura afecta en menor proporción la absorción de CO_2 y la captación de la energía lumínica; son las reacciones del ciclo de Calvin-Benson las más influenciadas por este factor (Bidwell, 1979).

De manera general, la fotosíntesis se incrementa al elevarse la temperatura, hasta llegar a un máximo, iniciándose a partir de este punto un decremento (Devlin y Witham, 1983; Sage y Sharkey, 1987; Ting, 1982). Bajas temperaturas retardan la fotosíntesis al disminuir la actividad de las enzimas que participan en el ciclo de Calvin; en cambio, la temperatura muy elevada desactiva a las mismas enzimas (Devlin y Witham, 1983). En plantas C3, una temperatura de 25 a 30⁰ C ocasiona un incremento de la actividad fotorespiratoria a niveles en los que la fotosíntesis es afectada adversamente; en las plantas C4, la fotosíntesis se encuentra en el

punto óptimo a 30 a 35⁰ C, ya que en ésta la fotorespiración es muy reducida (Devlin y Witham, 1983).

2.4.3. Agua

El agua es un sustrato para la fotosíntesis ya que es empleada en la reacción de Hill, conocida también como fotólisis del agua; en ésta, el H₂O es transformada en H⁺ + e⁻ + $\frac{1}{2}$ O₂, los cuales son empleados por el fotosistema II para regenerar los electrones cedidos al fotosistema I. De esta manera, un déficit de agua restringiría la reacción de Hill, el transporte de electrones y finalmente la síntesis de ATP y la reducción del NADP (Ting, 1982).

Sin embargo, la necesidad de agua requerida directamente para la fotosíntesis es muy reducida, en comparación con la requerida para mantener a la planta con vida (Devlin y Witham, 1985). Más bien, un déficit de agua tiene efectos indirectos sobre la fotosíntesis; entre ellos se puede citar el cierre estomatal por deshidratación, el cual disminuye la difusión del CO₂ y por lo tanto la tasa fotosintética (Devlin y Witham, 1983; Ting, 1982). Un déficit de agua también altera la hidratación de las proteínas enzimáticas, afectándose su actividad (Ting, 1982), además, el protoplasma pierde su estructura coloidal, alterándose todos los procesos vitales (Devlin y Witham, 1983).

2.4.4. Concentración de CO₂

El CO₂ es el principal sustrato para la fotosíntesis, por lo que su deficiencia produce reducciones en la tasa fotosintética (Ting, 1982). La respuesta típica de las plantas cuando se les suministra CO₂ adicional es la elevación de la fotosíntesis, hasta llegar a un nivel en el cual los estomas pueden cerrarse por efecto de la elevada concentración interna (Ting, 1982), es entonces que se dice que se ha alcanzado la saturación (Bidwell, 1979). Al

cerrarse los estomas cesa el intercambio de CO_2 , limitandose así la fotosíntesis.

El punto de compensación por CO_2 , representado por γ (Ting, 1982), o bien Γ (Bidwell, 1979), se refiere a la concentración de CO_2 ambiental en la cual su asimilación iguala a la liberación originada por respiración (Bidwell, 1979; Devlin y Witham, 1983; Ting, 1982) más fotorespiración (Bidwell, 1979; Devlin y Witham, 1983); en esta situación, la fotosíntesis aparente es igual a cero (Devlin y Witham, 1983). En plantas C_3 el Γ oscila entre 25 y 100 ppm de CO_2 , mientras que en plantas C_4 es de cero a 5 ppm (Bidwell, 1979; Devlin y Witham, 1983; Ting, 1982).

La concentración de CO_2 también influye sobre la fotorespiración; una alta relación CO_2/O_2 , esto es, una alta concentración de CO_2 , tiende a disminuir la fotorespiración, con el subsecuente beneficio sobre la tasa fotosintética (Salisbury y Ross, 1985).

2.5. ENRIQUECIMIENTO CON CO_2

2.5.1. Aspectos Históricos del Enriquecimiento con CO_2

Hace más de tres siglos en que Jean-Baptiste van Helmont publicó los resultados de un experimento ahora considerado clásico (Porter y Grodzinsky, 1985), en el cual mencionaba haber plantado un sauce de 5 libras en una maceta con suelo y a la que sólo se le agregó agua durante un lapso de cinco años. Al final de este tiempo el árbol ganó 163 lb 3 oz, en tanto que el suelo y la maceta habían perdido solo 2 oz; esto fue atribuido por van Helmont al CO_2 del ambiente, el cual según él era el mayor sustrato para el crecimiento de las plantas.

Desde hace más de 200 años fueron observados los efectos positivos que el enriquecimiento con CO_2 producía sobre las plantas (Mortensen, 1987; Tripp et al., 1991). De Saussure, en 1804 (Porter y Grodzinsky, 1985), mostró evidencia de que la "fertilización con CO_2 " podría incrementar el crecimiento y producción de grano en chícharo.

Desde principios del siglo XX se han realizado numerosas investigaciones que han demostrado que una concentración de 1000 ppm de CO_2 es adecuada para mejorar el desarrollo de las plantas (Porter y Grodzinsky, 1985); sin embargo, en la práctica es hasta alrededor de los años 50 en que comenzaron a cristalizar los resultados obtenidos experimentalmente (Calvert y Slack, 1975; Mortensen, 1987). El retraso se debió a problemas de polución producidos por las fuentes utilizadas para elevar la concentración de CO_2 , provocando daños a las plantas (Mortensen, 1987; Porter y Grodzinsky, 1985), principalmente en el follaje (Calvert y Slack, 1975).

En la década de los años 60 las investigaciones sobre el efecto del incremento en la concentración del CO_2 resurgió con gran fuerza; a pesar de esto los cultivadores aún no alcanzaban beneficios económicos ya que elementos como el SO_2 derivados de la combustión del queroseno y propano, además de aplicaciones incontroladas que llegaron incluso hasta concentraciones de 3000 ppm, provocaron pérdidas cuantiosas (Calvert y Slack, 1975; Mortensen, 1987). Es a principios de los años 80 cuando la técnica del enriquecimiento entra en auge, ya que es cuando surge en el mercado el CO_2 embotellado, puro y libre de contaminantes, lo que disminuye significativamente el riesgo de daños en las plantas, llegando en algunos países a emplearse hasta en el 50% de la superficie cubierta con invernaderos (Mortensen, 1987).

2.5.2. Efectos Generales del Enriquecimiento con CO₂

Los efectos positivos del empleo de niveles altos de CO₂ sobre las plantas incluyen aumentos en el peso seco, altura, número de hojas y ramificaciones laterales, número de flores, grosor de tallo y reducción en el ciclo de cultivo (Mortensen, 1987).

Las respuestas de los cultivos al enriquecimiento pueden separarse en dos categorías; la primera agrupa las respuestas directas caracterizadas por el aumento en la fotosíntesis, acumulación de materia seca, etc. La segunda son las respuestas morfogenéticas indirectas como el aumento en la brotación lateral, aumento en el número de flores, etc. (Holley, 1970; Hand, 1982).

2.5.3. El Enriquecimiento con CO₂ y su Efecto Sobre Algunos Componentes de Importancia Fotosintética

2.5.3.1. Rubisco

En algunas especies se ha observado que la actividad de la rubisco se reduce después de que las plantas han sido expuestas a concentraciones elevadas de CO₂. En pepino esta actividad disminuye en 21% en plantas tratadas con 1350 ppm, y se ha sugerido que la sensibilidad de la enzima es en parte responsable de la caída en la tasa fotosintética luego de exposiciones prolongadas al CO₂ (Kriedemann y Wong, 1984).

Sin embargo, en otras especies no se encuentra la misma respuesta; la col china (*Brassica pekinensis*) es uno de esos casos, ya que la actividad de la enzima se mantiene constante (Kriedemann y Wong, 1984). En "citrumelo", patrón para cítricos, la actividad de la rubisco no solo no disminuye, sino que se incrementa cuando las plántulas son expuestas a concentraciones de 600 ppm de CO₂ (Koch et al., 1986).

En plantas de pepino sometidas a ambientes con 1000 ppm de CO_2 se ha observado que la actividad de la enzima varía según el estado de desarrollo, ya que en la etapa vegetativa la actividad se incrementa, pero conforme se avanza hacia la floración y fructificación disminuye drásticamente, incluso por debajo de la actividad mostrada por las plantas no tratadas con CO_2 (Peet et al., 1986).

2.5.3.2. Anhidrasa Carbónica

Esta enzima cataliza la incorporación del CO_2 a un medio acuoso a través de la formación de HCO_3^- (Azcon-Bieto y Talón, 1993). Peet et al. (1986), encuentran una tendencia similar a la reportada para la rubisco en pepino; es decir, durante la etapa vegetativa del desarrollo de las plantas la actividad de la anhidrasa carbónica se eleva y conforme se llega a la floración y fructificación se presenta una marcada disminución. Esto ocurrió tanto en plantas enriquecidas con 1000 ppm de CO_2 como en las no tratadas, sin embargo, en las plantas tratadas la actividad de la enzima es sensiblemente menor que en las plantas sin CO_2 adicional.

2.5.3.3. Sacarosa Sintetasa y Sacarosa Fosfato Sintetasa

La actividad de la sacarosa fosfato sintetasa (SFS) se incrementa durante la fase vegetativa de las plantas de pepino cuando son sometidas a concentraciones elevadas de CO_2 , pero durante la floración la actividad enzimática disminuye y es similar entre las plantas enriquecidas y no enriquecidas. Al presentarse la fructificación la actividad de la SFS es más alta en las plantas no tratadas con CO_2 (Peet et al., 1986).

En relación a la sacarosa sintetasa (SS), el comportamiento es similar a la SFS, aunque durante la floración es más activa que la SFS (Peet et al., 1986).

2.5.3.4. Clorofila

En plantas sometidas a concentraciones elevadas de CO_2 es común que se desarrolle una clorosis, la cual varía en intensidad; ésta ha sido explicada en base a disminuciones en el contenido de clorofila en las hojas de tales plantas. En hojas inmaduras de *Trifolium* el contenido total de clorofila disminuye 34% en plantas mantenidas en ambientes enriquecidos con 1000 ppm de CO_2 , en comparación con las plantas mantenidas en 350 ppm; en las hojas maduras la reducción es de 30% (Cave et al., 1981). En pepino se han reportado resultados que coinciden con el anterior; cuando las plantas se exponen a ambientes con 1350 ppm de CO_2 la clorofila total es de $0.55 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ mientras que en las mantenidas a 330-350 ppm es de $0.60 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (Kriedemann y Wong, 1984).

En cuanto a la relación clorofila a/b también se reportan disminuciones en las hojas de plantas expuestas al CO_2 . En *Trifolium* la reducción fue de 22% para hojas inmaduras y 33% en hojas maduras (Cave et al., 1981), mientras que en pepino se reporta una relación de 2.85 en plantas mantenidas en concentraciones de 330-350 ppm y de 2.58 para las plantas enriquecidas (Kriedemann y Wong, 1984). En la col china *Brassica pekinensis* no se encuentra disminución en la relación clorofila a/b en las etapas iniciales del desarrollo, pero luego de 40 días esta es 15% menor en las plantas expuestas a 1350 ppm de CO_2 (Kriedemann y Wong, 1984). Cave et al. (1981) señalan que la reducción en la relación clorofila a/b se debe a una disminución en el contenido de clorofila "a" más que a un incremento en la clorofila "b".

2.5.3.5. Almidón

Debido al efecto del enriquecimiento con CO_2 sobre la fotosíntesis, se ha demostrado que éste produce un drástico aumento en el contenido de almidón. En plantas de *Trifolium* tratadas con

1000 ppm de CO_2 el contenido se eleva a 2.14% cuando en las plantas no tratadas se encuentra 1.38%; sin embargo, el mayor contenido de almidón se encuentra por la tarde, ya que en plantas no tratadas se reporta 2.59%, mientras que en plantas enriquecidas fue de 5.03% (Cave et al., 1981). En pepino se encuentran resultados similares, pero se destaca el hecho de un mayor incremento en el almidón durante la etapa de floración (Peet et al., 1986).

Estudios con microscopio electrónico demuestran que en plantas de *Trifolium* enriquecidas con CO_2 los gránulos de almidón son excesivamente más grandes e irregulares que los encontrados en plantas no tratadas; además, se ha observado que los gránulos ocupan mucho volumen del cloroplasto, lo que causa distorsión de los grana (Cave et al., 1981).

2.5.4. Respuestas de la Fotosíntesis al Enriquecimiento con CO_2

El CO_2 es una de las materias primas esenciales para el proceso de fotosíntesis (Hand et al., 1984; Gaastra, 1966), por lo que es lógico asumir que sus principales efectos sobre la productividad de los cultivos es causado por un aumento en la tasa fotosintética (Gaastra, 1966). La fuerza conductora de la fotosíntesis es el gradiente de concentración del CO_2 entre el aire y la concentración existente en el sitio de carboxilación de la hoja; por ello, un incremento en el nivel del CO_2 atmosférico resulta en mayores tasas fotosintéticas (Wong, 1980a y 1980b).

La aplicación de CO_2 en rosal estimula la actividad fotosintética, sin embargo, en las hojas más jóvenes el aumento en la fotosíntesis es más pronunciado que en las hojas más viejas (Bozarth et al., 1982).

El enriquecimiento con CO_2 ocasiona un aumento en el punto de compensación en varias especies, como sucede en lechuga y nabo (Ikeda et al., 1988). Con una concentración de 400 ppm de CO_2 el punto de compensación para lechuga es de 75 ppm, mientras que para el nabo es de 60 ppm; al aumentar los niveles ambientales de CO_2 a 2100 ppm, el punto de compensación para lechuga se eleva hasta 100-130 ppm, en tanto que para el nabo es de 80 ppm (Ikeda et al., 1988).

Stitt (1991) recomienda que las investigaciones que se realizan sobre el efecto del enriquecimiento con CO_2 en la fotosíntesis deben ser separados en dos tipos: experimentos a "largo plazo" y experimentos a "corto plazo". Ello debido a que la respuesta de las plantas es variable en función del tiempo en que han sido expuestas a un ambiente con niveles elevados de CO_2 .

Se ha determinado que la tasa fotosintética se duplica cuando la concentración de CO_2 se incrementa al doble o triple; la respuesta inicial es 90% mayor fotosíntesis que en las plantas no tratadas. Sin embargo, durante el desarrollo la tasa de asimilación disminuye gradualmente hasta llegar a representar solo un aumento del 30% en comparación con las plantas no enriquecidas (Calvert, 1972; Enoch et al., 1976; citados por Kriedemann y Wong, 1984). Según Mortensen (1984 y 1986) la respuesta fotosintética en plantas expuestas por un corto plazo es de 50 a 100%, mientras que por largo plazo solo es de 10 a 26%. Al fenómeno en el cual la fotosíntesis disminuye paulatinamente cuando las plantas son mantenidas por largo tiempo en ambientes enriquecidos con CO_2 se le ha llamado "aclimatación" (Koch et al., 1986).

Reportes de aclimatación se encuentran para el pepino (Peet et al., 1986), tomate y clavel (Bruggink, 1984), y crisantemo

(Mortensen, 1984), entre otros. En algunas especies se ha encontrado que no muestran aclimatación al CO_2 , como sucede en *Brassica pekinensis* (Kriedemann y Wong, 1984) y en rosál (Besson y Graham, 1991).

Las causas de la aclimatación al CO_2 parecen ser varias. Nafziger et al. (1976, citado por van Berkel, 1984) encuentran una asociación entre la disminución de la tasa fotosintética y un aumento en la resistencia a la difusión del CO_2 en la fase líquida del mesófilo, la que a su vez es debida al aumento en el contenido de almidón. En clavel parece ser que la resistencia del mesófilo o la resistencia a la carboxilación son los responsables de la aclimatación, pues se observó que la tasa de carboxilación disminuye en 40% luego de ocho semanas con un tratamiento de 1000 ppm de CO_2 (Bruggink, 1984).

Peet et al. (1986) asocian la aclimatación a una reducción en la actividad de la rubisco y de la anhidrasa carbónica, en tanto que Kriedemann y Wong (1984) la asocian con la reducción en el contenido de clorofila total y en la relación clorofila a/b.

Otra posible explicación es la reducción en la actividad de la reacción de Hill encontrada en plantas de pepino expuestas a ambientes con 1350 ppm de CO_2 ; la actividad de la rubisco sufre un descenso de 21% en tanto que la reacción de Hill baja en 29% (Kriedemann y Wong, 1984).

Se ha señalado que hojas nuevas u otros órganos que representen un fuerte "sink" o demanda de asimilados, muestran poca aclimatación a los niveles altos de CO_2 (Koch et al., 1986). En el caso del citrómelo no se presenta una aclimatación al enriquecimiento, incluso se ha determinado que la actividad de la

rubisco es más alta en las plantas tratadas que en las mantenidas a concentraciones ambientales (Koch et al., 1986). En rosas, la tasa de asimilación de carbono se mantiene elevada aún en exposiciones prolongadas; la continua remoción de los tallos florales promueve la renovación del follaje, por lo que los nuevos brotes en desarrollo representan una alta demanda de asimilados, lo que mantiene a la planta en un constante estado de escasez de carbohidratos, previniéndose así una aclimatación fotosintética (Besson y Graham, 1991).

Se consideran algunos factores que causan que las plantas tratadas con CO_2 no manifiesten en el rendimiento final una relación con las altas tasas fotosintéticas que se detectan inicialmente. En primer lugar, en las etapas iniciales se presenta una asimilación más rápida de CO_2 puesto que las hojas muestran una tasa elevada de expansión por el crecimiento logarítmico; en fases más tardías del desarrollo no se presenta esta escala. En segundo término, se considera que en especies en donde el rendimiento depende de la diferenciación y posterior cosecha de órganos importadores de asimilados, la respuesta de largo plazo al incremento en CO_2 puede llegar a estar limitada por la fuerza de la demanda (Kriedemann y Wong, 1984).

La adaptación fotosintética es considerada desde el punto de vista hortícola como un evento negativo; por ello, se ha probado la aplicación intermitente del CO_2 para determinar si es posible reducir sus efectos (Mortensen, 1984). En crisantemo se encontró una fuerte adaptación cuando se le expuso a 1000 ppm de CO_2 ; una semana después de iniciado el tratamiento la fotosíntesis neta se elevó en 50%, pero luego de tres semanas ésta fue incluso menor que la mostrada por las plantas no tratadas. En este cultivo, se probó una aplicación continua de 1000 ppm de CO_2 , en dos periodos

continuos de 6 a 10 de la mañana y de 5 a 9 de la tarde, y en períodos discontinuos de una hora con y la siguiente sin enriquecimiento; no existen diferencias significativas entre la aplicación continua y la aplicación intermitente de una hora, lo que sugiere que con este último tratamiento no se presentan reducciones en la tasa fotosintética (Mortensen, 1984). Se demostró en violeta africana que la aplicación continua del CO_2 produjo los mejores resultados (Mortensen, 1984). Se sugiere que este resultado es debido a que en violeta el enriquecimiento con CO_2 produce un aumento de 40% en el número de hojas, lo que no sucede en crisantemo. Kiedemann y Wong (1984) también sugieren que el enriquecimiento intermitente puede ser más efectivo en términos de costos de producción; recomienda para pepino un ciclo de dos días con enriquecimiento y un día sin él.

Sin embargo, en tomate se ha demostrado que el rendimiento disminuye cuando el período de aplicación del CO_2 se reduce, por lo que el enriquecimiento continuo debe mantenerse hasta donde sea posible (Mortensen, 1987). También se ha sugerido que para evitar los efectos de la aclimatación se deben seleccionar genotipos menos propensos a ella, para así asegurar un crecimiento sostenido bajo condiciones de enriquecimiento continuo (Kriedemann y Wong, 1984).

2.5.5. El Enriquecimiento con CO_2 y la Fotorespiración

La concentración normal del O_2 de 21% en la atmósfera inhibe la absorción del CO_2 y aumenta la pérdida de carbono por efecto de la fotorespiración. El efecto inhibitorio sobre la fotosíntesis se debe a la competencia entre el O_2 y CO_2 por ser fijados por la rubisco.

Al incrementar los niveles del CO_2 en el ambiente en donde se desarrollan las plantas cultivadas la inhibición fotosintética es

casi eliminada debido al incremento en la relación CO_2/O_2 (Heins et al., 1984; Mortensen, 1987). De hecho, se ha comprobado que el incremento en la fotosíntesis neta como resultado de la aplicación de CO_2 es debido parcialmente a una reducción en la fotorespiración (Goudriaan y Ruiter, 1983; Heins et al., 1984).

En crisantemo se ha determinado que una disminución del 2 al 21% en la concentración de O_2 incrementa la tasa fotosintética en 50.8% cuando las plantas se mantuvieron en un nivel de 330 ppm de CO_2 ; sin embargo, al incrementar la concentración de CO_2 a 1500 ppm la respuesta de la fotosíntesis no es tan notoria como en el caso anterior, pues solo se obtiene una ganancia 8.9% (Mortensen y Moe, 1983a). Desde otro punto de vista, cuando la concentración de O_2 es baja, el aumento en la fotosíntesis al elevarse la concentración de CO_2 de 330 a 1500 ppm es de solo 18.6%, en tanto que a concentraciones de 21% de O_2 el aumento en la fotosíntesis en las plantas tratadas con 1500 ppm alcanzó 64.2% (Mortensen y Moe, 1983a). Estos resultados son explicados por una disminución en la fotorespiración.

Khavari-Nejad (1984) aplicó tres concentraciones de CO_2 combinadas con dos niveles de O_2 sobre plantas de tomate. La fotosíntesis neta fue más alta en las tres dosis de CO_2 cuando se combinaban con un nivel bajo de O_2 , pero esta respuesta fue más elevada si una baja concentración de O_2 está acompañada por una alta concentración de CO_2 ; esto lleva a concluir que la combinación de altas concentraciones de CO_2 y bajas de O_2 mejoran la absorción fotosintética y consecuentemente el crecimiento de las plantas.

La inhibición de la fotosíntesis por el O_2 es mayor conforme se eleva la temperatura, por lo que es lógico que el enriquecimiento con CO_2 tendrá mayor efecto al subir la temperatura

dentro de cierto rango; en consecuencia, la temperatura óptima para la fotosíntesis se elevará en ambientes enriquecidos (Mortensen, 1987).

Si bien la fotorespiración es más acentuada con la presencia de altas temperaturas, esto ocurre en mayor grado si la concentración de CO_2 se mantiene en niveles bajos (Mortensen y Ulsaker, 1985). En *Begonia x hiemalis* expuesta a 300 ppm de CO_2 , la inhibición fotosintética pasa de 14% con 16°C a 27% con 28°C ; al incrementar el CO_2 a 1500 ppm la inhibición fotosintética es menor, ya que con 16°C es de 12% mientras que con 28°C es de 13%.

Al aplicar 700 ppm de CO_2 combinado con diferentes temperaturas en rosal, Mortensen y Moe (1992) esperaban que el peso seco se incrementara a mayor temperatura como resultado de la reducción fotorespiratoria. Sin embargo, encuentran que no hay interacción significativa entre el nivel de CO_2 y temperaturas probadas, por lo que la hipótesis no puede ser sostenida. Es necesario destacar que el rango de temperaturas probado por estos autores es de 17 a 23°C ; según Devlin y Witham (1983) la fotorespiración es más notoria a $25-30^\circ \text{C}$, por lo que es probable que la falta de resultados que apoyen la hipótesis sea debido a que las temperaturas no hayan sido lo suficientemente elevadas.

La concentración de O_2 también afecta el punto de compensación por CO_2 ; con 21% de O_2 las hojas jóvenes de plantas de frijol con solo 0.5 días de edad tienen un punto de compensación de 120 ppm, pero conforme las hojas envejecen, llegando a 6 días, el punto de compensación disminuye 68%. Cuando la concentración de O_2 es disminuida hasta el 2%, la hoja joven tiene un punto de compensación de 35 ppm, reduciéndose en 86% en hojas de 6 días. Lo anterior es debido a que al incrementarse la edad de las hojas, la

disminución en el punto de compensación va acompañada de una disminución en la respiración (Azcon-Bieto, 1986).

Debido a los efectos benéficos de la disminución en la concentración del O_2 , se ha sugerido que sería de gran utilidad encontrar métodos que minimicen los costos de proporcionar condiciones de bajo O_2 y alto CO_2 , como lo sería la combustión de compuestos de carbono como el gas, aceite, etc., para utilizar al menos parcialmente el O_2 ambiental y producir CO_2 (Khavari-Nejad, 1984).

2.5.6. Efecto del Enriquecimiento con CO_2 sobre la Translocación y las Relaciones Fuente Demanda

Una elevación en los niveles de CO_2 afecta el transporte de asimilados móviles como los azúcares, en los cuales se ha determinado que la tasa de translocación es mucho mayor (Ho, 1977). Por el contrario, niveles de 30 ppm de CO_2 , muy por debajo de lo encontrado en ambientes naturales, ocasionan una reducción en el suplemento de carbohidratos del tallo hacia la raíz, lo que produce una disminución en la respiración de este órgano (Pace et al., 1990).

En citrange y citrómelo mantenidos con 600 ppm de CO_2 se observó que la materia seca es translocada hacia las hojas, tallo y raíz, aunque la mayor parte es dirigida hacia las hojas nuevas, mientras que en las plantas no enriquecidas la translocación es dirigida hacia las partes maduras de la planta (Koch et al., 1986). En la col china también es notorio el cambio en el patrón de translocación; en plantas desarrolladas con 330-350 ppm de CO_2 la relación parte aérea/raíz en base seca fue de 0.29, en tanto que en las plantas enriquecidas la relación se eleva a 0.54; esto

significa que la mayor parte de los fotosintatos son canalizados hacia la raíz cuando las plantas son expuestas a niveles altos de CO_2 (Kriedemann y Wong, 1984). Lo anterior coincide con lo señalado por Koch et al. (1986), quienes señalan que en plantas herbáceas sometidas a exposiciones prolongadas con niveles elevados de CO_2 la translocación es dirigida principalmente hacia la raíz, aunque aclaran que si la exposición es por corto tiempo el carbón fijado se mantiene en el tallo.

En numerosos estudios se ha observado que el incremento fotosintético que se produce cuando las plantas son enriquecidas con CO_2 no se traduce en un aumento en el rendimiento y calidad de la producción; esto es debido a que el patrón de translocación de la materia seca es fraccionado principalmente hacia la raíz, por lo que no se manifiesta sobre otros órganos de interés hortícola. Si esa materia seca fuese fraccionada hacia el tallo y flores, sería de gran significancia (Heins et al., 1984).

El tomate es una especie que muestra una fuerte aclimatación fotosintética cuando es expuesta por lapsos largos a incrementos de CO_2 , por lo que la fotosíntesis neta tiende a disminuir. A pesar de esto, el rendimiento de frutos se incrementa significativamente (Tripp et al., 1991a); este fenómeno se explica en función del cambio en la distribución de asimilados pues plantas tratadas con 1000 ppm de CO_2 muestran una reducción marcada en el peso seco de la raíz en comparación con las plantas no tratadas, lo que significa que las reservas son translocadas hacia el fruto (Tripp et al., 1991a). En pepino se han reportado resultados similares, pues en plantas expuestas por períodos largos se ha detectado una disminución de la translocación hacia la raíz, aumentando hacia los frutos (Ito, 1978).

El cambio de translocación a los frutos es debido a que estos mantienen una fuerte demanda o sink metabólico, lo que incluso causa que las hojas que realizan una menor fotosíntesis mantengan una exportación de asimilados ya existentes para sostener la demanda del fruto (Tripp et al., 1991a). Este incremento en la fuerza de demanda es el origen del cambio de partición de asimilados desde la raíz hacia el fruto, ocasionando una pérdida de masa radical al final del cultivo (Tripp et al., 1991a).

La causa del aumento en la fuerza de demanda del fruto en tomate es probablemente debido a un sustancial incremento en el número de semillas que se desarrollan en plantas enriquecidas con CO_2 ; en las plantas mantenidas con 1000 ppm de CO_2 se producen de 220 a 310 semillas por fruto, en tanto que en las plantas no tratadas se producen de 100 a 230 semillas (Tripp et al., 1991a). Por ello se sugiere que el enriquecimiento con CO_2 aumenta la fuerza de demanda del fruto aumentando la fertilización y formación de semillas (Tripp et al., 1991a).

Existe una mayor respuesta en el crecimiento de los frutos en tomate tratado con niveles elevados de CO_2 en aquellos cultivares que muestran una mayor área foliar; el área foliar es considerada como la fuente de asimilados. En los cultivares con mayor área foliar el peso del fruto, considerado como la demanda, fue proporcionalmente más alto que el obtenido por las plantas no tratadas, mientras que en los cultivares con menor área foliar el peso del fruto fue menor (Peet y Willits, 1984). Al calcular la relación área foliar/peso de fruto, es decir, la relación fuente/demanda, se ha encontrado que la mayor respuesta del crecimiento se presenta en donde esta relación es más alta (Peet y Willits, 1984).

No en todos los estudios se ha observado un cambio en la translocación de asimilados o en la relación fuente-demanda. En pepino se encontró que la distribución de materia seca entre la parte aérea y la raíz no se altera; en plantas no enriquecidas con CO_2 se determinó una relación parte aérea/raíz en base seca de 0.25, en tanto que en las plantas tratadas con 1350 ppm de CO_2 esta relación fue de 0.24 (Kriedemann y Wong, 1984).

La temperatura también puede ser causa de cambios en la translocación si se le combina con niveles incrementados de CO_2 ; puesto que se recomienda aumentar la temperatura en unos cuantos grados para incrementar aun más la repuesta al enriquecimiento, se ha detectado que en crisantemo estas altas temperaturas disminuyen la translocación de materia hacia las flores, aumentándola hacia el tallo, con el consecuente deterioro de la calidad (Karlsson, 1984).

2.5.7. Efecto del CO_2 Sobre la Transpiración

El aumento en la concentración del CO_2 produce una reducción en la tasa transpiratoria. En rosa cv Sonia esta es reducida en 26% cuando las plantas son expuestas a niveles de 600 ppm de CO_2 , al aumentar la concentración a 1200 ppm la reducción es de 38% en comparación con la presentada por plantas expuestas a niveles de 320 ppm (Zeroni y Gale, 1988). En pimiento (Janes, 1970), tomate (van Berkel, 1984), lechuga, y nabo (Ikeda et al., 1988) también ha sido demostrado la reducción en la transpiración.

La disminución en la transpiración y el aumento de la actividad fotosintética a causa del enriquecimiento con CO_2 se refleja en un aumento en la eficiencia en el uso del agua de alrededor de 30% (Mortensen, 1987), lo cual significa que se requiere menos agua para producir una unidad determinada de materia seca.

El aumento en los niveles de CO_2 provoca el cierre paulatino de los estomas (Enoch y Hurd, 1979), lo que ocasiona una disminución de la conductancia y un aumento en la resistencia. En rosa expuesta a 1200 ppm de CO_2 se reporta que la resistencia de la hoja aumenta en 67% en mediciones realizadas durante la mañana, pero al atardecer el aumento es en 300% (Zeroni y Gale, 1988).

El aumento de la resistencia estomatal se ha reportado también en pimiento (Janes, 1970), lechuga, y nabo (Ikeda et al., 1988); la resistencia del mesófilo también aumenta, como sucede en rosal, en donde, la resistencia del mesófilo es mayor en las hojas más viejas (Bozarth et al., 1982).

El cierre estomatal no es la única causa del aumento de la resistencia, pues se ha reportado que el incremento en el contenido de almidón derivado del enriquecimiento con CO_2 está relacionado con ella (Nafziger et al., 1976); una disminución en la eficiencia en la carboxilación (Bozarth et al., 1982) y el enrollamiento de las hojas (van Berkel, 1984) son otras de las causas.

Con relación a la disminución de la conductancia estomatal, en pepino se ha demostrado que ésta tiende a disminuir más aún conforme avanza el desarrollo de la planta. En fase vegetativa y con 350 ppm de CO_2 se presentó una conductancia de $2.9 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, mientras que durante la fructificación fué de $1.6 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$; En plantas con 1000 ppm se obtuvo $1.9 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ mientras que en la fructificación fue de $0.9 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ (Peet et al., 1986).

A pesar del aumento en la resistencia y la reducción en la conductancia, el enriquecimiento con CO_2 continua produciendo aumentos en el crecimiento (Zeroni y Gale, 1988) y fotosíntesis (Peet et al., 1986).

2.5.8. Interacciones Ambientales con el Enriquecimiento con CO₂

2.5.8.1. CO₂ y Temperatura

La temperatura óptima para la fotosíntesis se eleva conforme aumenta la concentración de CO₂ en el ambiente (Mortensen, 1987; Hicklenton, 1988); esta temperatura óptima puede llegar a ser mayor en 2 a 4⁰ C sobre la temperatura normal, y con ello se obtiene la máxima respuesta en el crecimiento de las plantas (Mortensen y Larsen, 1989). El aumento en la temperatura permite extender el período de enriquecimiento durante la parte calurosa del día, puesto que la ventilación permanecerá cerrada por un período más largo debido a que las plantas con CO₂ adicional son capaces de tolerar una temperatura más elevada (Hicklenton, 1988).

Karlsson (1984) sugiere que la temperatura sea aumentada en 3 a 5.5⁰ C, aunque esto tal vez no se traduzca en un aumento en la calidad, como sucede en crisantemo, ya que el tallo se elonga linealmente conforme se eleva la temperatura. Por ello es necesario considerar que en plantas para flor cortada es ventajoso la elongación del tallo, mientras que en plantas para maceta esto ocasiona una pérdida de la calidad (Hicklenton, 1988).

Por el contrario, Daunchit (1966) menciona que el CO₂ no afecta la temperatura óptima, aunque sugiere que para propósitos de cultivo comercial es importante que una dosis elevada de CO₂ se combine con una temperatura por encima de la óptima para producir un mayor valor comercial.

La fotosíntesis neta en tomate creciendo a 20⁰ C y 1000 ppm se incrementa en 50%, pero si la temperatura se incrementa a 30⁰ C la fotosíntesis puede aumentar hasta 100% (Hand et al., 1984). En rosas también se ha demostrado el efecto favorable de la

temperatura; la fotosíntesis es de $11.7 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ con 15° C , hasta llegar a $17 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ con 25° C (Bozarth et al., 1982).

Sin embargo, en *Begonia x hiemalis* se presenta un marcado descenso en la fotosíntesis al incrementarse la temperatura de 16 a 28° C ; a pesar de esto el enriquecimiento con CO_2 provoca que estas disminuciones sean menos drásticas al aumentar la temperatura (Mortensen y Ulsaker, 1985). Se sugiere que esto es debido a un aumento en la respiración (Mortensen y Ulsaker, 1985).

2.5.8.2. CO_2 e Irradiancia

El CO_2 estimula algunos procesos fisiológicos de las plantas, pero cuando el aumento en el contenido del gas está acompañado de un incremento en la irradiancia, la respuesta se modifica. En *Begonia x hiemalis* expuesta a 300 ppm de CO_2 , la fotosíntesis neta es de $0.4 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{g peso seco} \cdot \text{h}^{-1}$ cuando el flujo fotónico es de $45 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, pero al aumentar el flujo a 120 y 195 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ la fotosíntesis se eleva a 3.7 y 6.8 $\text{mg CO}_2 \cdot \text{g peso seco}^{-1}$. (Mortensen y Ulsaker, 1985). Lo anterior significa que con niveles normales de CO_2 la fotosíntesis aumenta en función del nivel de irradiancia. Al aplicar hasta 1500 ppm de CO_2 la fotosíntesis neta fue 1.4, 6.1 y 12.3 $\text{mg CO}_2 \cdot \text{g peso seco}^{-1}$ con 45, 120 y 195 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ de flujo fotónico, respectivamente. (Mortensen y Ulsaker, 1985). Es claro entonces que combinando el enriquecimiento con niveles incrementados de irradiancia, la fotosíntesis es más favorecida.

El efecto positivo del CO_2 es importante a baja como a alta intensidad luminosa, ya que en ambos casos se estimula el crecimiento de las plantas. Se tiene la opinión de que el enriquecimiento es solo favorable en altas intensidades luminosas, pero ya se ha reconocido que sigue siendo favorable con baja irradiancia (Mortensen, 1987).

El CO₂ compensa las bajos niveles de irradiancia que pudiesen presentarse durante el invierno en los países de latitudes al norte; si bien la fotosíntesis neta es disminuída por la baja irradiancia, el enriquecimiento con CO₂ evita una disminución más severa. Se ha observado que durante el invierno, un aumento a 1000 ppm de CO₂ puede incrementar la fotosíntesis en más de 50% (Hand, 1984).

