

UNIVERSIDAD DE BARCELONA FACULTAD DE BIOLOGIA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA VEGETAL

ESTUDIO DE LAS CARACTERISTICAS DEL INTERCAMBIO GASEOSO
DE VARIEDADES DE GERANIO EN CULTIVO PROTEGIDO
EN ZONAS DE CLIMA MEDITERRANEO

VOL II

Memoria que presenta
M. Dolors Sant i Vilella
para optar al Grado de
Doctor en Ciencias Biológicas
dirigida por el
Dr. Jordi Aguilà i Sancho.

Barcelona, Abril 1987

INDICE del VOLUMEN II

	Pág.
<u>4. DISCUSION</u>	339
4.1. ASPECTOS METODOLOGICOS	339
4.2. CLIMA EXTERNO E INTERNO	359
4.3. LAS TASAS DE FOTOSINTESIS, CONDUCTANCIA ESTOMATICA Y CONDUCTANCIA RESIDUAL	363
4.4. DINAMICA DE RESPUESTA A LA LUZ DE LA FOTOSINTESIS, CONDUCTANCIA ESTOMATICA Y CONDUCTANCIA RESIDUAL . . .	370
4.5. RESPUESTA DE LA FOTOSINTESIS Y LA CONDUCTANCIA ESTOMATICA A LA HUMEDAD Y LA TEMPERATURA	375
4.6. RELACION ENTRE LA CONDUCTANCIA ESTOMATICA Y LA FOTOSINTESIS	381
4.7. EL CO2 INTERCELULAR Y LA LIMITACION ESTOMATICA. . .	384
4.8. LA EFICIENCIA HIDRICA Y LA UTILIZACION DEL AGUA . .	389
4.9. RIEGO, CONTENIDO HIDRICO DEL TIESTO Y ESTRES . . .	392
4.10. MANEJO DEL CULTIVO	398
<u>5. CONCLUSIONES</u>	403
5.1. SOBRE LA UTILIDAD DEL EMPLEO DE LAS TECNICAS DE ESTUDIO DE INTERCAMBIO DE GASES SEMI-AUTOMATIZADAS	404
5.2. SOBRE LA CAPACIDAD FOTOSINTETICA DEL GERANIO. . . .	404
5.3. SOBRE EL PAPEL DE LA CONDUCTANCIA ESTOMATICA . Y SU ACLIMATAACION	406
5.4. SOBRE EL MANEJO DEL CULTIVO EN EL INVERNADERO . . .	407
<u>6. BIBLIOGRAFIA</u>	410
<u>7. ANEXOS</u>	
I - ABREVIATURAS, SIMBOLOS Y UNIDADES	449
II - INDICE DE FIGURAS	454
III - GRAFICAS DE RESULTADOS	456
IV - GRAFICAS DE CONCLUSIONES	694

Laboratorio: abreviaturas y unidades empleadas

CI/CO*100C	CO2 intercelular / CO2 referencia (%) (Ci cámara)
CI/CO*100P	CO2 intercelular / CO2 referencia (%) (Ci LI-1600)
CO2INC	CO2 intercelular (vpm) (a partir cámara)
CO2INP	CO2 intercelular (vpm) (LI-1600)
FOTOSINTESIS	tasa fotosintética neta ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
GPPV	gradiente de presión parcial de vapor (KPa)
GRESIC	conductancia residual ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (cámara)
GRESIP	conductancia residual ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (LI-1600)
PAR	densidad de flujo cuántico fotosintético incidente en la hoja ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
QU*1000	eficiencia en el uso de la irradiancia ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol quanta}^{-1}$)*1000
TEMPH	temperatura hoja ($^{\circ}\text{C}$)
TRACAM	transpiración ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (cámara)
TRAESC	transpiración ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) estimada en base a las condiciones de humedad y temperatura en la cámara y las conductancias del LI-1600)
WCCAM	conductancia estomática total al agua ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (cámara)
WCTOP	conductancia estomática total al agua ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (LI-1600)
WCRATI	relación de conductancias envés/haz (LI-1600)
WUEC	eficiencia hídrica ($\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$) (cámara)
WUEP	eficiencia hídrica ($\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$) (en base a la transpiración del LI-1600)

Ciclos diarios en el invernadero: abreviaturas y unidades empleadas

CI/CO %	CO2 intercelular / CO2 referencia (%) (ADC)
CO2 IN A	CO2 intercelular (vpm) (ADC)
CO2 REF VPM	CO2 en la cámara (vpm) (ADC) (medido con la pinza abierta, equivale al aire externo)
E EST A	transpiración estimada (mmol m-2 s-1) (ADC)
E/PAR	transpiración total hoja / PAR incidente (umol H2O umol-1 Q) (LI-1600)
E TOT	transpiración total hoja (haz+envés) (mmol m-2 s-1) (LI-1600)
EVT G/H	perdida de agua por hora del sistema (planta+ substrato) (g h-1)
FOTOSINTESIS	tasa fotosintética neta (umol m-2 s-1) (ADC)
GPPV EST A	gradiente presión parcial de vapor (KPa) estimado a partir datos externos (ADC)
GPPV N	gradiente presión parcial de vapor entre hoja y aire (KPa) (medida envés LI-1600)
GR ADC	conductancia residual (mmol m-2 s-1) (ADC)
GW N	conductancia al agua envés (mmol m-2 s-1) (LI-1600)
GW R	conductancia al agua haz (mmol m-2 s-1) (LI-1600)
GWTOT	conductancia total al agua (haz+envés) (mmol m-2 s-1) (LI-1600)
GWTOT A	conductancia total al agua (mmol m-2 s-1) (ADC)
GWRATI	cociente conductancia al agua envés/haz (LI-1600)
PAR H A	densidad de flujo cuántico fotosintético incidente en la hoja (umol m-2 s-1) (ADC)
PAR N	densidad de flujo cuántico fotosintético incidente en la hoja (umol m-2 s-1) (LI-1600)
QU*1000	eficiencia en el uso de la irradiancia (ADC) (umol CO2 uE-1)*1000
T HOJA A	temperatura hoja (°C) (ADC)
T HOJA N	temperatura hoja medida envés (°C) (LI1600)
TH-A A	diferencia temperatura hoja-aire (°C) (ADC)
TH-A N	diferencia de temperatura hoja-aire (°C) (medida envés con el LI-1600)
W POT	potencial hídrico de hoja (MPa)
WUE A	eficiencia hídrica (umol CO2 mmol-1 H2O) (ADC)

4. DISCUSSION

4. DISCUSION

Por tratarse de un estudio de comparación de especies, con tantas interrelaciones de parámetros, ha sido necesario estructurar la discusión en base a los resultados conjuntos relacionados con aspectos temáticos. Esto hace que en algunos casos se trate un mismo fenómeno o parámetro desde diferentes enfoques, no obstante, se ha intentado evitar en lo posible repeticiones innecesarias.

Si bien se consideró de utilidad el incluir la totalidad en el capítulo 3º la totalidad de los resultados obtenidos con objeto de cumplir con uno de los objetivos principales de este estudio (el descriptivo), en este capítulo sólo se discuten los resultados que hemos considerado más significativos desde el punto de vista de la problemática propuesta. Resultados anecdóticos, o de escasa significación, así como respuestas peculiares observadas esporádicamente, no se consideran.

4.1. ASPECTOS METODOLOGICOS

Muestreos

La edad de la hoja (Sesták 1985, Soláravá y Pospisílová 1983) y su historia previa son aspectos fundamentales que condicionan la variabilidad de los resultados obtenidos y pueden originar diferencias en la tasa fotosintética máxima y en la conductancia estomática y residual, variando la

proporción de la limitación estomática en función de la edad (Catsky y Tichá 1980).

Además, en plantas destinadas a la producción de flor o esquejes, la tasa fotosintética de las hojas que permanecen en el tallo después del corte puede reducirse a la mitad de la máxima, debido, en parte, a la desaparición del sumidero (Aikin y Hanan 1975) o pueden aumentar la tasa por reaclimatación a las mayores irradiancias del nuevo ambiente al que se ven expuestas.

Por otra parte, las condiciones previas y durante las medidas pueden generar una enorme variación en los resultados obtenidos. En algunas circunstancias la fotosíntesis muestra fluctuaciones cíclicas a menudo con período de 30 a 40 minutos (Cowan 1972).

Igualmente, la respuesta estomática al DPPV en hojas en el interior de una cámara de asimilación se ve influenciada tanto por el ambiente a que se ve sometido el resto de la planta (Rawson et al. 1977) como por la resistencia y capacitancia hidráulica de la planta entera (Turner et al. 1984).

El no reconocer estos y otros factores puede causar que las verdaderas características fotosintéticas de la población de hojas se vean enmascaradas si no se toman las precauciones adecuadas y se realizan muestreos suficientes (Gifford y Jenkins 1982).

A lo largo de las experiencias de laboratorio realizadas en el presente trabajo se procuró minimizar las variaciones debidas al muestreo y a la historia previa: mediante la selección de hojas en estado de desarrollo "similar" (tercera hoja desde el ápice en la mayoría de los casos); el control del estado de riego en los 2-4 días previos; y el control de la temperatura y condiciones de oscuridad de la noche anterior a las medidas.

El efecto de la historia previa y de la aclimatación se puso de manifiesto en las menores tasas fotosintéticas de las plantas recién trasladadas del invernadero al laboratorio, en relación a aquellas que permanecieron en el umbráculo por un período de tiempo (15 a 30 días) superior a lo habitual y fueron sometidas a un tratamiento de riego conducente a la desalinización del substrato (algunos puntos en la serie dos).

Las diferencias de conductancia estomática entre tratamientos pueden ser fácilmente un artefacto de muestreo. El ambiente lumínico diario de cada hoja, así como la distinta aclimatación de las células de guarda a la temperatura en períodos inferiores a un día (Ludlow y Wilson 1971), pueden originar diferencias en los valores de conductancia obtenidos en campo o en las mismas plantas trasladadas al laboratorio.

En condiciones de campo el seleccionar hojas con conductancias estomáticas homogéneas es un arte, incluso en

plantas bien regadas (Hesketh et al. 1982). En las experiencias en el invernadero la variabilidad de las medidas dependió de diversos aspectos, sobre todo del estado de riego, de la hora del día, y de las fases críticas por las que atravesó el cultivo (salinización por inadecuado manejo del riego, déficit hídrico) siendo en general mayor la variabilidad en OR y menor en todas las variedades en condiciones de estrés.

Los estomas adaxiales responden más lentamente a los cambios ambientales lo que puede comportar un aumento de la variabilidad en las determinaciones de la relación de conductancias en ambientes fluctuantes (Mott y O'Leary 1984).

El bajo número de réplicas en las mediciones de laboratorio, determinado por la limitación física de tiempo derivada de la metodología, se compensó con un alto número en las de campo.

En las medidas de laboratorio la variabilidad de algunos parámetros vino determinada por las diferencias estacionales en la morfología de las hojas, principalmente en el peso específico foliar (Fig. 3.129.) que correlacionó con la fotosíntesis y la conductancia residual, y por el efecto de la ondulación sobre el porcentaje de superficie proyectada en relación a la total (ver apartado 3.4.).

Debe tenerse en cuenta que la variabilidad recogida por el sistema relativamente laxo de muestreo ha sido en parte

buscada, ya que el objetivo del estudio ha sido determinar la evolución de las características fotosintéticas del geranio en base a sus hojas más representativas, no habiéndose seleccionado en ningún caso hojas atípicas.

Problemática técnica de los equipos

a) Radiometría

La precisión absoluta de las medidas radiométricas es muy inferior a la de la mayoría de las otras medidas físicas. Una precisión del $\pm 5\%$ sólo se obtiene en estandarización en laboratorio, mientras que en un calibrado de rutina la precisión es de $\pm 10\%$. Las diferencias sistemáticas entre instrumentos que difieren substancialmente en sus propiedades radiométricas (particularmente en la sensibilidad del espectro) pueden ser mucho mayores (McCree 1981).

En estas experiencias se ha determinado la radiación PAR con sensores específicos a excepción de los de la estación climática (ver apartado 2.3.1.). Se ha preferido emplear coeficientes empíricos de transformación y expresar los datos en unidades de PPFD, dado que el error cometido no resulta significativo a los efectos del estudio realizado.

b) Modificación del ambiente por las cámaras

Un ejemplo del "principio de incertidumbre" de Heisenberg se halla en la variación que la interferencia de

la metodología empleada produce en los resultados obtenidos en las medidas de intercambio de gases, debido al efecto de las cámaras empleadas en el microclima que rodea a la hoja.

Esta interferencia suele considerarse pequeña en los casos de medida en campo, e incluso en medidas en laboratorio no parece producir más que variaciones cuantitativas pero no cualitativas de la respuestas de la planta siempre y cuando se tomen las medidas oportunas.

Las medidas de intercambio gaseoso pueden verse afectadas por artefactos debido al método y a la manipulación: las condiciones a que se ve sometida la hoja que se mide y el resto de la planta son distintas, y al colocar la planta en la cubeta pueden arrancarse o dañarse algunas hojas (Hall et al 1976). En el caso de las medidas realizadas con apertura de la cámara este efecto se incrementa como queda de manifiesto en los resultados obtenidos.

Además, las medidas realizadas en laboratorio pueden ser sistemáticamente distintas a las de campo debido a variaciones en el estado hídrico de la planta (Lange et al. 1985). De hecho en las experiencias realizadas se ha pretendido separar un efecto global de la capacidad fotosintética de un efecto instantáneo debido al estado de riego casual en los días previos.

Por otra parte, las diferencias en conductancia entre las medidas de campo y de laboratorio pueden deberse a que en la cámara la hoja se ve sometida a la misma "boundary layer" antes y durante la medida, mientras que en campo la "boundary layer" sólo se modificada de forma importante y puntual durante el pinzamiento.

El rango de velocidades de viento en un invernadero va de 0.5-1 m s⁻¹, lo que para una hoja de 10 cm de diámetro supone una resistencia de la "boundary layer" aproximada de 0.50 s cm⁻¹ (Jones 1983a) a 1 s cm⁻¹ (Cowan y Milthorpe 1968), contra los 0.1-0.15 s cm⁻¹ en los aparatos empleados.

Por ello en las medidas de la cámara la conductancia estomática es aproximadamente equivalente a la total dado el bajo valor de la conductancia de la "boundary layer", mientras que en el invernadero la conductancia medida, si bien es la real del estoma, no representa más que una parte de la conductancia total que es la que determina la transpiración. Lo que puede detectar la planta no es posiblemente su conductancia estomática sino el efecto real de la conductancia total, tanto en el nivel de CO₂ como en la pérdida de agua, y su regulación debe basarse por lo tanto en estos efectos.

En relación a este punto se ha descrito un efecto directo de la "boundary layer" en la respuesta estomática a través de la importante modificación de la sensibilidad al

DPPV basado en un aumento de la transpiración epidérmica (Bunce 1985).

En los porómetros e irga-porómetros, que se han utilizado, se asume que la apertura estomática no se ve alterada durante la medida. El hecho de que en algunas plantas las determinaciones de conductancia se vean significativamente afectada por respuestas estomáticas rápidas (pocos segundos) a variaciones en la humedad (Fanjul y Jones 1982) ponen en duda esta asunción, no obstante en los porómetros de balance nulo como el LI-1600 este problema queda en parte minimizado al fijar y mantener la humedad en la cámara igual a la ambiental. En el caso del ADC, en la forma empleada por nosotros, es decir sin control de humedad, la humedad resultante dentro de la pinza no fue siempre similar a la exterior lo que pudo contribuir a aumentar la dispersión de datos en la relación entre conductancias del LI-1600 y el ADC (Fig. 4.1).

En nuestra experiencia y en trabajos de otros autores (Rawson y Love 1982) se observaron ciclos estomáticos producidos por perturbaciones en el pinzamiento, por esto en las medidas en el invernadero se procuró no muestrear las mismas hojas, lo que no fué siempre totalmente posible.

Por otra parte, también pueden generarse perturbaciones espontáneamente por cambios de irradiancia o de humedad provocados por la apertura y cierre de las ventanas del invernadero. Estas perturbaciones no pueden comprobarse de

manera fácil con un equipo portátil que no permite distinguir si la oscilación está generada por el pinzamiento o ya existía previamente.

No obstante es de destacar que se confirmaron experiencias previas de alta estabilidad estomática, durante los 30 a 120 segundos de las mediciones de porometría, incluso en el caso de los tratamientos de laboratorio, a pesar de la perturbación provocada al sacar la hoja de la cámara y por el pinzamiento. Fuertes variaciones transitorias de la conductancia y la fotosíntesis se registraron inmediatamente después de introducir de nuevo la hoja en la cámara de fotosíntesis en un gran número de casos.

Se obtuvieron muy altas correlaciones entre las conductancias estomáticas determinadas con la cámara y con el porómetro LI-1600, atribuyéndose en algunos casos las discrepancias a: ligeras variaciones en los calibrados de los sensores de humedad tanto del porómetro como de la cámara; al efecto de la perturbación estomática durante la medida externa que afecta a las plantas de modo distinto según la variedad y la estación; y al grado de variación entre las condiciones ambientales dentro y fuera de la cámara. Por ello se utilizaron, básicamente, los datos obtenidos con la cámara. En el tratamiento de irradiancia se detectaron menores valores de la conductancia medida con el porómetro en los puntos de baja irradiancia posiblemente por

encontrarse el estoma en fase de apertura o cierre y por lo tanto más propenso al cierre durante la medida.

Es de hacer notar que de los parámetros medidos en campo la variabilidad fué mayor en "Orange Ricard" cuyas hojas tienen una gran tendencia a generar ciclos, como se demostró en las experiencias de laboratorio.

El efecto de la modificación de la luz durante el pinzamiento, ya discutido en el apartado de material y métodos, y otros efectos seran comentados más adelante.

c) Equipo de laboratorio

El aumento exponencial de la solubilidad del CO₂ en agua al disminuir la temperatura (Forsythen 1969) hace que los flujos de agua y CO₂ pueden ser dependientes de la temperatura y la humedad (incluso con la cámara vacía) si no se eligen los materiales de una forma adecuada para evitar condensación o absorciones de agua en las paredes (Bloom et al. 1980). Estas posibles interferencias se evitaron gracias a utilizar en el circuito de aire tubos de nylon renovados a menudo, sobretudo después de los tratamientos de variación de la temperatura, y cuya temperatura se mantenía por encima de la del aire circulante.

Los problemas en relación a las absorciones y desorciones de agua y CO₂ del metacrilato (Bloom et al. 1980, Bell y Incoll 1981a) fueron en nuestro caso minimizados gracias a un control de la humedad de entrada, a largos

tiempos de estabilización, y a cambios paulatinos de las condiciones. Estas precauciones no evitaron en todos los casos las condensaciones, por lo que a veces se han empleado los datos del porómetro. La mayor incertidumbre se dió en los puntos de recuperación de humedad en las curvas de aumento del DPPV.

La utilización de cámaras de fotosíntesis con flujo de aire de entrada de concentración de CO₂ constante implica una disminución del CO₂ del aire en la cámara que es función de la propia acción de la fotosíntesis. Este efecto representó en nuestro caso variaciones del CO₂ entre 350 y 320 vpm. Reducciones de CO₂ en el aire mucho mayores, hasta 250 vpm, conllevan en Vicia faba aumentos de la conductancia del 10% que pueden incrementarse hasta el 25% en condiciones de alto DPPV (Kappen et al. 1987).

La posible inestabilidad del sensor VAISALA en función de los cambios de temperatura y del envejecimiento puede ser una causa de incertidumbre en las medidas de humedad realizadas con el mismo, siendo aconsejable la medida en condiciones de temperatura constante (Sharkey 1984, Agata et al. 1986).

La variabilidad en forma y tamaño de las hojas muestreadas puede haber influido en algunos de los datos obtenidos a lo largo de las series de medida, sobre todo la eficiencia en el uso de la irradiancia (QU) debido al efecto de autosombreado a bajas luces producida por las

ondulaciones, frecuentes en las hojas de las variedades "Old Lady" y "Flamingo" en algunas épocas del año. Por otra parte las hojas de "Flamingo" normalmente acampanadas se colocaron planas en la cámara con lo cual la irradiancia se vió afectada (Gutschick 1984a-1984b, Schapendonk 1984, Wong 1979a).

Esta diferencia en forma y tamaño puede también alterar a la "boundary layer" pero este posible efecto no se ha tenido en cuenta ya que se ha supuesto que la adecuada turbulencia del aire en la cámara lo contrarrestaba.

El balance energético de la hoja en la cámara es anómalo. La hoja recibe una irradiancia con mayor proporción de infrarrojo, se halla dentro de un recinto cerrado y la "boundary layer" disminuye por efecto de la ventilación. Esto da como resultado una temperatura de hoja dentro de la cámara sistemáticamente superior a la del aire mientras que en condiciones reales suele ser al revés, es decir que la transpiración es capaz de enfriar la hoja por debajo de la temperatura del aire.

En las medidas de laboratorio se registraron diferencias máximas de temperatura hoja-aire a altas irradiancias y bajas conductancias de hasta $+4^{\circ}\text{C}$ siendo lo normal $+2^{\circ}\text{C}$, dependiendo de la variedad, del tratamiento y del peso específico de la hoja medida. La generación de ciclos estomáticos en algunos tratamientos produjo ciclos de calentamiento y enfriamiento de la hoja en relación al aire

de hasta $+3^{\circ}\text{C}$ en el valle y de -1.5°C en la cúspide de la onda.

El protocolo seguido en cada uno de los tipos de experiencias puede haber influenciado los resultados obtenidos, no sólo en los tratamientos de porometría por la perturbación de la hoja durante la apertura de la cámara y el pinzamiento, sino también en los tratamientos sin apertura de la cámara.

Si bien la irradiancia máxima se mantuvo en todas las experiencias en valores de $800 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, tan sólo algo superiores a la saturación, no se descarta un efecto negativo de la irradiancia durante el proceso de activación de la fotosíntesis seguido en los tratamientos de temperatura y humedad (Bloom et al. 1980), no obstante este riesgo no disminuye el valor comparativo de los resultados obtenidos.

d) Determinación del potencial hídrico

En la determinación del potencial no se siguió el método de cubrir la hoja momentos antes de cortarla, lo que comporta un error sistemático de subestimación dependiente de la tasa transpiratoria en el momento del corte y del tiempo transcurrido entre éste y la realización de la medida (Turner 1981).

Comparación de aparatos de medida

Una de las limitaciones tecnológicas que comporta la utilización de equipos de medida como los empleados, en las condiciones enormemente cambiantes del ciclo diario en el interior del invernadero, es la imposibilidad de estar calibrando los sensores continuamente con el fin de aumentar la precisión y fiabilidad de las medidas. Debe existir, pues, un compromiso entre la precisión de las determinaciones y la realización de medidas con significado fisiológico.

Las comparaciones de aparatos de porometría han demostrado que las discrepancias entre equipos pueden ser importantes (Bell y Squire 1981). La utilización de dos porómetros con sensores distintos desde el punto de vista del principio de funcionamiento, y con distinto diseño del propio aparato, introduce una variabilidad inevitable pero que, una vez conocida y tomada en cuenta, no representa un inconveniente importante.

Las diferencias entre porómetros al estimar la conductancia estomática puede deberse a diferencias en el sistema de operación, a errores sistemáticos en el calibrado de los aparatos o a la respuesta de los estomas al pinzamiento.

Las diferencias en la humedad relativa de la cámara de cada aparato, el tiempo mínimo de pinzamiento, el área foliar que utiliza, las modificaciones en la irradiancia, temperatura de hoja, y la concentración de CO₂ dentro de la cámara hacen que la planta reaccione de distinto modo a cada aparato (Bell and Squire 1981).

La precisión de la medida de distintos tipos de porómetro ha sido confirmada experimentalmente comparando la pérdida de agua de plantas en tiesto con la tasa estimada por el porómetro (Van Bavel et al. 1965, Kanemasu et al. 1969).

En nuestro caso se obtuvieron buenas correlaciones generales entre las conductancias determinadas por el LI-1600 y el ADC sobre la misma hoja (Fig.4.1.) con una ligera tendencia a menores valores en el ADC.

La estima de la diferencia de temperatura hoja-aire resultó sistemáticamente mayor en el ADC (entre 1° y 2°C) si bien la correlación se mantuvo (Fig.4.2.).

a). Comparación Pn cámara laboratorio - ADC campo

Es bien sabido que la comparación de la respuesta fotosintética a la luz entre especies se hace difícil dadas las distintas condiciones experimentales en que cada autor trabaja (Böhning y Burnside 1956).

En la última etapa de la fase experimental se dispuso de un equipo de fotosíntesis de campo (ADC) dotado de un

fluxímetro de masa, cuyos resultados de medida fueron del todo comparables a los obtenidos por el equipo de laboratorio.

La principal diferencia entre ambos sistemas desde el punto de vista metodológico se relacionó con la forma de las hojas. La pinza del equipo ADC mantiene a la hoja plana durante la medida, mientras que en la cámara la hoja conserva algunas de sus ondulaciones naturales sobretodo en el caso de "Old Lady" lo que puede comportar una modificación del ambiente lumínico.

La fiabilidad de los datos sólo puede recaer, al igual que en los otros aparatos, en los calibrados realizados en cada uno de los aspectos implicados y en el cuidado y precisión en el manejo del sistema durante las medidas, la alta repetitividad, estabilidad y sensibilidad de la respuesta a pequeños cambios de iluminación y temperatura y la coincidencia en los rangos de los valores obtenidos con los encontrados en la bibliografía acreditan la fiabilidad del sistema.

b) Comparación entre el porómetro LI-1600 y el ADC

En las medidas de intercambio gaseoso en el invernadero al comparar los valores de humedad y temperatura externa obtenidos con el porómetro Li-1600 y con el equipo ADC se observaron unos desfases sistemáticos característicos. Debe tenerse en cuenta que ninguna de las dos medidas de humedad

exterior es en principio correcta desde el punto de vista metodológico dado que se realizaron con sensores dentro de una carcasa metálica expuesta a la radiación y con temperatura superior a la del aire.

Los desfases dependieron tanto de las características de los sensores como, y sobre todo, del aumento de temperatura de la pinza de medida del ADC en relación al ambiente. Este aumento de temperatura se debió al efecto invernadero que se produce inevitablemente por tratarse de una cámara cerrada en cuyo interior se encuentra un pequeño motor de ventilación en funcionamiento. Otro aspecto que contribuyó al calentamiento fué el efecto del aire que circulaba por la cámara y que a su vez se sobrecalentaba a través de su recorrido por el conducto de captación de aire, la bomba de impulsión y los tubos de interconexión del equipo, todos ellos inevitablemente expuestos a la radiación solar. Este calentamiento relativo puede tener un efecto en la respuesta fisiológica de las plantas y debe tenerse en cuenta en la interpretación de los resultados (Seibert et al. 1980).

Como ejemplo, en el ciclo 6º en las medidas de ambiente exterior correspondientes a OR las humedades del ADC correlacionan bien con las de LI-COR con una lógica variabilidad debido al hecho de medirse en un recinto de humedad heterogénea y cambiante como es un invernadero. Se observó una fuerte desviación de la primera medida a las

humedades máximas debida, en este caso, a un insuficiente tiempo de calentamiento del sensor de humedad (se ha comprobado que hasta los 10-15 min de encendido el sensor sobreestima de forma importante la humedad). En FL y OL las humedades correlacionaron de nuevo, muy estrechamente, si bien el ADC midió las humedades unas tres unidades por debajo. En cuanto a la temperatura externa la correlación fue aceptable con una tendencia a medidas de hasta 1°C superiores en el ADC.

Discusión de cálculos

Se emplearon en lo posible las mismas fórmulas con independencia de los aparatos empleados. En el caso del ADC la transpiración se recalculó según las condiciones externas de DPPV y no las del interior de la cámara, esto representó una aproximación a la determinación de la transpiración en el momento previo del pinzamiento con el ADC. Una aproximación más adecuada a la transpiración en el momento previo al pinzamiento tanto en el caso del LI-1600 como en el del ADC, debería incluir una corrección que tuviera en cuenta la relación de las resistencias de la "boundary layer" fuera y dentro de la cámara de medida (Kanemasu et al. 1969). Esta no se calculó por desconocerse el valor real de la "boundary layer" de cada hoja.

En los cálculos realizados se ha empleado un valor constante del CO₂ del aire de 350 ppm si bien las comprobaciones periódicas realizadas demostraron una fluctuación de +5 ppm alrededor de este valor, lo que da valores generalmente superiores a los descritos para campo abierto en la bibliografía en los últimos años.