Lo anterior queda de manifiesto en plantas de lechuga sometidas a niveles de 137 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, en donde se encontró que el peso fresco se eleva en 21 y 34% con 1100 y 3200 ppm de CO₂, respectivamente; sin embargo, al aumentar la intensidad luminosa a 237 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ el incremento en el peso fresco fue de solo 17 y 13% con las concentraciones ya mencionadas. Con respecto al peso seco la tendencia es similar, pues con baja irradiancia el incremento fue de 37 y 62% con 1100 y 3200 ppm de CO₂, en tanto que con alta irradiancia el aumento fue de 33 y 31% (Ikeda et al., 1988). En forma similar, en crisantemo cv "Holim", niveles de 1000 y 1600 ppm de CO₂ compensan en 100% el peso seco cuando se aplica una disminución en la irradiancia de 395 a 268 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y en 60% si la disminución es de 268 a 129 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Mortensen y Moe, 1983b).

El aumento en la fotosíntesis neta es lineal mientras exista baja irradiancia, pero al ir aumentando los niveles de energía la fotosíntesis se eleva cada vez en menor escala, hasta que la curva se torna horizontal, por lo que se dice que se ha llegado al punto de saturación por luz (Gaastra, 1966). El hecho de que el enriquecimiento con CO₂ sea positivo aún en niveles reducidos de irradiancia, es interpretado como una disminución en el punto de saturación (Gaastra, 1966) y compensación (Mortensen, 1987) por luz.

Una alta humedad relativa ocasiona disminuciones en la transpiración en 50% en *Begonia x hiemalis*, pero en plantas enriquecidas con CO₂ bajo esa humedad relativa aún esta transpiración es disminuida en otro 30% (Mortensen, 1987).

2.5.8.3. CO₂ y Nutrición

Las altas tasas de crecimiento en plantas cultivadas en atmósferas enriquecidas con CO₂ producen un incremento en la tasa de absorción de nutrientes (Hicklenton, 1988). El aumento en la productividad como resultado del enriquecimiento puede ser mayor si la nutrición mineral es mantenida en niveles óptimos, por lo que la interacción entre la concentración del CO₂ atmosférico y la nutrición de la planta han sido considerados como una prioridad de investigación (Lemon, 1984).

Debido a la reducción en la transpiración y absorción de agua ocasionada por el enriquecimiento con CO₂, se hace necesario elevar la concentración de fertilizantes para evitar deficiencias (Mortensen, 1987), puesto que al reducirse transpiración y absorción de agua, se reduce también la absorción de nutrientes (Peet et al., 1986).

Las deficiencias de nutrientes tienden a desarrollarse rápidamente en plantas cultivadas con altos niveles de CO₂ (Hicklenton, 1988), debido a la mayor demanda causada por el incremento en el crecimiento y en el peso seco (Eng et al., 1985). En pepino se ha encontrado que el enriquecimiento con 2000 y 3000 ppm de CO₂ ocasiona la presencia de desordenes probablemente debidos a deficiencias de calcio, ya que aplicaciones de este elemento redujeron la incidencia del problema (Daunicht, 1966). Lo anterior concuerda con lo reportado por Peet et al. (1986), quienes mencionan que 1000 ppm de CO₂ ocasionan una disminución de 30 a 50%

del calcio; además, reportan que el contenido de nitrógeno, fósforo, potasio y magnesio son también afectados negativamente.

En algodónero una baja fertilización con nitrógeno fue la causa de que concentraciones elevadas de CO_2 no mostrasen efectos positivos, en tanto que altas fertilizaciones: 4, 12 y 24 mM de nitrógeno, aumentaron la tasa fotosintética en 15, 44 y 49%, respectivamente (Wong, 1979). El enriquecimiento produce un aumento en la absorción de nitrógeno y potasio en plantas de tomate, de alrededor de 58 y 45% (Yelle et al., 1987)

En tomate, el fósforo también fue demandado en mayor proporción con el enriquecimiento, pero se ha observado que si además se tiene mayor temperatura en la zona radical la asimilación es aun más elevada (Yelle et al., 1987). Goudriaan y Ruiter (1983) señalan que en siete especies sujetas a deficiencia de fósforo no hubo respuesta al aumento en la concentración del CO_2 .

En crisantemo se ha descubierto que niveles de 1375 ppm de CO_2 causan una reducción en el contenido de calcio, zinc y fierro en las hojas, en el orden de 20, 31 y 14%, respectivamente. Se observaron también disminuciones en nitrógeno, magnesio y boro, aunque no fueron significativas; prácticamente todos los nutrientes mostraron reducciones, excepto fósforo y cobre, pero solo en el caso del nitrógeno, manganeso y fierro se llegó a niveles considerados críticos para crisantemo. Las deficiencias de nutrientes son más agudas si el enriquecimiento con CO_2 se combina con iluminación complementaria (Eng et al., 1985).

En un estudio realizado con varias especies, se encontró que la materia seca se acumula 1.5 veces más en las plantas enriquecidas con 700 ppm de CO_2 e irrigadas con una solución

nutritiva completa, en comparación con las plantas no enriquecidas; cuando a la solución se le reduce el contenido de nitrógeno en 60% la materia seca se acumula 1.2 veces, y cuando el fósforo es reducido en 90% es de solo 1.0 vez (Guadriaan y Ruiter, 1983). Interpretando estos resultados, el CO_2 es 50% más efectivo cuando las plantas se desarrollan en solución completa; con deficiencia de nitrógeno la eficiencia se reduce a 20%, en tanto que con deficiencia de fósforo no hubo efecto benéfico.

No en todas las especies estudiadas se ha observado una interacción positiva entre el enriquecimiento con CO_2 y el aumento en la fertilización. En tabaco, plantas expuestas a 1000 ppm de CO_2 no mostraron efectos benéficos al incrementarse la fertilización con nitrógeno (Thomas et al., 1975), mientras que en tomate Peet y Willits (1984) reportan que se presenta un mayor efecto sobre el crecimiento cuando el enriquecimiento con CO_2 se combina con dosis bajas de fertilizantes.

2.5.8.4. CO_2 y Nitratos

Una actividad fotosintética disminuida por niveles bajos de CO_2 restringe la reducción y asimilación de los nitratos (Aslam et al., 1979); la asimilación disminuye en 40% mientras que la reducción disminuye 60% (Pace et al., 1990). Esta situación tiene dos probables explicaciones; la más aceptada es que la limitación por CO_2 disminuye la energía disponible para los procesos que regulan la utilización de los nitratos, como pudiesen ser la asimilación y la reducción del nitrato, así como la síntesis de aminoácidos y macromoléculas (Pace et al., 1990). La segunda opción explica que los bajos niveles de CO_2 disminuyen la cantidad de proteínas de la nitrato reductasa, lo que limita la reducción de los nitratos (Pace et al., 1990).

La evidencia indica que la limitación de la energía es lo más viable, ya que se ha observado que un alto contenido de carbohidratos endógenos, así como la aplicación exógena de sacarosa eleva la tasa de reducción del nitrato (Aslam y Huffaker, 1984); además, el almidón y carbohidratos solubles no se encuentran en las raíces y tallos de plantas sometidas a bajos niveles de CO_2 (Pace et al., 1990). La disminución de las reservas en la raíz produce una caída en la respiración oscura, por lo que no existe energía disponible para la reducción de nitratos (Pace et al., 1990).

En relación a la disminución de la proteína de la nitrato reductasa, se ha determinado que la actividad de esta enzima disminuye en 60% en plantas expuestas a ambientes con bajo contenido de CO_2 pero solo un 2% de la actividad potencial es utilizada, lo que significa que la enzima se encontraba en un exceso considerable (Pace et al., 1990).

Se ha encontrado que niveles de 800 ppm de CO_2 aumentan el contenido de nitrógeno y nitrato en las raíces en 18 y 15%, respectivamente, mientras que en la hoja se reducen en 13 y 39%; se sugiere que esto es debido a la disminución en la traslocación del nitrato hacia el brote, mientras que el nitrógeno aumenta por un incremento en la asimilación inducida por la mayor traslocación de fotosintatos hacia la raíz (Yelle et al., 1987). La disminución en la translocación del nitrato es debida a la reducción de la transpiración ocasionada por el cierre de estomas cuando las plantas son enriquecidas con CO_2 (Shaner y Boyer, 1976).

2.5.8.5. CO_2 y Salinidad

La tolerancia a la salinidad aumenta en plantas expuestas a niveles altos de CO_2 (Schwarz y Gale, 1984). En todos los casos

estudiados la suplementación con CO_2 resulta en una mejoría en la resistencia de las plantas al estrés; incluso se menciona que se logra un mejor crecimiento y mayor rendimiento cuando se combina alta concentración de CO_2 y niveles altos de salinidad (Zeroni, 1988).

En plantas de rosa se ha reportado que 600 y 1200 ppm de CO_2 aumentan el peso seco y producción de flores; sin embargo, cuando los niveles altos de CO_2 se combinan con niveles bajos de salinidad, el número de flores por brote y el peso seco disminuyen. Por el contrario, con 600 ppm de CO_2 y 859 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ de sales el rendimiento aumenta en 44% y el peso seco en 71%; con 1200 ppm de CO_2 y la misma concentración de sales la producción de flores aumenta 144% y la materia seca 88%. Al elevar la salinidad hasta 1718 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ el rendimiento es aún alto, pero proporcionalmente menor al nivel anterior de CO_2 (Zeroni, 1988).

2.5.9. Efecto del CO_2 sobre la Productividad en Plantas Madre y Calidad de los Esquejes

El enriquecimiento con CO_2 ha llegado a ser un factor importante en empresas que se dedican a la producción de esquejes y plantas jóvenes, al menos en países de latitudes del norte, por lo que su aplicación se ha incrementado durante el cultivo de plantas madre y propagación (Molitor y von Hentig, 1987).

El enriquecimiento con CO_2 ocasiona un aumento en la producción de brotes laterales y por lo tanto en el rendimiento de esquejes (Djurhuus, 1984). En *Pelargonium x zonale* y *Pelargonium x peltatum* se han observado incrementos en la producción de esquejes de 50% con plantas madre expuestas a 1600 ppm de CO_2 , mientras que en *Chrysanthemum x indicum* y *Fuchsia x hybrida* con 1200 ppm la producción se eleva 27% y 50%, respectivamente; en el caso de *Saintpaulia ionantha* con 800 ppm la producción aumentó 30% (Molitor

y von Hentig, 1987). En crisantemo con 1375 ppm de CO₂ más iluminación complementaria, el rendimiento de esquejes se incrementa en 69% (Eng et al., 1983), en tanto que en *Begonia x tuberhybrida* con 1100 ppm el aumento es de 23% (Djurhuus, 1984).

Cuando un aumento en la concentración de CO₂ se proporciona conjuntamente con una elevación en los niveles de iluminación sobre las plantas madre, el rendimiento se incrementa notoriamente (Eng, 1983; Djurhuus, 1984). La combinación de ambos factores influyen marcadamente en el contenido de carbohidratos y actividad de enzimas como las fructofuranosidasas (Moe, 1977).

No solo se mejora el rendimiento de esquejes, sino también la calidad de los mismos. En crisantemo se ha determinado que con enriquecimiento con CO₂ a las plantas madre, se incrementa la longitud del tallo en 50%, el área foliar en más de 97%, el peso fresco total en más de 126% y el peso seco total en más de 100% (Eng et al., 1983). En *Pelargonium x zonale*, *Chrysanthemum x indicum*, *Fuchsia x hybrida* y *Saintapulia ionantha* se han obtenido aumentos en el peso seco y fresco de los esquejes entre 10 y 50% (Molitor y von Hentig, 1987).

Los esquejes más grandes y vigorosos cosechados de plantas madre expuestas a ambientes enriquecidos pueden resultar en un mejor enraizamiento y crecimiento de los mismos (Eng et al., 1983; Mortensen, 1987); entre los efectos benéficos se cuentan la producción de más raíces, raíces más largas, alto porcentaje de enraizamiento e incrementos en el peso de los esquejes (Mortensen, 1987).

En *Peperomia glabella* se obtienen incrementos significativos en el número de raíces por esqueje, mientras que en *Begonia x*

argenteo-guttata, *Ficus megellanica*, *Hemigraphis alternata*, *Peperomia glabella* y *Peperomia nivalis* aumenta la longitud y peso seco de las raíces además del peso fresco y seco de los esquejes (Davis y Porter, 1983). Estas respuestas favorables probablemente se deben al incremento en el nivel de carbohidratos (Mortensen, 1987), principalmente sacarosa, y de enzimas en la planta madre (Moe, 1977).

No en todas las especies se ha encontrado respuesta favorable sobre el enraizamiento de esquejes obtenidos de plantas madre expuestas a niveles altos de CO_2 , como lo señala Djurhuus (1984) al obtener una reducción en el porcentaje de enraizamiento en esquejes de crisantemo. Esto sugiere que el efecto del enriquecimiento con CO_2 sobre la iniciación de las raíces depende de la especie, ya que algunas responden favorablemente y otras no (Davis y Porter, 1983).

La fotosíntesis en los esquejes durante su enraizamiento es relativamente baja, por lo que el reducido suplemento de carbohidratos puede limitar la formación de raíces adventicias; de esta manera, es lógico suponer que el enriquecimiento con CO_2 aplicado en esta etapa aumente la tasa fotosintética y así el abastecimiento de fotosintatos (Davis y Porter, 1983). Se ha encontrado que el enriquecimiento acelera la velocidad de emergencia de las raíces en uno o dos días (Davis y Porter, 1981); este resultado es quizás debido al mayor abastecimiento de fotosintatos y a la mejoría de las relaciones hídricas ocasionadas por el aumento en el potencial hídrico y la turgencia de los esquejes debido al cierre parcial de los estomas (Davis y Porter, 1983).

Se ha sugerido que el incremento en la calidad de los esquejes puede mejorar el desarrollo de las plantas una vez en su maceta

final, con lo que se reduciría el tiempo de cosecha (Eng et al., 1983). En *Campanula isophylla* se ha determinado que los tratamientos sobre la planta madre tienen un gran efecto posterior al enraizamiento, ya que se producen plantas con mejor crecimiento (Moe, 1977). Sin embargo, Davis y Porter (1983) reportan que en varias especies estudiadas no encontraron mejoras significativas en el crecimiento, por lo que concluyen que el tratamiento con CO₂ a plantas madre solo reduce el tiempo necesario para obtener esquejes fuertes y bien enraizados, sin resultar en plantas más grandes.

2.5.10. Efecto del Enriquecimiento con CO₂ sobre el Desarrollo de la Raíz

Las raíces son raramente examinadas en experimentos con CO₂, por lo que se tiene una idea limitada de como la materia seca extra es usada por las plantas creciendo en ambientes enriquecidos (Acock y Pasternak, 1986). El enriquecimiento con CO₂ resulta normalmente en un incremento en el crecimiento de la raíz, ya que este órgano representa la mayor demanda de nuevos asimilados (Porter y Grodzinski, 1985).

Altas concentraciones de CO₂ resultan en aumentos sustanciales en el rendimiento de aquellos cultivos en los que el tejido de la raíz representa el órgano comercial; promediando los resultados encontrados en rábano y remolacha azucarera, la producción aumenta en 40% sobre las plantas no enriquecidas (Porter y Grodzinski, 1985).

Guadriaan y Ruiter (1983) reportan que en haba, álamo y cebada el crecimiento de las raíces es más pronunciado en plantas mantenidas con niveles altos de CO₂, pero que en otras especies como maíz y alfalfa, el desarrollo radical es suprimido. Estos autores explican que el cierre estomatal y disminución de la

transpiración inducidos por el CO_2 ocasionan que en los tejidos vegetales aéreos se presente un contenido de agua relativamente alto; cuando el estado hídrico de la planta es adecuado, solo una pequeña fracción de los asimilados fluye hacia la raíz, por lo que el crecimiento de esta es reducido.

2.5.11. Efecto del CO_2 sobre el Tallo

La longitud y grosor del tallo pueden incrementarse como respuesta al enriquecimiento con CO_2 . En crisantemo se han reportado incrementos significativos en la longitud; con 330 ppm el tallo mide 25.2 cm, mientras que con 1000 y 1200 ppm se eleva a 27.8 y 29.2 cm, respectivamente, lo que significa un incremento de 8 y 16% (Mortensen y Moe, 1983b). Heij y Lint (1987) encuentran resultados similares en la misma especie, pues señalan que con 900 ppm de CO_2 se obtiene un 7% de mayor longitud del tallo.

En rosas, se producen tallos de 53.6 cm en plantas mantenidas con 350 ppm de CO_2 , en tanto que con 700 ppm los tallos miden 57.1 cm (Mortensen y Moe, 1992), lo que significa un incremento cercano a 7%. Otros autores reportan para la misma especie aumentos de 20.9 y 47.4% en la longitud del tallo, cuando las plantas se enriquecen con 600 y 1200 ppm de CO_2 , respectivamente (Zeroni y Gale, 1988); cuando los tallos se originan sobre el tercer piso, los incrementos debido al enriquecimiento se mantienen pero en menor grado, pues con 600 ppm los tallos miden de 11 a 16% más que los de plantas no enriquecidas, mientras que con 1200 ppm el incremento es de 37%.

El peso específico del tallo en crisantemo se incrementa significativamente en plantas expuestas a 900 ppm de CO_2 , por lo que la firmeza del mismo es mejorada (Heij y Lint, 1987).

En rosal se ha obtenido un aumento en el diámetro de los tallos de plantas manejadas con CO_2 , pues con 350 ppm el diámetro fue de 5.2 mm, mientras que con 700 ppm se incrementa a 5.5 mm (Mortensen y Moe, 1992); los resultados de Zeroni y Gale (1988) no concuerdan con lo anterior, pues señalan que aunque observan incremento en la longitud del tallo, el peso seco y fresco disminuyen ligeramente, lo que significa que el diámetro se reduce gradualmente conforme avanza el crecimiento de las plantas. Sin embargo, Zieslin et al. (1986) encuentran que el peso específico de tallos en rosa se eleva con la iluminación artificial entre 28 y 56%, pero este aumento se duplica aún más si las plantas son enriquecidas con 1000 ppm de CO_2 ; explican que el aumento en el peso específico es debido a un aumento en el diámetro del tallo o a un aumento en la densidad de la madera. No se conoce si el aumento en la densidad de los tejidos son causados por cambios en el número de células y estructura, o son solo el resultado de la acumulación de carbohidratos (Acock y Pasternak, 1986).

El CO_2 también produce un incremento en la ramificación de los tallos. En rosal, una concentración de 600 ppm aumenta el número de brotes por rama en 15.3%, en tanto que con 1200 ppm el número aumenta un 50.5% (Zeroni y Gale, 1988). En cuanto a la formación de brotes basales, también existe respuesta al enriquecimiento; en plantas no expuestas a ambientes con niveles altos de CO_2 se desarrollan solo 0.33 basales por planta, mientras que en ambientes con 1000 ppm de CO_2 se producen 0.99 basales, lo que lógicamente se traduce en una mayor productividad de la planta (Zieslin et al., 1986).

Durante el invierno, en rosal algunos tallos fallan en producir flores por las condiciones de iluminación y temperatura reducidas; a estos brotes se les conoce como "ciegos". El

enriquecimiento con CO_2 ha probado ser una técnica que disminuye la producción de brotes ciegos, con la subsecuente mejoría en el rendimiento. En el cultivar Sonia se reduce en 32% la producción de ciegos durante el mes de Diciembre y 16% en Enero cuando las plantas son manejadas con 1000 ppm de CO_2 (Hand y Cockshull, 1975).

Zeroni y Gale (1988) también reportan disminuciones en brotes ciegos; con 600 ppm la reducción es de 25%, mientras que con 1200 ppm es de solo 16%. Señalan que con 1200 ppm en número de ciegos es mayor que con 600 ppm debido a que en la concentración más alta se produce una mayor brotación de ramas laterales, las cuales compiten por asimilados extra, necesarios para el desarrollo de la flor. Esta competencia desfavorece a algunos brotes, los cuales terminan por abortar. Sugieren que en la práctica este problema puede solucionarse podando los brotes extra y dejar un máximo de tres por basal.

En plantas para maceta son preferidas aquellas que mantienen un hábito compacto, sin tallos muy elongados. En *Kalanchoe* expuesto a niveles de 700 ppm de CO_2 la altura de la planta y del tallo floral crecen 1 cm más que las plantas no enriquecidas (Mortensen y Moe, 1992). Se sugiere que en casos como este debe evitarse el empleo del enriquecimiento con CO_2 , o bien, combinarlo con el uso de retardadores del crecimiento con el objeto de sostener únicamente los efectos benéficos del CO_2 (Mortensen y Moe, 1992).

2.5.12. Efecto del CO_2 sobre la Hoja

Niveles altos de CO_2 afectan el crecimiento, formación, tamaño y contenido de materia seca de las hojas. Se ha encontrado que el número de hojas se incrementa en plantas enriquecidas con CO_2 , como sucede en *Begonia x tuberhybrida* (Moe, 1985), *Begonia x hiemalis* (Mortensen y Ulsaker, 1985) y crisantemo (Mortensen y Moe, 1983b).

En crisantemo, se ha observado que plantas sometidas a niveles de 330 ppm de CO₂ desarrollan 16.1 hojas, y que al incrementarse la concentración a 1000 y 1600 ppm, se forman 17.0 y 17.1 hojas (Mortensen y Moe, 1983b). Heij y Lint (1987) reportan resultados que no concuerdan con lo anterior, pues señalan que se producen 24.6 hojas por planta cuando están sometidas a una concentración de 300 ppm, mientras que con 900 ppm las hojas producidas son 25.0.

En *Begonia x hiemalis* se forman 38.9 hojas en plantas expuestas a 330 ppm de CO₂, pero con concentraciones de 900 y 1500 ppm el número de hojas se eleva a 42.2 y 42.7, respectivamente (Mortensen y Ulsaker, 1985). Sin embargo, en el caso de *Begonia x tuberhybrida* (Moe, 1985) y *Begonia x hiemalis* (Mortensen y Ulsaker, 1985), el aumento en el número de hojas va acompañado de una disminución en el tamaño.

El peso específico de la hoja, expresado en mg de materia seca por cm² de área foliar, tiende a aumentar en plantas expuestas al CO₂; esto es debido a que reservas como el almidón, incrementadas por la activación de la tasa fotosintética, se acumulan en las células del mesófilo (Goudriaan y Ruiter, 1983). En haba y álamo se reportan aumentos en el peso específico de alrededor de 25% cuando las plantas se mantienen con 700 ppm de CO₂, mientras que en alfalfa el incremento es de 50% (Goudriaan y Ruiter, 1983). El incremento en el peso específico puede deberse también a un aumento en el grosor de las hojas (Bruggink, 1984).

El área foliar normalmente se incrementa cuando las plantas se mantienen en niveles altos de CO₂. En pepino cv "Pot Luck", de hábito compacto, se obtienen aumentos sustanciales en esta variable, pues en plantas expuestas a 1350 ppm el área foliar total obtenida fue de 3350 cm², en tanto que en plantas no enriquecidas

se obtienen 906 cm² (Kriedemann y Wong, 1984). En tomate el área foliar aumenta 27% con 800 ppm (Yelle et al., 1987), en haba es de 74% y en álamo de 45% (Goudriaan y Ruiter, 1983). En rosa cv "Sonia" el área foliar aumenta de 32.6 dm² con 320 ppm de CO₂ a 42.1 y 47.8 dm² con 600 y 1200 ppm, respectivamente (Zeroni y Gale, 1988).

Se ha sugerido que los aumentos en el área foliar se deben a que el CO₂ provoca mayor aumento en el peso fresco que en el peso seco, lo que implica que parte del crecimiento morfológico de hojas y tallos sean debidos al alargamiento celular por el contenido de agua, más que por la acumulación de materia seca. Esto se explica en base al aumento en el potencial hídrico de la hoja ocasionado por el CO₂, ya que bajo una mayor concentración de CO₂ la tasa fotosintética eleva el contenido de azúcares, reflejándose en un potencial osmótico más bajo. La combinación de un alto potencial hídrico con un bajo potencial osmótico produce una mayor contenido de agua en los tejidos, lo que finalmente promueve el crecimiento y expansión de la hoja (Zeroni y Gale, 1988).

El área foliar específica (AFE), expresada en dm² de área foliar por gramo de materia seca, se reduce conforme se incrementa la concentración de CO₂; en tomate, se reporta que con 100 ppm de CO₂ el AFE es de 2.92 dm²·g⁻¹, con 300 ppm disminuye a 1.83 y con 900 ppm a 1.53 (Khavari-Nejad, 1984). Estos resultados se deben a que las hojas tienen un mayor peso seco por unidad de superficie cuando son expuestas a ambientes enriquecidos.

Es raro encontrar reportes que señalen reducciones en el área foliar; Goudriaan y Ruiter (1983) mencionan que en alfalfa se presenta una disminución de 24% en el área foliar de plantas expuestas a niveles incrementados de CO₂.

Cultivos en los que las hojas representan el organo de importancia comercial, son ideales para la práctica del enriquecimiento con CO_2 , ya que son directamente afectadas por el aumento en la tasa fotosintética (Hand, 1984; Porter y Grodzinski, 1985). Tal es el caso de las lechugas, en las que se ha reportado que 1000 ppm producen piezas con aumentos en el peso de 25 a 40% (Hand, 1984).

2.5.13. El Enriquecimiento con CO_2 y la Productividad en Flores de Corte

La mayoría de los trabajos de investigación en este tema se han enfocado sobre cultivos florícolas de alto valor, como rosas, claveles y crisantemos (Porter y Grodzinski, 1985).

En clavel se han determinado incrementos en la producción en plantas expuestas a 1000 ppm de CO_2 , lo cual es ocasionado por el aumento en los brotes laterales (Holley, 1967; Holley et al., 1964). El empleo de la técnica del enriquecimiento es restringida por la necesidad de mantener una baja temperatura diurna en este cultivo, por lo que se requiere de ventilación frecuente (Hicklenton, 1988).

El mejoramiento en la calidad de las flores es la principal respuesta del crisantemo al enriquecimiento con CO_2 , con lo cual se presenta un incremento en el porcentaje de flores comerciales (Hicklenton, 1988). Se ha reportado que 1000 ppm de CO_2 aumentan en 11% la proporción de flores cortadas de calidad comercial, la vida postcosecha se incrementa en 4 días, y que el número de flores en los tipos spray aumenta 14% (Gardner, 1966). El tiempo a floración se reduce en esta especie debido a que el período de días largos puede reducirse sin perjudicar la altura de la planta (Hicklenton, 1988). En el caso de los crisantemos para maceta, el beneficio del

CO₂ consiste en el adelanto de la floración hasta en una semana durante los meses de invierno (Gardner, 1966).

En rosa cv "Sonia" se ha observado que la producción de flores aumenta de 11.8 a 16.8 flores por planta por ciclo cuando las plantas son mantenidas con niveles de 600 ppm de CO₂; si el nivel se incrementa hasta 1200 ppm, la producción de flores aumenta a 18.2 (Zeroni y Gale, 1988). También se ha encontrado que las flores con calidad comercial se elevan en 23% durante los meses de Diciembre a Abril, cuando las plantas son expuestas a 1000 ppm de CO₂ (Hand y Cockshull, 1975). El aumento en la producción es debido a que se reduce la presencia de brotes ciegos y a la mayor capacidad de ramificación de los tallos (Hand, 1984; Zeroni y Gale, 1988). No se ha detectado que el enriquecimiento adelanta la floración en rosas; Mortensen y Moe (1992) mencionan que con 350 ppm de CO₂ se obtiene la floración en 50.7 días, mientras que con 700 ppm es a los 50.0.

En gerbera se ha descubierto que existe una marcada respuesta diferencial entre los cultivares al enriquecimiento con CO₂. En "Appelbloesem" expuesta a 300-400 ppm se obtienen 90 flores, mientras que al aumentar la concentración a 1200-1600 ppm la producción alcanza 130 flores; si la concentración continúa incrementándose, hasta llegar a 2200-3400 ppm, el rendimiento disminuye. En "Marleen" el rendimiento más alto se produce con 500-800 ppm de CO₂, con 70 flores, pues con concentraciones mayores la producción baja a 55 y 25 flores con 1200-1600 y 2200-3400 ppm, respectivamente. En los cultivares "Gosta" y "Verónica" no se encontró respuesta al enriquecimiento con CO₂, pues el rendimiento varía entre 70 y 80 flores en las concentraciones ya mencionadas (van Berkel, 1983).

2.5.14. El Enriquecimiento con CO₂ sobre Plantas en Maceta

La factibilidad de emplear el enriquecimiento con CO₂ en la producción comercial de flor de nochebuena es cuestionable (Hicklenton, 1988). Por el lado positivo, la maduración es acelerada en 2 semanas con 831 ppm y el diámetro de brácteas aumenta 8% (Goldsberry, 1965); Widmer et al. (1967) y Widmer y Seager (1969), encuentran resultados similares con 1000 ó 2000 ppm. El problema radica en que niveles altos de CO₂ producen un aumento en la longitud del tallo además de desordenes nutricionales en las hojas (Goldsberry, 1965), reduciendose la calidad del producto. Se sugiere que mediante la aplicación de retardadores del crecimiento puede controlarse la altura y poner más atención en la fertilización para mantenerla en los niveles adecuados (Hicklenton, 1988).

En violeta africana se reporta que altas concentraciones de CO₂ producen más flores por planta con 1500 ppm (Munch y Leinfelder 1967; Schickedanz et al., 1968), además de otras características favorables como un follaje verde más oscuro, número de hojas, diámetro y peso seco (Schickedanz et al., 1968).

En anturio para maceta se han realizado algunos trabajos en los que queda demostrado que niveles de 600 y 900 ppm de CO₂ mejoran la calidad y reducen el tiempo para la obtención de plantas comerciales (Schmidt, 1986; Schimdt y Lauterbach, 1984).

2.5.15. Daños Ocasionados por el Enriquecimiento con CO₂

Elevados niveles de CO₂ producen ciertas anormalidades en las plantas, entre las que se pueden citar: enrollamiento de las hojas (Wolts, 1968; Nagoaka et al., 1974; Madsen, 1974; Walla y Kristoffersen, 1974; Mortensen, 1987; Tripp et al., 1991), clorosis (van Berkel et al., 1975; van Berkel, 1983; Jolliffe y Liu, 1986;

Peet et al., 1986; Mortensen, 1987), necrosis (van Berkel, 1983; Mortensen, 1987), muerte de hojas (van Berkel, 1983), deficiencias de nutrientes (Sprague, 1964; Guadriaan y Ruiter, 1983; Tripp et al., 1991a) y coloraciones anormales (Nagoaka et al., 1974).

Cuando el aumento en la concentración del CO₂ se obtiene mediante la combustión de derivados del petróleo se desarrollan también problemas sobre las hojas, debido a los residuos tóxicos que se generan (van Berkel, 1984); sin embargo, aún empleando CO₂ puro, se han reportado daños presentes en concentraciones de 1500 a 2870 ppm (Heij et al., 1984).

Se han clasificado los daños en tres clases; el primer tipo son los derivados de un exceso de almidón en los cloroplastos y una disminución en la tasa fotosintética, lo cual ocasiona enrollamientos y clorosis o necrosis de hojas viejas. El segundo tipo comprende a los daños que no se derivan de un exceso de almidón y que muestran clorosis seguida de necrosis en las hojas más viejas; el tercero se refiere a la clorosis y necrosis presentes en hojas jóvenes, que recién han completado su desarrollo (van Berkel, 1984).

Entre las explicaciones que se sostienen como causas del daño ocasionado en las hojas de plantas mantenidas en ambientes enriquecidos se mencionan: la temperatura de la hoja, el aumento en el contenido de almidón y una disminución de los nutrientes foliares. La disminución en la conductancia y aumento en la resistencia provocados por el cierre estomatal, producen una caída en la transpiración, lo cual se refleja en un aumento en la temperatura de la hoja (van Berkel, 1975; Mortensen, 1987); la excesiva temperatura finalmente produce el rompimiento de la molécula de la clorofila y en consecuencia aparece la clorosis (van Berkel, 1975).

En tomate, la decoloración foliar semeja deficiencias de elementos como el potasio, manganeso y magnesio (Sprague, 1964). El potasio es el elemento que se reduce significativamente, y se ha observado una estrecha relación entre el grado de deformación de las hojas y la carencia de este nutriente (Tripp et al., 1991a). Incluso, aspersiones foliares con 7 mM de KH_2PO_4 disminuye la severidad del problema; la efectividad de tales aspersiones se debe a que el potasio es removilizado desde las hojas viejas hacia los frutos en plantas creciendo con alta concentración de CO_2 , lo que causa su carencia en esas hojas (Tripp et al., 1991a). En crisantemo los síntomas de daño semejan deficiencia de magnesio (Walla, 1974), mientras que en papa parecen de potasio (Guadriaan y Ruiter, 1983).

En la mayoría de los cultivos la deformación foliar se atribuye al desarrollo de altos contenidos de almidón. En tomate (Madsen, 1974), papa (Guadriaan y Ruiter, 1983) y crisantemo (van Berkel, 1984) se encuentra que altos niveles de CO_2 provocan la formación de gránulos de almidón mucho más grandes, lo cual comprime los grana y daña a los cloroplastos, ocasionando su rompimiento.

Si el exceso de almidón es la causa de la deformación foliar, cualquier tratamiento que altere su concentración puede también afectar la deformación. Entre estos tratamientos se encuentra la manipulación de las relaciones fuente-demanda, diferencias entre cultivares y aumento en la temperatura nocturna, la cual incrementa la respiración (Tripp et al., 1991b).

Wolts (1968) señala que la acumulación de almidón en las hojas viejas se debe a la baja capacidad de demanda de asimilados, pues demuestra que la remoción de brotes vegetativos tiernos y flores

causan un rápido y severo enrollamiento. Tripp et al. (1991b) reducen la fuerza de la demanda en plantas de tomate mediante la remoción de frutos y el empleo de contenedores pequeños, los cuales limitan el desarrollo de la raíz, favoreciendo así la translocación y acumulación de almidón en las hojas. La remoción de frutos no tuvo efecto sobre el contenido de almidón en las hojas, aunque la reducción del tamaño de las bolsas sí produjo un aumento. Estos autores señalan entonces que la reducción en la demanda no se asocia con la deformación foliar, por lo que no es sostenible la hipótesis de que el almidón sea la causa de esta.

El incremento en la temperatura nocturna tampoco mostró efectos sobre la deformación foliar y el contenido de almidón en tomate (Tripp et al., 1991b). Parece ser que las diferencias entre cultivares sí tienen efecto sobre la severidad de la deformación, pues con concentraciones de 1000 ppm de CO₂ el enrollamiento es más grave en "Michigan-Ohio" que en "Laura", siendo que a concentraciones de 350 ppm el daño es similar entre ambos (Tripp et al., 1991b). A pesar de la aparentemente desfavorable deformación foliar, se ha encontrado una correlación estrecha y directa entre el grado de enrollamiento y el rendimiento de fruto, con $r = 0.85$, de tal modo que en los genotipos que parecían más disfuncionales y deformados se encuentra una mayor producción (Tripp et al., 1991a).

El desarrollo de los frutos en tomate representa una fuerte demanda metabólica, lo que causa que en hojas viejas, en las que la fotosíntesis es baja, se mantenga la exportación de asimilados a partir del carbón existente en ellas, para sostener la demanda. Esto trae un cambio en la distribución de nutrientes y asimilados desde la raíz hacia el fruto, por lo que al final de un ciclo de cultivo completo la masa radical se disminuye drásticamente. La disminuída masa radical produce una disminución en la absorción de

nutrientes, por lo que elementos móviles como el nitrógeno y el potasio son transportados desde las hojas viejas hacia el órgano en desarrollo, resultando en deformaciones foliares y deficiencia de nutrientes (Tripp et al., 1991a).

Los resultados de Tripp et al. (1991b) no sostienen la hipótesis de que el aumento en el contenido de almidón sea el causante de la deformación foliar, por lo que tal vez el enriquecimiento con CO_2 afecte a ambos mediante mecanismos separados.

2.5.16. Estrategias de Aplicación del CO_2

Durante el invierno y primavera la intensidad luminosa que se presenta una hora después del amanecer y una hora antes del atardecer, es solo el 10 al 20% de la que se encuentra al mediodía (Lawrence, 1963), por lo que se esperaría que la actividad fotosintética sea reducida después del amanecer y antes del atardecer (Calvert y Slack, 1976). Por lo anterior, es cuestionable el enriquecimiento durante todo el tiempo existente entre el amanecer y atardecer, o si es posible obtener respuestas equivalentes si el período es más corto, con la consecuente reducción de insumos (Calvert y Slack, 1976).

En experimentos con tomate, el período de enriquecimiento fue reducido en 87.5, 75, 62.5 y 50% del día, pero además suministrado ya sea al amanecer o antes del atardecer. Conforme se reduce el tiempo de enriquecimiento el número de frutos disminuye, pero más acentuadamente si el CO_2 se aplicó antes del atardecer. Esto afectó el rendimiento total de fruto, pues en contraste con el enriquecimiento suministrado todo el día, la reducción en el período de aplicación provoca la caída de la producción desde un 2 hasta un 12%; en forma similar, la reducción en el rendimiento es

más severa si el período de enriquecimiento es antes del atardecer (Calvert y Slack, 1976).