Como método sencillo y aproximado de determinar la capacidad fotosintética de las hojas estudiadas se calculó la conductancia residual en base a fórmulas clásicas. Dada la dificultad de estimar el valor exacto del punto de compensación para cada hoja y de determinar su importante variación con la temperatura y otros parámetros intrínsecos de la hoja (contenido en asimilados, edad, ...), se obtuvo por utilizar un valor constante de 50 ppm, lo que debe contemplarse en el momento de interpretar los resultados obtenidos. La validez de las estimaciones obtenidas queda sujeta a la comprobación de las fuertes críticas contra la determinación de la conductancia residual en base al modelo de resistencias. Mediante el empleo de modelos de asimilación de CO₂ se ha sugerido que la determinación de la conductancia residual puede llevar a importantes errores dado que los diferentes componentes del modelos de resistencias no son ni independientes ni aditivos (Parkhurst 1984)

En cuanto al cálculo de la eficiencia cuántica aparente realizado entre valores de irradiancia de 50 y 175 $\mu\text{E m}^{-2}$

s-1, este último valor (mayor al usualmente empleado de 150 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) supone una subestimación sistemática de la eficiencia cuántica. No se utilizó el ajuste a funciones teóricas de fotosíntesis (Marshall y Biscoe 1980a-1980b) por considerar incorrecto incluir la respiración (efecto Kok) en el ajuste y por disponer de pocos puntos determinados a bajas irradiancias.

4.2. CLIMA EXTERNO E INTERNO

a) Radiación

El análisis climático, en base a histogramas mensuales de frecuencia de intensidades de irradiancia (Tapia y Sant 1984), puso de manifiesto una mayor frecuencia de permanencia de las mayores irradiancias en el caso de la irradiancia externa, muy evidente en los meses de enero, mayo, junio, julio, agosto, septiembre y diciembre, y menos evidente en los meses de febrero, marzo, abril, octubre y noviembre (Fig. 4.3.).

El efecto de la extinción de la cubierta del invernadero se manifestó en la reducción de estos picos de máximas irradiancias externas dando como resultado unos histogramas en los que la mayoría de las irradiancias tienen tiempos de permanencia similares y decrecientes al aumentar la irradiancia, a excepción de las luces muy bajas (inferiores a $100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en las que se produjo un acúmulo carente de significado productivo por representar muy poco valor energético para las plantas de alta saturación.

La desaparición de los acúmulos a altas irradiancias se da en este tipo de cubierta, con gran proporción de estructura opaca de soporte, en la que la extinción es variable dependiendo del ángulo de incidencia del sol y de la proporción de luz directa y difusa.

Por efecto del encalado los máximos de irradiancia interna mensuales se mantuvieron durante casi todo el año entre 700-750 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, (a excepción de algún pico de irradiancia superior a los 1000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ por llegada de radiación directa a través de la ventana de la cumbrera del invernadero), diferenciándose únicamente los meses de diciembre y enero en que se alcanzaron valores máximos inferiores a los 500 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, por debajo de los valores de saturación lumínica para el geranio (Fig. 4.4.).

Los rangos de irradiancia con tiempos de permanencia significativos fueron similares o algo inferiores a los empleados en los tratamientos de irradiancia en las series estacionales de medidas en el laboratorio.

Los mayores valores de transmisión de la cubierta, en base a la irradiancia acumulada, se obtuvieron en los meses de invierno y primavera en que fluctuó entre el 45% y el 55%. Durante los meses de verano varió en forma de sierra entre el 35% y el 45% por efecto de los encalados aplicados (dos en el primer ciclo productivo y tres en el segundo) y de los lavados por la lluvia. En otoño la transmisión aumentó de forma gradual debido a la progresiva desaparición del encalado (Fig. 4.5a.).

b) Temperatura

El efecto del invernadero se concretó en un suavizado de los picos de bajas temperaturas en los días muy fríos y en el

mantenimiento de la temperatura media durante las horas de luz en el interior de 5°C a 6°C por encima de la exterior en invierno y de 2°C a 3°C en verano. El salto térmico entre las temperaturas medias de día y de noche fue de 5°C en primavera y verano y de 3°C en otoño e invierno. Las temperaturas medias durante las horas de luz fueron inferiores a 20°C en invierno y superiores a 30°C en verano, alcanzándose sólo en primavera y otoño temperaturas de día óptimas para el geranio. Las temperaturas medias de noche durante el invierno se mantuvieron, gracias al apoyo térmico de los calefactores, entre 10 y 15°C.

Si bien los geranios crecen en un amplio rango de temperaturas, para su cultivo se recomiendan temperaturas de noche de 13°C con temperaturas de día de 4-8°C más altas según los niveles de radiación. en condiciones de ambiente seco y niveles bajos de agua el geranio puede tolerar temperaturas de tan sólo 7° C e inferiores pero el crecimiento se ve fuertemente reducido (Mastalerz y Holcomb 1982).

En el invernadero la temperatura del substrato siguió los cambios de la temperatura del aire si bien con menores fluctuaciones y con varias horas de desfase. Este desfase y el riego con agua fría procedente de una balsa situada al exterior resultaron en temperaturas invernales de raíz muy bajas al mediodía. Riegos con agua fría en condiciones similares a las estudiadas por nosotros producen pérdida de

turgencia y un rápido cierre estomático, con un valor mínimo de la conductancia al cabo de una hora y una lenta recuperación en un plazo de cinco horas (Carpenter y Rasmussen 1970) resultando en disminuciones significativas de crecimiento.

c) Déficit de presión parcial de vapor

Los bajos valores del DPPV determinados se deben probablemente a una conjunción de varios fenómenos: la situación del invernadero a tan solo 500 m del mar, el hecho de que se representan los valores medios y no los máximos, y en el caso de las medidas dentro del invernadero a que durante la mayor parte del tiempo de cultivo la caseta meteorológica se encontró inmersa en el dosel de geranios en el interior del cual la humedad relativa suele ser en unas unidades superior a la del aire sobre el dosel.

Los valores del DPPV empleados en las experiencias de laboratorio fueron iguales o superiores a los valores medios registrados en el invernadero durante el verano y el otoño, y muy superiores a los registrados en invierno. La relación temperatura-DPPV establecida en las experiencias de temperatura a humedad constante reflejó de manera aproximada las condiciones reales en el invernadero (Fig.4.5b.).

4.3. LAS TASAS DE FOTOSINTESIS, CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA Y CONDUCTANCIA RESIDUAL

La comparación estacional de los parámetros fisiológicos medidos en el laboratorio pusieron de manifiesto unas claras tendencias en las tasas máximas y en las relaciones, a pesar de la variabilidad individual de las hojas muestreadas, en cuanto a peso específico e historia previa, y su consecuente efecto en las tasas fotosintéticas. Una clara relación SLW-fotosíntesis ha sido descrita en la bibliografía en variedades de Pelargonium sp. (Armitage et al. 1983a) y entre la irradiancia de cultivo y el SLW a cualquier temperatura (Armitage et al. 1981) y entre la irradiancia de cultivo y el SLW a cualquier temperatura (Armitage et al. 1981).

También escapan de las relaciones generales hojas que demuestran haber sufrido algún tipo de estrés durante las medidas en laboratorio, lo que se evidencia por las mucho menores tasas alcanzadas, menores valores de la eficiencia cuántica (sobretudo durante el descenso de la irradiancia) y dinámicas quebradas.

Estas hojas se agrupan en: las que presentaron una conductancia residual que se comportó de manera peculiar en los tratamientos de humedad o temperatura (curvas 10LHP33, 2FLH41, 2FLHP38, 3FLHP59, 40LH75, 4FLT77); las de los tratamientos de irradiancia en las que las anomalías quedaron claramente de manifiesto por los bajos valores de la eficiencia cuántica (Fig. 3.134.) (curvas 2FLLP34, 20LL48,

20LLP36); y las que mostraron ciclos oscilatorios persistentes (40RTP89, 40RLP92).

Las tasas máximas individuales de la conductancia residual se mantuvieron estacionalmente constantes, si bien con elevada dispersión atribuible en los valores bajos a estrés de la planta y en los valores superiores al efecto del elevado peso específico foliar de las hojas (Fig. 4.7.). Los valores fueron similares en las tres especies con mayor dispersión en OL.

Dinámicas peculiares de la conductancia residual, observadas sobre todo en FL, coincidieron con épocas invernales en las que la respuesta productiva de esta variedad fue mala tanto en lo que se refiere al número de esquejes como a los porcentajes de supervivencia en el enraice.

Las tasas fotosintéticas máximas se mantuvieron en las tres variedades entre 9 y 16 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3.130.) con menores valores en los meses invernales, a excepción de FL en que se mantuvieron las tasas posiblemente debido a un aumento del peso específico foliar (Fig. 3.129) en contra de lo esperado dadas las menores irradiancias.

Los valores hallados en la bibliografía en relación a tasas fotosintéticas a saturación lumínica en variedades de geranio en ausencia de estrés van desde 5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Scarath y Shaw 1951a) a 7.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Willis y

Balasubramaniam 1968) en trabajos clásicos. En estudios más recientes sobre la aclimatación a bajas y altas irradiancias de cultivo se encuentran para cada caso valores de 6 y 8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Armitage et al. 1982) o de 8 y 19 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Reuther y Förschner 1983, Förschner y Reuther 1984) en distintas variedades. Tasas medias tan distintas como 7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Armitage et al. 1983b) y 19 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Armitage et al. 1981) (Arteca et al. 1985) han sido descritas en variedades de Pelargonium hortorum.

Las tasas fotosintéticas obtenidas por nosotros coinciden en los rangos con las de la bibliografía, e igualmente se observa una importante variación de las tasa en función de las condiciones de aclimatación en verano (alta irradiancia) o en invierno (baja irradiancia).

Las causas de dicha aclimatación son posiblemente distintas, dado que los estudios publicados han sido realizados en cámaras de cultivo en condiciones controladas, con tratamientos de irradiancia muy bajos y contrastados (400 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ alta irradiancia y 50 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ baja irradiancia) y en condiciones de temperatura constante y óptima, lo que parece haber conducido a una aclimatación de la conductancia residual, mientras que nuestras experiencias han sido realizadas en condiciones reales de invernadero con irradiancias invernales muy superiores a los 50 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y bajas temperaturas en esta época, tanto de día como de noche. En nuestro caso la reducción de la conductancia residual es

un aspecto menor, mientras que la mayor parte de la reducción de la tasa se debe al efecto de la limitación estomática.

Las tasas fotosintéticas determinadas en el invernadero siguieron la misma dinámica de saturación que las obtenidas en laboratorio. Los mayores valores medidos coincidieron con el rango obtenido en laboratorio si bien la mayoría de las hojas se encontraron en valores menores por realizarse las medidas a irradiancias inferiores a la saturación.

En condiciones de laboratorio las conductancias máximas variaron de forma importante a lo largo de las series estacionales de mediciones, con valores máximos de 500-600 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en verano y mínimos de 200 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a principios de invierno en OR y OL y a finales de invierno en FL, siendo el cambio más drástico en OR (Fig. 4.6.). Estas variaciones coincidieron con las determinaciones estomáticas (ver apartado 3.4.) en las que se observó una reducción de la densidad estomática del 50% en OR y FL y del 30% en OL entre otoño e invierno (no se realizaron determinaciones en verano) y se relacionaron con disminuciones de la tasa fotosintética (Fig.4.6.).

El origen ecológico del geranio junto con sus características del intercambio de gases, con saturaciones en hojas cultivadas a altas irradiancias de 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ o superiores (Figs. 4.9, 4.10), hojas anfiestomáticas de medio o elevado peso específico foliar y alta conductancia máxima de 400-600 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sitúan al geranio como una planta de

sol y sombra facultativa y "oportunista" en su estrategia de utilización del agua (Cohen 1970).

Este tipo de especies anfiestomáticas se encuentran principalmente a pleno sol en hábitats de alta irradiancia. Sin embargo esta estrategia de aumentar la conductancia mediante la presencia de estomas en ambas caras y a expensas de una disminución de la eficiencia hídrica es sólo ventajosa si es el CO₂ intercelular el factor limitante de la asimilación, pero no si es otro factor como baja capacidad fotosintética o condiciones ambientales poco favorable a la fotosíntesis (Mott et al. 1982, Parkhurst 1978).

La relación de conductancias envés-haz en el invernadero mostró mayor variabilidad estacional en OR y clara diferencia entre valores medios diarios de verano 2 y de invierno 3-5. En FL la relación se mantuvo en valores medios entre 1-3 sin una marcada variación estacional y gran constancia a lo largo del día. En OL la variación estacional fué nula, mostrando la relación gran estabilidad a lo largo del día en valores entre 1 y 2 (Fig.4.58.).

La relación de conductancias en la cámara fué en promedio sistemáticamente superior a la de campo debido posiblemente al diferente clima lumínico y térmico de la hoja en las dos condiciones y del sistema de medida. Para estudios detallados debería utilizarse regulación de iluminación en ambas caras.

La menor densidad estomática y la menor sensibilidad a la luz azul de los estomas de la cara adaxial (Pemadasa 1982) son dos de las causas que justifican la distinta relación de conductancias y su variación en el ciclo diario.

Existió una coincidencia en el sentido de las variaciones estacionales de la conductancia estomática y residual en invernadero y en laboratorio, si bien no en la magnitud, siendo mucho mayor la conductancia estomática en condiciones de campo. El hecho de que las conductancias en invernadero den resultados superiores a los de laboratorio podría ser debido a diversos motivos, en laboratorio las hojas se someten a un ambiente artificialmente constante, a unas temperaturas que no son siempre iguales a las de cultivo y unas irradiancias que en invierno son algo superiores a las de cultivo (Fig. 4.4.) y a una baja resistencia de la "boundary layer". El hecho de que en el invernadero las mediciones se realizan con una alteración de la "boundary layer" instantánea y no continúa como en la cámara, y el efecto de la utilización de un equipo de medida distinto son igualmente aspectos que pudieron haber influido.

El rango de variación de la respiración de oscuridad de mañana determinada en los tratamientos de irradiancia fué en valores absolutos de 2.8 a 0.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, correspondiendo los mayores valores a OL y los menores a FL (Fig. 3.133.). En OR la variación estacional, con valores de 1.8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en verano y 1.2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en invierno, correlacionó con el

peso específico de las hojas muestreadas; en FL tanto la respiración como el SLW se mantuvieron más estables mientras que en OL ambos parámetros mostraron mayor variabilidad (Fig. 4.8.). En general la respiración de oscuridad al mediodía aumentó en relación a la de la mañana, sobretodo en OL en que fué del 20-25% superior a la de partida. La respiración de oscuridad al finalizar la experiencia fué menor en OR y OL pero no en FL.

Respiraciones de $5.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a 27°C han sido descritas en hojas de P. hortorum de SLW de 40 gr m^{-2} muy superiores a las nuestras (Armitage et al. 1981), lo que contrasta con nuestros resultados, máxime teniendo en cuenta su relación con híbridos de P. zonale.