Por lo anterior, resulta claro que es más favorable el enriquecimiento parcial si es aplicado durante la mañana que si se suministra en la tarde. Esta respuesta tiene tres probables explicaciones:

a).- El promedio de intensidad de la radiación solar puede ser más elevado durante la mañana que durante la tarde; como resultado, las plantas no enriquecidas durante una parte de la mañana deben haber estado en desventaja en comparación con las que recibieron un período de enriquecimiento similar que haya iniciado desde temprano, por lo que tuvieron la oportunidad de realizar una tasa fotosintética más elevada.

b).- La duración efectiva del enriquecimiento es desigual, ya que el final del período con niveles aumentados de CO_2 es seguido por un período de disminución de la concentración hasta alcanzar el nivel ambiental. Cuando el enriquecimiento inicia al amanecer y finaliza antes del atardecer, las plantas pueden obtener algún beneficio de la concentración más alta que la ambiental que existe durante el período de disminución, ya que esto sucede durante la parte luminosa de la tarde. En cambio, cuando el enriquecimiento finaliza al atardecer, la disminución en la concentración del CO_2 tiene lugar en la oscuridad, cuando las plantas no pueden obtener algún beneficio.

c).- La gradual elevación en el contenido de almidón, que conlleva a una progresiva reducción en la eficiencia fotosintética, favorece obviamente los tratamientos que inician al amanecer, cuando el contenido de almidón es bajo (Calvert y Slack, 1976).

Observaciones similares son realizadas por Mortensen y Moe (1983a), quienes mencionan que el enriquecimiento con CO_2 es más benéfico si se aplica desde el inicio del día. Lo anterior lo sostienen ya que en crisantemo desarrollado en días largos, la tasa fotosintética se incrementa rápidamente en un lapso de una hora de luz, en la que se llega al 90% de la fotosíntesis máxima; en plantas creciendo en días cortos la tasa fotosintética alcanzó el 95% de su valor máximo 1.5 horas después de iniciar el día.

Con el objeto de evitar la adaptación fotosintética por exposiciones prolongadas por largo tiempo a ambientes enriquecidos con CO_2 , se ha sugerido que las aplicaciones intermitentes pudiesen disminuir el problema y contribuir a reducir los costos de producción. En crisantemo se ha encontrado que el peso seco luego de 4 semanas de exposición a niveles altos de CO_2 no se reduce significativamente cuando se suministran 1000 ppm en períodos de una hora con y otra hora sin enriquecimiento, al compararse con el enriquecimiento continuo (Mortensen, 1984). Sin embargo, en violeta africana el enriquecimiento continuo produce un peso seco significativamente mayor que el intermitente (Mortensen, 1984). Cuando los experimentos se llevaron hasta la floración en ambas especies, el enriquecimiento continuo produce generalmente mejores resultados que el intermitente, por lo que se recomienda aplicar el CO_2 siempre en forma continua; sin embargo, es necesario tomar en consideración cuestiones de tipo económico (Mortensen, 1986).

MATERIALES Y METODOS

3.1. UBICACION DEL EXPERIMENTO

El presente trabajo se llevó a cabo en un invernadero particular con la colaboración de productores cooperantes, ubicados en la localidad de Xocotlán del municipio de Texcoco, Estado de México. El invernadero fue del modelo omnitunnel con cubierta de polietileno.

3.2. MATERIAL VEGETAL

Las plantas empleadas en este estudio fueron adquiridas de la compañía holandesa Nic van der Knaap, seleccionándose el cultivar "Tropical" por la alta demanda que de él existe. Las plantas adquiridas tenían una longitud de 20 a 25 cm de altura, pero al momento de iniciar las aplicaciones de CO_2 alcanzaban una longitud de 30 a 35 cm, contando con 4 a 7 hojas. La empresa Nic van der Knaap maneja su producto de tal forma que cada una de las plantas está en realidad formada por dos individuos, por lo que en la práctica se utilizaron dos plantas por "mata".

El cultivar Tropical se caracteriza por poseer espatas color rojo y espádices blancos cuando maduran; los lóbulos de la espata se reflejan en su borde hacia la superficie adaxial y las nervaduras son prominentes; presenta un ápice reducido y de un color más claro que el resto de la espata. Se reporta que este cultivar puede alcanzar una longitud de la espata de 12 a 14 cm y una producción de 66 flores por metro cuadrado al año, bajo condiciones de cultivo en Holanda.

3.3. APLICACION DEL CO_2

El CO_2 , con una pureza del 99.97%, se aplicó a la atmósfera del invernadero en forma gaseosa; éste se adquiría en cilindros

especiales de 25 Kg. Para el control de la concentración de CO_2 , del cilindro el gas se inyectaba hacia el invernadero a través de unos reguladores de presión, una válvula solenoide encendida mediante un reloj programador (timer), y finalmente por un flujómetro, el cual controlaba la cantidad de gas que se desea salga hacia el invernadero.

Para determinar un flujo constante de CO_2 que permitiera obtener las concentraciones a evaluar, se efectuó un ensayo en el cual se abría el flujómetro y se cuantificaba los niveles de CO_2 que se alcanzaba dentro del invernadero con un analizador de gases en el espectro infrarojo (IRGA) marca LICOR-6200; una vez lograda la concentración deseada el flujómetro se mantenía estable, sin apertura o cerrado posterior. Esta operación se repetía cada 7 días con el objeto de ir compensando la creciente demanda de CO_2 al desarrollarse las plantas y así mantener uniforme las concentraciones.

Para evitar que el CO_2 aplicado a algunas parcelas se difundiera hacia otras ocasionando una concentración diferente, estas fueron aisladas mediante la construcción de un mini-túnel, dentro del cual se ubicaron los tratamientos que recibirían el mismo nivel de CO_2 . Los mini-túneles se cubrieron con polietileno calibre 600 y midieron 1.5 m de ancho, por 2.0 m de altura y 20 m de longitud.

Con objeto de lograr una distribución uniforme del CO_2 dentro de los mini-túneles se colocó un ventilador casero para que provocase movimientos de aire y una ligera turbulencia para facilitar la homogenización en la concentración del CO_2 , la cual fue bastante aceptable, ya que ésta no mostró una gran variación a lo largo del túnel.

Los tratamientos de CO₂ estudiados son los que se enumeran en seguida:

- 1) Testigo. No se aplicó CO₂, las plantas sólo se mantuvieron con los niveles normales dentro del invernadero. El tratamiento testigo también fue aislado con un mini-tunel.
- 2) 600 ppm. Esta concentración se obtuvo mediante un flujo de $50 \pm 10 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$, aplicado desde las 7:00 AM hasta las 5:30 PM.
- 3) 1200 ppm. Se obtuvo con un flujo de $200 \pm 25 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$, aplicado a las mismas horas que el tratamiento anterior.

Las aplicaciones de CO₂ iniciaron el 10 de Noviembre de 1994 y se mantuvieron hasta el 10 de Mayo de 1995.

3.4. FERTILIZACION

La fertilización mineral inició 3 semanas después de comenzar la aplicación de CO₂ y se realizó mediante la dilución de los fertilizantes en el agua de riego; todos los riegos se efectuaban con la solución nutritiva.

Las soluciones a estudiar consistieron en 3 factores: el factor N fue la dosis de nitrógeno (N) con dos niveles, el nivel n_0 con 130 ppm y el nivel n_1 con 200 ppm. El factor P fue la dosis de fósforo (P) con dos niveles; el nivel p_0 con 30 ppm y el nivel p_1 con 50 ppm. El factor K fue la dosis de potasio, con dos niveles; el nivel k_0 con 180 ppm y el nivel k_1 con 270 ppm. Las combinaciones de los dos niveles de cada uno de los tres factores da como resultado la formación de ocho combinaciones, las cuales se enumeran en seguida:

- 1).- 130 ppm N + 30 ppm P + 180 ppm K ($n_0 p_0 k_0$),
- 2).- 130 ppm N + 30 ppm P + 270 ppm K ($n_0 p_0 k_1$),
- 3).- 130 ppm N + 50 ppm P + 180 ppm K ($n_0 p_1 k_0$),

- 4).- 130 ppm N + 50 ppm P + 270 ppm K ($n_0 p_1 k_1$),
- 5).- 200 ppm N + 30 ppm P + 180 ppm K ($n_1 p_0 k_0$),
- 6).- 200 ppm N + 30 ppm P + 270 ppm K ($n_1 p_0 k_1$),
- 7).- 200 ppm N + 50 ppm P + 180 ppm K ($n_1 p_1 k_0$),
- 8).- 200 ppm N + 50 ppm P + 270 ppm K ($n_1 p_1 k_1$).

Los tratamientos anteriores se estudiaron interactuando con los niveles de CO_2 . El pH de todas las soluciones se manejaba tendiente hacia la acidez; éste fue disminuido mediante el empleo de ácido sulfúrico (H_2SO_4) en caso de ser necesario.

3.5. LABORES DE CULTIVO

Los contenedores en donde se trasplantaron los anturios consistieron en bolsas de polietileno negro calibre 600, las cuales medían 40 cm de ancho por 45 cm de largo. Las bolsas fueron perforadas en la base para permitir el drenaje de la solución.

El sustrato utilizado fue grava de tezontle, un material fácilmente disponible en la región, el cual es extraído de minas de origen volcánico. A cada uno de los contenedores se les agregó de 10 a 11 litros del sustrato, previo cribado para eliminar la arena.

El trasplante se realizó el 15 de Mayo de 1994; éste se efectuó colocando la planta sobre el sustrato y, cuidando de mantener bien distribuidas las raíces, se fue depositando el resto del tezontle hasta alcanzar el volumen de 10 a 11 litros.

Los contenedores se colocaron en tinas de 1 m de ancho con pasillos de 0.8 m. La distancia entre plantas y entre hileras fue de 35 cm, obteniéndose una densidad de plantación de 6 plantas por m^2 . Los riegos iniciaron inmediatamente después del trasplante y se

aplicaron una vez al día inicialmente, pero posteriormente se aplicaron 2 a 3 veces por semana.

En relación a las variables ambientales, los anturios fueron manejados lo más cercano posible a lo recomendado por la literatura. La temperatura mínima fue de 10°C en el lugar más frío del invernadero, en tanto que la máxima oscilaba entre 25 y 35°C ; puesto que el experimento se realizó durante fines de otoño e invierno, fue necesario mantener una temperatura mínima adecuada mediante un calefactor automático dentro del invernadero. La humedad relativa se sostuvo entre un 40 y 85% mediante riegos al pasillo y al follaje de las plantas. El sombreado fue de un 75% y se logró mediante encalado de la cubierta plástica del invernadero; con el sombreado se obtuvo un promedio de $178\ \mu\text{mol de fotones}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

Entre los problemas parasitológicos destacaron la presencia de moluscos y la antracnosis (*Colletotrichum gloeosporoides*). El primero se controló mediante aplicaciones de cal al piso, en tanto que la antracnosis fue manejada con aplicaciones de benomyl, mancozeb y clorotalonil. Se realizaron aplicaciones preventivas de folimat y temik contra los trips, áfidos y nemátodos, y de fosetil aluminio, banrot y terramicina agrícola contra enfermedades sistémicas, *Pythium* y la bacteriosis (*Xanthomonas dieffenbachiae*), respectivamente.

3.6. DISEÑO EXPERIMENTAL

Las soluciones nutritivas fueron distribuidas en un diseño en bloques al azar con 6 repeticiones. La unidad experimental consistió en 3 macetas; se tienen 8 soluciones, por lo que se cuenta con 48 unidades experimentales y 144 plantas.

Se construyeron 3 mini-túneles, correspondiendo cada uno a una concentración de CO_2 ; la asignación de las concentraciones del gas

carbónico se efectuó al azar. En cada mini-túnel se formaron seis bloques de ocho unidades experimentales, a las cuales en forma aleatoria, se les asignó las ocho soluciones nutritivas. Los bloques se consideran anidados en las concentraciones de CO_2 .

El modelo que se utilizó para explicar las observaciones a nivel de unidad experimental fue:

$$Y_{ijklm} = \mu + N_i + P_j + NP_{ij} + K_k + NK_{ik} + PK_{jk} + NPK_{ijk} + CO_{2\ l} + NCO_{2\ il} + PCO_{2\ jl} + KCO_{2\ kl} + NPCO_{2\ ijl} + NKCO_{2\ ikl} + PKCO_{2\ jkl} + NPKCO_{2\ ijk} + B_{(1)m} + \epsilon_{ijk(1)m}$$

donde,

μ es la media poblacional,

N_i es el efecto del nivel i de nitrógeno,

P_j es el efecto del nivel j de fósforo,

NP_{ij} es el efecto de la interacción del nivel i de nitrógeno con el nivel j de fósforo,

K_k es el efecto del nivel k de potasio,

NK_{ik} es el efecto de la interacción entre el nivel i de nitrógeno y el nivel k de potasio,

PK_{jk} es el efecto de la interacción entre el nivel j de fósforo y el nivel k de potasio,

NPK_{ijk} es el efecto de la interacción entre el nivel i de nitrógeno, el nivel j de fósforo y el nivel k de potasio,

$CO_{2\ l}$ es el efecto del nivel l de bióxido de carbono,

$NCO_{2\ il}$ es el efecto de la interacción entre el nivel i de nitrógeno y el nivel l de CO_2 ,

$PCO_{2\ jl}$ es el efecto de la interacción entre el nivel j de fósforo y el nivel l de CO_2 ,

$KCO_{2\ kl}$ es el efecto de la interacción entre el nivel k de potasio y el nivel l de CO_2 ,

$NPCO_{2\ ijl}$ es el efecto de la interacción entre el nivel i de nitrógeno, el nivel j de fósforo y el nivel l de CO_2 ,

$NKCO_2_{ikl}$ es el efecto de la interacción entre el nivel i de nitrógeno, el nivel k de potasio y el nivel l de CO_2 ,

$PKCO_2_{jkl}$ es el efecto de la interacción entre el nivel j de fósforo, el nivel k de potasio y el nivel l de CO_2 ,

$NPKCO_2_{ijkl}$ es el efecto de la interacción entre el nivel i de nitrógeno, el nivel j de fósforo, el nivel k de potasio y el nivel l de CO_2 ,

$B_{(l)m}$ es el efecto del bloque m anidado en el nivel l de CO_2 ,

$\epsilon_{ijk(l)m}$ es el error experimental.

Para cada variable respuesta la información obtenida fue sometida a un análisis de varianza realizado con base en el modelo utilizado para representar la situación experimental. Este se procesó en el paquete estadístico SAS, el cual también se empleó para la comparación de promedios. Dicha comparación se efectuó mediante la prueba de Tukey con $\alpha \leq 0.05$. El análisis de varianza se realizó en base al modelo ya mencionado, sin embargo, en función de los objetivos de la presente investigación, las interacciones que se tomaron en cuenta solamente fueron: $CO_2 * N$, $CO_2 * P$ y $CO_2 * K$. Fue determinado el coeficiente de correlación lineal de Pearson entre las variables estudiadas, así como su nivel de significancia.

3.7. VARIABLES RESPUESTA

3.7.1. Efecto del CO_2 sobre el Crecimiento

En esta parte del trabajo se estudió el efecto de las dosis de CO_2 aplicadas sobre la tasa de desarrollo de las flores y hojas en anturio. En cada uno de los 3 tratamientos con CO_2 , testigo, 600 y 1200 ppm, se seleccionaron 10 plantas al azar, en las cuales se cuantificó el desarrollo del botón floral y de la hoja que se generaba después de este.

El botón floral fue medido en cuanto fue visible, al emerger

entre la hoja formadora y la estípula. Se midió inicialmente la longitud total del botón, pero en cuanto fue posible la mediciones se hacían sobre el pedúnculo y la espata en desarrollo. Estando en desarrollo el botón, aparece una nueva hoja, de la cual se tomó información sobre el desarrollo de su pecíolo y limbo.

Los muestreos fueron realizados cada 10 días después de la emergencia del botón o de la hoja y terminaron una vez que el crecimiento hubiese cesado. La información obtenida se analizó mediante un análisis de varianza y en caso de obtenerse significancia las medias se compararon mediante la prueba de Tukey con $\alpha \leq 0.05$.

3.7.2. Efecto del CO₂ Sobre Algunos Parámetros Fisiológicos

Empleando el analizador infrarojo de gases (IRGA) marca LICOR modelo 6200, se obtuvo información sobre la tasa de fotosíntesis neta, la transpiración, la concentración de CO₂ interna, la conductancia y resistencia estomatal. La eficiencia en el uso del agua se estimó mediante la división de la fotosíntesis neta observada entre la tasa de transpiración obtenida. Para ello se muestrearon 10 plantas al azar dentro de cada uno de los 3 tratamientos de CO₂; las mediciones se realizaron a los 15, 28, 61, 95, y 129 días después de iniciar las aplicaciones del gas carbónico. Las lecturas se realizaron sobre una hoja completamente desarrollada y que mostrase un color verde oscuro, ya que esto es interpretado como madurez completa (Jinwei y Paull, 1990). Para la determinación de la relación existente entre la concentración interna y la fotosíntesis fueron seleccionadas las observaciones efectuadas cuando la temperatura ambiental fue de 26 a 28⁰ C; con dichas observaciones se realizó un análisis de regresión de tercer grado, el cual proporcionó el mejor ajuste entre los datos.

3.7.3. Efecto de la Fertilización con NPK e Incrementos en CO₂ sobre la Hoja, Rendimiento y Calidad de Flor

En el caso de las hojas, se estudiaron 3 variables; el peso fresco y seco de las mismas, además del área foliar. El peso fresco se cuantificó inmediatamente después de cortar la hoja y fue separado en peso del pecíolo y peso del limbo. Una vez determinado el peso fresco, el pecíolo y el limbo fueron secados en una estufa a 80⁰ C por 48 horas, y posteriormente se determinó el peso seco. El área foliar se determinó con el integrador Area Measurement System marca Delta-T Devices LTD. Con los datos de peso seco y área foliar se calculó el área foliar específica, dividiendo el primero entre el segundo; de forma similar, el peso específico del pecíolo se calculó dividiendo su peso seco entre la longitud.

Siguiendo la misma técnica que en la hoja, se determinó el peso fresco y seco del pedúnculo floral, así como su longitud y diámetro basal; el peso específico del pedúnculo se estimó de igual forma que el del pecíolo de la hoja. De la espata se determinaron el peso fresco y seco, su longitud y ancho, así como la superficie con el integrador de área; el peso específico de la espata se estimó dividiendo el peso seco entre la superficie obtenida. Del espádice de la inflorescencia se determinaron las siguientes variables: peso fresco, peso seco, longitud y diámetro. Todas las variables relacionadas con el contenido de materia seca y las dimensiones del pedúnculo, espata y espádice, son consideradas como parámetros relacionados con la calidad de la flor.

El rendimiento se contabilizó en número total de flores por planta producidas en un período de 6 meses.

RESULTADOS Y DISCUSION

4.1. EFECTO DEL CO₂ SOBRE LA FISIOLOGIA

4.1.1. Fotosíntesis Neta

La respuesta fotosintética del anturio al aplicarle altos niveles de CO₂ en el ambiente se presenta en la Figura 1. La primer lectura se realizó el 25 de Noviembre de 1994, esto es, 15 días después del inicio de la inyección del CO₂; como se aprecia en el Cuadro 1, en esta fecha no existen diferencias significativas entre los tratamientos con 600 y 1200 ppm de CO₂ en comparación con el testigo ($P > 0.05$), aunque es notorio que las plantas sometidas a 1200 ppm mostraron una fotosíntesis neta superior en 33.8% a la mostrada por el testigo sin CO₂ adicional. En el caso de las plantas expuestas a 600 ppm el incremento sobre el testigo fue de 8.3%.

El hecho de que no exista significancia en la diferencia entre los tres niveles de CO₂ se debe a que la calefacción del invernadero funcionó por más tiempo en los meses de Noviembre a Enero, ya que en éstos prevalecieron bajas temperaturas nocturnas. La excesiva combustión generó altos niveles de CO₂ en el tratamiento testigo, afectándose de esta manera la fotosíntesis de las plantas sometidas a un tratamiento en el que supuestamente se manejarían concentraciones de alrededor de 350 ppm. La concentración osciló entre 400 y 450 ppm en el tratamiento sin CO₂ adicional.

Veintiocho días después del inicio de la aplicación del CO₂ los resultados señalan que la fotosíntesis neta mostrada por plantas expuestas a 1200 ppm es significativamente mayor a la obtenida en las plantas testigo ($P \leq 0.05$), siendo la diferencia equivalente a un 42.9%. En las plantas expuestas a 600 ppm la fotosíntesis neta fue 21.6% mayor a la mostrada por el testigo,

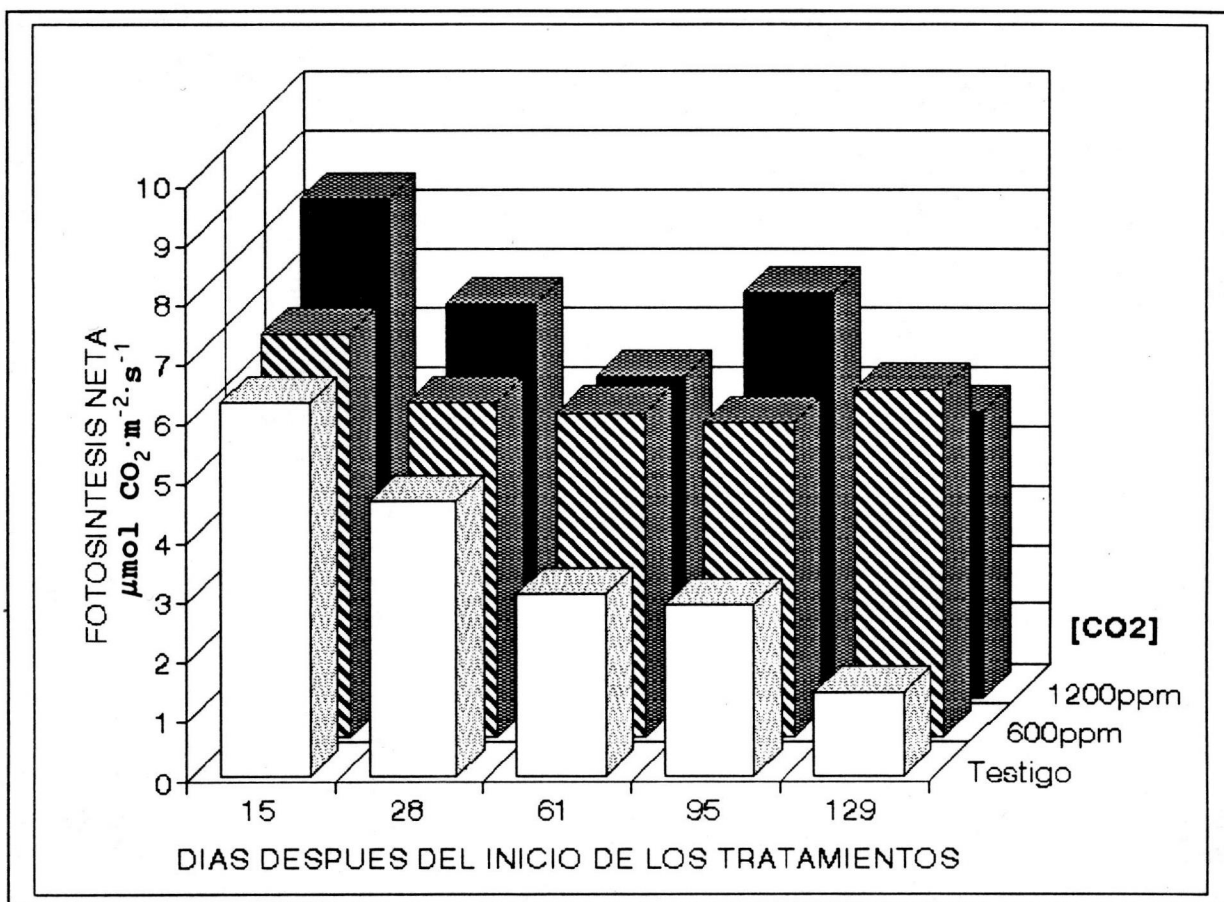


Figura 1. Efecto del incremento en la concentración de CO_2 atmosférico sobre la tasa fotosintética en plantas de anturio *Anthurium x cultorum* cv Tropical en cinco fechas de muestreo. Cada barra representa el promedio de 10 mediciones.

aunque en este caso la diferencia no es significativa estadísticamente ($P > 0.05$).

Cuadro 1. Efecto del incremento en la concentración del CO_2 atmosférico sobre la fotosíntesis neta ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) en cinco fechas de muestreo en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂ (ppm)	DIAS DESPUES DEL INICIO DE LA APLICACION DEL CO ₂					
	15	28	61	95	129	Media
Testigo	6.26a	4.62 b	3.07 b	2.86 c	1.38 b	3.64 b
600	6.78a	5.62ab	5.45a	5.28 b	5.83a	5.79a
1200	8.37a	6.60a	5.39a	6.80a	4.80a	6.39a

Promedios seguidos por la misma letra indica diferencias no significativas al nivel del 0.05 de confianza.

En el mes de Enero, 61 días después de iniciar la inyección del CO_2 , la fotosíntesis alcanzada por las plantas que crecieron en atmósferas enriquecidas con el gas carbónico fue significativamente mayor que la obtenida por el testigo ($P \leq 0.05$), siendo la diferencia de aproximadamente 76.5%.

A los 95 días, la fotosíntesis descendió marcadamente, llegando a niveles de $2.86 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, por lo que los tratamientos con 600 y 1200 ppm de CO_2 mantuvieron una fotosíntesis neta significativamente superior al promedio obtenido por las plantas sin CO_2 ($P \leq 0.05$); con 600 ppm la fotosíntesis fue 84.8% más alta que el testigo, en tanto que con 1200 ppm el incremento fue de 138.0%. En el mes de Marzo, 129 días posteriores al inicio de la aplicación del CO_2 , la diferencia entre los tratamientos con gas carbónico y el testigo fue mucho mayor, puesto que con 600 ppm la fotosíntesis se triplicó, mientras que con 1200 ppm el incremento fue de 247.5% ($P \leq 0.05$).

Es claro que la fotosíntesis mostrada por las plantas testigo fue muy elevada en las primeras tres mediciones realizadas, aunque en las dos últimas lecturas decreció en forma drástica (Figura 1). En las primeras mediciones la fotosíntesis de plantas sin CO₂ adicional fue entre 3.068 y 6.255 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; Dai y Paull (1990) han reportado que para el cultivar Kaumana de anturio, en hojas maduras, la fotosíntesis es de $2.39 \pm 0.2 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, por lo que queda claro lo elevado de los resultados obtenidos. En las dos lecturas finales la fotosíntesis de las plantas testigo fue de 2.857 y 1.381 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, lo cual puede considerarse como un nivel normal para la especie, considerando lo señalado por Dai y Paull (1990).

Promediando los resultados obtenidos en los cinco muestreos, la fotosíntesis en el tratamiento sin CO₂ adicional fue de 3.636 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, mientras que en las plantas mantenidas con 600 ppm se eleva a 5.798 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; con 1200 ppm la fotosíntesis se incrementa hasta 6.393 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (Cuadro 1). En términos relativos, la concentración de 600 ppm estimuló un aumento del 59.2% en la fotosíntesis, en tanto que con 1200 ppm el aumento es de 75.8%, por lo que se puede concluir que el enriquecimiento con CO₂ incrementa significativamente la tasa fotosintética en el cultivar Tropical de anturio ($P \leq 0.05$), sin que estadísticamente exista diferencia entre estos dos niveles de gas carbónico, aunque con una ligera ventaja en lo obtenido con 1200 ppm ($P > 0.05$) (Cuadro 1).

Al ser el CO₂ una importante materia prima para el proceso fotosintético, se asume que los efectos del enriquecimiento con este gas sobre la productividad y desarrollo de las plantas son causados principalmente por un incremento en la tasa fotosintética (Gaastra, 1966; Heins et al., 1984). El aumento en la fotosíntesis

se debe a que una mayor concentración del CO₂ en el ambiente genera un gradiente más alto del CO₂ existente entre el aire y el sitio de carboxilación de la hoja; dicho gradiente es considerado como una de las fuerzas que conducen a la fotosíntesis hacia una actividad más acelerada (Wong, 1980a y b).

En cultivos ornamentales, entre otros, la técnica del enriquecimiento con CO₂ ha demostrado ser útil en elevar la tasa fotosintética. En términos generales, un aumento en la concentración del CO₂ de 335 a 1000 ppm produce un incremento mayor al 50% en la fotosíntesis neta (Hand, 1984). En *Begonia x hiemalis* niveles de 1500 ppm producen un aumento de 65, 81 y 350% en la fotosíntesis neta, dependiendo de la irradiancia y en contraste con la obtenida en plantas expuestas a 300 ppm (Mortensen y Ulsaker, 1985). En crisantemo se ha determinado que el enriquecimiento con 1500 ppm de CO₂ produce un incremento del 64.2% en la tasa fotosintética en comparación con la mostrada por plantas mantenidas con 330 ppm (Mortensen y Moe, 1983a). En violeta africana el incremento fotosintético varía entre 70 y 100%, en el helecho *Nephrolepis exalata* de 60 a 90%, en *Kalanchoe blossfeldiana* de 70 a 100% y en *Picea abies* de 67 a 68% (Mortensen, 1984).

En anturio no existen antecedentes referentes al efecto del enriquecimiento con CO₂ sobre la tasa fotosintética. Bajo condiciones de cultivo en Hawaii y sin enriquecimiento, se ha determinado que la fotosíntesis neta de esta especie oscila entre 0.86 ± 0.27 y $2.39 \pm 0.20 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, dependiendo del estado de desarrollo de las hojas (Dai y Paull, 1990). En hojas inmaduras se presenta una fotosíntesis neta con valores negativos, pero conforme la hoja madura, la fotosíntesis se incrementa hasta alcanzar valores positivos (Dai y Paull, 1990).

En numerosas especies se ha observado que la fotosíntesis neta sufre un marcado incremento en mediciones realizadas en experimentos a corto plazo; en cambio, en mediciones efectuadas a largo plazo se ha detectado que la respuesta disminuye drásticamente (Mortensen, 1984 y 1986). Se calcula que la fotosíntesis neta en mediciones a corto plazo se incrementa desde 50 hasta 100%, en tanto que en mediciones realizadas a largo plazo la respuesta es de solo 10 a 26% (Mortensen, 1984 y 1986); otros cálculos reportan incrementos iniciales del 90% y finales del 30% (Calvert, 1972; Enoch et al., 1976; Koch et al., 1986).

A la disminución paulatina en la respuesta fotosintética se le conoce como "aclimatación", y se sugieren varias hipótesis que intentan explicar su causa. Entre estas hipótesis destacan la disminución en la actividad de la rubisco (Peet et al., 1986; Porter y Grodzinski, 1984), reducciones en la conductancia estomatal (Spencer y Bowes, 1986), disminución en la actividad de la anhidrasa carbónica (Porter y Grodzinski, 1984) y cambios en la relación fuente-demanda (Kriedemann y Wong, 1984).

Los resultados obtenidos en este trabajo parecen llevar a la conclusión de que no existe aclimatación fotosintética en el anturio cuando se le somete por periodos de cuatro meses a ambientes con niveles incrementados de CO_2 . En las plantas que se desarrollaron con 600 ppm, la fotosíntesis neta al inicio del experimento fue de $6.777 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, mientras que al finalizar fue de $5.825 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; la reducción es de solo un 14% entre ambas mediciones. En plantas expuestas a 1200 ppm, la lectura inicial fue de $8.372 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, disminuyendo al final a $4.799 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; la reducción es del 57%. La disminución del 57% en la tasa fotosintética en el tratamiento con 1200 ppm pudiese ser lo suficientemente alta para ser considerada como una respuesta de

aclimatación al CO_2 , sin embargo, esto puede ser cuestionable puesto que la fotosíntesis neta final de $4,799 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ es 247.5% más elevada que la mostrada por las plantas testigo.

La explicación a esta carencia de aclimatación en anturio puede sustentarse en lo planteado por Besson y Graham (1991); trabajando con rosal cv Royalty, los autores citados encuentran que en esta especie no se presenta una aclimatación al incremento en los niveles de CO_2 ; señalan además que la producción de flores se eleva y que este rendimiento se sostiene aún bajo un prolongado tiempo de enriquecimiento. Explican que las hojas del rosal muestran una alta tasa de asimilación de carbono, la cual se mantiene constante debido a que al remover los tallos florales durante la cosecha, se promueve la renovación de la estructura de la planta. Los tallos y hojas que se desarrollan luego del corte de una flor, representan una alta demanda de fotosintatos, lo cual mantiene a la planta en un continuo estado de escacés de carbohidratos, lo que a su vez evita la presencia de una inhibición de la fotosíntesis por retroalimentación (Stitt, 1991). Una explicación similar presentan Koch et al. (1986) para el citrumelo, un patrón empleado en cítricos.

En anturios, el desarrollo de la planta es similar al desarrollo de tallos y flores en rosal, en el sentido de que continuamente se están cosechando flores, podando hojas viejas y formando nuevas flores y hojas. Esta continua formación de hojas y flores nuevas representa una fuerte demanda de carbohidratos que son extraídos desde las hojas más viejas, como es demostrado por lo reportado por Dai y Paull (1990), quienes señalan que en las hojas jóvenes del anturio se presenta un intercambio de CO_2 negativo. Este intercambio negativo implica que la hoja produce más CO_2 que el que asimila, por lo que la tasa respiratoria es mayor que la

fotosintética. La constante demanda de carbohidratos por los órganos en crecimiento ocasiona que las hojas viejas no se saturen con los fotosintatos producidos en exceso por el enriquecimiento con CO_2 , evitándose que esta saturación sea la causa de una inhibición de la fotosíntesis por retroalimentación.

Es importante señalar que la fotosíntesis neta de las plantas expuestas a 600 ppm de CO_2 se encuentra por abajo de la obtenida en plantas con 1200 ppm en casi todos los muestreos realizados, siendo el último de ellos la excepción (Figura 1). A pesar de que la concentración de CO_2 entre 600 y 1200 ppm se duplica, la fotosíntesis no se incrementa en esa misma proporción, sino solamente en 10.4% en promedio; por lo anterior se deduce que la respuesta fotosintética al incremento en la concentración de CO_2 no sigue una relación lineal entre los niveles utilizados. En la Figura 2 se observa la fotosíntesis predicha mediante una regresión de tercer grado en función de la concentración interna de CO_2 ; las observaciones que se han representado en la Figura fueron seleccionadas entre los cinco muestreos pero considerando solamente las mediciones que se efectuaron en una temperatura de 26 a 28°C.

En la Figura 2 se observa que cuando la concentración interna de CO_2 dentro de las hojas es baja, la fotosíntesis neta también es reducida, pero conforme la concentración interna comienza a ser mayor, y pasa de 250 a 650 ppm, la fotosíntesis se incrementa en forma casi lineal, hasta llegar a un punto en el cual el aumento en la fotosíntesis ya no es tan marcado a pesar del continuo incremento en la concentración interna. Tendencias similares son reportadas por Mortensen y Moe (1983a) en crisantemo, quienes mencionan que la fotosíntesis neta se incrementa significativamente cuando la concentración de CO_2 se eleva de 300 a 900 ppm; posterior a esta concentración, llegando hasta 1500 ppm, el incremento ya no es significativo.