La gran capacidad fotosintética de las variedades de geranio estudiadas se pone de manifiesto en las altas tasas fotosintéticas que alcanzaron las tres variedades en la primera medida de laboratorio correspondiente al mes de agosto en que las plantas, recién trasplantadas y antes de realizarse el primer encalado, se desarrollaron con mayores irradiancias de las habituales en el invernadero y sin haber sufrido los efectos negativos del estresamiento hídrico a que fueron sometidas posteriormente. Estas tasas igualan o incluso superan a las máximas citadas en la bibliografía para el género Pelargonium. Esta capacidad se vió también confirmada por otras plantas mantenidas en las instalaciones de los "Campos Experimentales" de la Facultad de Biología, lo

que hace suponer que durante la mayor parte del ciclo de cultivo en el invernadero las características ambientales no permiten una plena expresión de la capacidad potencial.

4.4. DINAMICA DE RESPUESTA A LA LUZ DE LA FOTOSINTESIS, CONDUCTANCIA ESTOMATICA Y CONDUCTANCIA RESIDUAL

En cuanto a la histéresis de la relación en el tratamiento sin apertura de la cámara sólo se produjo de manera clara en algunas curvas y en menor grado en el resto, mientras que en el caso del tratamiento con apertura de la cámara y medida externa de porometría la histéresis fue generalizada con mayores valores en la serie 1 de verano (Figs. 4.9, 4.10)

En condiciones de campo el tipo de muestreo y la variabilidad ambiental dificultó la determinación del grado de histéresis de la relación entre la fotosíntesis y la irradiancia, se observó una gran reversibilidad de la respuesta durante la subida y la bajada de la irradiancia con ruptura de la relación, coincidente con el mediodía, en algunos casos a las mayores irradiancias, manifestada por una mayor dispersión de los datos.

No es posible descartar un efecto negativo del tratamiento al que se ven sometidas las hojas en el laboratorio como causa, al menos incentivadora, de las histeresis observadas.

Variaciones relativas de la capacidad fotosintética en el ciclo diario o en condiciones de ambiente constante han sido claramente descritas y sus posibles causas analizadas, habiéndose descartado la fotoinhibición, la fotorespiración, el acúmulo de asimilados y la existencia de ciclos endógenos como causas capaces de explicar este fenómeno (Küppers et al. 1986) si bien fenómenos como el "estrés de asimilados" (Azcón-Bieto 1986) han sido firmemente demostrados (Azcón-Bieto 1983).

En nuestros resultados la curva de respuesta fotosintética a la irradiancia mostró una notable capacidad de variación estacional en las tres especies. Las tasas máximas se alcanzaron en verano-otoño y fueron disminuyendo a lo largo de las series de medidas (Figs. 4.9., 4.10.).

Se han descrito importantes diferencias en las curvas de respuesta fotosintética a la irradiancia en P. zonale cv. "Rubin" dependientes de la irradiancia de cultivo, con irradiancias de saturación de $300 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y superiores a $800 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a bajas y altas irradiancias de cultivo (Forschner y Reuther 1984).

En condiciones de campo la dinámica fue dispersa no observándose claras diferencias estacionales, sólo en OL se obtuvieron valores sistemáticamente inferiores en verano, debido posiblemente a su mala tolerancia de las altas temperaturas (Fig. 4.63.)

En las curvas de respuesta de la conductancia residual a la irradiancia, en "Orange Ricard" y "Flamingo" en el tratamiento sin apertura de la cámara se observaron dinámicas muy similares en todas las estaciones, tanto en la curvatura como en los valores máximos alcanzados. En "Old Lady" por el contrario se evidenció una fuerte asimetría en dos de las hojas muestreadas coincidentes con importantes disminuciones de la eficiencia cuántica durante la tarde (Fig. 4.21.). En el tratamiento con apertura de la cámara el número de hojas con dinámicas de histéresis, así como el grado de histéresis, fué mayor, lo que indicó que el tratamiento a que se sometían las hojas era capaz de sensibilizar en algunos casos a la conductancia residual en relación al fenómeno de histéresis (Fig. 4.22).

Del rango de variación de la conductancia, que fue mayor en verano y disminuyó a lo largo del cultivo, entre el 50%-70% de la conductancia se obtuvo ya en el primer punto de medida, a irradiancias ligeramente superiores al punto de compensación de luz. Esta alta proporción de conductancia en relación a la irradiancia se mantuvo también en el último punto de tarde si bien con proporciones iguales o menores a las de mañana dado el frecuente y alto grado de histéresis (Figs. 4.15, 4.16.). Esta tendencia general de las tres especies a altos valores de conductancia a bajas irradiancias se observó también en condiciones de campo tanto en las medidas tomadas con el LI-1600 como con el ADC (Fig. 4.62.).

Fenómenos de histéresis en la relación irradiancia-conductancia estomática en experiencias con diseño similar al nuestro, de simulación de ciclo diario de irradiancia en laboratorio, se han descrito para especies C3, habiéndose sugerido que dicha histéresis podría ser debida al efecto de la interferencia de ritmos circadianos, dado que las determinaciones con irradiancia descendiente se realizan siempre en la segunda mitad del día. En estas mismas experiencias se obtienen igualmente altos valores de conductancia para tasas fotosintéticas muy bajas, tanto en la curva de subida de la irradiancia como en la de bajada (Ramos y Hall 1982).

Un aspecto a tener en cuenta al momento de interpretar los resultados de respuesta a la irradiancia es la temperatura mantenida durante la experiencia. Esta fué de 27°C durante todas las estaciones, lo que excedió sistemáticamente los óptimos determinados en las experiencias de respuesta a la temperatura en Pelargonium peltatum cv. "Old Lady" y los óptimos para Pelargonium grandiflorum cv. "Flamingo" en las determinaciones de invierno. Esta es probablemente una de las causas de la mayor incidencia de histéresis y existencia de claros síntomas de estrés en Pelargonium peltatum cv. "Old Lady" en algunas determinaciones.

A lo largo del ciclo diario en el invernadero se observaron las dinámicas típicas de la conductancia

estomática, parabólica, bimodal, en L y horizontal, lo que indica que durante el cultivo se producen todos los niveles de riego (Fig.4.57).

En general la conductancia media diaria no se relacionó de forma clara con el potencial hídrico de partida en oscuridad, al contrario de lo descrito en la bibliografía (Running et al. 1975), posiblemente debido a la existencia de altos contenidos de agua en el tiesto e incluso en condiciones de mal riego (agua difícilmente asimilable) y quizás a las dificultades de determinación del potencial hídrico en valores bajos.

Al igual que en el laboratorio, en condiciones de campo se observaron, ya a muy bajas irradiancias, altos valores de conductancia, en relación al máximo alcanzado en cada día, (Fig.4.62.). Las mayores conductancias en campo se obtuvieron a valores de GPPV inferiores a 1.5 Kpa.

Se ha sugerido que las mayores conductancias en las primeras horas de iluminación en relación a los valores de tarde en plantas sometidas a un cierto estrés hídrico son el resultado de un mecanismo de regulación estomática basado en el transporte de citoquininas desde la raíz hasta la hoja con un efecto de inhibición del cierre estomático por esta hormona mediado por el ABA (Blackman y Davies 1985). Admitida esta hipótesis, factores que disminuyan la producción de citoquininas (Bugbee y White 1984), como estrés hídrico o bajas temperaturas de raíz, darían como resultado

una disminución de los niveles de esta hormona en la hoja, con lo que se obtendría, posiblemente, una distinta sensibilidad del estoma a las condiciones ambientales durante el invierno.

Se han descrito en Vitis vinifera variaciones en el ciclo diario del contenido de ABA en el jugo xilemático, con una tendencia a aumentar progresivamente a lo largo del día. Esto da como resultado un incremento de la tasa de absorción de abscísico por las hojas en relación a la transpiración de las mismas, que alcanza sus máximos valores alrededor del mediodía manteniéndose con altas tasas de absorción durante la tarde. Durante estas mismas experiencias se observó que la absorción de ABA exógeno por las hojas daba como resultado reducciones de la fotosíntesis del orden de 25% durante la primera hora después de la absorción, debidas únicamente al efecto del cierre estomático (Loveys 1984).

4.5. RESPUESTA DE LA FOTOSÍNTESIS Y LA CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA A LA HUMEDAD Y LA TEMPERATURA

En relación al efecto de la temperatura en la tasa fotosintética, se observó un desplazamiento estacional del rango de temperaturas del óptimo térmico con valores máximos en verano y mínimos en invierno. La dinámica de la relación fué plana o ligeramente parabólica en OR y FL reduciéndose el valor de la plataforma de óptimos entre 15°C y 30°C en verano

y 15°C a 25°C en invierno en OR y menores en FL (Fig. 4.11, 4.12) que pierde la capacidad de altas tasas a altas temperaturas. En FL el desarrollo a bajas temperaturas comportó una sensibilización o pérdida de la estabilidad de la respuesta, observable en las curvas de temperatura y humedad. Las respuestas térmicas en verano coinciden con lo descrito para Pelargonium hortorum (Armitage et al.1981).

En OL la dinámica de la relación fue de descenso, siendo de las tres variedades la más sensible a los aumentos de temperatura reduciéndose la fotosíntesis, la conductancia estomática y la conductancia residual de forma importante a partir de los 25°C, posiblemente asociada a sus mayores tasas respiratorias y a su mayor peso específico foliar, al ser exponencial la relación de la respiración con la temperatura, aquella se exacerba mucho más al aumentar ésta. La plataforma del óptimo térmico se restringió a las menores temperaturas en invierno. (Figs. 4.11, 4.12).

La peculiar dinámica de respuesta de la fotosíntesis a la temperatura puede estar relacionada, en cierto grado, con un efecto sobre la reducción de la tasa del tiempo de exposición a las condiciones del tratamiento, puesto que dado el diseño de la experiencia las hojas experimentaron siempre las mayores temperaturas a las 4-5 horas del inicio de la iluminación.

En condiciones de campo en "Old Lady" se observaron también las menores tasas a las mayores temperaturas en los

días de medida (Fig. 4.63.), si bien la variación del resto de los parámetros, en particular del estado hídrico del tiesto, interfiere en la comparación. Además las tasas de producción de esquejes en esta variedad mostraron a lo largo de los dos años (datos no presentados) crecimientos muy superiores tanto en número de esquejes como en calidad en los meses más fríos.

El efecto del estoma puede resultar determinante en la variación del óptimo térmico "aparente" de la fotosíntesis a través de su efecto en los niveles de CO₂ intercelular (Kirschbaum y Farquhar 1984), lo que en nuestro caso puede justificar variaciones en el ciclo estacional dados los distintos niveles de conductancia estomática observados.

La respuesta de la conductancia residual a la temperatura mostró en la mayoría de los casos tendencias suavemente parabólicas y asimétricas con menores valores a las mayores temperaturas (sobre todo en "Old Lady") (Figs. 4.23, 4.24). Esta asimetría tiene su base en la no consideración del efecto térmico sobre el punto de compensación de CO₂ en los cálculos de la conductancia residual. De corregirse este efecto resultarían curvas igualmente parabólicas y asimétricas pero con máximos valores a temperaturas superiores a los 25°C en la mayoría de los casos, y curvas aproximadamente simétricas en otros.

En el caso de OL variaciones del punto de compensación en relación a la temperatura mayores a las de las otras

variedades, verosímiles dadas sus mayores tasas respiratorias, podrían compensar la en principio completamente distinta dinámica de respuesta, si bien ésto no puede ser determinado en base a los datos obtenidos por nosotros. Queda pues pendiente de futuros análisis determinar si la respuesta real de la eficiencia de carboxilación a la temperatura es distinta o no en las tres especies.

Se han descrito y modelado distintas dinámicas para la respuesta de la eficiencia de la carboxilación a la temperatura. Curvas parabólicas y simétricas con rangos de variación de tan solo 15% entre los 15°C y 35°C (Kirschbaum y Farquhar 1984); curvas con máximos valores a los 25°C pero con mayor rango de variación al aumentar y disminuir la temperatura (Ball 1981); y curvas en las que la eficiencia de carboxilación o conductancia intracelular al CO₂, calculada como pendiente de la respuesta de la fotosíntesis al C_i, aumenta con la temperatura con un Q₁₀ de 1.2 a 1.4 (Monson et al. 1982).

Queda pendiente de comprobación, por determinación directa de la eficiencia de la carboxilación si ésta alcanza los mayores valores hacia los 30°C como sugieren nuestros datos.

La respuesta de la conductancia estomática al aumento de temperatura mostró, en la mayoría de los casos, dinámicas descendentes con menores pendientes en invierno, coincidiendo con lo descrito en la bibliografía para variaciones de

temperatura a humedad constante (con DPPV creciente al aumentar la temperatura) (Agata et al. 1986).

Una dinámica contraria con aumento de la conductancia al aumentar la temperatura fué seguida por OR y FL en las determinaciones de verano (Fig. 4.18), lo que no se relacionó con una menor sensibilidad al DPPV ni con las dinámicas ascendentes típicas de las curvas de temperatura a DPPV constante (Hall et al. 1976, Pearce et al. 1977), dicha dinámica se observó también en otras determinaciones no mostradas en el capítulo de resultados.

En cuanto a la relación entre el DPPV y la tasa fotosintética, fué mucho mayor el efecto de la apertura de la cámara que el del propio aumento del déficit. Las tres especies mantuvieron las tasas con ligeras disminuciones al aumentar el DPPV en el tratamiento sin apertura de la cámara (Fig. 4.13), mientras que en los tratamientos en que aquella se abrió y se realizó una medida externa de porometría las tasas descendieron paulatinamente de forma clara o tuvieron dinámicas peculiares como en FL (Fig. 4.14).

En invierno, en algunas de las curvas correspondientes a los tratamientos de temperatura y humedad en laboratorio, y principalmente en los que se incluía medida externa de porometría, se produjeron ciclos oscilatorios estomáticos de gran amplitud y aparentes en la tasa fotosintética, similares a los descritos ampliamente en la bibliografía (Gregory y Pearce 1937, Cox 1968, Barrs 1971, Hopmans 1971, Kitano et

al. 1983) que se suelen relacionar con variaciones en la conductancia hidráulica de raíz (Passsioura y Tanner 1985) y cambios bruscos de las condiciones ambientales a las que se somete a la hoja.

En cuanto a la respuesta inmediata al DPPV tanto de la fotosíntesis como de la transpiración dió en algunos de nuestros resultados dinámicas que recuerdan a lo descrito en Abies alba (Guehl y Aussenac 1987), variaciones más rápidas de la tasa fotosintética que de la conductancia. El hecho de haber trabajado con cámara fotosintética de elevada inercia hídrica (como se ha descrito en material y métodos) hace que estos resultados no puedan considerarse plenamente significativos.

La conductancia estomática disminuyó de forma suave en todos los casos al aumentar el GPPV (Figs. 4.19, 4.20.) con mayor pendiente cuanto mayores fueron los valores máximos de conductancia de partida (Morison y Gifford 1983) y de forma recuperable al disminuir el DPPV al final de la experiencia (ver figuras individuales de resultados) siendo la causa de la bajada de fotosíntesis en muchas de las determinaciones.

Por el contrario la conductancia residual se mantuvo constante, aumento o disminuyó ligeramente, (a excepción de algunos casos en los tratamientos con apertura de la cámara en que la variación fué errática y de mucho mayor rango) (Figs. 4.25, 4.26.). Las variaciones de la conductancia residual (dejando a parte el posible efecto metodológico

derivado de subestimaciones o sobreestimaciones de la conductancia estomática) podría deberse, en el caso de los aumentos, a una recuperación de la capacidad fotosintética no dependiente de la variación del DPPV sino del efecto beneficioso del tiempo de permanencia en la cámara. En el caso de las disminuciones (más pronunciadas en el tratamiento con apertura de la cámara en verano) no sería el estrés transpiratorio (Sharkey 1984) la causa, sino un estresamiento no recuperable al disminuir de nuevo el DPPV.

4.6. RELACION ENTRE LA CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA Y LA FOTOSÍNTESIS

La relación entre la conductancia estomática y la fotosíntesis fue aproximadamente rectilínea en el tramo de fotosíntesis inferiores a $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mostrando curvaturas en valores superiores. La pendiente de la relación disminuyó estacionalmente y en el ciclo diario simulado disminuyó por la tarde en relación a la mañana. Las determinaciones invernales mostraron unos valores muy bajos tanto de las pendientes como de los valores absolutos (Figs. 4.27, 4.28). La misma ordenación estacional de esta relación se observó en el invernadero (Fig. 4.64.).

Del rango de variación de la conductancia, que fue mayor en verano y disminuyó a lo largo del cultivo, entre el 50%-70% de la conductancia se obtuvo ya en el primer punto de

medida, con tasas fotosintéticas de tan solo el 5%-10% de la tasa máxima. Esta alta proporción de conductancia en relación a fotosíntesis se mantuvo también en el último punto de tarde si bien con proporciones iguales o menores a las de mañana (Figs. 4.27., 4.28.)

La dinámica de la relación fotosíntesis-conductancia estomática coincide con lo descrito en la bibliografía (Zeiger 1984) en relación al movimiento estomático en el ciclo diario, caracterizado por una fase de mañana con altos valores de conductancia a irradiancias próximas al punto de compensación, relacionados con la activación rápida del sensor específico de luz azul de las células de guarda y desacoplados de las condiciones ambientales y de la respuesta fotosintética del mesófilo, y una fase de tarde con menor rango de variación de la conductancia y con valores estrechamente acoplados a las tasas fotosintéticas prevalentes en las hojas en esta fase. Además de la respuesta a la luz entra en juego la respuesta a la temperatura, humedad y CO₂.

Los resultados obtenidos con inhibidores de la fotosíntesis como la cianacida apoyan la idea de que la relación de la fotosíntesis con la conductancia estomática es el resultado de una serie de procesos, de entre los cuales la respuesta del estoma a los cambios de actividad fotosintética del mesófilo, "feed-back", es uno de los mecanismos

implicados, si bien actúa sólo ocasionalmente (Sharkey y Raschke 1981a).

La relación entre la fotosíntesis y la conductancia estomática en el tratamiento de temperatura mostró una dinámica distinta a la que siguió en el tratamiento de irradiancia, sin embargo se mantuvo la ordenación estacional de la relación, con mayores conductancias en las determinaciones de otoño en relación a las de invierno en el tratamiento sin apertura de la cámara (Fig. 4.29.). En el tratamiento con apertura de la cámara, en que sí existieron determinaciones de verano, la ordenación estacional se mantuvo en algunos casos, a excepción de curvas en las que, posiblemente debido al tratamiento, la conductancia estomática disminuyó (Fig. 4.30.), no descartándose un posible efecto directo del tratamiento y la manipulación sobre el estoma en base a los mayores rangos de variación de la fotosíntesis y las bajas conductancias relativas en relación al tratamiento sin apertura de la cámara.

En el tratamiento de DPPV no se observó una clara ordenación estacional de la relación fotosíntesis-conductancia estomática, quedando incluidas la mayoría de las relaciones dentro de una misma tendencia curvilínea con conductancias relativamente inferiores a las máximas de los otros tratamientos (Fig. 4.31., 4.32.).

4.7. EL CO₂ INTERCELULAR Y LA LIMITACION ESTOMATICA

La variación de la relación C_i/C_o resultó ser, en las condiciones experimentales empleadas, más dependiente de la irradiancia de lo descrito en la bibliografía (Wong et al. 1978) y de lo sugerido en modelos de regulación proporcional de la conductancia en base a la capacidad fotosintética con estabilización de C_i (Farquhar y Wong 1984). Esta variación se obtuvo tanto en laboratorio (Fig. 4.45., 4.46.) como en el invernadero (Fig. 4.67.) y coincide con resultados similares obtenidos en muchos casos en experiencias de curvas de saturación con aumento de la irradiancia (Warrit 1977, Leverenz y Jarvis 1979, Assmann y Zeiger 1985, Zeiger et al. 1985).

Debe tenerse en cuenta que la determinación de la respuesta estomática a la irradiancia se realiza frecuentemente en experiencias de laboratorio con irradiancia decreciente, lo que no resulta completamente comparable al proceso de apertura estomática inducido por la radiación en condiciones naturales y puede ser la causa de la discrepancia de los resultados obtenidos (Hall et al. 1976).

En condiciones naturales se han descrito reducciones y recuperaciones progresivas del nivel de CO₂ intercelular a lo largo del día (Schulze et al. 1975a) coincidente con lo observado por nosotros y no con la idea del CO₂ intercelular constante. También se ha sugerido la existencia de distintos modelos de comportamiento estomático: estomas con gran

apertura independiente de la irradiancia y de la concentración de CO₂; estomas que mantienen el C_i constante bajo cualquier condición de irradiancia y CO₂ ambiental; y estomas que mantienen constante la relación C_i/C_o. Dichos modelos vienen determinados no sólo por la especie sino también por las condiciones de cultivo a las que ha sido sometida ésta (Louwerse 1980), lo que podría explicar las discrepancias entre los diversos autores.

En nuestro caso, las variaciones del CO₂ intercelular en relación a la irradiancia no pueden ser debidas a los pequeños cambios en la concentración de CO₂ en el aire de la cámara dependientes de la fotosíntesis (menores de 30 vpm), ya que se ha demostrado la independencia de la relación C_i/C_o de la concentración de CO₂ ambiental en rangos de variación de CO₂ más amplios (Morison y Gifford 1983). Tampoco pueden ser debidos (en las experiencias de laboratorio) a variaciones en el GPPV relacionados con los cambios de irradiancia y de temperatura de hoja durante la realización de la curva pues éstas fueron mínimas y aleatorias.

A lo largo de las series de medidas de los tratamientos de irradiancia, la pendiente de la relación del CO₂ intercelular con la fotosíntesis fué disminuyendo en OR y FL, así como los mínimos valores del CO₂ intercelular correspondientes a las máximas tasas, tanto en laboratorio (Fig. 4.39., 4.40.) como en campo (Fig. 4.66.). En OR, además, en la series de diciembre y marzo se observó una

curvatura de la relación CO₂ intercelular-fotosíntesis al alcanzarse las máximas tasas a pesar de mantenerse lineal la relación con la conductancia residual, lo que indicó un aumento de la limitación estomática durante la etapa invernal. En FL por el contrario no se observó curvatura en ninguna de las relaciones, siendo además de destacar que en la relación correspondiente a la tercera serie en que se produjo histéresis los valores de ésta se mantuvieron dentro del rango delimitado por las relaciones de las otras series (Fig. 4.39., 4.40.).

El cambio de pendiente de la relación Ci-fotosíntesis no se puede justificar por la realización de todas las medidas a temperatura constante de 27°C (en relación a la variación estacional del óptimo térmico en FL y los bajos óptimos térmicos en OL siempre inferiores a este valor) a pesar del marcado efecto de la temperatura en la conductancia. Resulta más determinante el nivel general de conductancia (relacionado muy posiblemente con la densidad estomática) que la dinámica de respuesta de la conductancia a la temperatura.

La pendiente y curvatura de la relación entre la fotosíntesis y la conductancia residual varió estacionalmente con un aumento de la curvatura (indicadora de la limitación estomática) en las series invernales (Fig. 4.33). En los tratamientos con apertura de la cámara las pendientes fueron idénticas al tratamiento sin apertura, si bien con alguna excepción en la ordenación estacional (Fig. 4.34). La

relación entre la fotosíntesis y la conductancia residual en campo fué similar a la de laboratorio con el mismo rango de valores y las mismas curvaturas pero con una diferenciación verano-invierno menos marcada (Fig. 4.65.).

Los tratamientos de temperatura y humedad de laboratorio también mostraron relaciones fotosíntesis-conductancia residual con la misma ordenación estacional que en el tratamiento de irradiancia (Fig. 4.35., 4.36., 4.37., 4.38.).

En la relación CO₂ intercelular-fotosíntesis, en los tratamientos de temperatura, se observaron tanto estabilización del CO₂ intercelular a lo largo de toda la experiencia (principalmente en OL), o en su mayor parte, como disminuciones paulatinas acompañadas o no de reducciones de la fotosíntesis (Figs. 4.41, 4.42.). En todos los casos el rango de variación fué pequeño (de 5-50 vpm) sin una tendencia general de las dinámicas, a excepción de una cierta ordenación estacional con menores valores del CO₂ intercelular en las épocas invernales en relación a las menores conductancias estomáticas y relaciones Ci/Co (Figs. 4.47., 4.48.).

En el tratamiento de humedad los valores de CO₂ intercelular fueron sistemáticamente inferiores a los del tratamiento de temperatura y la tendencia predominante fué la disminución del CO₂ intercelular acompañada de una cierta disminución de la fotosíntesis (Figs. 4.43., 4.44.), lo que

demonstró la dominancia de la conductancia estomática (Figs. 4.49., 4.50.).

En los tratamientos de respuesta al DPPV la relación C_i/C_o disminuyó linealmente con el GPPV coincidiendo con lo descrito para plantas C3 (Morison y Gifford 1983). La sensibilidad al DPPV se relacionó linealmente con la conductancia estomática absoluta (Fig. 4.49., 4.50.).

Las curvas de respuesta de la fotosíntesis a la concentración de CO_2 intercelular no muestran saturación hasta valores por encima de las 350 ppm incluso en curvas con baja eficiencia de carboxilación (Von Caemmerer y Farquhar 1981, Yoshie y Yoshida 1987). Por ello cualquier reducción del CO_2 intercelular representa una reducción de la fotosíntesis neta, a menos que vaya acompañada de aumento de la conductancia residual como en algunos casos de las experiencias de temperatura y en todas las curvas de irradiancia.

La aclimatación en plantas cultivadas en condiciones naturales en invernadero no resultó, en una densidad estomática poco limitante de la fotosíntesis, como se ha descrito en experiencias en cámaras de cultivo (Björkman et al. 1972).

En el caso estudiado por nosotros, la densidad estomática resultó proporcionalmente más limitante de la fotosíntesis (tanto en las medidas a altas como a bajas

irradiancias) en condiciones de cultivo de baja irradiancia y baja temperatura invernal, que en las condiciones estivales de alta irradiancia y altas temperaturas.

4.8. LA EFICIENCIA HIDRICA Y LA UTILIZACION DEL AGUA

La relación entre la irradiancia y la eficiencia hídrica siguió en las tres especies una dinámica rectilínea en verano y de saturación en los meses de otoño e invierno, alcanzándose la saturación a irradiancias más bajas en pleno invierno (Fig. 4.51, 4.52.). Los valores de la eficiencia fueron menores en verano (primera serie) y máximos en invierno (tercera y cuarta serie) lo que posiblemente representa un menor ahorro de agua y una utilización de la transpiración como medio de enfriamiento en verano y una mayor eficiencia incluso a bajas irradiancias, con una disminución relativa de la transpiración y su consecuente efecto en el calentamiento de la hoja en invierno.

En el invernadero (Fig. 4.68.) el WUE fué mayor durante la mañana debido a los menores valores del DPPV y en algunos casos al efecto del mayor contenido de CO₂ atmosférico. Dinámicas similares, con máximos en las primeras horas del día, se han descrito para dosel completo en Brassica sp. (Singh et al. 1986).

En verano los menores valores de WUE fueron debidos a un importante aumento de la apertura estomática a bajas

irradiancias, como se observa en las gráficas de la relación PAR-conductancia estomática (Fig. 4.15., 4.16.).

La mayor eficiencia hídrica se dió en OR seguida de FL y OL (Fig. 4.51). En cuanto al efecto del tratamiento con apertura de la cámara, en FL no afectó a la relación en ninguna de las series de medidas, mientras que en OR y OL la apertura de la cámara representó una disminución de la eficiencia en la cuarta serie correspondiente al mes de marzo (Fig. 4.52).

Las relaciones del WUE, en las experiencias de variación de la temperatura a humedad constante y de variación de DPPV a temperatura constante, (Fig. 4.53., 4.54., 4.55, 4.56.) coincidieron, tanto en la dinámica general como en el rango de valores obtenidos, con lo descrito para Cicer arietinum L. (Singh et al. 1982).

El aumento del GPPV en laboratorio comportó un ligero descenso del WUE, mayor en verano y otoño y poco marcado en invierno. En el invernadero el efecto fué más acusado; dinámicas similares han sido descritas para Vitis vinifera en condiciones de campo (Düring 1987).

El relativo mantenimiento del WUE en el tratamiento de DPPV coincidiría con la idea de un mantenimiento del coste marginal (Cowan 1982) al menos en las condiciones de medida, si bien la comprobación de este aspecto cae fuera de los objetivos de este estudio, máxime dadas las variaciones de

conductancia residual observadas que dificultan e incluso pueden llegar a invalidar el análisis clásico (Guehl y Aussenac 1987).

4.9. RIEGO, CONTENIDO HIDRICO DEL TIESTO Y ESTRES

Los consumos hídricos en el invernadero dependieron principalmente de las condiciones ambientales, del área foliar por planta y del contenido en agua del substrato. En plantas bien regadas la pérdida de agua por el tiesto siguió una dinámica paralela a la de las hojas muestreadas en la mayoría de las determinaciones. En condiciones invernales los consumos hídricos diarios por planta fueron de 35-60 cm³ y en verano de 70-200 cm³ (Fig. 4.69.).