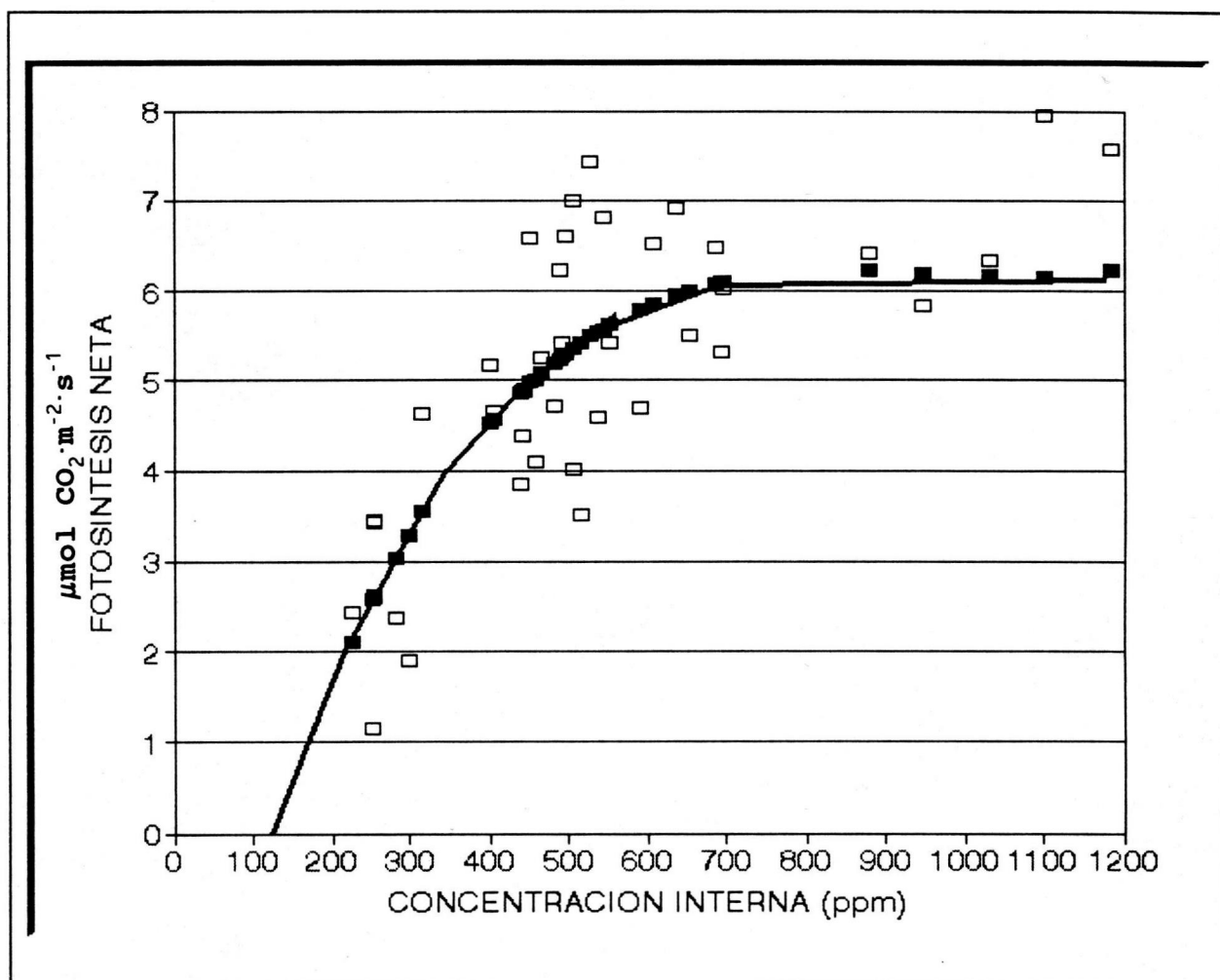


Figura 2. Relación entre la concentración interna de CO_2 y la fotosíntesis neta en anturio *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Cada punto representa una observación. $\square$ =observaciones; $\blacksquare$ = estimaciones de la regresión.

Al punto en el cual la fotosíntesis ya no muestra aumentos posteriores aún y cuando la concentración interna se siga incrementando, se le conoce como punto de saturación por CO_2 (Heins et al., 1984). La fotosíntesis máxima lograda en anturio en estas observaciones corresponde a $6.12 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; la ecuación de regresión [$\text{Foto} = 1.714\text{Cint} + 1.21 \times 10^{-5} \text{Cint}^2 + 1.0 \times 10^{-8} \text{Cint}^3$] es altamente significativa ($P \leq 0.001$), lo cual nos permite estimar que esta fotosíntesis puede ser alcanzada con una concentración interna de 650 ppm de CO_2 . De esta manera, es posible concluir que el punto de saturación para el anturio cv Tropical, se alcanza con esta concentración. Mortensen (1987) menciona que numerosos experimentos han demostrado que la concentración óptima para la mayoría de los cultivos se encuentra entre 600 y 900 ppm de CO_2 , intervalo que coincide con lo encontrado en este experimento.

Un punto de saturación de 650 ppm parece bajo si se le compara con lo reportado para otras especies; en crisantemo es cercano a 900 ppm durante la fase vegetativa del cultivo y de 1500 ppm en la fase reproductiva (Mortensen y Moe, 1983a), mientras que en pepino y lechuga se obtiene la mayor ventaja económica con 1000 ppm (Hand, 1984).

Es importante tener en cuenta que el anturio es una planta de origen tropical, que en su habitat natural crece como epífita (Madison, 1980), bajo la sombra de los árboles. Las condiciones de escasa iluminación a las que se ha adaptado esta especie seguramente han influido en su capacidad para responder a niveles incrementados de CO_2 , es decir, su aparato fotosintético está acondicionado para trabajar en condiciones de baja iluminación, por lo que con una baja irradiancia las plantas alcanzan la saturación. Al aumentar la concentración de CO_2 efectivamente la fotosíntesis se incrementa, pero la magnitud de la respuesta no puede rebasar

los límites impuestos por su adaptación a condiciones de escasa iluminación.

El punto de compensación es un concepto que se refiere a la concentración de CO_2 en la cual las ganancias energéticas obtenidas mediante la fotosíntesis igualan a las pérdidas ocasionadas por la respiración. Por otra parte, la fotosíntesis neta se refiere a la cantidad de CO_2 asimilado por las plantas durante la fotosíntesis, a la cual se le resta el CO_2 liberado en la respiración; también se le conoce como "intercambio de CO_2 ". Cuando el intercambio de CO_2 tiene valores con signo positivo, la planta asimila más CO_2 del que es liberado; por lo tanto, el proceso dominante es la fotosíntesis. Cuando el intercambio tiene valores negativos, la planta libera más CO_2 del que asimila, por lo que el proceso implicado es la respiración y fotorespiración.

En la Figura 2 se observa que el punto en el cual el intercambio de CO_2 tiene valores negativos es de alrededor de 120 ppm, por lo que se concluye que esta concentración es el punto de compensación para el anturio. Sin embargo, esta predicción aunque es válida estadísticamente, debe ser tomada con precaución, ya que en el experimento no se suministraron concentraciones de CO_2 tan reducidas, por lo que la cifra estimada corresponde a una extrapolación de las observaciones.

El punto de compensación antes citado es muy elevado si se le compara con el reportado para otras especies. En geranio el punto de compensación por CO_2 es de 55 ppm, en tabaco de 50 ppm y en maíz de 2 ppm (Weyers y Meidner, 1990); según otros autores, oscila entre 25 y 100 ppm para plantas C_3 y entre cero y 5 ppm en plantas C_4 (Bidwell, 1979; Devlin y Witham, 1983; Ting, 1983). Destaca también el hecho de que en plantas de sombra, como lo es el

anturio, el punto de compensación por luz es mucho más reducido que el de plantas que crecen en condiciones normales de iluminación (Ting, 1983).

Existen dos posibles hipótesis que pudiesen explicar el fenómeno anterior; por un lado el muestreo de las variables fisiológicas en este experimento se realizó sobre la hoja madura más joven de la planta. En rosal, se ha encontrado que el punto de compensación por CO_2 varía en función de la edad de las hojas; en hojas jóvenes el punto de compensación fue de 132 ppm y en hojas viejas alcanza a disminuir hasta 49.9 ppm (Bozarth et al., 1982). La diferencia entre las hojas jóvenes y las más viejas en rosal es atribuida a que las primeras tienen una respiración oscura más elevada debido a su mayor actividad metabólica y crecimiento activo (Bozarth et al., 1982). Resultados similares son reportados por Azcon-Bieto (1986) en frijol, quien señala que en hojas muy jóvenes el punto de compensación es de 120 ppm, pero luego de una semana, disminuye a 38 ppm; atribuye este resultado a la disminución del 63% en la tasa respiratoria de las hojas viejas.

Por otra parte, algunos estudios han determinado que el enriquecimiento con CO_2 ocasiona un incremento en el punto de compensación de varias especies. En lechuga, con una concentración de 400 ppm el punto de compensación es de 75 ppm de CO_2 , pero cuando se le aplican 2100 ppm el punto de compensación se eleva a 100-130 ppm (Ikeda et al., 1988). En nabo, el punto de compensación pasa de 60 ppm a 80 ppm cuando las plantas se exponen a ambientes con niveles elevados de CO_2 (Ikeda et al., 1988).

Analizando la información, los resultados expuestos por Bozarth et al. (1982), por Azcon-Bieto (1986) y por Ikeda et al. (1988), pudiesen explicar el punto de compensación en anturios

encontrado en este trabajo. El muestreo en hojas jóvenes y el enriquecimiento con CO_2 pueden ser la causa de este alto punto de compensación.

4.1.2. Conductancia y Resistencia Estomatal

En la Figura 3 están graficados los promedios obtenidos en las variables conductancia estomatal (g_s) y resistencia estomatal (r_s) en los cinco muestreos efectuados. Con respecto a la g_s , ésta no muestra alteraciones significativas debidas a los tratamientos con CO_2 en la medición efectuada 15 días después del inicio de la aplicación ($P > 0.05$) (Cuadro 2). En cambio, a los 28 días sí existe una diferencia significativa en la que se observa que ambos tratamientos con CO_2 elevan la g_s ($P \leq 0.05$); con 600 ppm de CO_2 en el ambiente la g_s se incrementó en 110.1%, mientras que con 1200 ppm es de 70.5%, ambos en relación al testigo.

En los muestreos que se realizaron luego de 61 días del inicio de la aplicación del CO_2 , la tendencia es que la g_s disminuye en las plantas sometidas al enriquecimiento, llegando a ser muy notorio esto al final del experimento ($P \leq 0.05$). A los 61 días, el tratamiento con 600 ppm provoca una disminución del 15.5% en la g_s , en tanto que con 1200 ppm la disminución es del 48.3%; a los 95 días, la concentración de 1200 ppm ocasiona una reducción del 21.3%. Finalmente, a los 129 días, la reducción es del 39.7% con 600 ppm y de 52.7% con 1200 ppm.

Promediando todos los muestreos (Cuadro 2), la g_s en plantas expuestas a 600ppm fue de $0.622 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$, y con 1200ppm de $0.468 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$; estos promedios representan una disminución del 6.7% con 600 ppm y del 29.8% con 1200 ppm de CO_2 con respecto al testigo sin CO_2 adicional.

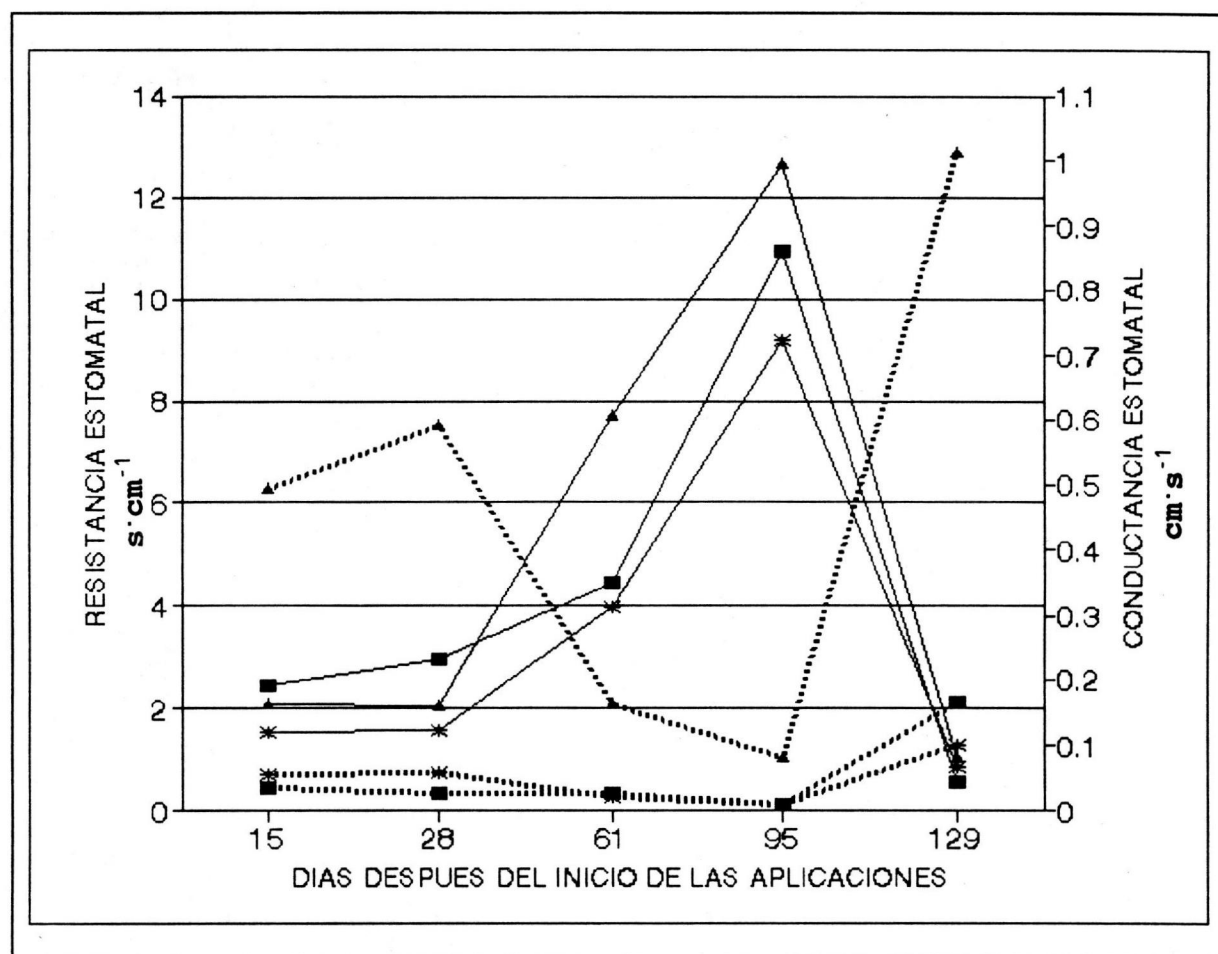


Figura 3. Efecto del incremento en la concentración atmosférica de CO_2 sobre la conductancia estomatal (línea punteada) y la resistencia estomatal (línea continua) en anturio *Anthurium x cultorum* cv Tropical en cinco fechas de muestreo. ■=Testigo; *=600 ppm; ▲=1200 ppm.

La mayoría de los estudios en los que se ha cuantificado el efecto del enriquecimiento con CO_2 sobre la conductancia estomatal concluyen en que altos niveles de gas carbónico en el ambiente reducen la conductancia de los estomas (Sionit y Kramer, 1986). En pepino se han reportado reducciones del 34.5 al 56.3% cuando las plantas se exponen a ambientes con 1000 ppm de CO_2 (Peet et al., 1986), mientras que en soya las reducciones van desde el 25 hasta el 75% (Lawlor y Mitchel, 1991). Eamus y Jarvey (1989) señalan que en general la disminución en la conductancia es del 30 al 40% al duplicarse la concentración del CO_2 .

La conductancia estomatal es un parámetro que estima la facilidad con que los gases pueden difundirse a través de los estomas; en cierto sentido, es también un término que se refiere a la magnitud de apertura del poro estomático. Una alta g_s se interpreta como estomas más abiertos, y por lo tanto mayor difusión de gases; por el contrario, una baja g_s es sinónimo de estomas que tienden a cerrarse, por lo que la difusión a través de ellos disminuye.

El mecanismo mediante el cual los estomas responden a la concentración de CO_2 permanece en debate (Eamus, 1991); lo que sí es claro es que es la concentración interna de CO_2 el factor que desencadena la respuesta. Una mayor concentración de CO_2 en el ambiente origina que este se acumule dentro del mesófilo de la hoja, incrementándose la concentración interna. Al existir una mayor concentración del gas carbónico el pH tiende a disminuir por la formación de H_2CO_3 (Bidwell, 1979; Devlin y Witham, 1983; Ting, 1982); este pH ácido activa a la enzima fosaforilasa del almidón, la cual promueve la síntesis del almidón a partir de la glucosa (Bidwell, 1977; Ting, 1982). Cuando este proceso se lleva a cabo en las células oclusivas del estoma, se incrementa el potencial

osmótico (Salisbury y Ross, 1985; Ting, 1982). El aumento en el potencial osmótico ocasiona que el agua tienda a salir de las células oclusivas, y al perder turgencia se cierra el poro estomatal (Bidwell, 1977; Devlin y Witham, 1983; Salisbury y Ross, 1985; Ting, 1982), disminuyendo en consecuencia la g_s .

Cuadro 2. Efecto del incremento en la concentración del CO_2 atmosférico sobre la resistencia estomatal (r_s) ($s \cdot cm^{-1}$) y conductancia estomatal (g_s) ($cm \cdot s^{-1}$) en cinco fechas de muestreo en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

	CO ₂ ppm	DIAS DESPUES DEL INICIO DE LA APLICACION DEL CO ₂					
		15	28	61	95	129	Media
r_s	Test	2.43a	2.95a	4.44 b	10.95ab	0.55 b	4.27ab
	600	1.55 b	1.58 b	3.99 b	9.18 b	0.86a	3.43 b
	1200	2.08ab	2.04 b	7.72a	12.65a	1.05a	5.11a
g_s	Test	0.43a	0.35 b	0.32a	0.10ab	2.14a	0.67a
	600	0.72a	0.73a	0.27ab	0.11a	1.29 b	0.62ab
	1200	0.49a	0.59ab	0.16 b	0.08 b	1.01 b	0.47 b

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas al nivel del 0.05 de confianza.
Test = Tratamiento Testigo.

Aunque existe la posibilidad de que la disminución en la g_s sea debido a cambios en la densidad o frecuencia de los estomas, originados por el enriquecimiento con CO_2 , esto es poco factible, dado que en la literatura se reporta que el número de estomas por unidad de superficie no es afectado en hojas de maíz y soya (Thomas y Harvey, 1983), con lo que se descarta esta posibilidad.

En la Figura 3 se ilustra el comportamiento de la r_s . Observando esta Figura y el Cuadro 2 es notorio que la r_s tiende a aumentar de manera significativa cuando las plantas son expuestas a niveles de 1200 ppm de CO_2 en el ambiente; esto se presenta principalmente a los 61, 95 y 129 días después del inicio de la

aplicación del CO_2 . En estas tres fechas de muestreo, la r_s con 1200 ppm es 73.7, 15.5 y 89.0% más alta que la mostrada por las plantas sin CO_2 adicional. En relación al tratamiento con 600 ppm, con excepción del muestreo al final del experimento, siempre mantuvo un nivel inferior al mostrado por el testigo; la reducción fue de 36.1, 46.6, 10.3 y 16.2%, en los muestreos a los 15, 28, 61 y 95 días, respectivamente.

Promediando los resultados de los 5 muestreos (Cuadro 2), la r_s mostrada por las plantas que no se expusieron al enriquecimiento fue de $4.265 \text{ s} \cdot \text{cm}^{-1}$, en tanto que en las mantenidas con 600 y 1200 ppm fue 3.43 y $5.108 \text{ s} \cdot \text{cm}^{-1}$, respectivamente. Lo anterior refleja una reducción del 19.6% en la r_s de las plantas con 600 ppm del gas carbónico, en tanto con las expuestas a 1200 ppm la r_s aumenta 19.8%.

La r_s es una medición que estima las barreras que se presentan para la difusión de los gases a través de los estomas; por lo tanto, es un concepto inverso a la g_s (Salisbury y Ross, 1985; Ting, 1982). De hecho, la r_s es cuantificable mediante el recíproco de la conductancia ($1/g_s$) (Ting, 1982). Una alta r_s implica que los estomas se encuentran cerrados, en tanto que si la r_s disminuye, los estomas tienden a abrirse.

Siendo la r_s un concepto inverso a la g_s , la asociación entre ambas es lógica; en la Figura 3 es posible observar esta relación, en donde es notorio que mientras la g_s es elevada, la r_s disminuye, y viceversa. Lo anterior es confirmado con la correlación lineal negativa existente entre estas variables, con $r = -0.597$ ($P \leq 0.001$; $n = 131$).

La g_s mantuvo una correlación negativa altamente significativa con la fotosíntesis neta ($r = -0.347$; $P \leq 0.001$; $n = 131$), por lo que pareciera que la g_s controla la fotosíntesis en forma inversa: con una alta g_s la fotosíntesis decrece. Esta observación no coincide con lo reportado para maíz y soya, en donde se ha determinado que la fotosíntesis disminuye cuando la conductancia de las hojas decrece (Boyer, 1970) por efecto del estrés de humedad; en *Brassica oleracea* se reportan resultados similares (Sritharan y Lenz, 1970).

Cuando las plantas se exponen a ambientes con humedad restringida, los estomas se cierran debido a la falta de agua, por lo que la g_s disminuye. Es por esto que los resultados de Boyer (1970) y Sritharan y Lenz (1970) no coinciden con lo encontrado en anturio, puesto que en este caso la apertura de los estomas está controlado por la concentración de CO_2 , no por la escasez de humedad. Aún y cuando una alta concentración de CO_2 ocasiona el cierre estomático, este hecho no afecta negativamente la tasa fotosintética debido a los ya altos niveles de CO_2 interno. Hogan et al. (1991) señalan que a pesar de que el CO_2 induce el cierre de los estomas, los cambios en la conductancia no corresponden directamente con cambios en la capacidad fotosintética, por lo que parte de la respuesta fotosintética en ambientes enriquecidos no es estomatal.

4.1.3. Concentración Interna

La concentración de CO_2 en las hojas se presenta en la Figura 4 y en el Cuadro 3. Como se observa, la concentración interna resulta ser siempre más alta en los tratamientos con niveles incrementados de CO_2 en comparación con el tratamiento sin enriquecimiento. En cada uno de los cinco muestreos efectuados la diferencia en la concentración interna obtenida con 1200 ppm resultó ser significativamente más alta que la del testigo y el

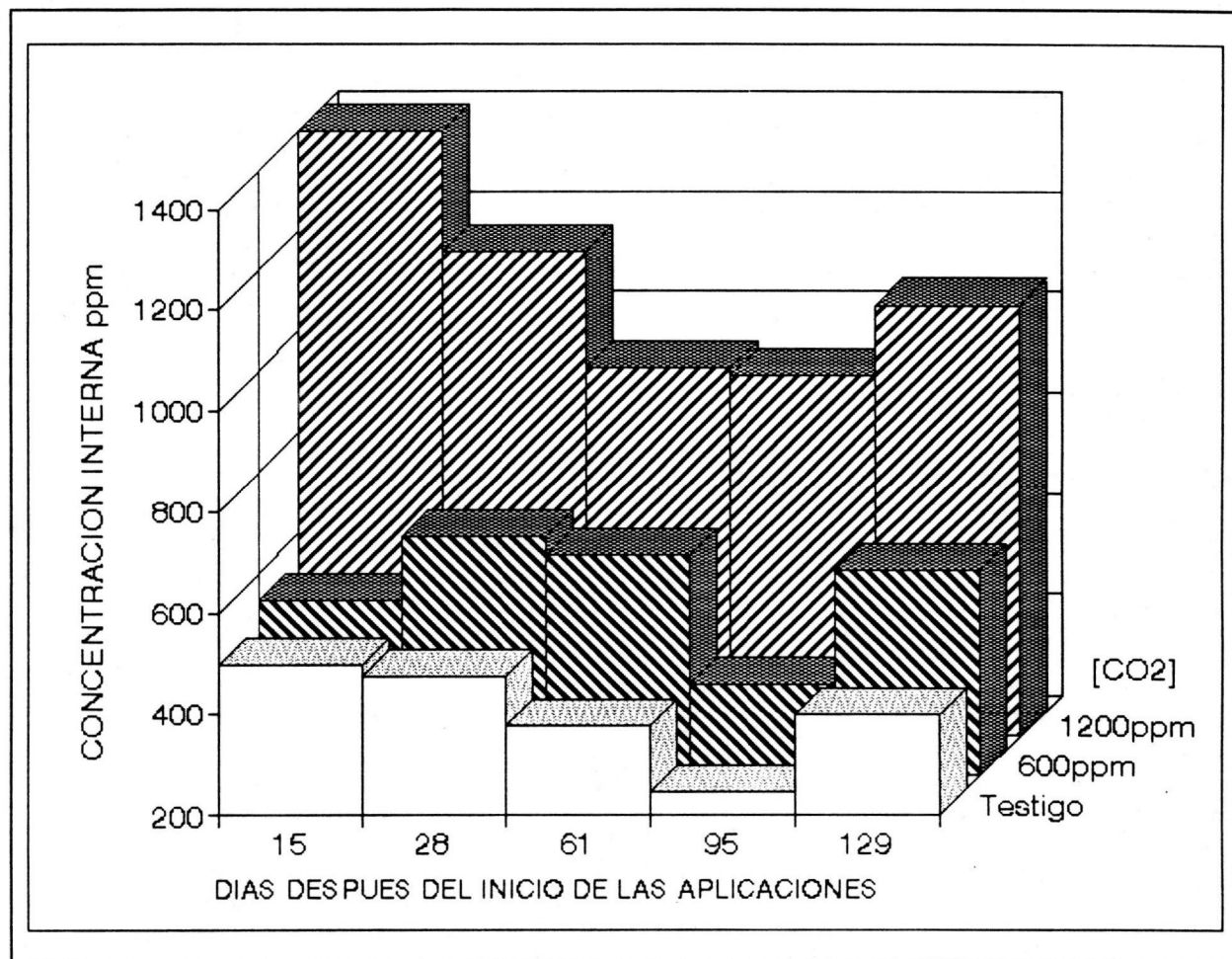


Figura 4. Efecto del incremento en la concentración ambiental de CO₂ sobre la concentración interna (Cint) del CO₂ en hojas de anturio *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Cada barra es el promedio de 10 mediciones.

tratamiento con 600 ppm ($P \leq 0.05$). En el caso del tratamiento con 600 ppm las diferencias son significativas sólo en los muestreos realizados a los 28, 61 y 128 días en comparación con lo obtenido en las plantas testigo ($P \leq 0.05$).

Promediando las observaciones en todos los muestreos, si no se aplica gas carbónico al ambiente, las plantas mantienen una concentración interna de 398.6 ppm, con niveles de 600 ppm en el ambiente la concentración interna es 566.5 ppm, y con 1200 ppm es de 1088.4 ppm ($P \leq 0.05$). Los promedios anteriores representan un incremento sobre el testigo de 42.1% y 173.1% cuando se inyectaron 600 y 1200 ppm de CO_2 , respectivamente. Estos resultados concuerdan con los reportados por Pallas (1984) en soya, en donde la concentración interna se duplica cuando las plantas son expuestas a niveles de 600 ppm en el ambiente.

El contenido de CO_2 en los espacios intercelulares de la hoja está determinado por la concentración ambiental de este gas, además de la acción simultánea de los estomas y el aparato fotosintético y la tasa respiratoria (Raschke, 1986). Tomando en cuenta esta información y si se considera a la concentración interna como una variable dependiente de la concentración ambiental, la correlación entre ambas debe ser muy estrecha. Con los resultados de este experimento, la correlación obtenida es de $r=0.945$ ($P \leq 0.001$; $n=131$), quedando en evidencia la relación mencionada; la ecuación de regresión estimada es:

$$C_{int} = -10.502 + 0.841[\text{CO}_2]$$

en donde C_{int} es la concentración interna de CO_2 y $[\text{CO}_2]$ es la concentración ambiental del CO_2 .

Raschke (1986) realizó una revisión en la que encuentra que en muchos casos se presenta una situación de linealidad en la

correlación y pendiente uno, como en *Xanthium strumarium*, y sugiere que esto se debe a que los estomas son menos sensibles al CO₂. El mismo autor señala que en otras especies, como *Zea mays*, se presenta linealidad en la correlación pero la pendiente es mucho menor que uno, lo que sugiere que los estomas son altamente sensibles a la concentración de CO₂ externo, y tratan de mantener una relación constante entre la concentración interna y la externa. El coeficiente de correlación obtenido en el presente trabajo es muy cercano a la linealidad ($r=0.945$) y la pendiente muy cercana a la unidad ($\beta_1=0.841$), por lo que la hipótesis de que los estomas en anturio son menos sensitivos parece lo más factible. Además, si los estomas del anturio fuesen muy sensibles a la concentración del CO₂, se esperaría una estrecha correlación entre la concentración interna y la g_s o la r_s , puesto que estas variables son indicadoras de la respuesta estomática al aumento en los niveles de CO₂; esta correlación no se presenta en forma significativa, ya que los coeficientes obtenidos fueron $r=-0.153$ ($P>0.05$; $n=131$) con la r_s , y $r=0.001$ ($P>0.05$; $n=131$) con la g_s .

Cuadro 3. Efecto del incremento en la concentración atmosférica del CO₂ sobre la concentración interna (ppm) en cinco fechas de muestreo en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂ (ppm)	DIAS DESPUES DEL INICIO DE LA APLICACION DEL CO ₂					
	15	28	61	95	129	Media
Testigo	495.6b	474.3c	376.5c	246.1b	400.5c	398.6 c
600	545.0b	670.7b	634.8b	378.7b	603.3b	566.5 b
1200	1396.4a	1158.8a	927.1a	909.5a	1050.4a	1088.4a

Promedios seguidos por la misma letra indica diferencias no significativas al nivel del 0.05 de confianza.

La ecuación de regresión estimada es útil para calcular la concentración de CO₂ requerida en el ambiente para obtener el punto de saturación óptimo para la fotosíntesis así como el punto de

compensación, ya que las concentraciones de 650 y 120 ppm ya citadas anteriormente, corresponden a concentraciones internas, no ambientales. Conociendo la concentración interna y despejando la concentración ambiental de la ecuación se tiene que el punto de saturación de 650 ppm se alcanza cuando en el ambiente se cuenta con un nivel de 785.6 ppm, por lo que esta debe ser la concentración ideal para lograr el máximo beneficio en la tasa fotosintética. En relación al punto de compensación, las 120 ppm de CO_2 interno se logran con 155.2 ppm del gas carbónico en el ambiente, por lo que en la práctica no se debe permitir que los niveles desciendan por debajo de este punto, dado que el anturio ya no podría sintetizar más reservas que las que respira.

4.1.4. Transpiración

El efecto del CO_2 sobre la transpiración en anturio se ilustra en la Figura 5. De los cinco muestreos, sólo en los primeros dos se obtienen diferencias significativas ($P \leq 0.05$), esto es, en los 15 y 28 días posteriores al inicio de los tratamientos (Cuadro 4).

En la medición realizada a los 15 días, el tratamiento con 600 ppm induce una mayor transpiración que las plantas con 1200 ppm y el testigo ($P \leq 0.05$), en tanto que a los 28 días son ambos niveles de CO_2 los que muestran una transpiración significativamente más elevada que la de las plantas testigo ($P \leq 0.05$). En los restantes muestreos no existe una clara relación entre la concentración de CO_2 aplicada y la transpiración mostrada por los anturios; a los 61 días, los niveles bajos de gas carbónico manifiestan una mayor transpiración que el nivel más alto. A los 95 y 129 días, por el contrario, son los niveles altos los que producen un incremento sobre la transpiración.

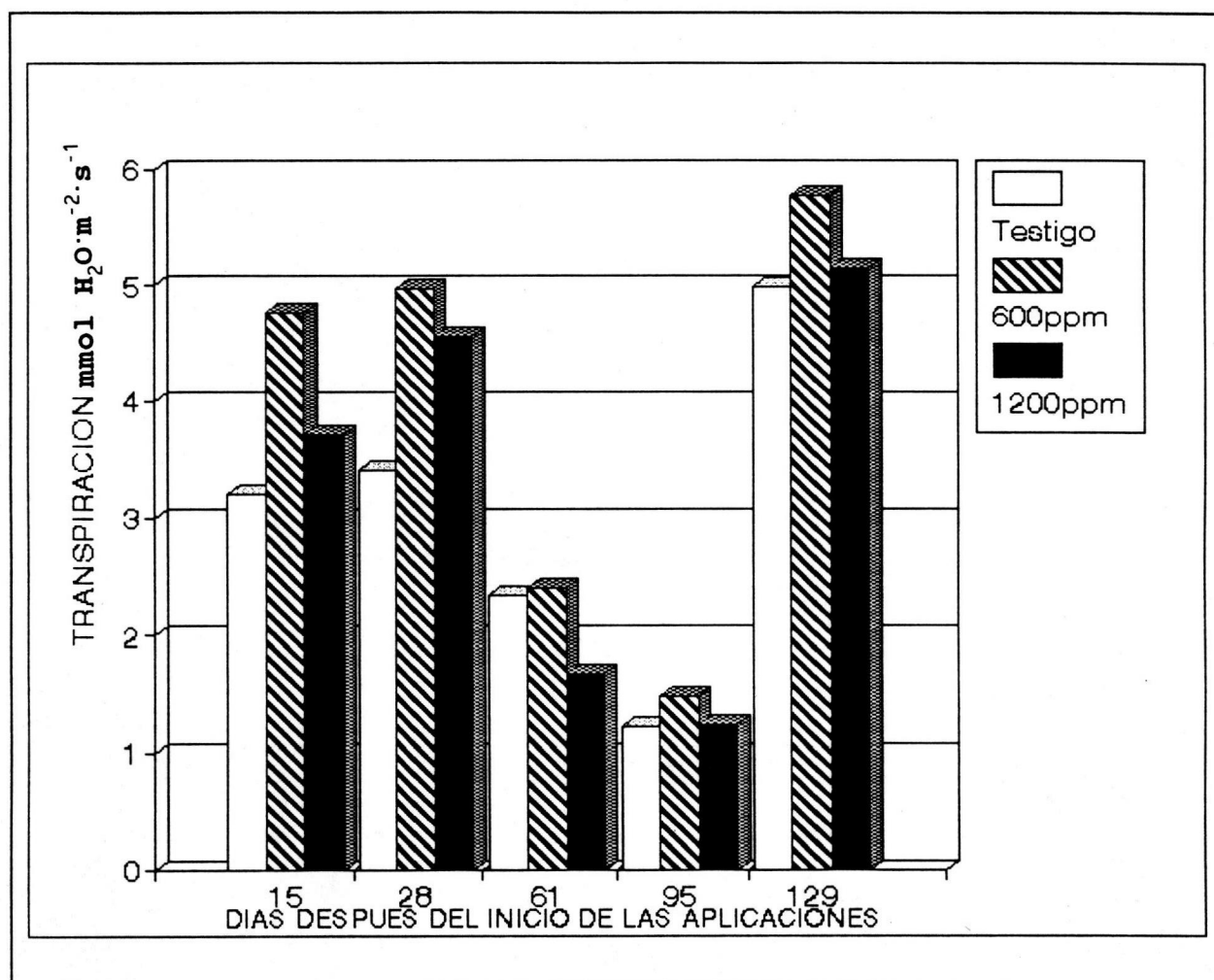


Figura 5. Efecto del incremento en la concentración ambiental del CO₂ sobre la tasa de transpiración en plantas de anturio *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Cada barra representa el promedio de 10 mediciones.

A pesar de las inconsistencias en los resultados, se puede apreciar que únicamente en el muestreo efectuado a los 61 días la transpiración es menor en las plantas expuestas a ambientes enriquecidos en contraste con el testigo. En los restantes muestreos, siempre los niveles de 600 y 1200 ppm de CO₂ provocaron un incremento en la transpiración. Al promediarse los resultados obtenidos, la transpiración mostrada por plantas con 1200 ppm es 7.8% mayor que las plantas sin CO₂ adicional, mientras que en el caso de las expuestas a 600 ppm el incremento es de 28.0% (Cuadro 4).

En la mayoría de las investigaciones realizadas sobre el efecto del enriquecimiento en la transpiración se reporta que ésta es reducida gradualmente conforme se incrementa la concentración de CO₂. En pimiento, un aumento de 50 a 750 ppm en la concentración y un aumento en la humedad relativa de 40 a 70% ocasionaron fuertes reducciones en la tasa transpiratoria (Janes, 1970). En *Populus deltoides* la transpiración se reduce 25% cuando la concentración de CO₂ se eleva de 300 a 600 ppm (Sionit y Kramer, 1986). En el cv Sonia de rosal, 600 ppm de CO₂ provocan un descenso del 26% en la transpiración, en tanto que con 1200 ppm la disminución es de 38% (Zeroni y Gale, 1988). En *Begonia x hiemalis* un aumento en la humedad relativa de 95 a 60% disminuye la transpiración alrededor de 50%, pero al elevar la concentración del CO₂, aún en alta humedad relativa, la transpiración vuelve a disminuir otro 30% (Mortensen, 1987). En términos generales, el aumento en la concentración del CO₂ provoca disminuciones en la tasa transpiratoria, las cuales oscilan entre 20 y 40% (Mortensen, 1987).

La reducción en la transpiración es debida a la disminución en la conductancia estomatal que se presenta en la mayoría de las

especies en respuesta al incremento en los niveles del gas carbónico (Sionit y Kramer, 1986; Heins et al., 1984; Enoch y Hurd, 1979). La disminución en la g_s se presenta por el cierre de los estomas, con lo que se reduce el grado de apertura del poro estomatal, y con esto, la pérdida de vapor de agua disminuye.

Cuadro 4. Efecto del incremento en la concentración del CO_2 atmosférico sobre la transpiración en cinco fechas de muestreo en *Anthurium x cultorum* cv Tropical, y humedad relativa promedio en la que se realizaron las mediciones . Chapingo, Méx. 1995.