En los ocho ciclos de medida en el invernadero el contenido hídrico del tiesto de partida fué muy variable, encontrándose todas las variedades en agua fácilmente asimilable (EAW) en los ciclos 3, 4 y 5 y muy por debajo, en agua difícilmente asimilable (DAW) en los ciclos 1 y 2. En los ciclos 6, 7 y 8 los contenidos fueron heterogéneos, próximos al agua de reserva (WBC) pudiendo estar por encima o por debajo según las variedades.

Dinámicas de conductancia estomática estresadas se observaron en grado muy acusado en los ciclos 1 y 2, coincidiendo con contenidos hídricos de partida en el tiesto correspondientes a agua difícilmente asimilable, y en menor grado en los ciclos 6 y 7 coincidiendo con agua de reserva.

Del total de tiesto muestreados a lo largo de los 8 ciclos el 41% presentaron un contenido hídrico de partida correspondiente a agua difícilmente asimilable, el 18% se

encontraban en agua de reserva y tan sólo el 41% en agua fácilmente asimilable, lo que representa una desmesurada proporción de días con bajo riego, máxime teniendo en cuenta que en condiciones de estrés hídrico incipiente, la tasa de expansión foliar se ve reducida mucho antes de que disminuya la conductancia estomática (Kriedemann 1986).

Las diferencias observadas entre la evapotranspiración total por tiesto y la transpiración total por hoja son lógicas por tratarse esta última de medidas puntuales (tanto espacial como temporalmente) en condiciones ambientales transitorias. Por otra parte, el seguimiento diario de la pérdida de agua por tiesto puede dar una buena estima, desde el punto de vista aplicado, del comportamiento de la planta.

En plantas cultivadas en tiesto, el empleo de programas de riego basados en correlaciones de los parámetros climáticos con la evapotranspiración, obtenida en las diferentes estaciones y normalizada al tamaño de la planta (Vasilcik y White 1974, Fitzpatrick 1980, Stanley y Harbaugh 1981, Barret Y Nell 1982, Fitzpatrick 1983a-1983b), resulta una aproximación que puede ser mejorada, dado que en condiciones de cultivo en tiesto los métodos de pesada en relación a las características de la curva de liberación de agua proporcionan unos índices sencillos de calcular el estado hídrico del sustrato en el tiesto y su evolución durante los ciclos de riego (White 1965, White y Mastalerz 1966).

La relación entre la transpiración y el potencial de hoja siguió dinámicas quebradas (Fig. 4.60.) que pueden corresponder a los diferentes casos descritos en el modelo teórico de transporte de agua a nivel de planta completa (Fiscus et al. 1983), con cambios en la relación dependientes de las distintas vías seguidas por los flujos hídricos destinados a crecimiento y a transpiración (Boyer 1985).

En estas dinámicas aparece un claro "offset" de la función de partición a elevados potenciales de agua (entre -0.3 MPa y 0 MPa) correspondientes a la zona de máximo crecimiento, y una insuficiencia de la función de absorción en relación a la transpiración evidente sólo en algunos casos.

En las determinaciones de verano y primavera (ciclos 1, 5, 6) las dinámicas resultaron fuertemente asimétricas con un descenso proporcional de la transpiración y el potencial hídrico durante la primera parte del día, y una importante disminución de la transpiración sin recuperación del potencial por la tarde, dinámica ya descrita en otras especies (Kaufmann y Hall 1974), lo que en cultivo en tiesto se puede relacionar con un agotamiento de la reserva de agua y/o con una disminución de la conductancia radicular por la tarde.

En el ciclo 2 de medida en invernadero los potenciales de hoja fueron del orden de -1 MPa y similares a los de otros días, coincidentes no obstante con conductancias estomáticas muy inferiores próximas a $50 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. El efecto del bajo

potencial de substrato se manifestó también en la dinámica del día 2-11-86 (ciclo 2) debido posiblemente al efecto conjunto de los bajos contenidos hídricos del tiesto, salinización y bajas temperaturas de raíz. Potenciales de hoja entre -0.7 MPa y -0.9 MPa, coincidentes tanto con conductancias de 200 como de 20 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ se han descrito en geranio en relación a bajos potenciales de suelo y de muy bajas tasas fotosintéticas (Armitage et al. 1983).

Las curvas de potencial hídrico en ciclo diario pueden agruparse en tres tipos principales: muy variables, simétricas y asimétricas. Las respuestas simétrica y asimétrica se produjeron en días soleados mientras que las variables en los días nublados. La asimetría se relacionó con una asimetría transpiratoria dependiente de los mayores valores del DPPV durante la tarde o, en la mayoría de los casos, con una reducción de la conductancia hidráulica y/o contenido hídrico del tiesto por la tarde (Fig. 4.60.).

La radiación y el potencial hídrico se hallan muy correlacionados, la respuesta al aumento de radiación solar es menor para potenciales hídricos más negativos (Aikin y Hanan 1975). La pendiente de la relación entre la fotosíntesis y la irradiancia y la tasa a saturación disminuyen al disminuir el potencial (Boyer 1985).

En el sexto ciclo de medidas la transpiración máxima no coincidió con la máxima diferencia de temperatura hoja-aire. La transpiración no fue capaz de compensar la radiación que

llegaba a la hoja y está se calentó, siendo el efecto más acusado en OL cuyas hojas al ser más gruesas se calentaron más.

Las conductancias estomáticas bajas por la mañana y altas por la tarde que se obtuvieron en el ciclo 7º podrían explicarse como recuperación durante el día del efecto de la baja temperatura de la noche anterior o como un efecto de recuperación del estrés hídrico (Mansfield y Jones 1976).

El análisis de las dinámicas en mediciones en invernadero, cuyas condiciones son esencialmente fluctuantes, puede verse influenciado por el efecto de la lentitud en la consecución de un equilibrio en la relación transpiración-potencial hídrico de hoja el cual requiere tiempos de estabilización de hasta tres horas (Bunce 1978).

La relación transpiración-irradiancia (E/PAR) mostró variación estacional el OL y FL con mayores valores en verano (superiores a 15 mmol umol⁻¹), por el contrario en OL los valores se mantuvieron por debajo de 15 mmol umol⁻¹ durante todo el año.

Esto representa una mayor capacidad de enfriamiento en las dos primeras variedades que puede tener su significado fisiológico y ecológico, dado que estas dos variedades muestran durante el verano curvas de respuesta a la temperatura con altas tasas a temperatura de hoja similares a las típicas del aire en esta época (30-33°C) y fuerte

reducción a temperaturas ligeramente superiores, con lo que una variación de 4°C ($\pm 2^{\circ}\text{C}$ la temperatura del aire) puede tener un efecto considerable en la tasa fotosintética diaria.

En OL, por el contrario, parece existir una menor capacidad de aclimatación a la temperatura, como se desprende de las curvas de respuesta de la fotosíntesis a la temperatura y de la menor capacidad de enfriamiento transpiratorio, asociado además a un mayor grosor de hoja en verano. Por el contrario en invierno la temperatura de hoja fué muy similar a la del aire en las tres variedades con una ligera tendencia de OL a calentarse unas décimas por encima de la del aire (Fig.4.59. y 4.61.).

4.10. MANEJO DEL CULTIVO

Entre los resultados del manejo del cultivo se pueden considerar dos efectos principales:

1º) efecto sobre la aclimatación (tasas máximas, conductancia residual, resistencia al cierre estomático, capacidad de controlar la conductancia residual en plazo corto)

2º) efecto sobre el nivel de respuesta o estresamiento instantáneo (situación real del estado de inhibición debido a las condiciones en un momento dado en relación a los óptimos, en esta fase.

Separar ambos efectos es difícil dada la interferencia de fenómenos como la senescencia; la coincidencia de los rangos de velocidades de los fenómenos de aclimatación y de estresamiento; el hecho de que ambos fenómenos son consecuencia, en parte el uno del otro.

A pesar de ello interesa estimar la proporción, aún aproximada, de la incidencia de las prácticas de cultivo sobre cada uno de estos aspectos. El diseño experimental empleado en este trabajo puede ser una vía para conseguirlo, mediante la caracterización en condiciones controladas de plantas regadas los días previos a las medidas y la realización de medidas en campo bajo condiciones reales de riego.

El manejo de los principales parámetros ambientales de cultivo, irradiancia, temperatura, DPPV y riego, presentó las siguientes características principales:

a) En cuanto a la irradiancia, la extinción de la cubierta fue excesiva en invierno y en verano, en este último caso con fluctuaciones erráticas debidas a los encalados sucesivos.

Esto se concretó de manera instantánea en la no consecución de las tasas máximas de fotosíntesis por insaturación luminosa durante la mayor parte del ciclo diario (Tapia 1987) y en todas las estaciones, y a un efecto de aclimatación a largo plazo que interaccionó posiblemente con las bajas temperaturas contribuyendo a las bajas y limitantes conductancias estomáticas invernales.

b) El efecto de la temperatura tuvo dos aspectos diferentes:

En primer lugar las altas temperaturas veraniegas que afectaron a las tres variedades, sobre todo a OL por disminución de su tasa fotosintética y por el aumento del riesgo de estresamiento hídrico. Las altas temperaturas de substrato agravaron la situación en unión de las bajas frecuencias de riego y riegos en momentos inadecuados, lo cual fue evidenciado por la inexistencia de raíces en la cara sur del tiesto (Whitcomb 1980).

En segundo lugar las bajas temperaturas del aire (y posiblemente también las radiculares) contribuyeron, junto a las bajas irradiancias, a las aclimataciones estomáticas invernales.

Se ha descrito que en plantas de tomate, bajas temperaturas de noche (7°C a 10°C) repercuten en una reducción global de hasta 35% de la fotosíntesis en el ciclo diario del día siguiente (Longuenesse 1982). En Populus sp. de zonas cálidas, temperaturas de noche (4°C a 10°C), inferiores a las temperaturas de crecimiento, reducen la velocidad de apertura estomática durante la mañana siguiente pero no la apertura máxima (Drew y Bazzaz 1979).

c) El efecto del DPPV puede considerarse secundario dadas las altas humedades registradas en "El Maresme" y la relativa insensibilidad del geranio.

d) El incorrecto régimen de riego actuó de forma instantánea en el estresamiento en el ciclo diario con las posibles consecuencias en la expansión foliar (Kriedemann 1986) y en las conductancias y la fotosíntesis mostrados en el apartado de resultados.

En los ciclos diarios medidos se ha obtenido una alta correlación entre el contenido hídrico del sustrato calculado a partir del déficit de saturación del tiesto y de la curva de liberación de agua del sustrato (Fig.4.69.) y la respuesta de la planta en base a las dinámicas de la

conductancia estomática y de la fotosíntesis en el ciclo diario.

A más largo plazo su efecto se concretó en salinizaciones progresivas del substrato que se hicieron evidentes en paradas de crecimiento de las plantas por estresamiento prolongado.

Podría parecer peculiar que uno de los resultados del estudio realizado sea la fuerte influencia negativa que el incorrecto control del riego está produciendo en la capacidad de asimilación del geranio en condiciones de cultivo comercial. Este hecho no es exclusivo de la instalación analizada sinó que se ha observado también en otros invernaderos de la zona. También es generalizable lo concerniente al incorrecto aprovechamiento de la irradiancia y de la temperatura. En general las plantas se mantienen en condiciones subóptimas, semiduras o duras, posiblemente porque determinar cuáles son las condiciones óptimas resulta complejo, y el mantenerlas, en condiciones de cultivo, costoso y arriesgado, en muchos casos, dada la inadecuada formación técnica de los responsables del manejo de los cultivos.

En el caso del riego no se trata en modo alguno, en general, de negligencia en el manejo de la explotación por parte de los horticultores, sinó más bien de la dificultad de ajustar los riegos a las importantes variaciones de la demanda de la planta derivada de la variabilidad ambiental,

sin la ayuda de un sistema objetivo, adecuado y rápido de decisión de las dosis y frecuencias de riego necesarias.

5. CONCLUSIONES

5. CONCLUSIONES

Del análisis de los resultados de estas investigaciones y su comparación con lo descrito en la bibliografía se ha obtenido una serie de conclusiones que, agrupadas temáticamente, se exponen a continuación.

Estas conclusiones se hallan limitadas en su generalización por la posible existencia de factores no controlados por nosotros que pudieran tener un importante impacto en la actividad de la planta. Sobre todo, las tasas máximas obtenidas y las capacidades de aclimatación de las diferentes variedades pueden haber sido inferiores a las obtenibles en condiciones ambientales optimizadas.

Desde otro punto de vista la validez de alguna de las conclusiones esta condicionada a la validez de los cálculos utilizados. En particular la determinación de la conductancia residual (como expresión de la capacidad fotosintética de la hoja), en base a modelos de resistencias, ha sido cuestionada (Parkhurst, 1984) y deberán emplearse en el futuro métodos distintos de estimación con el fin de comprobar las conclusiones sugeridas.

5.1. Sobre la utilidad del empleo de las técnicas de estudio de intercambio de gases semi-automatizadas

- El desarrollo de un sistema de adquisición de datos como el empleado, basado en la utilización de diversos equipos, todos ellos con gran capacidad de medida, resulta complejo, tanto en lo concerniente al desarrollo de las experiencias como, y sobre todo, a la realización de los programas de ordenador y diseño de los tipos de gráficas de relaciones. Una vez superado este primer paso, la realización de estudios ecofisiológicos aplicados como el presente resulta enormemente facilitada.

- Las diferencias intrínsecas de los sistemas de medida de laboratorio y campo dan en algunos casos resultados discrepantes cuantitativamente, pero en lo concerniente a las tendencias básicas éstas se confirman y refuerzan.

5.2. Sobre la capacidad fotosintética del geranio

- En las medidas de laboratorio la capacidad fotosintética representada por la conductancia residual se mantiene a lo largo del ciclo estacional en valores relativamente constante, si bien con elevada dispersión, entre 60-90 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

- La capacidad fotosintética máxima expresada como conductancia residual a saturación de luz, fue similar para

las tres especies, no habiéndose alcanzado posiblemente los máximos obtenibles en condiciones de cultivo optimizadas.

- El tratamiento de laboratorio (en el que se mantenía la planta durante largo tiempo a irradiancias de saturación o superiores) da como resultado una dinámica de agotamiento con histéresis que se observó en menos ocasiones en el invernadero, debido posiblemente a que las irradiancias fueron generalmente menores a la saturación y a la interferencia de la variabilidad ambiental, así como a un posible efecto metodológico negativo sobre las hojas en las determinaciones de laboratorio.