	CO_2	TRANSPIRACION $mmol\ H_2O \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$			HUMEDAD RELATIVA %		
		Testigo	600	1200	Testigo	600	1200
D I A S	15	3.20b	4.76a	3.71b	37.1	34.1	44.2
	28	3.40b	4.97a	4.55a	29.8	39.1	39.2
	61	2.33a	2.41a	1.67a	32.8	28.9	20.8
	95	1.22a	1.47a	1.23a	15.2	15.7	12.6
	128	4.98a	5.77a	5.15a	70.0	62.4	58.1
MEDIA		3.03b	3.87a	3.26b	37.0	36.0	35.0

Promedios seguidos de la misma letra en sentido horizontal indica diferencias no significativas entre la concentración de CO_2 con un nivel de confianza de 0.05

Los resultados obtenidos en este experimento no coinciden con lo reportado en la literatura, puesto que, como se mencionó, con 600 ppm la transpiración aumenta 28%, mientras que con 1200 ppm el aumento es de 7.8%. Estos resultados no pueden explicarse por la citada relación entre la transpiración y la g_s , ya que la conductancia disminuyó en promedio 6.7 % con 600 ppm de CO_2 y 29.8% con 1200 ppm. La disminución en la conductancia implica que los estomas tienden a cerrarse al incrementarse los niveles del gas carbónico, por lo que se esperaría un descenso en la transpiración.

Trabajando con *Brassica oleracea* var *gonglyoides*, Sritharan y Lenz (1990) reportan que la transpiración de las plantas aumenta cuando se aplican niveles de 900 ppm de CO_2 en el ambiente y cuando se proporciona abastecimiento reducido de humedad. Sin embargo, este aumento en la transpiración se encuentra asociada con un aumento en la g_s , con lo que queda explicado por los autores lo ocurrido.

La contradicción entre los resultados obtenidos y lo reportado por varios autores, tiene una posible explicación en la estrecha relación existente entre la tasa transpiratoria y la humedad relativa. Los espacios intercelulares del mesófilo de la hoja la mayor parte del tiempo se encuentran próximos a la saturación, es decir, cercanos al 100% de humedad relativa. En cambio, el aire del ambiente que rodea a las hojas tiene un valor mucho más bajo. Entre menor sea la humedad relativa del aire, el gradiente entre ambos sistemas se acrecenta, por lo cual el vapor de agua tiende a difundirse desde el mesófilo hacia el ambiente, elevándose de esta manera la transpiración (Bidwell, 1979).

En el Cuadro 4 se encuentra la humedad relativa existente en los minituneles a la hora en que se efectuaron los muestreos; como se observa en los muestreos realizados a los 15 y 28 días luego de iniciar las aplicaciones del CO_2 , tiende a ser más alta en los tratamientos con enriquecimiento que en el testigo; sin embargo, en los restantes muestreos, la humedad relativa ambiental es más elevada que la mostrada por el tratamiento sin CO_2 adicional. Al presentarse una menor humedad relativa, el gradiente entre el vapor contenido en el mesófilo y el ambiente se eleva, por lo que éste tiende a escaparse por los estomas mediante el proceso de difusión. En consecuencia, la difusión de vapor hacia el ambiente ocasiona el aumento en la transpiración, a pesar de que la conductancia

estomatal haya descendido, lo que implica un aumento en la presión de salida del vapor de agua a través de los estomas. La temperatura ambiental en la que se efectuaron los muestreos fue siempre más alta en los tratamientos con CO₂ adicional en comparación con el testigo; la diferencia entre la temperatura más alta y las más bajas es de 2.7, 0.5, 2.6, 3.5 y 4.3⁰C en cada uno de los cinco muestreos.

Este incremento en la temperatura afecta la humedad relativa ya que hace necesario elevar la presión de vapor de agua requerida para saturar el aire (Bidwell, 1979); con ello, si no es inyectado más vapor de agua al ambiente, la humedad relativa disminuye. El hecho de que se tenga una mayor temperatura en los tratamientos en los que se incrementó la concentración del CO₂ no se debe a un deficiente manejo del experimento, sino más bien al horario en el cual se realizó el muestreo; todos los muestreos fueron efectuados entre las 11:00 y 13:00 horas, de tal manera que entre la toma de los datos de un tratamiento y otro existía un lapso de tiempo de 40 minutos. En este lapso, y por la hora del día en que se muestreó, se da un ascenso rápido de la temperatura, lo cual afectó la humedad relativa.

4.1.5. Eficiencia en el Uso del Agua

La eficiencia en el uso del agua (EUA) es un concepto con diferentes interpretaciones. En este trabajo, se utiliza el término EUA en el sentido de la relación existente entre la tasa neta de asimilación (fotosíntesis neta) con respecto a la tasa transpiratoria. Entendida de esta manera, la EUA es conocida también como eficiencia en la transpiración instantánea (ETI) (Eamus, 1991).

En la Figura 6 se presenta la EUA obtenida en cada uno de los muestreos, en donde es posible observar que las plantas expuestas a 1200 ppm de CO₂ mostraron siempre una EUA significativamente mayor que la obtenida en plantas sin CO₂ adicional ($P \leq 0.05$) (Cuadro 5). En las plantas con 600 ppm también se observa un incremento en la EUA, pero este resulta ser significativo solamente en el muestreo efectuado a los 95 días ($P \leq 0.05$).

El promedio de todas las observaciones revela que en plantas sin CO₂ adicional la EUA fue de $1.468 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{mmolH}_2\text{O}^{-1}$, mientras que en las plantas expuestas a 600 ppm es de $1.928 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{mmolH}_2\text{O}^{-1}$ y finalmente, en la expuestas a 1200 ppm es de $2.762 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{mmolH}_2\text{O}^{-1}$ (Cuadro 5). Los promedios anteriores representan un incremento del 31.3% en la EUA de plantas con 600 ppm y del 88.1% en aquellas con 1200 ppm; las diferencias entre estas resulta ser significativa ($P \leq 0.05$).

Cuadro 5. Efecto del incremento en la concentración del CO₂ atmosférico sobre la eficiencia en el uso del agua ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$) en cinco fechas de muestreo en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂ (ppm)	DIAS DESPUES DEL INICIO DE LA APLICACION DEL CO ₂					
	15	28	61	95	129	Media
Testigo	1.95ab	1.37ab	1.41 b	2.33 c	0.29 b	1.47 c
600	1.43 b	1.14 b	2.36 b	3.66 b	1.05a	1.93 b
1200	2.25a	1.51a	3.53a	5.58a	0.95a	2.76a

Promedios seguidos por la misma letra indica diferencias no significativas al nivel del 0.05 de confianza.

La EUA es una variable que proporciona una relación de la cantidad de CO₂ asimilado en la fotosíntesis neta por cada unidad de agua transpirada. Otros autores han invertido los factores por lo que el concepto se refiere a la cantidad de agua utilizada por unidad de CO₂ asimilado, o bien, por gramo de materia seca

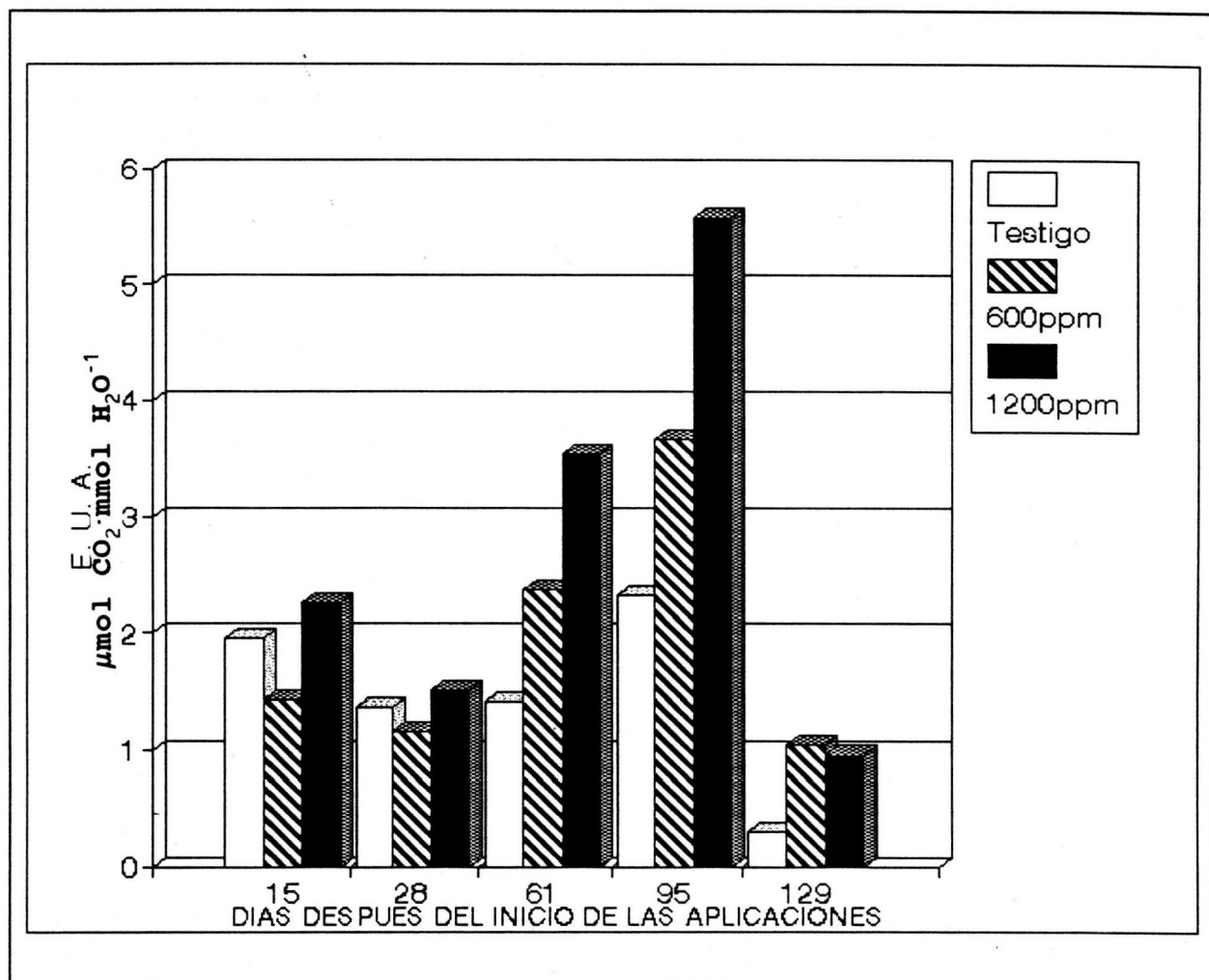


Figura 6. Efecto del incremento en la concentración ambiental del CO₂ sobre la eficiencia en el uso del agua en anturio *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Cada barra representa el promedio de 10 mediciones.

elaborada (Mortensen, 1987). En este último enfoque, en general, se reportan incrementos del 30% en la EUA, lo cual es interpretado como una producción de materia seca 30% mayor por miligramo de agua consumida (Mortensen, 1987). En soya la EUA se eleva 2.4 veces cuando las plantas crecen en ambientes con 800 ppm de CO_2 , comparado con lo obtenido en plantas con 300 ppm (Jones et al., 1985).

En el concepto de EUA utilizado en el presente estudio, también son reportados incrementos significativos en plantas enriquecidas. En una revisión elaborada por Eamus (1991), sostiene que la EUA se incrementa cuando las plantas son sometidas a niveles elevados de CO_2 . Esto se aplica cuando las mediciones son efectuadas en base al área foliar, pero si se considera a la EUA en base a todo el follaje de la planta, el uso total de agua puede permanecer invariable debido a que el enriquecimiento con gas carbónico aumenta el área foliar total.

El incremento en la EUA, independientemente del enfoque empleado, se debe a que la tasa de transpiración se reduce por el cierre de los estomas y el incremento de la tasa fotosintética, ambos provocados por el aumento en la concentración de CO_2 (Mortensen, 1987). Según Lawlor y Mitchel (1991), el incremento promedio de 33% en la producción de materia seca al duplicarse la concentración de CO_2 y la disminución del 34% en la pérdida de agua, resultan en una mayor EUA.

Considerando la información y empleando el concepto de EUA en función de la fotosíntesis, el incremento del 31 al 88% encontrados en anturio se deben al aumento del 59 al 76% en la fotosíntesis neta, pero en la transpiración no se observaron disminuciones; a pesar del incremento del 7.8 al 28.0% en la transpiración, la EUA

se eleva significativamente debido al fuerte efecto que el CO_2 produjo sobre la fotosíntesis. Sin embargo, la EUA continúa siendo explicada por ambos procesos, como proponen Mortensen (1987) y Lawlor y Mitchel (1991), ya que los coeficientes de correlación entre estas variables fueron altamente significativos; la EUA mantuvo una correlación negativa con la transpiración ($r=-0.742$; $P\leq 0.001$; $n=131$), y positiva con la fotosíntesis ($r=0.440$; $P\leq 0.001$; $n=131$).

4.2 EFECTO DEL CO_2 SOBRE EL CRECIMIENTO DE HOJAS, PEDUNCULO FLORAL Y ESPATA

4.2.1. Cinética de Crecimiento de la Hoja

En la Figura 7 se encuentra ilustrada la respuesta al enriquecimiento con CO_2 en el crecimiento en la longitud de la primer hoja desarrollada después del desbotonado. Como se observa, en los tres niveles de enriquecimiento se obtiene una curva del tipo sigmoide, en donde se distinguen las tres etapas típicas de éstas. La primer etapa, conocida como fase de crecimiento exponencial, se presenta durante los primeros 10 días del desarrollo; la segunda etapa se conoce como fase de crecimiento lineal, y se presenta entre los 10 y 40 días del desarrollo, mientras que la tercer etapa, conocida como fase de tasa de crecimiento decreciente, se presenta después de los 40 días hasta el final del desarrollo de la hoja.

Aunque no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los niveles de CO_2 ($P>0.05$), es posible observar algunos detalles interesantes en la curva de la Figura 7. En las plantas sometidas a 1200 ppm y en aquellas expuestas a ambientes sin CO_2 adicional, la fase de tasa decreciente inicia a los 40 días, en tanto que en las plantas mantenidas con 600 ppm esta fase inicia a los 30 días. Esto es corroborado en el Cuadro 6,

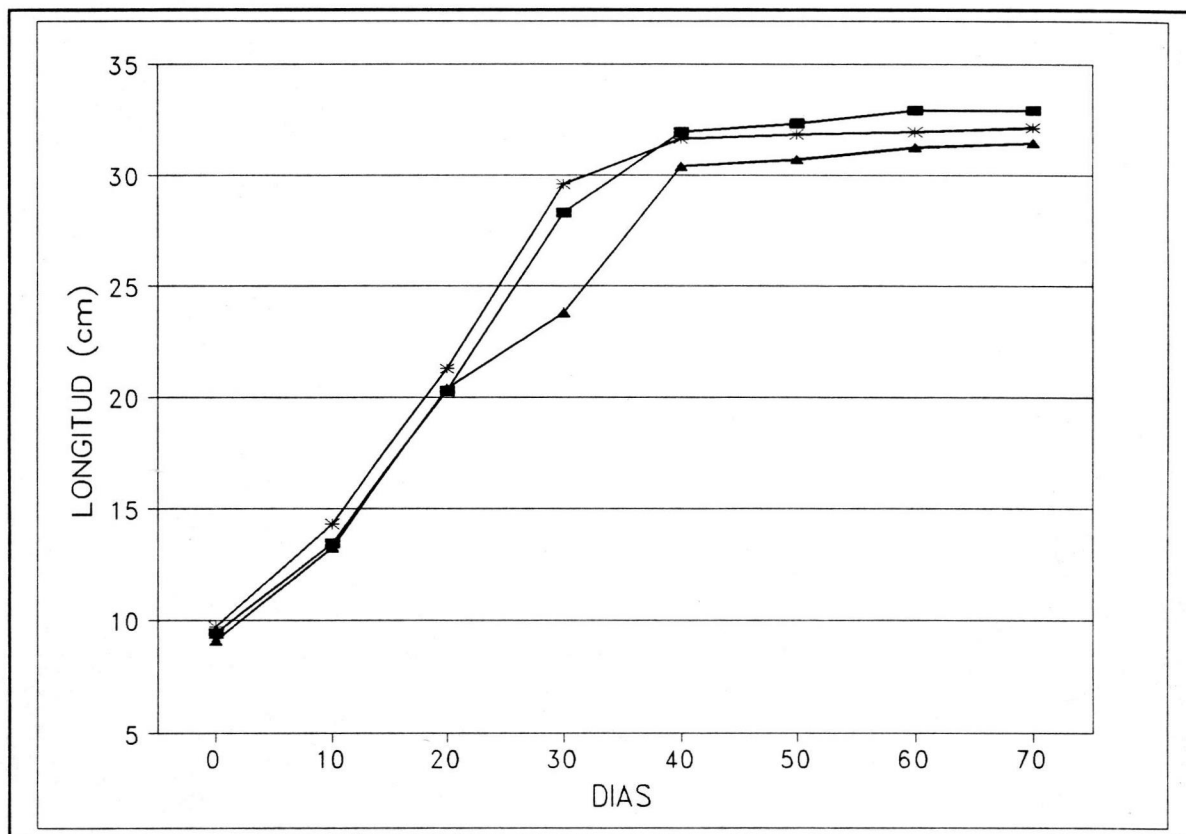


Figura 7. Cinética de crecimiento de la primer hoja desarrollada durante el experimento en plantas de anturio, *Anthurium x cultorum* cv Tropical, sometidas a tres niveles de CO₂ en el ambiente. Cada punto es la media de 10 mediciones. ■=Testigo; *≅600ppm; ▲≅1200ppm.

en donde resulta notorio que la tasa de crecimiento más elevada se presenta en los primeros 40 días en los tratamientos con 1200 ppm y el testigo, puesto que oscila entre 0.34 y 0.71 mm·día⁻¹ en el primer caso, y entre 0.36 y 0.80 mm·día⁻¹ para el segundo. En cambio, las hojas de plantas expuestas a 600 ppm de gas carbónico, mostraron su mayor tasa de crecimiento en los primeros 30 días, oscilando entre 0.46 y 0.83 mm·día⁻¹.

El que las hojas de plantas mantenidas con 600 ppm inicien la fase decreciente más pronto, implica que estas terminaron su desarrollo 10 días antes que los restantes niveles de CO₂. Esto implica que en un mismo lapso de tiempo para los tres tratamientos, se desarrollará una mayor número de hojas en plantas con 600 ppm, lo cual eventualmente puede traducirse en una mayor producción de flores, ya que en la axila de cada hoja se encuentra una yema floral (Higaki et al., 1984).

4.2.2. Cinética de Crecimiento del Pedúnculo Floral

En el caso del pedúnculo floral la curva de desarrollo obtenida en los tres tratamientos con CO₂ también tomó una forma sigmoide (Figura 8). La longitud del pedúnculo floral mostró diferencias significativas entre las plantas expuestas a 1200 ppm y el testigo desde la primer lectura, manteniendo esta tendencia hasta el final del desarrollo ($P \leq 0.05$). En el caso de las plantas con 600 ppm las diferencias con el testigo resultaron significativas desde el día 30, continuando de esta manera hasta el final ($P \leq 0.05$).

La fase de crecimiento exponencial tuvo una duración de 20 días, después de la cual inicia la fase lineal en los tres niveles de CO₂. Esta fase lineal termina a los 60 días para los tratamientos con 600 y 1200 ppm del gas carbónico, mientras que en las plantas sin CO₂ adicional esta fase finaliza a los 70 días.

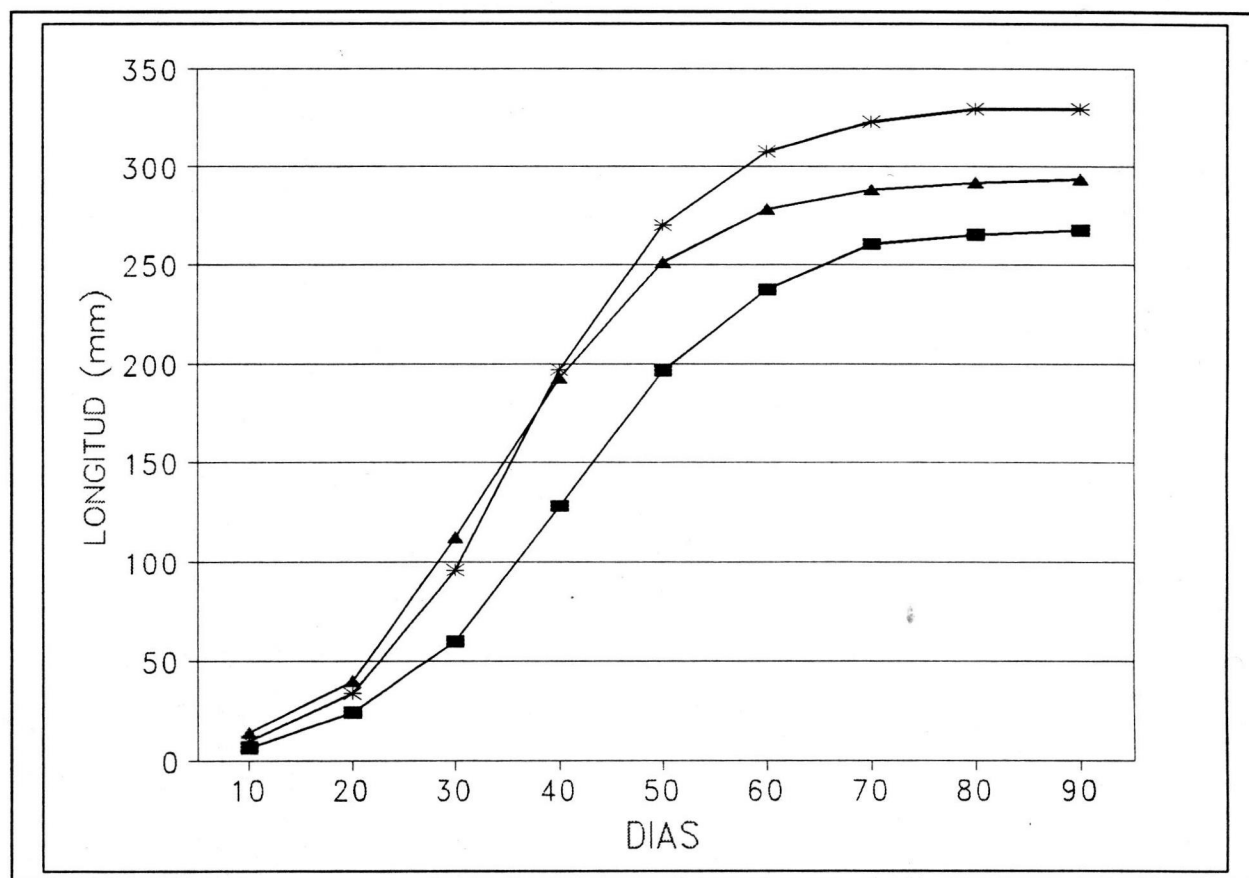


Figura 8. Cinética de crecimiento del primer pedúnculo floral desarrollado durante el experimento en plantas de anturio, *Anthurium x cultorum* cv Tropical, expuestas a tres niveles de CO₂. Cada punto representa el promedio de 10 mediciones. ■=Testigo; *=600ppm; ▲=1200ppm.

Cuadro 6. Efecto del enriquecimiento con CO₂ atmosférico sobre la tasa de crecimiento de la hoja (mm·día⁻¹) en cinco fechas de muestreo en *Anthurium x cultorum* cv Tropical desde los 10 hasta los 70 días después de su emergencia. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂	Días Después de la Aparición de la Hoja							
	10	20	30	40	50	60	70	Media
Testigo	0.41	0.68	0.80	0.36	0.04	0.06	0.00	0.336
600	0.46	0.70	0.83	0.11	0.02	0.01	0.02	0.307
1200	0.42	0.71	0.34	0.66	0.03	0.05	0.02	0.319

Los resultados señalan que el enriquecimiento con CO₂ estimula que el pedúnculo floral termine su desarrollo más rápidamente que en las plantas no enriquecidas, siendo la ganancia de 10 días. Esto es también comprobado comparando la tasa de crecimiento que se señala en el Cuadro 7; como se observa, la tasa de crecimiento del pedúnculo es mayor durante los primeros 40 días en los tratamientos con 600 y 1200 ppm de gas carbónico que la tasa mostrada por las plantas del tratamiento sin CO₂ adicional, pero después de esta fecha, la tasa es mayor en el tratamiento sin CO₂ (Figura 9). Esto implica entonces que en plantas enriquecidas con gas carbónico el desarrollo inicial es más drástico, lo que explica la disminución en el tiempo requerido para alcanzar la máxima altura del pedúnculo floral.

En promedio, la tasa de crecimiento en pedúnculos de plantas con 1200 ppm fue de 3.50 mm·día⁻¹, mientras que con 600 ppm fue de 3.99 mm·día⁻¹, comparado contra 3.27 mm·día⁻¹ obtenidos sin CO₂ adicional. El incremento representa un 22.2% con 600 ppm y 7.0% con 1200 ppm en relación al testigo (Cuadro 7).

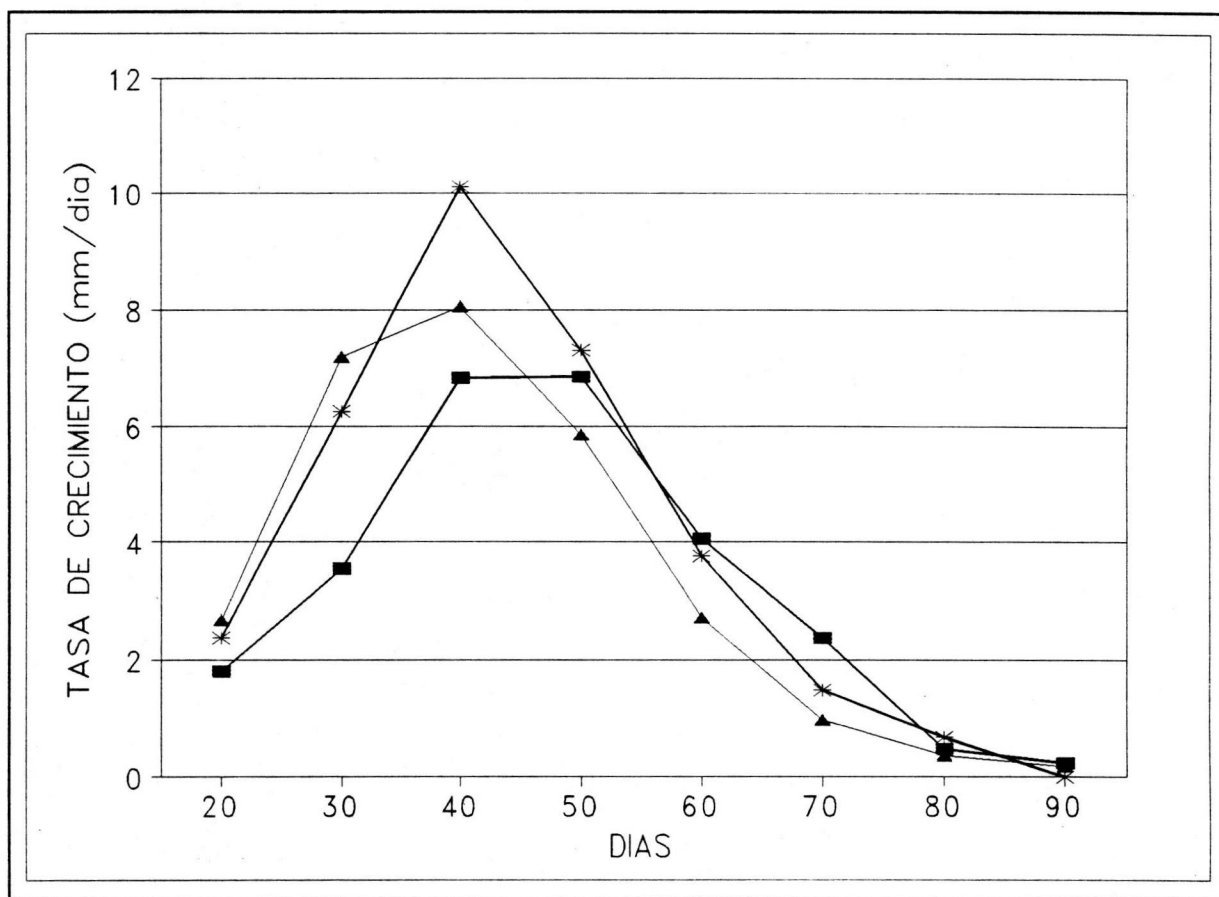


Figura 9. Tasa de crecimiento del primer pedúnculo floral desarrollado durante el experimento en plantas de anturio, *Anthurium x cultorum* cv Tropical, expuestas a tres niveles de CO₂ en el ambiente. Cada punto representa el promedio de 10 mediciones. ■=Testigo; *=600ppm; ▲=1200ppm.

4.2.3. Cinética de Crecimiento de la Espata

El crecimiento de la espata mostró una curva que se aleja del tipo sigmoide. En la Figura 10 se observa que no existe una fase de crecimiento exponencial, y la fase lineal es muy prolongada, puesto que se presentó desde el inicio de las mediciones hasta el día 90. Posteriormente, la fase decreciente se presenta en forma muy marcada, sin un descenso gradual.

Cuadro 7. Efecto del enriquecimiento con CO₂ atmosférico sobre la tasa de crecimiento del pedúnculo floral (mm·día⁻¹) en cinco fechas de muestreo en *Anthurium x cultorum* cv Tropical desde los 20 hasta los 90 días después de su emergencia. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂	Días Después de la Aparición del Pedúnculo Floral								
	20	30	40	50	60	70	80	90	Media
Test	1.80	3.55	6.82	6.85	4.06	2.38	0.46	0.2	3.27
600	2.38	6.24	10.12	7.31	3.76	1.48	0.66	0.0	3.99
1200	2.68	7.19	8.05	5.86	2.72	0.96	0.35	0.2	3.50

Test = Tratamiento Testigo.

La aparente inexistencia de la fase exponencial se debe a que las lecturas se efectuaron cuando el botón floral fue visible, por lo que el desarrollo anterior a este punto no fue cuantificado. Es en esta etapa anterior a la fase visible cuando se presenta el crecimiento exponencial (Dai y Paull, 1990).

La duración de la fase lineal es muy prolongada si se compara con lo reportado por Dai y Paull (1990), ya que estos autores señalan para el cultivar Kaumana una etapa lineal de 55 días. Esto es debido a que las mediciones realizadas en el presente experimento se efectuaron entre los meses de Diciembre, Enero y Febrero, por lo que las condiciones climáticas menos favorables pudiesen haber retrasado el desarrollo de la espata.

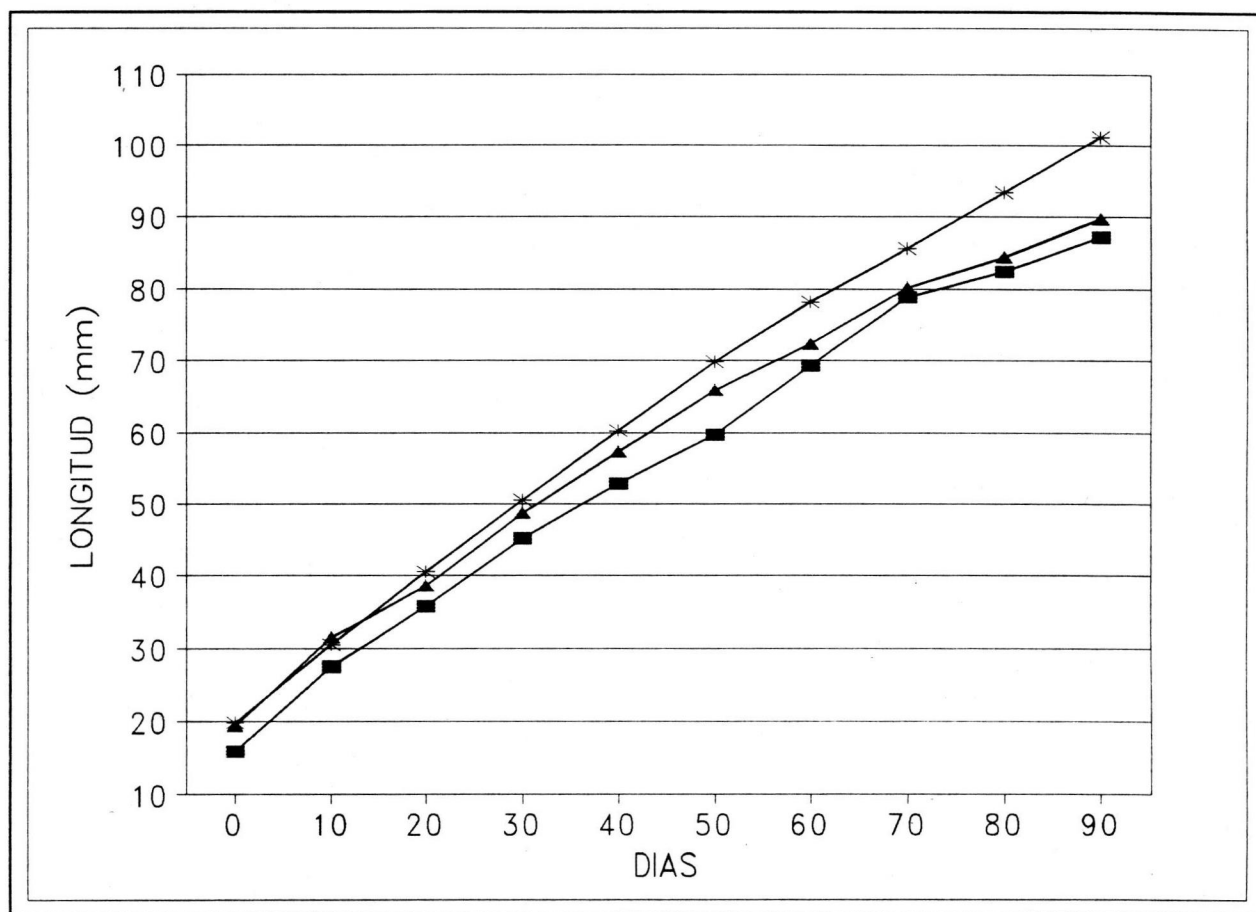


Figura 10. Cinética de crecimiento de la primer espata desarrollada durante el experimento en plantas de anturio, *Anthurium x cultorum* cv Tropical, sometidas a tres niveles de CO₂ en el ambiente. Cada punto representa el promedio de 10 mediciones. ■=Testigo; *=600ppm; ▲=1200ppm.

Referente a la concentración del CO_2 , los tres tratamientos mostraron la misma tendencia y no existe efecto alguno del nivel de enriquecimiento sobre el crecimiento de la espata, puesto que en todos ellos la máxima longitud fue alcanzada a los 90 días ($P > 0.05$). Nuevamente, este tiempo de desarrollo de la espata es mucho mayor que el reportado en el cultivar Kaumana, ya que este alcanzó su máxima longitud a los 63 días después de la emergencia (Dai y Paull, 1990). La explicación a este retraso es la misma que la presentada en el caso de la fase lineal, en el sentido de que las mediciones se realizaron en los meses de invierno, lo cual puede haber ocasionado el retardo en el alargamiento.

Sin embargo, en términos relativos, la tasa de crecimiento de la espata es mayor en plantas expuestas a 600 ppm del gas carbónico, ya que esta varía entre 0.78 y 1.07 $\text{mm} \cdot \text{día}^{-1}$, con una media de 0.90 $\text{mm} \cdot \text{día}^{-1}$ (Cuadro 8). En las plantas sin CO_2 adicional la tasa de crecimiento de la espata se encuentra entre 0.37 y 1.17 $\text{mm} \cdot \text{día}^{-1}$, con un promedio de 0.79 $\text{mm} \cdot \text{día}^{-1}$. La diferencia entre el promedio logrado con 600 ppm y el obtenido sin CO_2 adicional es de un 13.9% a favor del tratamiento con enriquecimiento. En cuanto al nivel de 1200 ppm, la tasa promedio es de 0.78 $\text{mm} \cdot \text{día}^{-1}$, prácticamente igual al promedio sin CO_2 adicional.

El que en plantas con niveles de 600 ppm de gas carbónico en el ambiente exista en promedio una tasa de crecimiento de la espata más elevada, pero sin que esto se manifieste en un acortamiento del período de desarrollo, explica el por qué en este tratamiento se obtuvieron las espatas más grandes. con 600 ppm la espata tuvo en promedio espatas de 10.12 cm, en tanto que con 1200 ppm y el testigo, midieron 8.97 y 8.73 cm, respectivamente, resultando la diferencia entre estos significativa ($P \leq 0.05$).

Cuadro 8. Efecto del enriquecimiento con CO₂ atmosférico sobre la tasa de crecimiento de la espata (mm·día⁻¹) en cinco fechas de muestreo en *Anthurium x cultorum* cv Tropical desde los 10 hasta los 100 días después de la emergencia del botón floral. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂ ppm	Días Después de la Aparición del Botón Floral										
	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	Y
Test	1.17	0.82	0.94	0.77	0.70	0.96	0.94	0.37	0.48	0	0.79
600	1.07	1.01	0.99	0.98	0.96	0.82	0.75	0.78	0.78	0	0.90
1200	1.21	0.71	1.01	0.86	0.86	0.65	0.78	0.43	0.53	0	0.78

Test = Tratamiento Testigo.