- La reducción de la capacidad fotosintética en función del tiempo de exposición a la irradiancia no tiene un origen único sino que puede ser debida, en mayor o menor grado, a una limitación estomática y/o a una reducción de la conductancia residual.

- La capacidad de respuesta de la conductancia residual a las mayores temperaturas y la amplitud de la plataforma de óptimos de las tres variedades son distintas: elevada en Pelargonium zonale cv. "Orange Ricard" y en Pelargonium grandiflorum cv. "Flamingo", y baja en Pelargonium peltatum cv. "Old Lady". El rango de tolerancia sin disminuciones importantes de la tasa es en "Orange Ricard" y "Flamingo" de 15-35°C y en "Old Lady" de 15-27 °C.

- La capacidad máxima fotosintética determinada en condiciones de invernadero es equivalente a la del laboratorio si bien se expresa en muy pocos instantes a lo largo del ciclo diario debido a las bajas irradiancias, incluso en las hojas superiores del dosel.

5.3. Sobre el papel de la conductancia estomática y su aclimatación

- Los valores máximos de conductancia estomática, tanto en laboratorio como en invernadero, varían estacionalmente de forma importante sobre todo en P. zonale cv. "Orange Ricard" y en P. grandiflorum cv. "Flamingo" y de forma menos acusada en P. peltatum cv. "Old Lady", en conjunción en todos los casos con la reducción invernal de la densidad estomática.

- La fotosíntesis varía estacionalmente a pesar de la relativa estabilidad de la conductancia residual, siendo limitada en las fases invernales por la baja conductancia estomática, lo que se refleja en un cambio de pendiente de la relación CO₂ intercelular-fotosíntesis y en un aumento de la curvatura en la relación fotosíntesis-conductancia residual.

- Las diferencias de aclimatación del intercambio de gases a las condiciones de verano e invierno son básicamente estomáticas y no de capacidad fotosintética o conductancia residual.

- La respuesta de la conductancia estomática a la temperatura es estacionalmente distinta, sobre todo en P. zonale cv. "Orange Ricard" y en menor grado en P. grandiflorum cv. "Flamingo". Al aumentar la temperatura la conductancia se independiza de la fotosíntesis, subiendo proporcionalmente más que ésta en las hojas desarrolladas en verano y bajando proporcionalmente más en las desarrolladas en invierno. Esto representa una menor eficiencia hídrica en verano que indicaría una aclimatación de la conductancia, posiblemente como estrategia adaptativa de enfriamiento transpiratorio.

- En general las condiciones de cultivo de invierno dieron como resultado unas dinámicas de la conductancia estomática menos estables, con tendencias a disminuciones durante las experiencias e incluso con generación de ciclos oscilatorios.

- En las especies estudiadas el CO₂ intercelular fue claramente dependiente de la irradiancia. Esta relación siguió una dinámica curvilínea de saturación con variación estacional.

5.4. Sobre el manejo del cultivo en el invernadero

- La extinción lumínica de la cubierta del invernadero es excesiva, tanto en invierno como durante muchas fases del verano, teniendo en cuenta las características fotosintéticas de las variedades de geranio estudiadas siempre y cuando, en

el caso de "Old Lady" las mayores irradiancias no comporten aumentos de temperatura que contrarresten los beneficios fotosintéticos de las mayores irradiancias.

- El riego fue factor limitante en el intercambio de gases en el invernadero, debido a un inadecuado manejo de las dosis y frecuencias que produjeron frecuentemente estrés hídrico en la planta y ocasionalmente salinización del substrato, a pesar de utilizarse técnicas modernas de fertirrigación automatizada y substratos artificiales específicos para geranio.

- Otros aspectos como la temperatura y la humedad relativa se mantuvieron en rangos adecuados durante la mayor parte de las fases del cultivo, a excepción de las altas temperaturas de verano que afectaron negativamente a la variedad "Old Lady" menos adaptada a soportar altas temperaturas.

- De todo ello se desprende que existen amplias posibilidades de mejora en el cultivo de variedades de geranio bajo cubierta en zonas mediterráneas, mediante modificaciones ambientales sencillas basadas en la adecuación de la extinción de la cubierta, la optimización del riego y el mantenimiento de temperaturas en rangos apropiados, todo ello a partir de un conocimiento del efecto de dichas parámetros en la respuesta inmediata del intercambio de gases.

Por último quisiera destacar el hecho de que estas posibilidades de mejora no resultan utópicas. La predisposición a la innovación y la capacidad de gestión de las empresas hortícolas de "El Maresme" harán sin duda que las modificaciones sugeridas a raíz de este estudio se lleven a término, hecho que en cierta medida ya se ha iniciado.

6. BIBLIOGRAFIA

- Ackerson, R.C., 1980. Stomatal response of cotton to water stress and abscisic acid as affected by water stress history. *Plant Physiol.*, (65): 455-459.
- Agata, W., Kawamitsu, Y., Hakoyama, S., Shima, Y., 1986. A system for measuring leaf gas exchange based on regulating vapour pressure difference. *Photosynthesis Res.*, (9): 345-357.
- Aguilà, J.F., 1984. Problems in the production of ornamental plants in "El Maresme" area. *Acta Hort.*, (150): 239-253.
- Aikin, W.J., Hanan, J.J., 1975. Photosynthesis in the rose: effect of light intensity, water potential and leaf age. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 100(5): 551-553.
- Allaway, W.G., Milthorpe, F.L., 1976. Structure and functioning of stomata. In: *Water deficits and plant growth (Vol. IV)*, Kozlowski T.T. (Ed.). Academic Press, New York, 57-102.
- Alvin, P.T., 1965. A new type of porometer for measuring stomatal opening and its use in irrigation studies. *UNESCO Arid Zone Res.*, (25): 325-329.
- Aoki, M., 1983. Measurement of photosynthesis rate with assimilation chambers. *Jour. Agric. Meteorology*, 38(4): 425-427.
- Appleby, R.F., Davies, W.J., 1983. A possible evaporation site in the guard cell wall and the influence of leaf structure on the humidity response by stomata of woody plants. *Oecologia* (56): 30-40.
- Araus, J.L., Alegre, L., Tapia, L., Calafell, R., 1986. Relationship between leaf structure and gas exchange in wheat leaves at different insertion levels. *Journal of Experimental Botany*, 37(182): 1323-1333.
- Armitage, A.M., Carlson, W.H., Flore, J.A., 1981. The effect of temperature and quantum flux density on the morphology, physiology and flowering of hybrid Geraniums. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 106(5): 643-647.
- Armitage, A.M., Vines, H.M., 1982. Net photosynthesis, diffusive resistance and chlorophyll content of shade- and sun-tolerant plants grown under different light regimes. *HortScience*, (17): 342-343.

- Armitage, A.M., Sams, C.E., Miranda, R.M., Carlson, W.H., Flore, J.A., 1983a. The effect of quantum flux density and net photosynthetic rate on morphology and time to flower of hybrid geraniums. *Scientia Hort.*, 21(3): 273-282.
- Armitage, A.M., Vines, H.M., Zeng-Ping Tu, Black, C.C., 1983b. Water relations and net photosynthesis in hybrid Geranium. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 108(2): 310-314.
- Armond, P.A., Badger, M.R., Björkman, O., 1978. Characteristics of the photosynthetic apparatus developed under different thermal growth regimes. Carnegie Inst. of Washington. C.I.W. -D.P.B. Pub. n° 649.
- Arteca, R.N., Holcomb, E.J., Schlaghaufer, C., De-Sheng Tsai, 1985. Effects of root application of gibberellic acid on photosynthesis, transpiration, and growth of geranium plants. *HortScience*, 5(20): 925-927.
- Assmann. S.M., Zeiger, E., 1985. Stomatal responses to CO₂ in Paphiopedilum and Phragmipedium: role of the guard cell chloroplasts. *Plant Physiol.*, (77): 461-464.
- Aston, M.J., Lawlor, D.V., 1979. The relationship between transpiration, root water uptake and leaf water potential. *J. Exp. Bot.*, 30(114): 169-181.
- Azcón-Bieto, J., 1983. Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves. *Plant Physiol.*, (73): 681-686.
- Azcón-Bieto, J., 1986. The control of photosynthetic gas exchange by assimilate accumulation in wheat. In: 'Biological control of photosynthesis, R. Marcelle, H. Clijsters, M. Van Poucke (Eds.), Martinus Nijhoff Pub., Dordrecht, Netherlands, pp: 231-240.
- Balge, R.J., Struckmeyer, B.E., Beck, G.E., 1969. Ocurrance severity and nature of Oedema in Pelargonium hortorum. *Amer. Soc. Hort. Sci.*, 94(2): 181-183.
- Ball, M.C., 1981. Physiology of photosynthesis in two mangrove species: responses to salinity and other environmental factors. Ph.D. Thesis, Australian National University.

- Ball, M.C., Critchley, C., 1982. Photosynthetic responses to irradiance by the grey mangrove, Avicennia marina, grown under different light regimes. Plant Physiol., (74): 1-6.
- Ball, M.C., Farquhar, G.D., 1984. Photosynthetic and stomatal responses of two mangrove species, Aegiceras corniculatum and Avicennia marina, to long term salinity and humidity conditions. Plant Physiol., (74): 1-6.
- Baron, W.M.M., 1967. Physiological aspects of water and plant life. Heinemann Educ. Books. LTD. London.
- Barrett, J.E., Nell, T.A., 1982. Evapotranspiration and transpiration for four foliage plants. Hort Science., 17(6): 918-919.
- Barrs, H.D., 1971. Cyclic variations in stomatal aperture transpiration and leaf water potential under constant environmental conditions. Ann. Rev. Plant Physiology, 22(7510): 223-236.
- Bastardes, 1983. El geranio, la más popular de nuestras plantas ornamentales. Rev. Horticultura, (7): 5-11.
- Bauer, H., Larcher, W., Walker, R.B., 1975. Influence of temperature stress on CO₂-gas exchange. In: Photosynthesis and productivity in different environments. Cooper, J.P. (Ed.) Cambridge University Press, 557-586.
- Bauer, H., 1978. Photosynthesis of ivy leaves (Hedera helix) after heat stress. I. CO₂-gas exchange and diffusion resistances. Physiol. Plant. (44): 400-406.
- Beardsell, M.F., Jarvis, P.G., Davidson, B., 1971. A null-balance diffusion porometer suitable for use with leaves of many shapes. J. Appl. Ecol., (9): 677-690.
- Begg, J.E., Turner, N.C., 1976. Crop water deficits. Adv. Agron., (28): 161-217.
- Bell, C.J., Squire, G.R., 1981. Comparative measurements with two water vapour diffusion porometers (dynamics and steady-state). Journal of Experimental Botany, (32): 1143-1156.

- Bell, C.J., Incoll, L.D., 1981a. A handpiece for the simultaneous measurement of photosynthetic rate and the leaf diffusive conductance I. Design. *Journal of Experimental Botany*, (32): 1125-1134.
- Bell, C.J., Incoll, L.D., 1981b. A handpiece for the simultaneous measurement of photosynthetic rate and leaf diffusive conductance II. Calibration. *Journal of Experimental Botany*, (32): 1135-1142.
- Bell, C.J., 1982. A model of stomatal control. *Photosynthetica*, 16(4): 486-495.
- Berry, J. A., 1975. Adaptation of photosynthetic processes to stress. *Science* (188): 644-649.
- Berry, J.A., Raison, J.K., 1981. Responses of macrophytes to temperature. In: *Physiological Plant Ecology I*. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H., (Eds.). *Encycl. of Plant Physiol. New Series*. Springer-Verlag, Berlin, (12)A: 277-338.
- Berry, J.A., Downton, W.J., 1982. Environmental Regulation of Photosynthesis. In: *Photosynthesis*. Govindjee (Ed.). Academic Press, II: 263-343.
- Bingham, G.E., Coyne, P.I., Kennedy, R.B., Jackson, G.E., 1980. Design and fabrication of a portable minicuvette system for measuring leaf photosynthesis and stomatal conductance under controlled conditions. Report URCL-52895, Lawrence Livermore Lab., Calif.
- Björkman, O., Holmgren, P., 1963. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. *Physiol. Plant.*, (16): 889-914.
- Björkman, O., Boardman, N.K., Anderson, J.M., Thorne, S.W., Goodchild, D.J., Pyliotis, N.A., 1972. Effect of light intensity during growth of *Atriplex patula* on the capacity of photosynthetic reactions, chloroplasts components and structure. *Carnegie Inst. Washington Yearb.*, (71): 115-135.
- Björkman, O., Mooney, H.A., Ehleringer, J., 1975. Photosynthetic responses of plants from habitats with contrasting thermal environments. *Carnegie Inst. Wash. Year Book* (74): 743-748.

- Björkman, O., Badger, M., Armond, P., 1980. Response and adaptation of photosynthesis to high temperature. In: Adaptation of plants to water and high temperature. Turner, N.C., Kramer, P.J. (Eds). Wiley-Interscience, New York, 233-249.
- Björkman, O., 1981. Responses to different quantum flux densities. In: Physiological Plant Ecology I. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.). *Encycl. of Plant Physiol. New Series*, Springer-Verlag, Berlin, (12A): 57-108.
- Björkman, O., Powles, S.B., Fork, D.C., Oquist, G., 1981. Interaction between high irradiance and water stress on photosynthetic reactions in Nerium oleander. *Carnegie Inst. of Washington Year Book*, (80): 57-59.
- Björkman, O., Powles, S.B., 1984. Inhibition of photosynthetic reactions under water stress: interaction with light level. *Planta*, (161): 490-504.
- Blackman, P.G., Davies, W.J., 1983. The effects of cytokinins and ABA on stomatal behaviour of maize and Commelina. *J. Exp. Bot.*, (34): 1619-1626.
- Blackman, P.G., Davies, W.J., 1985. Root to shoot communication in maize plants of the effects of soil drying. *Journal of Experimental Botany*, 36(162): 39-48.
- Bloom, A., Mooney, H.A., Bjorkman, O, Berry, J.A., 1980. Materials and methods for carbon dioxide and water exchange analysis. *Pl. Cell Env.* (3): 371-376.
- Blum, A., Mayer, J., Gozlan, G., 1982. Infrared thermal sensing of plant canopies as a screening technique for dehydration avoidance in wheat. *Field Crops Research*, (5): 137-146.
- Boardman, N.K., 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, (28): 355-377.
- Bohning, R.H., Burnside, C.A., 1956. The effect of light intensity on rate of apparent photosynthesis in leaves of sun and shade plants. *Amer. J. Bot.*, (43): 557-561.