Y = Media.

4.3. EFECTO DEL CO₂, N, P, y K SOBRE LAS HOJAS

Sobre las hojas se estudiaron los efectos del enriquecimiento con CO₂ interactuando con el nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K), tanto en la parte laminar de la misma, como en el pecíolo. En el Cuadro 9 y 10 es mostrado un resumen del análisis de varianza resultante, en donde se observa que el CO₂ produce diferencias altamente significativas ($P \leq 0.001$) en casi todas las variables respuesta relacionadas con las hojas: peso fresco y seco del pecíolo, peso específico del pecíolo, longitud y diámetro del pecíolo, peso fresco y seco del limbo, área foliar y peso específico de la hoja. Ninguna de las interacciones, con excepción del peso específico de la hoja entre CO₂*N, CO₂*P y CO₂*K resultó significativa ($P > 0.05$) por lo que se concluye que el incremento en la concentración de los nutrientes mencionados no modifican la respuesta de las plantas al aumento en los niveles del gas carbónico en el ambiente.

4.3.1. Peso Fresco y Seco del Pecíolo

El peso fresco del pecíolo aumenta significativamente en plantas expuestas a altos niveles de CO₂ ($P \leq 0.05$). Con una concentración de 600 ppm el incremento en este peso es del 18.6% en

comparación con el testigo, mientras que con 1200 ppm el incremento es solo del 7.3%, aunque aún resulta significativo (Cuadro 11).

Cuadro 9. Cuadrados medios para los niveles de CO₂ e interacciones con nitrógeno, fósforo y potasio en las variable respuesta: peso fresco de pecíolo (PFP), peso seco de pecíolo (PSP), peso específico del pecíolo (PEP), longitud del pecíolo (LP) y diámetro del pecíolo (DP). Chapingo, Méx. 1995.

FV	GL	Variable Respuesta				
		PFP	PSP	PEP	LP	DP
CO ₂	2	20.21 ^{***}	0.78 ^{***}	22.89 ^{-5 ***}	144.48 ^{***}	3.82 ^{***}
CO ₂ *N	2	1.20 ^{NS}	0.01 ^{NS}	1.20 ^{-5 NS}	8.62 ^{NS}	0.07 ^{NS}
CO ₂ *P	2	0.79 ^{NS}	0.21 ^{NS}	0.47 ^{-5 NS}	6.30 ^{NS}	0.31 ^{NS}
CO ₂ *K	2	0.09 ^{NS}	0.05 ^{NS}	4.59 ^{-1 NS}	0.11 ^{NS}	0.51 ^{NS}
R ²	-	0.54 ^{***}	0.45 ^{***}	0.38 ^{***}	0.56 ^{***}	0.76 ^{***}
CV%	-	12.44	18.43	15.53	6.74	8.19

*** significativo al nivel del 0.001 NS = no significativo
 ** significativo al nivel del 0.01 FV = Fuente de Variación
 * significativo al nivel del 0.05 GL = Grados de Libertad
 R² = Coeficiente de Determinación CV = Coeficiente de Variación.

Cuadro 10. Cuadrados medios para los niveles de CO₂ e interacciones con nitrógeno, fósforo y potasio en las variable respuesta: peso fresco de hoja (PFH), peso seco de hoja (PSH), peso específico de hoja (PEH) y área foliar (AF). Chapingo, Méx. 1995.

FV	GL	Variable Respuesta			
		PFH	PSH	PEH	AF
CO ₂	2	22.47 ^{***}	2.76 ^{***}	38.54 ^{-6 ***}	9906.3 ^{***}
CO ₂ *N	2	4.27 ^{NS}	0.03 ^{NS}	0.47 ^{-6 NS}	1102.9 ^{NS}
CO ₂ *P	2	0.13 ^{NS}	0.18 ^{NS}	4.15 ^{-6 *}	631.7 ^{NS}
CO ₂ *K	2	1.27 ^{NS}	0.31 ^{NS}	2.08 ^{-6 NS}	220.2 ^{NS}
R ²	-	0.42 ^{***}	0.45 ^{***}	0.50 ^{***}	0.44 ^{***}
CV%	-	11.01	14.84	11.48	10.36

*** significativo al nivel del 0.001 NS = no significativo
 ** significativo al nivel del 0.01 FV = Fuente de Variación
 * significativo al nivel del 0.05 GL = Grados de Libertad
 R² = Coeficiente de Determinación CV = Coeficiente de Variación.

El aumento el peso fresco del peciolo se refleja en el peso seco del mismo, ya que también se obtienen diferencias significativas en esta respuesta. Con niveles de 600 ppm de gas carbónico en el ambiente, el peciolo de la hoja contiene un 26.6% más materia seca que el peciolo en plantas no expuestas a ambientes enriquecidos, mientras que con 1200 ppm el incremento es del 10.6%; ambos niveles son superiores estadísticamente ($P \leq 0.05$). Sritharan y Lenz (1990) reportan que en *Brassica oleracea* los peciolos también aumentan el contenido de materia seca cuando las plantas son mantenidas en ambientes enriquecidos con CO_2 . El aumento es del orden del 19.5 al 56.0%, según la disponibilidad de agua para el cultivo, con concentraciones de 900 ppm.

Cuadro 11. Efecto del enriquecimiento con CO_2 atmosférico sobre el peso fresco (g), peso seco (g) y peso específico ($\text{mg MS} \cdot \text{cm}^{-1}$) del peciolo en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO_2	Peso Fresco	Peso Seco	Peso Específico
Testigo	6.94 c	0.94 c	30.15 b
600	8.23a	1.19a	34.48a
1200	7.45 b	1.04 b	31.85 b

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza de 0.05.

En cuanto al efecto de la interacción entre el CO_2 y el N sobre el peso fresco y seco del peciolo, aunque ésta no es significativa ($P > 0.05$), en el Cuadro 12 se puede observar que la dosis baja del N favoreció más a ambas variables. El peso más alto se obtuvo cuando las plantas se trataron con 600 ppm de gas carbónico pero esto es aún mayor si en la solución nutritiva se empleaban 130 ppm de N. Entre el CO_2 y el P, la situación es algo diferente, ya que si bien con 600 ppm de CO_2 el peso fresco y seco es mayor, es con la dosis alta de este elemento, 50 ppm, con la que se obtienen los mejores resultados (Cuadro 12). En el caso de la

interacción $\text{CO}_2 \times \text{K}$ los resultados siguen tendencias similares a la observada entre $\text{CO}_2 \times \text{N}$, puesto que es con la concentración baja del nutriente, 180 ppm, en donde se logra el mayor peso (Cuadro 12).

4.3.2. Longitud y Diámetro del Pecíolo

La longitud del pecíolo fue significativamente mayor en las plantas que se mantuvieron en ambientes enriquecidos con CO_2 ($P \leq 0.001$) (Cuadro 9), ya que con 600 ppm de gas carbónico éstos midieron 3.5 cm más que los pecíolos de las plantas testigo, lo que significa un incremento del 11.1% ($P \leq 0.05$); en cuanto al tratamiento con 1200 ppm, el incremento fue sólo de 1.4 cm, lo que representa un 4.6% más que el testigo, pero esta diferencia es aún significativa ($P \leq 0.05$) (Cuadro 13). El diámetro también mostró incrementos significativos con los tratamientos de CO_2 ($P \leq 0.001$) (Cuadro 9); con 600 ppm el pecíolo midió en promedio 8.79 mm, en tanto que con 1200 ppm midió 8.44 mm. El testigo obtuvo 7.28 mm, por lo que con el tratamiento de 600 ppm el incremento es de 20.7%, y de 15.9% con 1200 ppm ($P \leq 0.05$) (Cuadro 13).

El efecto de la concentración de 600 ppm sobre la longitud y diámetro del pecíolo fue más acentuada cuando en la solución nutritiva se emplearon los niveles bajos de N y K, esto es, 130 y 180 ppm, respectivamente; en cuanto al P, similar a lo acontecido con el peso fresco y seco, la combinación que incrementó en mayor grado esta respuesta fue el nivel más alto, 50 ppm (Cuadro 14).

4.3.3. Peso Específico del Pecíolo

El peso específico del pecíolo es la relación que existe entre el contenido de materia seca y la longitud del mismo; es decir, indica la cantidad de materia seca que existe por unidad de longitud. El aumento en la concentración de gas carbónico en el ambiente produjo un aumento significativo en el peso específico del

peciolo ($P \leq 0.001$) (Cuadro 9); con una concentración de 600 ppm de CO_2 los peciolo mostraron $34.38 \text{ mg MS} \cdot \text{cm}^{-1}$, mientras que con los tratamientos testigo y de 1200 ppm se obtuvo 30.15 y $31.85 \text{ mg MS} \cdot \text{cm}^{-1}$, respectivamente (Cuadro 11). Lo anterior implica que con 600 ppm el peso específico del peciolo aumenta en 14.4% y la diferencia con el testigo es significativa ($P \leq 0.05$); con 1200 ppm el aumento es de solo 5.6% y no difiere estadísticamente del testigo ($P > 0.05$).

El incremento en el peso específico del peciolo posiblemente se debió a una mayor densidad de la materia seca; dicho de otra manera, esto es por una mayor acumulación de carbohidratos. Esto se deduce porque la materia seca se incrementó proporcionalmente más de lo que aumentaron la longitud y el diámetro del Peciolo; como se observa en las tablas 11 y 13, mientras que la materia seca se elevó en 26.6%, el diámetro y longitud lo hicieron en 20.7 y 11.1%, respectivamente.

Cuadro 12. Efecto de las interacciones entre el CO_2 (ppm) con el N, P y K (ppm) sobre el peso fresco (PF) (g), peso seco (PS) (g) y peso específico (PE) ($\text{mg MS} \cdot \text{cm}^{-1}$) del peciolo en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

T	N	PF	PS	PE	P	PF	PS	PE	K	PF	PS	PE
T e s t	130	6.87 c	0.95 c	30.7 ab	30	6.95 c	0.92 c	29.6 b	180	7.05 bc	0.93 c	29.7 b
	200	7.02 c	0.93 c	29.6 b	50	6.93 c	0.96 c	30.7 b	270	6.83 c	0.94 c	30.6 b
6 0 0	130	8.47 a	1.21 a	34.3 a	30	7.98 ab	1.14 ab	33.6 a	180	8.34 a	1.25 a	36.0 a
	200	8.00 ab	1.17 ab	34.6 a	50	8.48 a	1.24 a	35.4 a	270	8.12 a	1.13 ab	33.0 ab
1 2 0 0	130	7.48 bc	1.06 abc	32.7 ab	30	7.31 bc	1.02 bc	31.6 b	180	7.63 ab	1.06 bc	32.4 ab
	200	7.41 bc	1.01 bc	31.0 ab	50	7.58 b	1.05 bc	32.1 ab	270	7.26 bc	1.01 bc	31.3 b

Test = Tratamiento Testigo.

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza del 0.05.

T = Tratamiento.

Cuadro 13. Efecto del enriquecimiento con CO₂ atmosférico sobre la longitud y diámetro del peciolo en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂ ppm	Longitud (cm)	Diámetro (mm)
Testigo	31.03 c	7.28 c
600	34.48a	8.79 a
1200	32.46 b	8.44 b

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza de 0.05.

Cuadro 14. Efecto de las interacciones entre el CO₂ (ppm) con el N, P y K (ppm) sobre la longitud (LP) (cm) y diámetro (DP) (mm) del peciolo en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂	N	LP	DP	P	LP	DP	K	LP	DP
Test	130	30.81 c	9.41 a	30	31.02 c	9.30 a	180	31.26 cd	9.29 a
	200	31.24 c	7.24 a	50	31.04 c	7.35 a	270	30.80 d	7.36 a
600	130	35.09 a	8.82 a	30	33.77 ab	8.85 a	180	34.79 a	8.83 a
	200	33.88 ab	8.75 a	50	35.20 a	8.72 a	270	34.19 ab	8.74 a
1200	130	32.45 bc	8.54 a	30	32.25 bc	8.36 a	180	32.66 bc	8.57 a
	200	32.46 bc	8.33 a	50	32.67 bc	8.51 a	270	32.26 cd	8.31 a

Test = Tratamiento Testigo.

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza del 0.05.

La concentración baja de N (130 ppm) y K (180 ppm) favorecen más el incremento de la materia seca por centímetro del peciolo cuando el nivel de CO₂ se incrementa a 1200 ppm (Cuadro 12), aunque la diferencia entre la concentración baja y alta de ambos nutrientes no es significativa ($P>0.05$). En el caso del P es la concentración más alta la que estimula el incremento en el peso específico si se combina con 600 ppm de CO₂, aunque la diferencia con la concentración alta del nutriente tampoco es significativa ($P>0.05$) (Cuadro 12).

4.3.4. Peso Fresco y Peso Seco de la Hoja

El peso fresco de la hoja aumenta significativamente a causa del enriquecimiento con CO₂ ($P \leq 0.001$) (Cuadro 10). Con 600 ppm de gas carbónico la diferencia es de 1.08 g·hoja⁻¹ en relación al testigo, mientras que con 1200 ppm la diferencia con el testigo es de 1.27 g·hoja⁻¹ (Cuadro 15). Las diferencias mencionadas representan un aumento del 9.0% con 600 ppm y de 10.6% con 1200 ppm, siendo ambos tratamientos diferentes significativamente del testigo ($P \leq 0.05$).

Cuadro 15. Efecto del enriquecimiento con CO₂ atmosférico sobre el peso fresco (g·hoja⁻¹), peso seco (g·hoja⁻¹), peso específico (mg MS·cm⁻²) y área foliar (cm²) en hojas de *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂	Peso Fresco	Peso Seco	Peso Específico	Area Foliar
Testigo	12.03 b	2.55 b	9.14 b	278.84 b
600	13.11a	2.84a	9.35 b	304.45a
1200	13.30a	3.02a	10.78a	280.36 b

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza de 0.05.

La concentración alta de N produjo incrementos significativos en el peso fresco de la hoja cuando las plantas no son enriquecidas con gas carbónico ($P \leq 0.05$) (Cuadro 16), sin embargo, en plantas expuestas a ambientes con CO₂ elevado, es la concentración baja del N la que favorece la acumulación de materia fresca. En el caso del K, la concentración baja siempre favoreció al peso fresco, aunque la diferencia es significativa solo cuando en el ambiente se aplican 600 y 1200 ppm de CO₂ ($P \leq 0.05$) (Cuadro 16). En cuanto al P, nuevamente la concentración alta es la que produce mayor respuesta, en este caso sobre el contenido de materia fresca de la hoja.

El incremento en el peso fresco de la hoja ocasiona que el peso seco de la misma se eleve significativamente en forma paralela por efecto del enriquecimiento ($P \leq 0.001$) (Cuadro 10). Las plantas mantenidas en un ambiente con 600 ppm produjeron hojas cuyo peso seco se incrementa en 11.4% con respecto al testigo, mientras que con 1200 ppm el incremento es del 18.4%; ambos promedios son diferentes estadísticamente ($P \leq 0.05$) (Cuadro 15).

Cuadro 16. Efecto de las interacciones entre el CO_2 (ppm) con el N, P y K (ppm) en el peso fresco (PF) ($\text{g} \cdot \text{hoja}^{-1}$) y el peso seco (PS) ($\text{g} \cdot \text{hoja}^{-1}$) en hojas de *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO_2	N	PF	PS	P	PF	PS	K	PF	PS
Test	130	11.87e	2.59d	30	11.92d	2.52e	180	12.13d	2.58 d
	200	12.19d	2.51d	50	12.14d	2.58e	270	11.92d	2.52 d
600	130	13.51a	2.91b	30	12.89c	2.78d	180	13.26b	2.91b
	200	12.70c	2.78c	50	13.32ab	2.91bc	270	12.95c	2.77 c
1200	130	13.59a	3.11a	30	13.12bc	3.07a	180	13.71a	3.20a
	200	13.01b	2.93b	50	13.48a	2.97b	270	12.89c	2.84bc

Test = Tratamiento Testigo.

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza del 0.05.

El aumento en la tasa fotosintética ocasionada por el incremento en la concentración del gas carbónico estimula la producción de azúcares en la hoja (Zeroni y Gale, 1988), lo que se traduce en un incremento en el contenido de materia seca de este órgano. El incremento de materia seca en hojas se encuentra ampliamente documentado en la literatura; en crisantemo cv Refour la ganancia es de 11.4% cuando se le sometió a niveles de 900 ppm de CO_2 , en el cv Dark Flamenco el incremento fue de 7.9%, mientras que en el cv Cassa fue de 11.7% (Mortensen, 1987). En citrúmelo la ganancia es más pronunciada, tal vés por el incremento en la producción de brotes laterales, puesto que con 660 ppm el peso seco foliar aumenta en 107%, mientras que en citrange el aumento fue de 150% (Koch et al., 1986). En plantas de soya de 11 semanas de edad

el incremento alcanzó un 35% cuando se expusieron a 520 ppm, con 718 ppm el aumento fue de 60%, y se exponen a 910 ppm fue de 75% (Acock y Pasternak, 1986).

Se ha sugerido que altos niveles de CO_2 en el ambiente provoca que el peso fresco de la hoja aumente, pero este aumento es proporcionalmente mayor que el obtenido en el peso seco de la misma. Ello se debe a que al incrementarse la concentración de azúcares por efecto del gas carbónico en la tasa fotosintética el potencial osmótico de la hoja se reduce, y por lo tanto el potencial hídrico. El cambio en los potenciales ocasiona que la hoja tienda a acumular más agua de lo normal, lo que se refleja en un aumento en el peso fresco (Zeroni y Gale, 1988). Sin embargo, los resultados encontrados en este trabajo no pueden sostener la anterior explicación puesto que el aumento ocasionado por el CO_2 es más pronunciado en el peso seco de la hoja que sobre el peso fresco. El peso fresco mostró incrementos del 9 al 10.6%, mientras que en el peso seco los incrementos fueron del 11.4 al 18.4%; como se observa, el peso seco es más favorecido por el enriquecimiento que la ganancia obtenida en el peso fresco.

El comportamiento del peso seco frente al N y el K interactuando con el CO_2 es de respuesta similar a la observada con el peso fresco, ya que la concentración baja de estos elementos se encuentra asociada con un mayor peso seco de hoja cuando el gas carbónico se aplica en dosis de 600 y 1200 ppm, resultando la diferencia entre los niveles del nutriente significativas ($P \leq 0.05$) (Cuadro 16). Con relación al P, las diferencias que se presentaron entre las concentraciones del nutriente fueron muy pequeñas, aunque sin embargo, con 50 ppm de P y 600 ppm de CO_2 sí se obtiene un peso seco significativamente más alto que con 30 ppm ($P \leq 0.05$) (Cuadro 16).

4.3.5. Area Foliar

El área foliar también fue incrementada significativamente por la exposición de los anturios al CO_2 ($P \leq 0.001$) (Cuadro 10); con 600 ppm las hojas tuvieron en promedio 25.6 cm^2 más superficie foliar que las hojas de plantas no tratadas, lo que significa un incremento de 9.2% ($P \leq 0.05$) (Cuadro 15). En el caso de las plantas expuestas a 1200 ppm el incremento no es significativo comparado con el testigo, pues sólo representa un 0.05% ($P > 0.05$).

En este trabajo el área foliar se determinó solo sobre la última de las hojas de la cual se cosechó la flor; en la mayoría de los reportes el estudio de esta variable se ha efectuado sobre todas las hojas de la planta, por lo que en realidad las mediciones corresponden al área foliar total. El incremento en el área foliar total es uno de los cambios morfológicos que el enriquecimiento con gas carbónico habitualmente estimula; en rosal el aumento reportado es de 29.1% con 600 ppm de CO_2 y de 46.6% con 1200 ppm (Zeroni y Gale, 1988), mientras que en crisantemo cv Refour el aumento es de 4.5% y en el cv Cassa de 4.0% (Mortensen, 1986). En pepino se reportan aumentos desde 27% (Yelle et al., 1987) hasta de 271% (Kiedeman y Wong, 1984), mientras que en haba y álamo se señalan incrementos de 74 y 45%, respectivamente (Goudriaan y Ruiter, 1983).

Según Zeroni y Gale (1988) el aumento en el área foliar como respuesta al enriquecimiento se debe al incremento en la concentración de azúcares en las hojas por el efecto del CO_2 en la tasa fotosintética; al incrementarse los azúcares, se produce un cambio en los potenciales hídrico y osmótico, los cuales favorecen la acumulación de agua en los tejidos. Al elevarse el contenido de agua en los tejidos el crecimiento y expansión de la hoja es favorecido, por lo que debe existir una relación entre el peso

fresco, el contenido de agua, y el área foliar. Esta relación es observada en este trabajo, ya que el coeficiente de correlación lineal entre ambas variables resultó ser altamente significativo, con $r = 0.814$ ($P \leq 0.001$; $n = 144$).

El área foliar en anturio fue mayor cuando las concentraciones de 600 y 1200 ppm de CO_2 se combinaron con las dosis bajas de N y K, aunque las diferencias entre la concentración del nutriente en cada nivel de gas carbónico no resultaron significativas estadísticamente ($P > 0.05$) (Cuadro 17). En relación a la interacción entre $\text{CO}_2 * P$, los niveles de 50 ppm del elemento son los que estimulan el incremento en la superficie de las hojas cuando se aplica el gas al ambiente, pero sin ser significativas ($P > 0.05$).

4.3.6. Peso Específico de la Hoja

El peso específico de la hoja mostró incrementos significativos cuando las plantas se expusieron a ambientes con niveles elevados de CO_2 ($P \leq 0.001$) (Cuadro 10), además de encontrarse una interacción significativa entre el CO_2 con el P ($P \leq 0.05$). Con 600 ppm el incremento en el peso específico fue muy reducido, ya que solo representó un 2.3% con relación al tratamiento sin CO_2 adicional ($P > 0.05$); en cambio, con 1200 ppm el incremento fue de 17.9%, resultando la diferencia con el testigo significativa estadísticamente ($P \leq 0.05$) (Cuadro 15).

El peso específico es una variable que estima la cantidad de materia seca que existe por centímetro cuadrado de superficie foliar, por lo que refleja los cambios que se pueden presentar en la densidad o el grosor de la hoja (Bruggink, 1984). Un término inverso al peso específico es el área foliar específica, el cual estima el área foliar que existe por unidad de materia seca.

Cuadro 17. Efecto de las interacciones entre el CO₂ (ppm) con el N, P y K (ppm) en el peso específico de la hoja (PE) (mg MS·cm⁻²) y el área foliar (AF) (cm²) en hojas de *Anthurium x cultorum* cv Tropical.

CO ₂	N	PE	AF	P	PE	AF	K	PE	AF
Test	130	9.36 bc	276.5 b	30	8.94 c	281.3 b	180	9.14 b	281.9 abc
	200	8.91 c	281.2 b	50	9.33 c	276.4 b	270	9.13 b	275.8 bc
600	130	9.38 b	310.8 a	30	9.25 c	300.9 ab	180	9.41 b	310.5 a
	200	9.32 bc	298.1 ab	50	9.45 c	308.0 a	270	9.28 b	298.4 ab
1200	130	10.93 a	285.7 b	30	11.14 a	276.3 b	180	11.17 a	287.5 abc
	200	10.63 a	275.0 b	50	10.43 b	284.4 ab	270	10.39 a	273.2 c

Test = Tratamiento Testigo.

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza del 0.05.

El peso específico es una variable que estima la cantidad de materia seca que existe por centímetro cuadrado de superficie foliar, por lo que refleja los cambios que se pueden presentar en la densidad o el grosor de la hoja (Bruggink, 1984). Un término inverso al peso específico es el área foliar específica, el cual estima el área foliar que existe por unidad de materia seca.

Con 600 ppm no se observó un aumento significativo en el peso específico a pesar de que el contenido de materia seca de la hoja sí se incrementó significativamente (Cuadro 15). Esto se explica porque el aumento en el área foliar bajo esta concentración de CO₂ fue proporcionalmente mayor, por lo que la ganancia en materia seca por la hoja se debe a que las hojas son más grandes, más que a la acumulación de carbohidratos producidos por la fotosíntesis, o bien, a un empleo más eficiente del almidón sintetizado en respuesta a los niveles de CO₂ (Acock y Pasternak, 1986).

En el caso de los anturios mantenidos en 1200 ppm el aumento en el peso específico fue significativo; en este caso se explica por el aumento del 18.4% en el peso seco y porque el área foliar no mostró incremento sustancial. Debido a que la materia seca sí se incrementa pero el área foliar no lo hace, el aumento en el peso específico puede deberse a un aumento en la densidad de la hoja por acumulación del almidón producido por la alta tasa fotosintética provocada por el enriquecimiento con CO₂ (Huber et al., 1984). La posibilidad de que el aumento en el peso específico sea debido a un mayor grosor de la hoja debe también considerarse, puesto que se ha observado en soya que el número de capas de células en empalizada del mesófilo se eleva a causa del enriquecimiento (Bruggink, 1984).

El incremento en el peso específico en anturios mantenidos con 1200 ppm de gas carbónico en el ambiente consecuentemente implica que se están concentrando más carbohidratos en la hoja; si además se toma en cuenta que con este nivel de CO₂ ya no se obtiene un incremento en la fotosíntesis neta (Figura 2), es lógico suponer que las plantas están usando menos eficientemente la materia seca, puesto que se está sintentizando la misma cantidad de almidón pero este se está acumulando. En contraste, el hecho de que la fotosíntesis neta con 600 ppm de CO₂ ambiental continúe activa pero que no se presente un aumento en el peso específico, es una señal de que los carbohidratos se están empleando más eficientemente (Acock y Pasternak, 1986).

Si se analizan los resultados obtenidos en el peso específico de la hoja (Cuadro 15) y del pecíolo (Cuadro 11), es interesante observar la relación entre ambos. En el caso del pecíolo, con 600 ppm de CO₂ el peso específico mostró un incremento significativo, en tanto que en la hoja no varió significativamente. Con 1200 ppm la situación se invierte, pues el peso específico de la hoja es

el que se incrementa significativamente, mientras que en el pecíolo no existe esta elevación. Se ha sugerido que el aumento en el peso específico de la hoja es el resultado de un empleo menos eficiente de la materia seca acumulada (Acock y Pasternak, 1986) y que esto posiblemente se presenta en el caso del tratamiento con 1200 ppm; puesto que los fotosintatos se están acumulando en las hojas, es obvio que en el pecíolo existirán menos reservas, por lo que el peso específico de éste no se incrementa. Con 600 ppm de CO_2 , el uso más eficiente de los carbohidratos que se sintetizan en la hoja, hace que éstos se encuentren más concentrados en los órganos de mayor demanda, o bien, en los órganos que son utilizados para el transporte de estos carbohidratos, como los son los pecíolos; lo anterior puede explicar el porque el peso específico de la hoja no muestra aumentos significativos, mientras que en el pecíolo sí se presentan.

Una concentración de 130 ppm de N produjo un mayor peso específico en la hoja cuando no se aplicó CO_2 sobre los anturios, mientras que con 600 y 1200 ppm la diferencia entre el nivel de N es muy reducida; sin embargo, las diferencias no resultaron significativas ($P>0.05$) (Cuadro 17). El K también mostró resultados similares, puesto que la concentración más baja del nutriente se encuentra asociada con un mayor peso específico, sobre todo cuando las plantas se exponen a 1200 ppm de gas carbónico; igualmente las diferencias no son significativas ($P>0.05$).

La interacción CO_2*P resultó significativa al nivel del 0.05, por lo que la respuesta mostrada por las plantas al incremento en la concentración del gas carbónico es modificada por la concentración del P en la solución nutritiva (Cuadro 10). En este caso es en la concentración de 30 ppm de P y 1200 ppm de CO_2 en donde se obtiene el peso específico más alto, y difiere

significativamente del obtenido con el mismo nivel de CO_2 pero con 50 ppm de P (Cuadro 17).

4.4. EFECTO DEL CO_2 , N, P y K SOBRE LA CALIDAD DE LA INFLORESCENCIA

En la inflorescencia del anturio se estudiaron las siguientes variables en relación con su calidad: longitud y diámetro del pedúnculo floral, peso fresco y seco del pedúnculo floral, peso específico del pedúnculo floral, largo y diámetro del espádice, peso fresco y seco del espádice; largo y ancho de la espata, superficie de la espata, peso fresco y seco de la espata, peso específico de la espata.

En todas estas variables, con excepción del peso específico del pedúnculo floral, el análisis de varianza indica que existen diferencias significativas o altamente significativas por efecto del CO_2 (Cuadro 18). Con respecto a las interacciones, solo se observó significancia en el caso de la interacción $\text{CO}_2 \times \text{N}$ en la variable Superficie de la Espata ($P \leq 0.05$), por lo que se concluye que para el resto de las interacciones y variables la concentración de N, P y K no modifica la respuesta de las plantas cuando se pasa de una concentración de CO_2 a otra.

4.4.1. Longitud y Diámetro del Pedúnculo Floral

El pedúnculo floral mostró un aumento significativo en su longitud cuando las plantas se expusieron a 600 ppm de CO_2 ($P \leq 0.05$) (Cuadro 21). En este caso los pedúnculos midieron 35.99 cm, lo cual representa un aumento del 11.2% con respecto al testigo; con 1200 ppm del gas carbónico, la longitud del pedúnculo mostró solo un ligero incremento del 1.4%, el cual no resulta significativo al comparársele con el testigo ($P > 0.05$).

Cuadro 18. Cuadrados medios para los niveles de CO₂ e interacciones con nitrógeno, fósforo y potasio en las variable respuesta: longitud del pedúnculo, diámetro del pedúnculo, peso fresco y peso seco del pedúnculo y peso específico del pedúnculo. Chapingo, Méx. 1995.

FV	GL	Variable Respuesta				
		Longitud	Diámetro	Peso Fresco	Peso Seco	Peso Específico
CO ₂	2	186.16 ^{***}	6.74 ^{***}	11.44 ^{***}	91277.4 ^{***}	28.25 ^{NS}
CO ₂ *N	2	2.73 ^{NS}	0.19 ^{NS}	0.57 ^{NS}	21052.2 ^{NS}	15.87 ^{NS}
CO ₂ *P	2	2.78 ^{NS}	0.09 ^{NS}	0.30 ^{NS}	8188.3 ^{NS}	8.48 ^{NS}
CO ₂ *K	2	2.52 ^{NS}	0.02 ^{NS}	0.35 ^{NS}	12421.3 ^{NS}	21.90 ^{NS}
R ²	-	0.52 ^{***}	0.51 ^{***}	0.45 ^{***}	0.29 ^{**}	0.24 ^{NS}
CV%	-	8.18	9.01	15.53	20.03	18.66

*** significativo al nivel del 0.001

** significativo al nivel del 0.01

* significativo al nivel del 0.05

R² = Coeficiente de Determinación

NS = no significativo

FV = Fuente de Variación

GL = Grados de Libertad

CV = Coeficiente de Variación.

Cuadro 19. Cuadrados medios para los niveles de CO₂ e interacciones con nitrógeno, fósforo y potasio en las variable respuesta: longitud y diámetro del espádice, peso fresco y seco del espádice. Chapingo, Méx. 1995.

FV	GL	Variable Respuesta			
		Longitud	Diámetro	Peso Fresco	Peso Seco
CO ₂	2	0.58 ^{***}	11.28 ^{***}	0.54 [*]	23010.8 ^{***}
CO ₂ *N	2	0.07 ^{NS}	0.05 ^{NS}	0.01 ^{NS}	1989.6 ^{NS}
CO ₂ *P	2	0.02 ^{NS}	0.05 ^{NS}	0.10 ^{NS}	358.6 ^{NS}
CO ₂ *K	2	0.08 ^{NS}	0.31 ^{NS}	0.12 ^{NS}	950.4 ^{NS}
R ²	-	0.36 ^{***}	0.60 ^{***}	0.24 [*]	0.20 ^{***}
CV%	-	7.20	7.87	17.62	18.3

** significativo al nivel del 0.001

** significativo al nivel del 0.01

* significativo al nivel del 0.05

R² = Coeficiente de Determinación

NS = no significativo

FV = Fuente de Variación

GL = Grados de Libertad

CV = Coeficiente de Variación.

Cuadro 20. Cuadrados medios para los niveles de CO₂ y sus interacciones con el nitrógeno, fósforo y potasio en las variable respuesta: longitud, ancho y superficie de espata, peso fresco y seco de espata y peso específico de espata. Chapingo, Méx. 1995.

FV	G L	Variable Respuesta					
		Longitud	Ancho	Superficie	Peso Fresco	Peso Seco	Peso Específico
CO ₂	2	18.03 ^{***}	4.13 ^{***}	2431.6 ^{***}	9.72 ^{***}	34362.3 ^{**}	7.82 ^{***}
CO ₂ *N	2	0.66 ^{NS}	0.38 ^{NS}	147.2 [*]	0.16 ^{NS}	2330.3 ^{NS}	1.16 ^{NS}
CO ₂ *P	2	0.24 ^{NS}	0.03 ^{NS}	28.4 ^{NS}	0.24 ^{NS}	1017.4 ^{NS}	0.18 ^{NS}
CO ₂ *K	2	0.05 ^{NS}	0.26 ^{NS}	31.8 ^{NS}	0.03 ^{NS}	3502.3 ^{NS}	1.16 ^{NS}
R ²	-	0.54 ^{***}	0.44 ^{***}	0.53 ^{***}	0.49 ^{***}	0.35 ^{**}	0.44 ^{***}
CV%	-	5.84	4.63	9.80	11.47	15.18	12.02

*** significativo al nivel del 0.001 NS = no significativo
 ** significativo al nivel del 0.01 FV = Fuente de Variación
 * significativo al nivel del 0.05 GL = Grados de Libertad
 R² = Coeficiente de Determinación CV = Coeficiente de Variación.

Cuadro 21. Efecto del enriquecimiento con CO₂ atmosférico sobre la longitud y diámetro del pedúnculo floral en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂ (ppm)	Longitud (cm)	Diámetro (mm)
Testigo	32.37 b	5.05 b
600	35.99a	5.71a
1200	32.83 b	5.69 b

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza de 0.05.

El diámetro del pedúnculo también mostró efectos significativos cuando se le aplicaron a las plantas concentraciones elevadas de CO₂ (P≤0.05) (Cuadro 21). Con 600 ppm el pedúnculo mide 5.71 mm de diámetro, lo cual representa un aumento significativo del 13.1% en comparación con el testigo (P≤0.05); con 1200 ppm el diámetro del pedúnculo sostuvo un incremento del 12.7% en contraste con el tratamiento sin CO₂ adicional, manteniéndose la significancia estadística (P≤0.05).

El pedúnculo floral en anturio, llamado también escapo floral, no es en realidad un tallo ya que carece de nudos, entrenudos, yemas y hojas (Higaki et al., 1984); sin embargo, desde cierto punto de vista puede ser comparado con los tallos de crisantemo, rosal, clavel, etc., ya que tanto el pedúnculo como los tallos verdaderos se encargan de sostener a la flor o inflorescencia mediante las reservas que han acumulado, o bien, abasteciéndolas de agua que toman en el punto del corte.

Un incremento en la concentración del CO_2 resulta frecuentemente en un moderado aumento en la altura del tallo (Acock y Pasternak, 1986). En crisantemo se han reportado aumentos en la longitud del 8 al 16% cuando son mantenidos en ambientes con 1000 a 1200 ppm de gas carbónico (Mortensen y Moe, 1983b). En rosal el incremento en la longitud del tallo varía entre 7% (Mortensen y Moe, 1992), 11 a 16% y 20.9 a 47.4% (Zeroni y Gale, 1988).

En cuanto al diámetro del tallo, también existen reportes que señalan que altos niveles de CO_2 en el ambiente producen un aumento en esta variable. En rosales, el diámetro de tallos de plantas manejadas con 350 ppm es de 5.2 mm, mientras que en las mantenidas con 700 ppm aumenta a 5.5 mm, lo que representa un incremento del 5.8% (Mortensen y Moe, 1992).

Comparando lo reportado en la literatura con lo encontrado en este trabajo se puede deducir que en términos generales los resultados concuerdan en el sentido de que la longitud del pedúnculo muestra un mayor desarrollo cuando las plantas se exponen a ambientes enriquecidos con 600 ppm CO_2 . Sin embargo, con 1200 ppm no se encontró la misma respuesta, ya que el aumento en la longitud fue solo de 1.4%; esto puede ser explicado por la relación existente entre el pedúnculo floral y la hoja. Puesto que en la

axila de la hoja es en donde se origina el botón, y consecuentemente el pedúnculo, resulta claro que el desarrollo de estos depende del abastecimiento de carbohidratos por parte de la hoja, ya que representan una demanda, o "sink", metabólica. De esta manera, la menor eficiencia en la traslocación de los carbohidratos discutida anteriormente en base al incremento del peso específico de la hoja que se presenta en las plantas mantenidas con 1200 ppm, pudiese explicar el nulo incremento en la longitud del pedúnculo, ya que no se le están administrando las reservas requeridas para ello. La asociación hoja-pedúnculo queda de manifiesto en los coeficientes de correlación estimados entre el área foliar y la longitud y diámetro del pedúnculo, pues éstos fueron muy altos y significativos; con la longitud, el área foliar sostuvo un coeficiente de $r = 0.678$ ($P \leq 0.001$; $n = 144$), mientras que entre el diámetro y el área foliar fue de $r = 0.525$ ($P \leq 0.001$; $n = 144$). Estas correlaciones implican que entre mayor sea el área foliar, y por supuesto la superficie fotosintetizante, se obtendrán pedúnculos más largos y de mayor diámetro, ya que hojas más grandes pueden asimilar más CO_2 y sintetizar más carbohidratos, con los que se puede sostener su crecimiento.

El aumento de 11.2% en la longitud y de 13.1% en el diámetro del pedúnculo obtenido cuando el anturio se expone a 600 ppm de CO_2 son también importantes desde el punto de vista de la calidad de las flores. En el mercado de flores de corte se demandan tallos largos y firmes, lo que evidentemente está sucediendo al incrementarse los parámetros mencionados.

El aumento en la longitud del pedúnculo al inyectarse 600 ppm de gas carbónico al ambiente es más acentuado si esta concentración de CO_2 se combina con los niveles bajos de N y K en la solución nutritiva, aunque no hay diferencia estadística con los niveles

altos ($P > 0.05$) (Cuadro 22). En cuanto al P, la situación es inversa puesto que es el nivel alto del nutriente el que favorece más el crecimiento del pedúnculo; similarmente, la diferencia con el nivel bajo no es significativa ($P > 0.05$). La tendencia en la respuesta de la longitud a los niveles de CO_2 y el N, P y K es igual para el diámetro del pedúnculo, puesto que el nivel bajo de N y K y el nivel alto de P favorecieron que éste fuese mayor (Cuadro 22).

4.4.2. Peso Fresco y Peso Seco del Pedúnculo Floral

El peso fresco del pedúnculo floral mostró aumentos significativos cuando las plantas fueron expuestas a 600 y 1200 ppm de CO_2 ($P \leq 0.05$) (Cuadro 23). Los pedúnculos de plantas mantenidas en 600 ppm pesaron 6.00 g en promedio, mientras que en 1200 ppm el pedúnculo pesó solo 5.08 g. Lo anterior representa un incremento del 18.1 y 14.6%, respectivamente, con relación al pedúnculo de las plantas sostenidas en ambientes sin CO_2 adicional.

Cuadro 22. Efecto de las interacciones entre el CO_2 (ppm) con el N, P y K (ppm) en la longitud del pedúnculo (LPed) (cm) y diámetro del pedúnculo (DPed) (mm) en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO_2	N	LPed	DPed	P	LPed	DPed	K	LPed	DPed
Test	130	32.45b	5.09b	30	31.86b	5.02b	180	33.01b	5.06b
	200	32.30b	5.01b	50	32.88b	5.08b	270	31.74b	5.05b
600	130	36.52a	5.86a	30	35.65a	5.62a	180	36.25a	5.75a
	200	35.46a	5.56a	50	36.33a	5.80a	270	35.73a	5.67a
1200	130	33.03b	5.73a	30	32.79b	5.60a	180	33.05b	5.73a
	200	32.63b	5.65a	50	32.87b	5.81a	270	32.61b	5.65a

Test = Tratamiento Testigo.

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza del 0.05.

El aumento en el peso fresco del pedúnculo se refleja directamente en el peso seco del mismo. Con 600 ppm el aumento fue de 14.3% en comparación con el testigo, resultando significativa la diferencia entre ambos ($P \leq 0.05$) (Cuadro 23). Con 1200 ppm el aumento

en el peso seco fue de 10.4%, aunque no difiere estadísticamente del testigo ($P > 0.05$).

Cuadro 23. Efecto del enriquecimiento con CO₂ atmosférico sobre el peso fresco (g), peso seco (g) y peso específico (mg MS·cm⁻¹) del pedúnculo en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂ (ppm)	Peso Fresco	Peso Seco	Peso Específico
Testigo	5.08 b	0.60 b	18.47a
600	6.00a	0.68a	18.86a
1200	5.82a	0.66ab	19.95a

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza de 0.05.

En rosal cv Garnette se ha reportado que el incremento en el peso fresco es desde 20.5 a 41.5% en el primer tallo formado, mientras que en el segundo el incremento oscila entre 22.4 y 103.9%; estos aumentos se obtuvieron con 1000 ppm interactuando con el nivel de irradiancia (Zieslin et al., 1986). En rosal cv Sonia el peso fresco también se incrementa por efecto del enriquecimiento; con 600 ppm de CO₂ el aumento fue de 27.4% con relación al testigo, mientras que con 1200 ppm el aumento fue de 52.4% (Zeroni y Gale, 1988).

La literatura también reporta incrementos en el peso seco. En el cv Garnette de rosal, el peso seco aumenta desde un 21.8 a 53.7% en el primer tallo, y entre 26.0 y 35.4% para el segundo (Zieslin et al., 1986). En el cv Sonia, el aumento en el peso seco fue de 26.4 a 43.5% con 600 y 1200 ppm de CO₂, respectivamente (Zeroni y Gale, 1988). En crisantemo se ha observado que el peso seco del tallo se eleva al aumentar la concentración de gas carbónico a 900 ppm; dependiendo de la temperatura nocturna, el incremento es desde

1.9 hasta 19.1%, con relación a lo obtenido en plantas creciendo en 300 ppm (Heij y Lint, 1987).

En freesias, Doorduín (1990) reporta una relación cuadrática altamente significativa entre la concentración ambiental del CO_2 y el peso fresco obtenido por la planta. Con concentraciones bajas de CO_2 , el peso fresco aumenta en forma lineal conforme se eleva el nivel del gas carbónico desde 200 hasta 400 ppm; sin embargo, al continuar el aumento en el CO_2 desde 400 hasta 900 ppm, el incremento en el peso fresco es proporcionalmente menor. En el peso seco también se observó la misma relación cuadrática.

En el Cuadro 24 se muestran los coeficientes de correlación obtenidos entre algunas de las variables relacionadas entre el peso fresco y seco del pedúnculo y las hojas. Todos los coeficientes fueron altamente significativos ($P \leq 0.001$), lo que revela la estrecha asociación y la influencia de la hoja sobre el pedúnculo floral. Como se describió anteriormente, el CO_2 causó un incremento tanto del área foliar como en el peso fresco y seco de la hoja (Cuadro 15); esto afectó el desarrollo del pedúnculo floral en la medida en que una mayor superficie fotosintética favorece la producción y acumulación de reservas energéticas, las cuales finalmente serán transferidas a los órganos de demanda, como el pedúnculo y la flor, reflejándose en el contenido de materia seca de éstos.

El peso seco del pedúnculo floral es un indicador de la cantidad de reservas con que éste cuenta. Al presentarse un mayor volumen de reservas en el tallo de una flor cortada, su vida poscosecha posiblemente sea más prolongada, puesto que ese exceso de carbohidratos representa una fuente adicional de energía, la cual puede emplearse en mantener a la flor en mejores condiciones.

Este fenómeno es aún más importante en el caso del anturio, ya que su flor cortada carece de hojas, por lo que la fotosíntesis que éstas pudiesen realizar después del corte, y aún sus mismas reservas, no las posee. De esta manera, el aumento en el peso fresco y seco del pedúnculo ocasionados por el enriquecimiento con gas carbónico pueden ser de suma importancia en cuanto a la calidad de los anturios, puesto que su duración en postcosecha podría aumentar.

Cuadro 24. Coeficientes de correlación lineal de Pearson obtenidos entre algunas variables de las hojas con el peso fresco y seco del pecíolo en *Anthurium x cultorum*. Chapingo, Méx. 1995.

	Peso Fresco de Hoja	Peso Seco de Hoja	Area Foliar
Peso Fresco Pecíolo	$r=0.774^{***}$	$r=0.636^{***}$	$r=0.752^{***}$
Peso Seco Pecíolo	$r=0.535^{***}$	$r=0.511^{***}$	$r=0.624^{***}$

*** Significativos con un nivel de confianza de 0.001
n = 144

El peso fresco del pedúnculo se incrementó con 600 y 1200 ppm de CO₂; sin embargo, este incremento es más pronunciado cuando en la solución nutritiva se emplea el nivel bajo de N (Cuadro 25). El K mostró resultados similares, puesto que con la dosis baja se obtiene el peso fresco más elevado, sin embargo, la diferencia entre niveles de los nutrientes no es significativa ($P>0.05$). En cuanto al P, la situación es diferente en cuanto a que es con el nivel alto en donde se favorece el incremento en el peso fresco, sobre todo cuando las plantas son enriquecidas con CO₂, aquí las diferencias tampoco son significativas ($P>0.05$).

Con respecto al peso seco, resulta interesante observar que cuando las plantas no están expuestas al enriquecimiento con gas carbónico, el nivel alto de N y K favorece más la acumulación de materia seca en el pedúnculo (Cuadro 25); pero al incrementarse la concentración de CO₂ en el ambiente la respuesta es diferente, puesto que ahora es el nivel bajo de ambos nutrientes el que ha favorecido el peso seco. La diferencia entre los promedios del nivel bajo y alto no resultó significativa ($P>0.05$). En el caso del P, similar a lo acontecido con el peso fresco, el nivel alto del nutriente es el que estimula la acumulación de materia seca, aunque sin significancia estadística ($P>0.05$).

4.4.3. Peso Específico del Pedúnculo Floral

El empleo de niveles incrementados en la concentración ambiental del CO₂ no produjo un aumento significativo sobre el peso específico del pedúnculo floral ($P>0.05$) (Cuadro 23). Con 600 ppm de gas carbónico, el peso específico se eleva en 2.1% con relación al tratamiento sin CO₂ adicional, mientras que con 1200 ppm el aumento es del 8.0%; ambos incrementos no resultaron significativos.

En varias especies se ha reportado que el enriquecimiento con CO₂ produce incrementos sustanciales en el peso específico del tallo. En crisantemo (Heij y Lint, 1987) y en rosal (Zieslin et al., 1986) se obtienen aumentos cuando las plantas se exponen a 900 ppm. El aumento es debido a que las altas concentraciones del CO₂ favorecen en mayor proporción el aumento en el contenido de materia seca más que el incremento en la longitud del tallo (Acock y Pasternak, 1986; Heij y Lint, 1987); se ha señalado incluso que el aumento en el peso específico es debido a un incremento en el diámetro del tallo o a un aumento en la densidad de los tejidos de este (Acock y Pasternak, 1986; Zieslin et al., 1986).

Cuadro 25. Efecto de las interacciones entre el CO₂ (ppm) con el N, P y K (ppm) sobre el peso fresco (PF)(g), peso seco (PS)(g) y peso específico (PE)(mg MS·cm⁻¹) del pedúnculo floral en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

T	N	PF	PS	PE	P	PF	PS	PE	K	PF	PS	PE
T e s t	1 3 0	5.15 b	0.58 b	18.0 a	30	5.09 b	0.60 ab	18.9 a	1 8 0	5.11 b	0.58 a	17.4 d
	2 0 0	5.00 b	0.61 ab	19.0 a	50	5.06 b	0.59 b	18.1 a	2 7 0	5.04 b	0.62 a	19.5 b
6 0 0	1 3 0	6.28 a	0.71 a	19.3 a	30	5.90 a	0.66 ab	18.5 a	1 8 0	6.01 a	0.68 a	18.8 c
	2 0 0	5.71 ab	0.65 ab	18.4 a	50	6.10 a	0.70 a	19.3 a	2 7 0	5.97 a	0.68 a	19.0 c
1 2 0 0	1 3 0	5.96 a	0.68 ab	20.5 a	30	5.68 ab	0.65 ab	19.7 a	1 8 0	6.00 a	0.67 a	20.2 a
	2 0 0	5.68 ab	0.64 ab	19.4 a	50	5.96 a	0.67 ab	20.2 a	2 7 0	5.64 ab	0.65 a	19.7 ab

Test = Tratamiento Testigo.

T = Tratamientos

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza del 0.05.

En este estudio se encontró que a pesar de que el incremento en el peso seco es proporcionalmente más elevado que el aumento en longitud del pedúnculo floral del anturio, 18.1 y 14.6% en el peso seco contra 11.2 y 1.4% en la longitud (Cuadro 21 y 23), el peso específico no mostró resultados significativos, por lo que estos resultados no concuerdan con los citados por Acock y Pasternak (1986) y Heij y Lint (1987). Además, el diámetro del pedúnculo también mostró incrementos significativos del orden del 13.1 y 12.7% con 600 y 1200 ppm de CO₂, respectivamente (Cuadro 21), por lo que se esperaría que el peso específico se elevase. La única explicación que pudiese darse a esta respuesta es que la densidad de los tejidos esté disminuyendo en los tratamientos con enriquecimiento.

Aunque directamente no se estudió ninguna variable relacionada con la densidad, esta puede ser estimada indirectamente. Conociendo

la longitud y diámetro y suponiendo que este último se mantiene constante a todo lo largo del pedúnculo, el volumen puede calcularse con la ecuación para un cilindro; una vez determinado el volumen del pedúnculo, la densidad se obtiene dividiendo el contenido de materia seca entre el volumen. Efectuando estas operaciones se tiene que la densidad del pedúnculo cuando las plantas no son expuestas a niveles enriquecidos de CO_2 es de $91.9 \text{ mg MS} \cdot \text{cm}^{-3}$, con 600 ppm se reduce a $73.9 \text{ mg MS} \cdot \text{cm}^{-3}$, y con 1200 ppm es de $78.8 \text{ mg MS} \cdot \text{cm}^{-3}$. Estos resultados representan una reducción del 19.6% en la densidad del pedúnculo en plantas con 600 ppm de gas carbónico, mientras que con 1200 ppm la reducción es del 14.3%, con lo cual se sostiene la hipótesis mencionada anteriormente.

Los niveles altos de N y K resultaron en un mayor peso específico del pedúnculo cuando las plantas se mantuvieron en ambientes no enriquecidos con CO_2 ; sin embargo, cuando las plantas se expusieron a 600 y 1200 ppm el nivel bajo de ambos nutrientes fue el que proporcionó el mayor peso específico (Cuadro 25). Con el P, por el contrario, fue el nivel de 50 ppm en donde se obtuvo el mayor peso específico cuando los anturios se mantuvieron en ambientes enriquecidos, pero la diferencia no es significativa ($P > 0.05$).

4.4.4. Longitud y Diámetro del Espádice

El largo y diámetro de la inflorescencia verdadera del anturio fueron modificados por el enriquecimiento con CO_2 ($P \leq 0.01$ para la longitud, y $P \leq 0.001$ para el diámetro) (Cuadro 19). En plantas no expuestas al CO_2 , el espádice tuvo 4.28 cm de longitud, en tanto que con 600 y 1200 ppm la longitud se incrementó a 4.41 y 4.49 cm, respectivamente (Cuadro 26); la diferencia obtenida es significativa solamente entre el tratamiento con 1200 ppm de CO_2 y el testigo ($P \leq 0.05$). A pesar de la significancia, el incremento en la longitud es muy reducido, ya que representa solo un 4.9% con 600 ppm, y 3.0%

con 1200 ppm, en relación al testigo. Con 600 ppm de CO₂ el diámetro del espádice no mostró incrementos significativos en comparación con el testigo ($P>0.05$), mientras que con 1200 ppm el diámetro se reduce en un 8.4% en relación al testigo, aunque no resulta ser significativa ($P>0.05$) (Cuadro 26).

Cuadro 26. Efecto del enriquecimiento con CO₂ atmosférico sobre la longitud (cm) y diámetro (mm) del espádice en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂ ppm	Longitud	Diámetro
Testigo	4.28 b	8.32ab
600	4.41ab	8.56a
1200	4.49a	7.62 b

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza de 0.05.

Las dos concentraciones de N probadas no mostraron una diferencia en la respuesta al incrementarse la concentración de CO₂, ya que prácticamente la longitud del espádice aumenta en forma estrecha y paralela (Cuadro 27). En cuanto al P, la concentración más alta del nutriente favoreció la longitud del espádice, siendo esto más notorio cuando se aplican 600 ppm del gas carbónico, aunque sin llegar a detectarse significancia estadística ($P>0.05$). Con 270 ppm de K se obtuvo una mayor longitud del espádice cuando no se aplica CO₂ al ambiente, pero cuando se suministran concentraciones de 600 y 1200 ppm, es con 180 ppm del K en la que se produce un espádice de mayor longitud. En relación al efecto de la interacción entre el N, P y K con el CO₂, tampoco se detectó significancia estadística ($P>0.05$) (Cuadro 19). Destaca en cuanto a esta variable que el diámetro del espádice es significativamente mayor cuando no se aplicó CO₂ o bien con 600 ppm del gas, en comparación con el diámetro obtenido con 1200 ppm, independientemente de la concentración del N, P y K (Cuadro 27).

Cuadro 27. Efecto de las interacciones entre el CO₂ (ppm) con el N, P y K (ppm) en la longitud del espádice (LEsp) (cm) y diámetro del espádice (DEsp) (mm) en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂	N	LEsp	DEsp	P	LEsp	DEsp	K	LEsp	DEsp
Test	130	4.27a	8.35a	30	4.27a	8.28a	180	4.22 b	8.19a
	200	4.28a	8.29a	50	4.28a	8.35a	270	4.33ab	8.45a
600	130	4.45a	8.53a	30	4.36a	8.54a	180	4.43ab	8.59a
	200	4.36a	8.59a	50	4.45a	8.57a	270	4.39ab	8.52a
1200	130	4.47a	7.60b	30	4.48a	7.55b	180	4.51a	7.57b
	200	4.52a	7.65b	50	4.51a	7.70b	270	4.48ab	7.68b

Test = Tratamiento Testigo.

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza del 0.05.

4.4.5. Peso Fresco y Seco del Espádice

El peso fresco del espádice respondió significativamente al incremento del CO₂ en el ambiente ($P \leq 0.05$) (Cuadro 19). Con 600 ppm de CO₂ es aumento es del 5.2%, el cual no difiere estadísticamente del promedio obtenido por el tratamiento sin CO₂ adicional ($P > 0.05$) (Cuadro 28); en cambio, con 1200 ppm el aumento fue del 9.9%, con lo que sí se logra la significancia entre el promedio de este nivel de gas carbónico con el testigo ($P \leq 0.05$). El peso seco también mostró incrementos significativos ($P \leq 0.001$) (Cuadro 19); con 600 ppm de CO₂ el contenido de materia seca en el espádice aumentó en 13%, siendo la diferencia con el testigo significativa ($P \leq 0.05$) (Cuadro 28); con 1200 ppm del gas carbónico el incremento es de 8.2%, el cual no difiere del promedio obtenido en el tratamiento sin CO₂ adicional ($P > 0.05$).

Los incrementos en el peso fresco del espádice, ocasionados por el enriquecimiento con CO₂ oscilan entre 5.2 y 9.9% mientras que el peso seco se elevó entre 8.2 y 13% (Cuadro 28). En cuanto a la longitud del espádice el aumento fue de un 3 a un 4.9%; en el diámetro, el aumento fue de 2.9% con 600 ppm, en tanto que con 1200 ppm de CO₂ se presentó una disminución del 8.4% (Cuadro 26). Estos

resultados revelan que una elevación en la concentración del gas carbónico favorece proporcionalmente más a variables como el contenido de materia fresca y seca que al incremento del tamaño del espádice.

Cuadro 28. Efecto del enriquecimiento con CO₂ atmosférico sobre el peso fresco (g) y peso seco (g) del espádice en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂ ppm	Peso Fresco	Peso Seco
Testigo	2.12 b	0.33 b
600	2.23ab	0.37a
1200	2.33a	0.36ab

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza de 0.05.

Ambos niveles de N no mostraron diferencia en la respuesta al incremento en el CO₂ ya que el peso fresco del espádice aumenta en forma paralela conforme se eleva el nivel de CO₂ (Cuadro 29). En el caso del P no existe una gran diferencia entre ambos niveles del nutriente cuando las plantas crecen en ambientes sin CO₂ adicional o con 1200 ppm; sin embargo, con 50 ppm de P y 600 ppm de CO₂ se obtiene una notoria elevación en el peso fresco de un 7.9%, aunque sin significancia ($P>0.05$) (Cuadro 29). Con 270 ppm de K se favoreció el peso fresco si no se aplica CO₂ adicional al ambiente, pero con 600 y 1200 ppm la diferencia entre el nivel bajo y alto del K prácticamente no existe diferencia entre los promedios; estadísticamente no son significativas estas diferencias ($P>0.05$).

El peso seco del espádice tampoco mostró un aumento importante al elevarse la concentración del N en las plantas que se expusieron a ambientes no enriquecidos o con 1200 ppm; a pesar de esto, con 600 ppm de CO₂, 130 ppm de N favorece más el contenido de materia seca que una concentración de 600 ppm del gas (Cuadro 29).

Comportamiento similar ocurre en cuanto al P, ya que sólomente con 600 ppm de CO₂ se obtiene un ligero incremento en el peso seco cuando la concentración del nutriente fue de 50 ppm (Cuadro 29). Por otra parte, el K favoreció ligeramente el peso seco cuando se emplearon 270 ppm combinados con el tratamiento sin CO₂ adicional, o bien, con 600 ppm (Cuadro 29).

4.4.6. Largo, Ancho y Superficie de la Espata

La longitud, ancho y superficie de la espata mostraron incrementos significativos por efecto del enriquecimiento con CO₂ ($P \leq 0.001$) (Cuadro 20). Con 600 ppm de gas carbónico, la longitud de la espata mostró un incremento significativo del 11.6% con respecto al testigo, puesto que con este nivel de CO₂ se obtuvieron espatas de 11.36 cm de largo, en contraste con los 10.16 cm del tratamiento testigo ($P \leq 0.05$) (Cuadro 30). Con 1200 ppm de CO₂ el incremento fue también significativo estadísticamente, pero solo representó un 8.6% en comparación con el testigo ($P \leq 0.05$) (Cuadro 30). Como puede notarse, el incremento en la longitud de la espata es más pronunciado con 600 ppm de gas carbónico en el ambiente que el incremento logrado con 1200 ppm.

El ancho de la espata mantuvo un comportamiento similar a la longitud, puesto que con 600 ppm de CO₂ se obtiene un incremento más pronunciado que lo obtenido con 1200 ppm. En el primer caso, el aumento fue del 6.3% con relación al testigo, resultando significativamente superior al promedio logrado con los restantes tratamientos ($P \leq 0.05$) (Cuadro 30); con 1200 ppm, la ganancia fue de solo el 2.8%, aunque suficiente para alcanzar la significancia en relación al testigo ($P \leq 0.05$).

Cuadro 29. Efecto de las interacciones entre el CO₂ (ppm) con el N, P y K (ppm) sobre el peso fresco (PFco)(g) y peso seco (PSco)(g) del espádice en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂	N	PFco	PSco	P	PFco	PSco	K	PFco	PSco
Test	130	2.10a	0.33a	30	2.11a	0.33a	180	2.05a	0.32 b
	200	2.14a	0.33a	50	2.13a	0.33a	270	2.19a	0.34ab
600	130	2.22a	0.38a	30	2.14a	0.37a	180	2.25a	0.37ab
	200	2.23a	0.37a	50	2.31a	0.38a	270	2.20a	0.38a
1200	130	2.30a	0.36a	30	2.33a	0.36a	180	2.34a	0.36ab
	200	2.36a	0.36a	50	2.33a	0.36a	270	2.32a	0.36ab

Test = Tratamiento Testigo.

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza del 0.05.

Cuadro 30. Efecto del enriquecimiento con CO₂ atmosférico sobre la longitud (cm), ancho (cm) y superficie (cm²) de la espata en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂ (ppm)	Longitud	Ancho	Superficie
Testigo	10.16 c	9.25 c	71.01 c
600	11.34a	9.83a	85.17a
1200	11.03 b	9.51 b	79.41 b

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza de 0.05.

Los aumentos significativos logrados en la longitud y anchura de la espata se reflejan obviamente en la superficie de esta estructura. La superficie de la espata se incrementa en forma similar a lo mostrado por la longitud y anchura, en el sentido de que es más pronunciado con 600 ppm de CO₂, ya que este incremento representó un 19.9% mayor superficie que el testigo, y menos pronunciado con 1200 ppm, pues éste fue de sólo 11.8%. Ambos aumentos son significativos estadísticamente ($P \leq 0.05$) (Cuadro 30).

Los resultados descritos anteriormente revelan que con 600 ppm del gas carbónico en el ambiente se obtienen sustanciales mejoras

en el tamaño de la espata, en tanto que con 1200 ppm, aunque existen tales mejoras también, estas son significativamente menos importantes que con 600 ppm.

La espata representa un sink metabólico ya que no realiza fotosíntesis, por lo que depende en gran medida de las reservas que le sean suministradas por las hojas verdaderas para sostener su desarrollo y crecimiento. Esto es evidenciado por los coeficientes de correlación que se encuentran entre las variables del tamaño de la espata con los relativos a las hojas (Cuadro 31); todos los coeficientes de correlación fueron altamente significativos ($P \leq 0.001$) y con signo positivo. Tanto el peso fresco y seco como el área foliar fueron estimulados por el enriquecimiento con gas carbónico (Cuadro 15), por lo que una mayor concentración de CO_2 favorece el desarrollo de las hojas; asimismo, hojas más grandes tienen el potencial de realizar una mayor tasa fotosintética, con lo que se cuenta con una mayor acumulación de material fresco y seco, el cual es transportado hacia órganos de demanda, como la espata.

La concentración de 130 ppm de N fue más favorable para la producción de espatas con mayor longitud solo cuando se combina con niveles de 600 ppm de CO_2 en el ambiente (Cuadro 32), aunque sin diferencia estadística con el promedio obtenido con 200 ppm de N. En el tratamiento testigo y con 1200 ppm de CO_2 las espatas más grandes son obtenidas con 200 ppm de N. En el caso del P no hubo efectos positivos pues los promedios obtenidos en todos los tratamientos con gas carbónico son muy similares entre los dos niveles del nutriente. En cuanto al K, tampoco se presentó una amplia diferencia entre la longitud de la espata cuando se le aplicó 180 o 270 ppm del nutriente en los tres tratamientos con CO_2 .

Cuadro 31. Coeficientes de correlación lineal de Pearson obtenidos entre algunas variables de las hojas con la longitud, ancho y superficie de la espata en *Anthurium x cultorum*. Chapingo, Méx. 1995.

	Peso Fresco de Hoja	Peso Seco de Hoja	Area Foliar
Longitud de espata	$r=0.633^{***}$	$r=0.551^{***}$	$r=0.599^{***}$
Ancho de espata	$r=0.511^{***}$	$r=0.447^{***}$	$r=0.563^{***}$
Superficie de espata	$r=0.606^{***}$	$r=0.525^{***}$	$r=0.615^{***}$

*** Significativos con un nivel de confianza de 0.001
n = 144

En relación a la anchura de la espata, el N y el P mostraron efectos muy similares, ya que los promedios en los tres niveles de CO₂ se obtuvieron resultados semejantes (Cuadro 32). En K sí produjo un incremento, cercano a 1.5 cm, en la anchura de las espatas, pero cuando se combinó el nivel bajo de este elemento con 600 ppm de CO₂, aunque sin que estadísticamente exista significancia ($P>0.05$).

Con 600 ppm de CO₂ se obtuvieron espatas con mayor superficie, pero cuando esta concentración se combinó con 130 ppm de N el resultado es más pronunciado, pues la diferencia entre esta concentración y el nivel más alto del nutriente fue de 2.9 cm²; la diferencia no es significativa ($P>0.05$). El incremento de 30 hacia 50 ppm de P no produjo incrementos significativos en la superficie de la espata ($P>0.05$), aunque con 1200 ppm las espatas tienen 1.2 cm² más superficie cuando se utilizó 50 ppm del nutriente. Con respecto al K, tampoco se obtuvieron diferencias estadísticas entre los niveles del elemento ($P>0.05$), aunque con 600 ppm de CO₂ y 180 ppm de K se logra un incremento de 3.3 cm² sobre el nivel de 270 ppm del nutriente.

4.4.7. Peso Fresco y Seco de la Espata

Incrementos significativos en el peso fresco y seco de la espata fueron registrados cuando las plantas se expusieron a ambientes enriquecidos con CO_2 ($P \leq 0.001$) (Cuadro 20). En plantas mantenidas con 1200 ppm el peso fresco se elevó en un 19.1% por encima del promedio observado en el tratamiento sin CO_2 adicional ($P \leq 0.05$) (Cuadro 33), mientras que con 600 ppm el incremento fue solo de 4.9%, no difiriendo estadísticamente del promedio del testigo ($P > 0.05$). El peso seco aumentó significativamente con ambos tratamientos con CO_2 ; con 600 ppm el contenido de materia seca se incrementa en 7.8%, en tanto que con 1200 ppm el aumento fue de 8.5% ($P \leq 0.05$) (Cuadro 33).

Similar a lo acontecido en las correlaciones entre el tamaño de la espata y variables relativas a la hoja expuestas en la sección anterior, el peso fresco y seco de la espata también mostró correlaciones significativas con el peso fresco y seco de la hoja y el área foliar ($P \leq 0.001$) (Cuadro 34). La explicación a estas correlaciones consiste en el hecho, ya señalado, de que la espata depende del suministro de fotosintatos elaborados en las hojas, por lo que entre mayor sea el área foliar, mayor será la traslocación de carbohidratos hacia ésta, lo que finalmente se refleja en su peso fresco y seco.

El peso fresco y seco de la espata son parámetros importantes desde el punto de vista de la calidad de la flor, ya que el incremento en el contenido de materia fresca y seca implica que sus reservas aumentan; tales reservas permiten que la duración de la flor en poscosecha sea más prolongada, con el consecuente incremento de la calidad. De esta manera, el enriquecimiento con CO_2 resulta benéfico en este sentido, al ser el causante de los incrementos de materia fresca y seca. Los incrementos fueron del

4.9 al 19.1% en el peso fresco, en tanto que para el peso seco fueron desde 7.8 a 8.5%; en contraste, la superficie de la espata se elevó entre 11.8 y 19.9 %, por lo que puede notarse que el CO₂ está favoreciendo en mayor grado el aumento en el tamaño de la espata, más que al incremento en la materia seca.

Cuadro 32. Efecto de las interacciones entre el CO₂ (ppm) con el N, P y K (ppm) sobre la longitud (LE)(cm), ancho (AE)(cm) y superficie (SE)(cm²) de la espata en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

T	N	LE	AE	SE	P	LE	AE	SE	K	LE	AE	SE
T e s t	130	10.2 c	9.3 bc	71.6 cd	30	10.3 b	9.3 c	71.8 c	180	10.2 b	9.3 c	72.0 c
	200	10.1 c	9.2 c	70.4 d	50	10.1 b	9.2 c	70.2 c	270	10.1b	9.2 c	70.0 c
6 0 0	130	11.5 a	9.9 a	86.6 a	30	11.3 a	9.8 ab	84.8 a	180	11.4 a	10.0 a	86.8 a
	200	11.2 ab	9.8 a	83.7a b	50	11.4 a	9.9 a	85.6 a	270	11.3 a	9.7 ab	83.5 ab
1 2 0 0	130	10.9 b	9.4 bc	77.5b c	30	11.0 a	9.5 bc	78.8 b	180	11.0 a	9.5 bc	79.4 b
	200	11.1 ab	9.6 ab	81.3a b	50	11.0 a	9.6 abc	80.0 ab	270	11.0 a	9.5 bc	79.4 b

Test = Tratamiento Testigo.

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza del 0.05.

T = Tratamiento.

Cuadro 33. Efecto del enriquecimiento con CO₂ atmosférico sobre el peso fresco (g), peso seco (g) y peso específico (mg MS·cm⁻²) de la espata en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂ (ppm)	Peso Fresco	Peso Seco	Peso Específico
Testigo	4.51 b	0.57 b	7.93a
600	4.73 b	0.61a	7.16 b
1200	5.37a	0.62a	7.74a

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza de 0.05.

Cuadro 34. Coeficientes de correlación lineal de Pearson obtenidos entre algunas variables de las hojas con el peso fresco y seco de la espata en *Anthurium x cultorum*. Chapingo, Méx. 1995.

	Peso Fresco de Hoja	Peso Seco de Hoja	Area Foliar
Peso Fresco Espata	$r=0.711^{***}$	$r=0.654^{***}$	$r=0.485^{***}$
Peso Seco Espata	$r=0.482^{***}$	$r=0.459^{***}$	$r=0.456^{***}$

*** Significativos con un nivel de confianza de 0.001
n = 144

El aumento en el nivel ambiental de CO₂ produjo un mayor peso fresco de la espata, pero este aumento fue más pronunciado cuando las plantas se regaron con una solución nutritiva que contenía 130 ppm de N, aunque sin diferir significativamente ($P>0.05$) (Cuadro 35). En el caso del P, la situación es inversa puesto que es con la concentración alta de este nutriente en donde se logra el mayor beneficio en la aplicación del CO₂, nuevamente, sin que exista significancia ($P>0.05$). No se observaron diferencias marcadas entre los niveles de K en la acumulación de materia fresca, aunque es posible observar cierta tendencia a favor de la concentración de 180 ppm cuando el CO₂ alcanza una concentración de 1200 ppm en el ambiente.

En el peso seco, similar a lo acontecido con el peso fresco, la dosis baja de N favoreció una mayor acumulación de materia seca en la espata ($P>0.05$) (Cuadro 35); en relación al P, 50 ppm de este nutriente producen un aumento moderado solo cuando las plantas son expuestas a 1200 ppm del gas carbónico ($P>0.05$). En el caso del K, la concentración de 270 ppm favoreció el aumento en materia seca cuando no se aplica CO₂ al ambiente; sin embargo, cuando la concentración de este gas se incrementa a 600 y 1200 ppm, 180 ppm de K fueron más favorables para la acumulación de materia seca en la espata ($P>0.05$).

4.4.8. Peso Específico de la Espata

Contrario a lo esperado, el enriquecimiento con CO_2 produjo reducciones significativas en el peso específico de la espata ($P \leq 0.001$) (Cuadro 20). Con 1200 ppm de gas carbónico en el ambiente, el peso específico disminuyó en 2.4% en relación al peso específico de las espatas de plantas sin adición de CO_2 , diferencia que resulta no ser significativa ($P > 0.05$) (Cuadro 33). En un ambiente con 600 ppm de CO_2 , la reducción en el peso específico fue del 9.7%, siendo diferente estadísticamente del testigo y el tratamiento con 600 ppm ($P \leq 0.05$) (Cuadro 33).

Los cambios existentes en el peso específico de la espata son ocasionados por cambios en la densidad de los tejidos o en el grosor de las hojas; el aumento en la densidad puede deberse a un incremento en el contenido del almidón por la mayor actividad fotosintética estimulada por el enriquecimiento con CO_2 (Hubber et al., 1984). Sin embargo, la espata no es una hoja fotosintética, por lo que el almidón que presente es proporcionado por la traslocación de carbohidratos desde las hojas verdaderas, por ello, es posible que el hecho de que no se haya obtenido un aumento en el peso específico sea debido a que no se acumula el suficiente almidón, dado que no son producidos en la espata.

Es notorio también que el aumento en el peso seco provocado por el CO_2 , y que es del 7.8 al 8.5%, es proporcionalmente menor al incremento en la superficie de la espata, que es desde un 11.8 hasta 19.9%. Dicho de otra manera, el enriquecimiento con gas carbónico favoreció más el crecimiento de la espata que la acumulación de materia seca; de hecho, aunque baja, existe una correlación altamente significativa entre el peso específico y la superficie de la espata: $r = -0.211$ ($P \leq 0.01$; $n = 144$), cuyo signo negativo demuestra que al elevarse el tamaño de la espata disminuye

su peso específico, por la dilución de los carbohidratos. De esta manera, el descenso en el peso específico de la espata es tal vez ocasionado por una menor densidad de los tejidos. Con las variables estimadas en este trabajo no es posible discutir si la disminución pudo ser ocasionada por un menor grosor de la espata.

Cuadro 35. Efecto de las interacciones entre el CO₂ (ppm) con los niveles de N, P y K (ppm) sobre el peso fresco (PF) (g espata⁻¹), peso seco (PS) (g espata⁻¹) y peso específico (PE) (mg M.S. cm⁻²) de la espata en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

T	N	PF	PS	PE	P	PF	PS	PE	K	PF	PS	PE
T e s t	130	4.6 cd	0.58 a	8.1 a	30	4.6 b	0.57 b	7.8 ab	180	4.5 b	0.56 a	7.7 ab
	200	4.4 d	0.55 a	7.8 abc	50	4.5 b	0.56 b	8.0 a	270	4.5 b	0.57 a	8.1 a
6 0 0	130	4.9 bc	0.61 a	7.1 c	30	4.7 b	0.61 ab	7.2 b	180	4.7 b	0.62 a	7.1 b
	200	4.6 cd	0.60 a	7.2 bc	50	4.7 b	0.61 ab	7.1 b	270	4.7 b	0.60 a	7.2 b
1 2 0 0	130	5.4 a	0.62 a	8.0 ab	30	5.3 a	0.61 ab	7.7 ab	180	5.4 a	0.62 a	7.8 ab
	200	5.3 ab	0.61 a	7.5 abc	50	5.5 a	0.62 a	7.8 ab	270	5.3 a	0.61 a	7.7 ab

Test = Tratamiento Testigo.

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza del 0.05.

T = Tratamiento.

Ninguno de los tres macronutrientes evaluados pudieron evitar el descenso en el peso específico de la espata al elevarse la concentración del CO₂. Sin embargo, al emplear 1200 ppm de gas carbónico, el nivel de 130 ppm de N permitió recobrar casi el mismo peso específico obtenido en las plantas en que no se aplicó el enriquecimiento (Cuadro 35). En cuanto al P no se presentó beneficio alguno en utilizar el nivel de 30 o 50 ppm, en cambio, con el K se produjo un mayor peso específico con 270 ppm del nutriente pero cuando no se empleó CO₂ adicional.

4.5. PRODUCCION DE FLORES

El empleo de altos niveles de CO_2 en el ambiente produjeron incrementos significativos en la producción de flores en anturio ($P \leq 0.001$) (Cuadro 36). En ambientes sin CO_2 adicional, las plantas produjeron 4.39 flores por maceta en un lapso de 6 meses, en tanto que con 600 ppm se obtuvieron 5.21 flores en el mismo lapso de tiempo; con 1200 ppm el rendimiento fue de 5.53 flores. El aumento en el rendimiento con respecto al testigo representa un 18.7% con 600 ppm de gas carbónico y 26% con 1200 ppm; ambas diferencias resultan ser significativas ($P \leq 0.05$) (Cuadro 37).

En el cv Dramatic de crisantemo para maceta se ha reportado un aumento en el número de flores en alrededor de 40.5% cuando las plantas son expuestas a ambientes con 1375 ppm de CO_2 (Eng et al., 1985), mientras que en el cv Refour se obtiene un incremento del 20.4% con 900 ppm, y del 40.2% en el cv Cassa bajo la misma concentración de gas carbónico (Mortensen, 1986). En el cv Sonia de rosas el incremento en la producción de flores va desde un 42.4% con 900 ppm de gas carbónico hasta de 54.2% con 1200 ppm (Zeroni y Gale, 1988). En clavel, la producción de flores se incrementó entre 7 y 37% con 500 ppm de CO_2 (Heins et al., 1984).

Una semana antes de finalizar el período de aplicación del CO_2 se efectuó la última lectura sobre el efecto de los tratamientos en la tasa fotosintética. Los resultados se han graficado, considerando a la fotosíntesis como la variable independiente, contra la producción de flores, como variable dependiente (Figura 11). Como se aprecia en la Figura, es clara la relación lineal y positiva entre ambas variables, lo que significa que entre más alta sea la tasa fotosintética el rendimiento de flores se eleva en forma lineal. El coeficiente de correlación obtenido fue de $r=0.820$, el cual resultó ser altamente significativo ($P \leq 0.001$; $n=24$).

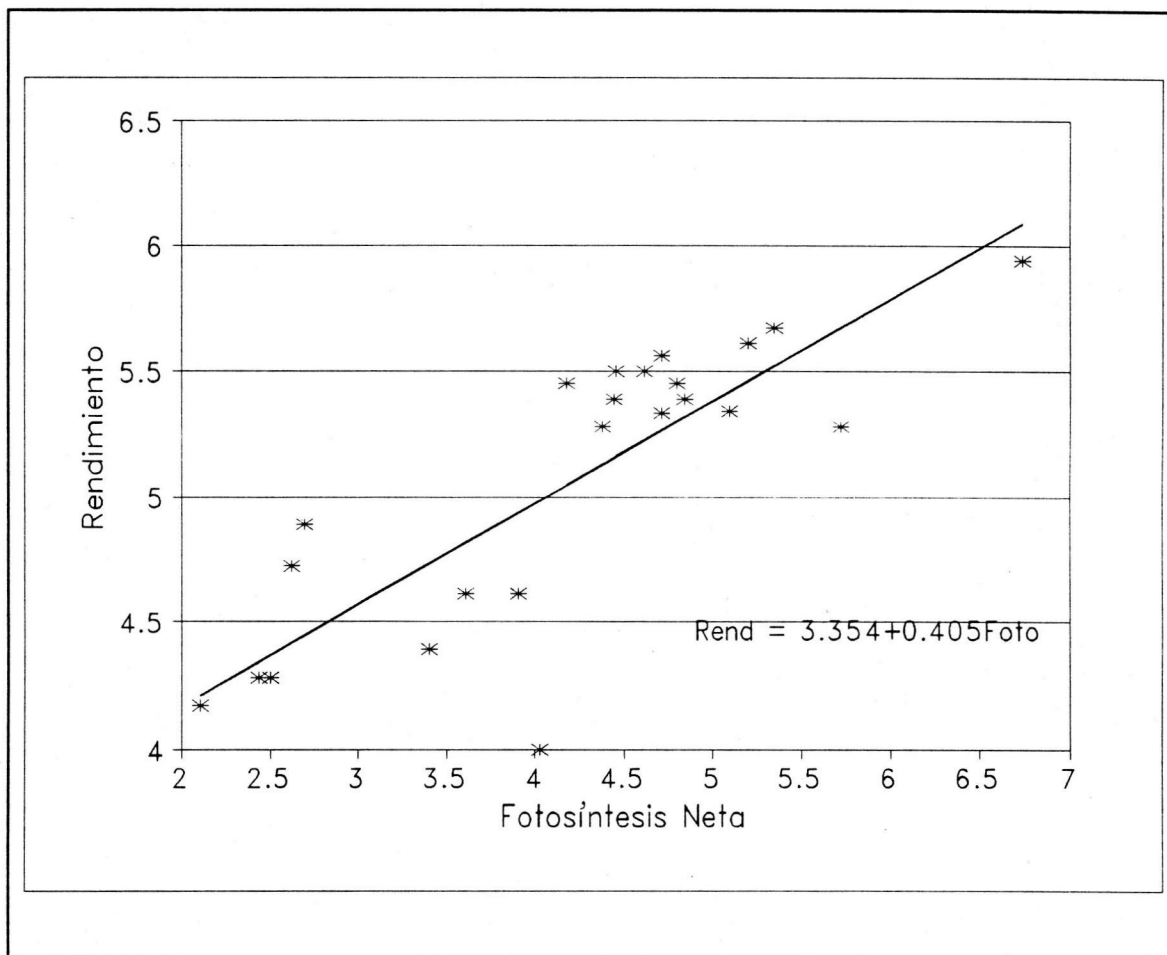


Figura 11. Relación lineal entre la fotosíntesis neta y la producción de flores por maceta en plantas de anturio, *Anthurium x cultorum* cv Tropical.

Sin embargo, es necesario considerar que en anturio la fotosíntesis máxima se logró con una concentración interna de CO₂ de alrededor de 650 a 700 ppm (Figura 2), por lo que, considerando la relación lineal entre ambas variables, el rendimiento máximo deberá presentarse entre estas concentraciones; este hecho explica el por que al elevar la concentración de gas carbónico de 600 hasta 1200 ppm en el ambiente, el rendimiento solo se incrementa en 6.1%, en tanto que la concentración del CO₂ se está duplicando (Cuadro 37).

Cuadro 36. Cuadrados medios para los niveles del CO₂ y sus interacciones con el nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K) en la producción de flores en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

F.V.	G.L.	Cuadrado Medio
CO ₂	2	16.53***
CO ₂ *N	2	0.79*
CO ₂ *P	2	0.91*
CO ₂ *K	2	0.26 ^{NS}
R ²	-	0.64***
C.V. %	-	11.02

F.V.=Fuente de Variación

G.L.=Grados de Libertad

R² =Coeficiente de Determinación C.V.=Coeficiente de Variación

***= Significancia al nivel del 0.001 *=Significancia al nivel del 0.05

En plantas perennes como el anturio, el rendimiento puede explicarse por un aumento en el número de ramificaciones, por una disminución en la aborción de botones florales, o por un acortamiento en el período de desarrollo de las flores, por lo que se producirán más flores en cierta unidad de tiempo. En el caso del anturio no se producen ramificaciones que sean de interés para aumentar el rendimiento, ya que éstas se desarrollan en hijuelos; de esta manera, el incremento en la producción de flores estimulada por el enriquecimiento no pudo ser debido a un aumento en la

ramificación del tallo. La aborción floral se presenta en esta especie cuando la temperatura nocturna es bastante baja (Criley, 1985), lo cual no sucedió en este experimento, puesto que se emplearon calefactores automáticos que mantuvieron una temperatura mínima adecuada para el desarrollo floral; con esto, no es posible que el aumento en el rendimiento sea debido a que se haya disminuído el aborto de flores, puesto que esta no se presentó. La explicación que parece razonable es el acortamiento del tiempo de desarrollo de las flores, o mejor dicho, de las hojas en cuyas axilas se forman los botones. Como se mencionó en la sección de crecimiento y desarrollo, las hojas se desarrollan en menor tiempo cuando las plantas fueron expuestas a niveles incrementados de CO₂ (Cuadro 6); si se forman más hojas en un tiempo determinado, en consecuencia se formarán también más flores, ya que en anturio cada hoja lleva en la axila un yema con potencial para desarrollarse en una flor.

Cuadro 37. Efecto del enriquecimiento con CO₂ (ppm) sobre la producción de flores (número de flores por maceta) en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂ (ppm)	Producción de Flores
Testigo	4.39 c
600	5.21 b
1200	5.53a

Promedios seguidos del la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza del 0.05.

La interacción entre el CO₂ y el nitrógeno resultó ser significativa en la variable producción de flores ($P \leq 0.05$) (Cuadro 36). Como se observa en el Cuadro 38, el máximo rendimiento de flores es de 5.54 cuando se tiene en combinación 1200 ppm de CO₂ con 200 ppm de nitrógeno; sin embargo, es interesante notar que con

la misma dosis de nitrógeno pero con 600 ppm de CO_2 se obtiene prácticamente la misma producción de flores por maceta: 5.40, la cual es solamente un 2.5% menor que lo obtenido con 1200 ppm. Desde el punto de vista de la máxima producción, con la información anterior se puede recomendar aplicar 1200 ppm de gas carbónico en el ambiente, pero desde el punto de vista de la rentabilidad económica, es más recomendable la aplicación de 600 ppm de CO_2 en combinación con 200 ppm de nitrógeno, ya que aunque el rendimiento disminuye, sin significancia ($P>0.05$), en 2.5%, el ahorro en gas carbónico es del 75%.

La interacción entre la concentración del CO_2 y el fósforo también resultó significativa ($P\leq 0.05$) (Cuadro 36). En el Cuadro 38 se observa que el máximo rendimiento se logra, similar a lo encontrado con el nitrógeno, con 1200 ppm de CO_2 , combinándolo con 30 ppm del nutriente, ya que se obtienen 5.63 flores. Sin embargo, con 600 ppm de gas carbónico pero elevando la concentración del fósforo a 50 ppm, se obtienen 5.24 flores, lo que implica una disminución de sólo un 6.7% en el rendimiento, con el consecuente ahorro del 75% en el CO_2 .

En cuanto al potasio, el rendimiento máximo se obtuvo con 1200 ppm de CO_2 y 270 ppm del nutriente; de nueva cuenta, no existe una diferencia significativa entre el empleo de 1200 ppm o 600 ppm del gas carbónico ya que la producción de flores es similar entre ambos tratamientos ($P>0.05$). Similarmente, no existe ventaja entre utilizar la dosis de 180 o 270 ppm de potasio, ya que no hay diferencias significativas entre los niveles del nutriente ($P>0.05$) (Cuadro 38).

Cuadro 38. Efecto de las interacciones entre el CO₂ (ppm) con el N, P y K (ppm) en la producción de flores (Rend) (número de flores por maceta) en *Anthurium x cultorum* cv Tropical. Chapingo, Méx. 1995.

CO ₂	N	Rend.	P	Rend.	K	Rend.
Test	130	4.44 c	30	4.21 b	180	4.43 b
	200	4.34 c	50	4.57 b	270	4.35 b
600	130	5.01 b	30	5.18a	180	5.25a
	200	5.40ab	50	5.24a	270	5.17a
1200	130	5.51ab	30	5.63a	180	5.44a
	200	5.54a	50	5.43a	270	5.61a

Test = Tratamiento Testigo.

Promedios seguidos de la misma letra indica diferencias no significativas con un nivel de confianza del 0.05.

CONCLUSIONES

Del análisis de los resultados obtenidos en el presente experimento se desprenden las siguientes conclusiones:

1.- El enriquecimiento con CO_2 en la atmósfera del invernadero produjo un aumento de la tasa fotosintética en las plantas de anturio.

2.- La exposición de los anturios a niveles elevados de CO_2 induce una tendencia al cierre de los estomas ya que la conductancia disminuyó, mientras que la resistencia aumentó.

3.- Las plantas que se mantuvieron en ambientes enriquecidos mostraron una mayor eficiencia en el uso del agua, ya que se transpiró una menor cantidad de agua por unidad de CO_2 asimilado fotosintéticamente.

4.- En ambientes con una alta concentración de CO_2 las plantas sostuvieron una tasa de crecimiento de la hoja más elevada, por lo que éstas terminan su desarrollo 10 días antes que las plantas sin CO_2 adicional.

5.- El pedúnculo floral también mostró una mayor tasa de crecimiento en las plantas enriquecidas con CO_2 , lo que ocasionó que su desarrollo finalizara 10 días antes en comparación con las plantas no tratadas.

6.- Con 600 ppm de CO_2 la espata floral sostuvo una tasa de crecimiento más elevada que el resto de los tratamientos.

7.- El enriquecimiento con gas carbónico estimuló el aumento del peso fresco y peso seco de: pecíolos, hojas, pedúnculo floral, espádice y espata, mientras que el peso específico de hojas y pecíolos también se elevó. Lo anterior es debido al incremento en la tasa fotosintética.

8.- El CO_2 provocó un incremento en la superficie foliar, así como la longitud, ancho y superficie de las espatas, con la consecuente mejoría en la calidad de las flores.

9.- La longitud y diámetro del peciolo y pedúnculo floral mostraron aumentos significativos por exposición de las plantas a ambientes con CO_2 elevado.

10.- La producción de flores aumentó en las plantas que se enriquecieron con CO_2 , siendo 1200 ppm la concentración en que se obtuvo la mejor respuesta. Sin embargo, con 600 ppm se obtiene un rendimiento que no es sensiblemente menor al obtenido con 1200 ppm, por lo que, teniendo en cuenta consideraciones económicas, resulta más rentable la aplicación de esta concentración.

11.- El empleo de una concentración más alta de nitrógeno en la solución nutritiva ocasionó un incremento en el rendimiento cuando se combinó con niveles altos de CO_2 en el ambiente, especialmente con 600 ppm.

12.- La aplicación de niveles más altos de fósforo mejoró la respuesta de muchas variables al aumento en la concentración de CO_2 en el ambiente, aunque sin llegar a lograr la significancia estadística.

13.- El fósforo estimuló la producción de un mayor rendimiento de flores cuando no se utiliza este gas en la atmósfera en forma adicional.

14.- El potasio no mostró efecto alguno al utilizárséle en dos niveles interactuando con el CO₂.

LITERATURA CITADA

- Acock, B.; D. Pasternak. 1986. Effects of CO₂ concentration on composition, anatomy and morphology of plants. In: Enoch, H.Z.; B.A. Kimbal. 1986. Carbon dioxide enrichment of greenhouse crops. Vol II; Physiology, yield and economics. CRC Press Inc. 41-52.
- Aslam, M.; R.C. Huffaker. 1984. Dependency of nitrate reduction on soluble carbohydrates in primary leaves of barley under aerobic conditions. *Plant Physiology* 75: 623-628.
- Aslam, M.; R.C. Huffaker; D.W. Rains; K.P. Rao. 1979. Influence of light and ambient carbon dioxide concentration on nitrate assimilation by intact barley seedlings. *Plant Physiology* 63: 1205-1209.
- Azcon-Bieto, J. 1986. Effect of oxygen on the contribution of respiration to the CO₂ compensation point in wheat and bean leaves. *Plant Physiology* 81: 379-382.
- Azcon-Bieto, J.; M. Talón. 1993. Fisiología y bioquímica vegetal. Interamericana-Mc Graw-Hill. 581pp.
- Bargalló, M. 1962. Tratado de química inorgánica: fundamental y sistemática. Editorial Porrúa. México. 490pp.
- Besson, R.C.; M.E.D. Graham. 1991. CO₂ enrichment of greenhouse roses affects neither rubisco nor carbonic anhydrase activities. *Journal of American Society for Horticultural Science* 116: 1040-1045.
- Bidwell, R.G.S. 1979. *Plant physiology*. Second Edition. Macmillian Publishing Co., Inc. U.S.A. 784pp.
- Boodley, J.W. 1981. *The commercial greenhouse handbook*. VanNostrand Reinhold. 568pp.
- Boyer, J.S. 1970. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. *Plant Physiology* 46: 236.

- Bozarth, C.S.; R.A. Kennedy; K.A. Schekel. 1982. The effects of leaf age on photosynthesis in rose. *Journal of Society for Horticultural Science* 107: 707-712.
- Bruggink, G.T. 1984. Effect of CO₂ concentration on growth and photosynthesis of young tomato and carnation plants. *Acta Horticulturae* 162: 279.
- Calvert, A. 1972. Effects of day and night temperatures and carbon dioxide enrichment on yield of glasshouse tomatoes. *Journal of Horticultural Science* 47: 231-247.
- Calvert, A.; G. Slack. 1975. Effects of carbon dioxide enrichment on growth, development and yield of glasshouse tomatoes. I. Responses to controlled concentrations. *Journal of Horticultural Science* 50: 61-71.
- Calvert, A.; G. Slack. 1976. Effects of carbon dioxide enrichment on growth, development and yield of glasshouse tomatoes. II. The duration of daily periods of enrichment. *Journal of Horticultural Science* 51: 401-409.
- Cave, G.; L.C. Tolley; B.R. Strain. 1981. Effect of carbon dioxide enrichment on chlorophyll content, starch content and starch grain structure in *Trifolium subterraneum* leaves. *Plant Physiology* 51: 171-174.
- Criley, R.A. 1985. Anthurium. In: Handbook of flowering. CRC Vol I. Boca Raton, Florida. 471-478.
- Cure, J.D.; T.W. Ruffy; D.W. Israel. 1989. Alterations in soybean leaf development and photosynthesis in a CO₂-enriched atmosphere. *Botanical Gazette* 150: 337-345.
- Dai, J.; R.E. Paull. 1990. The role of leaf development on anthurium flower growth. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 115: 901-905.
- Daunicht, H.J. 1966. Methods and results of experiments on the effects of the CO₂-concentration on vegetable crops. *Acta*

- Davis, T.D., J.R. Porter. 1983. High CO₂ applied to cuttings: effects on rooting and subsequent growth in ornamental species. HortScience 18: 194-196.
- Depa, M., P. Nelson, D. Willits, M. Peet. 1986. Effect of CO₂ level and light intensity on nutrient uptake in *Chrysanthemum morifolium*. HortScience 21: 763.
- Devlin, R.M.; F.H. Witham 1983. Plant physiology. Fourth Edition. Willard Grant Press. 577pp.
- Djurhuus, R. 1984. The effect of CO₂, daylength and light on the production and subsequent growth of *Begonia x tuberhybrida* cuttings. Acta Horticulturae 162: 65-74.
- Doorduyn, J.C. 1990. Effects of CO₂ and plant density on growth and yield of glasshouse grown freesias. Acta Horticulturae 268: 171-177.
- Eamus, D. 1991. Commissioned review. The interaction of rising CO₂ and temperatures with water use efficiency. Plant Cell and Environment 14: 843-852.
- Eamus, D.; P.G. Jarvis. 1989. The direct effects on increase in the global atmospheric CO₂ concentration on natural and commercial temperate trees and forests. Advances in Ecological Research 19: 1-55.
- Eng, R.Y.N.; M.J. Tsujita; B. Grodzinski. 1985. The effects of supplementary HPS lighting and carbon dioxide enrichment on the vegetative growth, nutritional status and flowering characteristics of *Chrysanthemum morifolium* Ramat. Journal of Horticultural Science 60: 389-395.
- Eng, R.Y.N., M.J. Tsujita, B. Grodzinski, R.G. Dutton. 1983. Production of chrysanthemum cuttings under supplementary lighting and CO₂ enrichment. HortScience 18: 878-879.

- Enoch, H.Z.; I. Rylski; M. Spigelman. 1976. CO₂-enrichment of strawberry and cucumber plants grown in unheated greenhouses in Israel. *Scientia Horticulturae* 5: 33-41.
- Enoch, H.Z.; R.G. Hurd. 1979. The effect of elevated CO₂ concentrations in the atmosphere on plant transpiration and water use efficiency. A. Study with potted carnation plants. *Biometeorology* 23: 343-351.
- Gaastra, P. 1966. Some physiological aspects of CO₂-application in glasshouse culture. *Acta Horticulturae* 4: 111-116.
- Gardner, R. 1966. Effects of CO₂ enrichment on crops of tomato, lettuce and chrysanthemum as grown commercially on the NAAS experimental horticulture stations in England and Wales. *Proc. XVII International Horticultural Congress*. 347.
- Goldsberry, K.L. 1965. Effect of CO₂ on poinsettia. *Colorado Flower Growers Association Bulletin* 466: 5.
- Goudriaan, J.; H.E. de Ruiter. 1983. Plant growth in response to CO₂ enrichment, at two levels of Nitrogen and Phosphorus supply. 1. Dry matter, leaf area and development. *Netherland Journal of Agricultural Science* 31: 157-169.
- Hand, D.W. 1982. CO₂ enrichment, the benefits and problems. *Scientia Horticulturae* 33: 14-43.
- Hand, D.W. 1984. Crop responses to winter and summer CO₂ enrichment. *Acta Horticulturae* 162: 45-63.
- Hand, D.W.; K.E. Cockshull. 1975. Roses I: the effects of CO₂ enrichment on winter bloom production. *Journal of Horticultural Science* 50: 183-192.
- Heij, G.; P.J.A.L. de Lint. 1987. CO₂ and night temperature on growth and development of chrysanthemum. *Acta Horticulturae* 197: 125-131.
- Heins, R.D.; M.G. Karlsson, J.E. Erwin; M.K. Hausbeck; S.H. Miller. 1984. Interaction of CO₂ and environmental factors on crop responses. *Acta Horticulturae* 162: 21-28.

- Hicklenton, P.R. 1988. CO₂ enrichment in the greenhouse. Principles and practice. Timber Press. Portland, Oregon. 58pp.
- Higaki, T.; H.P. Rasmussen; W.J. Carpenter. 1984. A study of some morphological and anatomical aspects of *Anthurium andreanum* Lind. University of Hawaii. HITAH Res. Ser. 030.12pp.
- Ho, L.C. 1977. Effects of CO₂ enrichment on the rates of photosynthesis and traslocation of tomato leaves. *Annals of Applied Biology* 87: 191-200.
- Holley, W.D. 1967. Response of carnations to three concentrations of CO₂-second report. Colorado Flower Growers Association. Bulletin 201.
- Holley, W.D. 1970. CO₂ enrichment for flower production. *Transactions of the ASAE* 13: 257-258.
- Holley, W.D.; K.L. Goldsberry; C. Juengling. 1964. Effects of CO₂ concentration and temperature on carnations. Colorado Flower Growers Association Bulletin 174.
- Huber, S.C.; H.H. Rogers; F.L. Mowry. 1984. Effects of water stress on photosynthesis and carbon partitioning in soybean (*Glycine max* (L.)Merr.) plants grown in the field at different CO₂ levels. *Plant Physiology* 76: 244-249.
- Hughes, A.P.; K.E. Cockshull. 1972. Further effects of light intensity, carbon dioxide concentration, and day temperature on the growth of *Chrysanthemum morifolium* cv. *Bright Golden Anne* in controlled environments. *Annals of Botany* 36: 533-550.
- Ikeda, A.; S. Nakayama; Y. Kitaya; K. Yabuki. 1988. Effects of photoperiod, CO₂ concentration, and light intensity on growth and net photosynthetic rates of lettuce and turnip. *Acta Horticulturae* 229: 273-282.
- Ito, T. 1978. Physiological aspects of CO₂ enrichment to cucumber plants grown in greenhouses. *Acta Horticulturae* 87: 139-146.
- Janes, B.E. 1970. Effect of carbon dioxide, osmotic potential of nutrient solution, and light intensity on transpiration and

- resistance to flow of water in pepper plants. *Plant Physiology* 45: 95-103.
- Jolliffe, P.A.; P.H.-T. Liu. 1986. Factors affecting leaf injury induced by CO₂ enrichment. *HortScience* 21: 870.
- Jones P.; L.H. Allen; J.W. Jones; R. Valle. 1985. Photosynthesis and transpiration responses of soybean canopies to short- and long-term CO₂ treatments. *Agronomy Journal* 77: 119-126.
- Karlsson, M.G. 1984. Influence of quantum flux density and temperature on dry weight accumulation and partitioning in *Chrysanthemum morifolium* Ramat "Bright Golden Anne". MS Thesis, Michigan State University; East Lansing.
- Khavari-Nejad, R.A. 1984. Correlations between environmental CO₂ and O₂ concentrations on photosynthesis and growth of tomato plants under controlled environments. *Acta Horticulturae* 162: 159-169.
- Koch, K.E.; P.H. Jones; W.T. Avigne; L.H. Allen. 1986. Growth, dry matter partitioning, and diurnal activities of RuBP carboxylase in citrus seedlings maintained at two levels of CO₂. *Physiologie Plantarum* 67: 477-484.
- Kriedemann, P.E.; S.C. Wong. 1984. Growth response and acclimation to CO₂: comparative behaviour in two C₃ crop species. *Acta Horticulturae* 162: 113-120.
- Lawrence, W.J.C. 1963. Science and the glasshouse. Third Edition. Oliver and Boyd. Edinburgh.
- Lawlor, D.W.; R.A.C. Mitchell. 1991. Commissioned review. The effects of increasing CO₂ on crop photosynthesis and productivity: a review of field studies. *Plant Cell and Environment* 14: 807-818.
- Lemon, E.R. 1984. CO₂ and plants. The response of plants to rising levels of atmospheric carbon dioxide. AAAS Selected Symp. 84. AAAS. Washington, D.C.

- Madison, M. 1980. Aroid Profile No 6. *Anthurium andreanum*. *Ariodeana* 1: 17-20.
- Madsen, E. 1974. Effect of CO₂-concentration on growth and fruit production on tomato plants. *Acta Agr. Scandinavica* 22: 242-246.
- Moe, R. 1977. Effect of lighth, temperature and CO₂ on the growth of *Campanula isophylla* stock plants and on the subsequent growth and development of their cuttings. *Scientia Horticulturae* 6: 129-141.
- Moe, R. 1985. The effect of stock plant treatments on rooting and lateral branching in some greenhouse plants. *Acta Horticulturae* 166: 45-51.
- Molintor, H.D.; W.U. von Hentig. 1987. Effect of carbon dioxide enrichment during stock plant cultivation. *HortScience* 22: 741-746.
- Mortensen, L.M. 1984. Photosynthetic adaptation in CO₂ enriched Air and the effect of intermittent CO₂ application on greenhouse plants. *Acta Horticulturae* 162: 153-158.
- Mortensen, L.M. 1986. Effect of intermittent as compared to continuous CO₂ enrichment on growth and flowering of *Chrysanthemum x morifolium* Ramat. and *Saintpaulia ionantha* H. Wendl. *Scientia Horticulturae* 29: 283-289.
- Mortensen, L.M. 1987. Review: CO₂ enrichment in greenhouses. Crop responses. *Scientia Horticulturae* 33: 1-25.
- Mortensen, L.M.; G. Larsen. 1989. Effects of temperature on growth of six foliage plants. *Scientia Horticulturae* 39: 149-159.
- Mortensen, L.M.; R. Moe. 1983a. Growth responses of some greenhouse plants to environment. V. Effect of CO₂, O₂ and light on net photosynthetic rate in *Chrysanthemum morifolium* Ramat. *Scientia Horticulturae* 19: 133-140
- Mortensen, L.M.; R. Moe. 1983b. Growth responses of some greenhouse plants to environment. VI. Effect of CO₂ and artificial light

- on growth of *Chrysanthemum morifolium* Ramat. *Scientia Horticulturae* 19: 141-147.
- Mortensen, L.M.; R. Moe. 1992. Effects of CO₂ enrichment and different day/night temperature combinations on growth and flowering of *Rosa* L. and *Kalanchoe blossfeldiana* v. Poelln. *Scientia Horticulturae* 51: 145-153.
- Mortensen, L.M.; R. Ulsaker. 1985. Effect of CO₂ concentration and light levels on growth, flowering and photosynthesis of *Begonia x hiemalis* Fotsch. *Scientia Horticulturae* 27: 133-141.
- Munch, J.; J. Leinfelder. 1967. Effect of CO₂ on *Euphorbia pulcherrima*. *Gartenwelt* 67: 289.
- Nafzinger, E.D.; H.R. Koller. 1976. Influence of leaf starch concentration on CO₂ assimilation in soybean. *Plant Physiology* 57: 560.
- Nagoaka, M.; K. Takahashi; K. Arai; T. Hanada; H. Yoshioka. 1974. Effects of light intensity, night temperature and CO₂ concentration on the growth and yield of glasshouse tomatoe. *Bull. Veg. Ornamental Crops Research Station A, Ishinden-Ogoso* 6: 105.
- Nobel, P.S.; T.H. Hartsock. 1986. Short-term and long-term responses of crassulacean acid metabolism plants to elevated CO₂. *Plant Physiology* 82: 604-606.
- Pace, G.M.; R.J. Volk; W.A. Jackson. 1990. Nitrate reduction in response to CO₂-limited photosynthesis. *Plant Physiology* 92: 286-292.
- Pallas, J.E. 1984. Differing photosynthetic responses of C₃ plant grown at similar light intensities and CO₂ concentrations. *Acta Horticulturae* 162: 149-151.
- Peet, M.M.; S.C. Huber; D.T. Patterson. 1986. Acclimation to high CO₂ in monoecious cucumbers. II. Carbon exchange rates, enzyme activities, and starch and nutrient concentrations. *Plant Physiology* 80: 63-67.

- Peet, M.M.; D.H. Willits. 1984. Source/sink factors affecting response of greenhouse tomatoes to CO₂. *Acta Horticulturae* 162: 121-128.
- Porter, M. A.; B. Grodzinski. 1985. CO₂ enrichment of protected crops. *Horticultural Reviews* 7: 345-398.
- Raschke, K. 1986. The influence of the CO₂ content of the ambient air on stomatal conductance and the CO₂ concentration in leaves. In: Enoch, H.Z.; B.A. Kimbal. Carbon dioxide enrichment of greenhouse crops. Vol II; Physiology, yield and economics. CRC Press Inc. 87-102.
- Rogers, H.H.; N. Sionit; J.D. Cure; J.M. Smith; G.E. Bingham. 1984. Influence of elevated carbon dioxide on water relations of soybeans. *Plant Physiology* 74: 233-238.
- Sage, R.; T.D. Sharkey. 1987. The effect of temperature on the occurrence of O₂ and CO₂ insensitive photosynthesis in field grown plants. *Plant Physiology* 84: 658-664.
- Salisbury, B.F.; W.C. Ross. 1985. Plant physiology. Fourth Edition. Wadsworth Publishing Co. U.S.A. 540pp.
- Schickendanz, F.; H. Gommlich; A. Lindemann. 1968. The effects of supplementary CO₂ on development and flower initiation in Saintpaulia. *Gartenwelt* 68: 417.
- Schmidt, K. 1986. CO₂ fertilizing permits two Anthurium cultures per year. *Gb-+-Gw* 86: 163-165.
- Schmidt, K.; D. Lauterbach. 1984. CO₂ enrichment for Anthurium in hidroculture. *Deutscher-Gartenbau*. 38: 2231-2232.
- Schwars, M.; J. Gale. 1984. Growth response to salinity at high levels of carbon dioxide. *Journal Experimental of Botany* 35: 193-196.
- Shaner, D.L.; J.S. Boyer. 1976. Nitrate reductase activity in maize (*Zea mays* L.) leaves: I. Regulation by nitrate flux. *Plant Physiology* 58: 623-636.

- Sionit, N.; P.J. Kramer. 1986. Woody plants reactions to CO₂ enrichment. En: Enoch, H.Z.; B.A. Kimbal. Carbon dioxide enrichment of greenhouse crops. Vol II; Physiology, yield and economics. CRC Press Inc. 69-86.
- Sionit, N.; B.R. Strain; H. Hellmers. 1981. Effects of different concentrations of atmospheric CO₂ on growth and yield components on wheat. Journal of Agricultural Science 79: 335-339.
- Spencer, W.; G. Bowes. 1986. Photosynthesis and growth of water hiacinth under CO₂ enrichment. Plant Physiology 82: 258-263.
- Sprague, H.B. 1964. Hunger signs in crops. David McKay Co. New York.
- Stitt, M. 1991. Commissioned review. Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. Plant, Cell and Environment 14: 741-762.
- Taiz, L.; E. Ziger. 1991. Plant physiology. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. Menlo Park, California, U.S.A. 559pp.
- Ting, I.P. 1982. Plant physiology. Addison-Wesley Publishing Company. Manlo Park, California, U.S.A. 642pp.
- Thomas, J.F.; C.D. Raper; C.E. Anderson; R.J. Downs. 1975. Growth of young tobacco plants as affected by carbon dioxide and nutrient variables. Agronomy Journal 67: 685.
- Thomas, J.F.; C.N. Harvey. 1983. Leaf anatomy of four species grown under continuous CO₂ enrichment. Botanical Gazette 144: 303-309.
- Tripp, K.E.; M.M. Peet; D.M. Pharr; P.V. Nelson. 1991a. CO₂-enhanced yield and foliar deformation among tomato genotypes in elevated CO₂ environments. Plant Physiology 96: 713-719.
- Tripp, K.E.; M.M. Peet; D.H. Willits; D.M. Pharr. 1991b. CO₂-enhanced foliar deformation of tomato: relationship to foliar starch concentration. Journal of American Society for Horticultural Science 116: 876-880.

- van Berkel, N. 1984. Injurious effects of high CO₂ concentrations on cucumber, tomato, chrysanthemum and gerbera. *Acta Horticulturae* 162: 101-112.
- Walla, I.; T. Kristoffersen. 1974. The effect of CO₂ application under various light and temperature conditions on growth and development of some florist crops. *Meld. Nor. Landbrukshoegsk* 53: 1-46.
- Weyers, J.; H. Meidner. 1990. Methods in stomatal research. Longman Scientific & Technical. United Kingdom. 233pp.
- Widmer, R.E.; J.C.R. Seager. 1969. Growing better poinsettias. *FM Res. News* 10:131.
- Widmer, R.E.; R.H. Madson; L.W. Drewlow. 1967. Effect of carbon dioxide on growth of poinsettias. *Minnesota State Florist Bulletin*. August.
- Woltz, S.S. 1968. Influence of light intensity and photosynthate export from leaves on physiological leaf roll of tomatoes. *Proceedings of Florida State Horticultural Society* 81: 350-352.
- Wong, S.C. 1979. Elevated atmospheric partial pressure of CO₂ and plant growth. *Oecologia* 44: 68.
- Wong, S.C. 1980a. Effects of elevated partial pressure of CO₂ on rate of CO₂ assimilation and water use efficiency in plants. In: Pearman, G.I. Carbon dioxide and climate: Australian research. Australian Academy of Science. Canberra. 159-166
- Wong, S.C. 1980b. Elevated atmospheric partial pressure of CO₂ and plant growth. I. Interactions of Nitrogen nutrition and photosynthetic capacity in C₃ and C₄ plants. *Oecologia* 44: 68-74.
- Yelle, S.; A. Grosselin; M.J. Trudel. 1987. Effect of atmospheric CO₂ concentration and root-zone temperature on growth, mineral nutrition, and nitrate reductase activity of greenhouse tomato. *Journal of American Society for Horticultural Science* 112: 1036-1040.

- Zeroni, M. 1988. Plant tolerance to salinity in greenhouses-physiological and practical considerations. *Acta Horticulturae* 229: 55-72.
- Zeroni, M.; J. Gale. 1988. Response of sonia roses to continuous daytime CO₂ supplementation under controlled environment conditions. *Australian Journal of Agricultural Research* 39: 863-870.
- Zieslin, N., L.M. Mortensen, R. Moe. 1986. Carbon dioxide enrichment and flower formation in rose plants. *Acta Horticulturae* 189: 173-179.