- Bonte, J., Cormis, L., Louguet, P., 1975. Influence d'une pollution par le dioxyde de soufre sur le degré d'ouverture des stomates du Pelargonium X hortorum. C.R.Acad. Sc. Paris, t.280, 2377-2380.
- Boodley, J.W., 1981. The commercial greenhouse. Delmar Pub., New York.
- Boyer, J.S., 1976. Water deficits and photosynthesis. In: Water deficits and plant growth. vol.IV, Koozłowski, T.T. (Ed.)., Academic Press, 153-190.
- Boyer, J.S., 1985. Water transport. Ann. Rev. Plant Physiol., (36): 473-516.
- Bradford, K.J., Hsiao, T.C., 1982a. Physiological responses to moderate water stress. In: physiological plant ecology II. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.). Encycl. of Plant Physiol. New Series. Springer-Verlag, Berlin, (12B): 263-324.
- Bradford, K.J., Hsiao, T.C., 1982b. Stomatal behavior and water relations of waterlogged tomato plants. Plant Physiol., (79): 1508-1513.
- Bricheteau, J., Alegre, J., Lecouls, D., 1976. Premiers résultats relatifs à l'étude des besoins en éléments nutritifs. Pep. Hort. Mar., (168): 39-48.
- Brogardh, T., Johnsson, A., 1975. Regulation of transpiration in Avena. Responses to white light steps. Physiol. Plant, (35): 115-125.
- Buck, A.L. 1981. New equations for computing vapor pressure. J. Appl. Meteorol., (20): 1527-1532.
- Bugbee, B., White, J.W. 1984. Tomato growth as affected by root-zone temperature and the addition of gibberellic acid and kinetin to nutrient solutions. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 109 (1): 121-125.
- Bunce, J.A., 1978. Effects of shoot environment on apparent root resistance to water flow in whole soybean and cotton plants. J. Exp. Bot., 29 (110): 595-601.
- Bunce, J.A., 1981. Comparative responses of leaf conductance to humidity in single attached leaves. Journal of Experimental Botany, 32(128): 629-634.
- Bunce, J.A., 1984. Effects of humidity on photosynthesis. Journal of Experimental Botany, 35(158): 1245-1251.

- Bunce, J.A., 1985. Effect of boundary layer conductance on the response of stomata to humidity. *Plant, Cell and Environment*, (8): 55-57.
- Burrows, F.J., Milthorpe, F.L., 1976. Stomatal conductance in the control of gas exchange. In: *Water deficits and plant growth*. Kozlowski, T.T. (Ed.). Academic Press, (IV): 103-52.
- Campbell, G.S., 1977. An introduction to environmental biophysics. Heidelberg Science Library. Springer-Verlag, New York, 159.
- Campbell, G.S., 1981. Fundamentals of radiation and temperature relations. In: *Physiological Plant Ecology I*. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.). *Encycl. Plant Physiol.* New Series. Springer-Verlag, Berlin, (12A): 11-40.
- Campbell, D.E., Young, R., 1986. Short-term CO₂ exchange response to temperature, irradiance, and CO₂ concentration in strawberry. *Photosynthesis Res.* (8): 31-40.
- Carpenter, W.J., Rasmussen, H.P., 1970. Temperature effect of greenhouse water on Rose and Chrysanthemum turgidity, stomata behaviour, growth, and flowering. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 95(5): 578-582.
- Carpenter, W.J., Rodriguez, R.C., 1971. Earlier flowering of geranium cv. Carefree Scarlet by high intensity supplemental light treatment. *HortScience*, 6(3): 206-207.
- Catsky, J., Ticha, I., 1980. Ontogenic changes in the internal limitations to bean-leaf photosynthesis. 5. Photosynthetic and photorespiration rates and conductances for CO₂ transfer as affected by irradiance. *Photosynthetica*, 14(3): 392-400.
- Ceulemans, R., 1985. Plant growth optimisation by photosynthetic monitoring. *Acta Hort.*, (174): 309-312.
- Chartier, P., 1970. A model of CO₂ assimilation in the leaf. In *Prediction and measurement of photosynthetic productivity*, Pudoc, Wageningen, pp: 307-315.
- Cohen, D., 1970. The expected efficiency of water utilization in plants under different competition and selection regimes. *Israel Journal of Botany*, (19): 50-54.

- Coïc, Y., Lesaint, C., 1975. La nutrition minerale et en eau des plantes en horticulture avancee. Le Document Technique de la SCPA, (23): 1-22.
- Collatz, G.J., 1977. Influence of certain environmental factors on photosynthesis and photorespiration in Simmondsia chinensis. *Planta*, (134): 127-132.
- Contour-Ansel, D., Farineau, J., Louguet, P., 1980. Etude comparée de l'incorporation de ^{14}C , par des lambeaux d'épidermes foliaires isolés, à stomates ouverts ou fermés, à la lumière ou à l'obscurité, chez le Pelargonium X hortorum. *Physiol. Vég.*, 18(1): 105-115.
- Contour-Ansel, D., Louguet, P., 1985. Short-term effect of light on phenolic compounds in isolated leaf epidermis of Pelargonium x hortorum. *J. Plant Physiol.* (120): 223-231.
- Coombs, J., Hall, D.O., Long, S.P., Scurlock, J.M.O., 1985. *Techniques in bioproductivity and photosynthesis*. (2 Ed.). Pergamon Press, Oxford, 298 pp.
- Cowan, I.R., Milthorpe, F.L., 1968. Plant factors influencing the water status of plant tissue. In: *Water deficits and plant growth*, T.T. Kozlowski (Ed.), Vol.(I): 137-193, Ac. Press, New York.
- Cowan, I.R., 1972. Oscillations in stomatal conductance and plant functioning associated with stomatal conductance : observations and a model. *Planta*, (106): 185-219.
- Cowan, I.R., 1977. Stomatal behaviour and environment. In: *Advances in Botanical Research*, Preston, Woolhouse (Eds.). Academic Press, London, (4): 117-228.
- Cowan, I.R., Farquhar, G.D., 1977. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, (31): 471-505.
- Cowan, I.R., 1982. Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. In: *Physiological plant ecology II*. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.). *Enc. Plant Physio. New Series*. Springer-Verlag, Berlin, (12B): 589-614.
- Cox, E.F., 1968. Cyclic changes in transpiration of sunflower leaves in a steady environment. *J. Exp. Bot.*, 19(58): 167-175.

- Craig, R., 1960. The effects of various cultural practices, temperature and photoperiod on the growth and maturity of Pelargonium hortorum seedlings. M.S. Thesis. The Pennsylvania State Univ., 1-100.
- Dale, J.E., Milthorpe, F.L., (Eds.), 1981. The growth and functioning of leaves. Cambridge Univ. Press.
- Dartigues, A., 1978. Etude de la nutrition minérale du pelargonium en culture sur sable et solution nutritive. *Pep. Hort. Mar.*, (168): 45-48.
- Davies, S.D., McCree, K.J., 1978. Photosynthesis rate and diffusion conductance as a function of age in bean leaves. *Crop Sci.*, (18): 280-282.
- Davies, W.J., Metcalfe, J., Lodge, T.A., Da Costa, A.R., 1986. Plant growth substances and the regulation of growth under drought. *Aust. J. Plant Physiol.*, (13): 105-125.
- De Boodt, M., Verdonck, O., Cappaert, I., 1974. Method for measuring the water release curve of organic substrates. *Acta Horticulturae*, (37): 2054-2062.
- Digat, B., Albouy, J., Georgelin, P., 1976. Données actuelles sur le problème de l'Oedème du Pelargonium. *Pep. Hort. Mar.*, (168): 51-55.
- Digat, B., Vidalie, H., Vergneau, I.P., 1982. Aspects phytotechniques et phytosanitaires liés à la production du Pelargonium. *Revue Horticole*, (223): 29-37.
- Drake, B.G., Raschke, K., Salisbury, F.B., 1970. Temperature and transpiration resistance of Xantium leaves as affected by air temperature, humidity, and wind speed. *Plant Physiol.*, (46): 324-330.
- Drake, B.G., Salisbury, F.B., 1972. Aftereffects of low and high temperature pretreatment on leaf resistance, transpiration, and leaf temperature in Xanthium. *Plant Physiol.*, (50): 572-575.
- Drew, A.P., Bazzaz, F.A., 1979. Response of stomatal resistance and photosynthesis to night temperature in Populus deltoides. *Oecologia*, (41): 89-98.
- Dubbe, D.R., Farquhar, G.D., Raschke, K., 1978. Effect of abscisic acid on the gain of the feedback loop involving carbon dioxide and stomata. *Plant Physiol.* (62): 413-417.

- Düring, H. 1987. Stomatal responses to alterations of soil and air humidity in grapevines. *Vitis*, (26): 9-18.
- Edwards, M., Meidner, H., 1978. Stomatal response to humidity and the water potentials of epidermal and mesophyll tissue. *J. Exp. Bot.*, 29(110): 771-780.
- Ehleringer, J., Björkman, O., 1977. Quantum yields for CO₂ uptake in C₃ and C₄ plants. Dependence on temperature, CO₂ and O₂ concentration. *Plant Physiol.*, (59): 86-90.
- Ehleringer, J., 1980. Leaf morphology and reflectance in relation to water and temperature stress. In: *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. Turner, N.C., Kramer, P.J. (Eds.). John Wiley & Sons, New York, 295-308.
- El-Sharkawy, M.A., Hesketh, J.D., 1964. Effects of temperature and water deficit on leaf photosynthesis rates of different species. *Crop Sci.*, (4): 514-518.
- El-Sharkawy, M.A., Cock, J.H., Hernández, A-P., 1986. Differential response of stomata to air humidity in the parasitic mistletoe (*Phthirusa pyrifolia*) and its host, mandarin orange (*Citrus resitulata*). *Photosynthesis Res.*, (9): 333-343.
- Engelhard, A.W., Mellinger, H.C., Ploetz, R.C., Miller, J.W., 1983. A leaf spot of Florist Geranium incited by *Pseudomonas cichorii*. *Plant Disease*, (67): 541-544.
- Erickson, V.L., Armitage, A.M., Carlson, W.H., Miranda, R.M., 1980. The effect of cumulative photosynthetically active radiation on the growth and flowering of the seedling geranium, *Pelargonium x hortorum* Bailey. *HortScience*, 15(6): 815-817.
- Etherington, J.R., 1982. *Environment and plant ecology*. (2nd. Ed.), John Wiley and sons.
- Fanjul, L., Jones, H.G., 1982. Rapid stomatal responses to humidity. *Planta*, (154): 135-138.
- Farquhar, G.D., Raschke, K., 1978. On the resistance to transpiration of the sites of evaporation within the leaf. *Plant Physiol.*, (61): 1000-1005.
- Farquhar, G.D., Dubbe, D.R., Raschke, K., 1978. Gain of the feedback loop involving carbon dioxide and stomata. *Plant Physiology*, (62): 406-412.

- Farquhar, G.D., 1978. Feedforward responses of stomates to Humidity. *Aust. J. Plant. Physiol.*, (5): 787-800.
- Farquhar, G.D., Von Caemmerer, S., Berry J.A., 1980a. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, (149): 78-90.
- Farquhar, G.D., Schulze, E.D., Küppers, M., 1980b. Responses to humidity by stomata of Nicotiana glauca L. and Corylus avellana L., are consistent with the optimization of Carbon dioxide uptake with respect to water loss. *Aust. J. Plant Physiol.*, (7): 315-327. (1382)
- Farquhar, G.D., Sharkey, T.D., 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, (33): 317-345. (T2028)
- Farquhar, G.D., Von Caemmerer, S., 1982. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In: *Physiological plant ecology II*. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.). *Encycl. of Plant Physiol. New Series*. Springer-Verlag, Berlin, (12B): 549-588.
- Farquhar, G.D., Wong, S.C., 1984. An empirical model of stomatal conductance. *Aust. J. Plant Physiol.*, (11): 191-210.
- Fischer, R.A., Turner, N.C., 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, (29): 277-317.
- Fiscus, E.L., Klute, A., Kaufmann, M.R., 1983. An interpretation of some whole plant water transport phenomena. *Plant Physiol.*, (71): 810-817.
- Fiscus, E.L., Wullschleger, S.D., Duke, H.R., 1984. Integrated stomatal opening as an indicator of water stress in *Zea*. *Crop Science*, (24): 245-249.
- Fitter, A.H., Hay, R.K., 1981. *Environmental physiology of plants*. *Exp. Botany (Intern. Series Monographs)* Ac. Press, 1-338.
- Fitzpatrick, G., 1980. Water budget determinations for container grown ornamental plants. *Proc. Fla. State Hort. Soc.*, (93): 166-168.

- Fitzpatrick, G., 1983. Plant growth response to water rationing in a container nursery. *HortScience* (18): 187-189.
- Fitzpatrick, G., 1983. Relative water demand in container-grown ornamental plants. *HortScience*, 18(5): 760-762.
- Flint, O.H., 1957. Lighting of Geranium and mum stock plants for more cuttings. *New York State Flower Grower Bull.*, (139): 1-2.
- Forschner, W., Reuther, G., 1984. Photosynthesis and water balance of Pelargonium cuttings during the period of rooting under the influence of various light and CO₂ conditions. *Gartenbauwissenschaft*, 49(4): 182-190.
- Forseth, I.N., Ehleringer, J.R., 1983. Ecophysiology of two solar tracking desert annuals. III. Gas exchange responses to light, CO₂ and VPD in relation to long-term drought. *Oecologia* (Berlin), (57): 344-351.
- Forsythe, W.E. (Ed.), 1969. *Smithsonian Physical Tables*, 9th Ed., Smithsonian Inst. Press, Washington D.C.
- Gaastra, P., 1959. Photosynthesis of crop plants as influence by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance. *Hed. Landbouwhogesch. Wageningen*, 59(13): 1-68.
- Gale, J., Kohl, H.C., Hagan, R.M., 1966. Mesophyll and stomatal resistances affecting photosynthesis under varying conditions of soil water and evaporation demand. *Isr. J. Bot.*, (15): 64-71.
- Gates, D.M., 1980a. Conduction and Convection. In: *Biophysical Ecology*. Gates, D.M. (Ed.). Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, 268-306.
- Gates, D.M., 1980b. Evaporation and Transpiration. In: *Biophysical Ecology*. Gates, D.M. (Ed.). Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, 307-381.
- Gates, D.M. (Ed.), 1980c. *Biophysical Ecology*. Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, 490-526.
- Germing, G.H. (Ed.), 1985. Symposium greenhouse climate and its control. *Acta Hort.*, 174. Wageningen.

- Gifford, R.M., Jenkins, C.L.D., 1982. Prospects of applying knowledge of photosynthesis toward improving crop production. In: Photosynthesis: development, carbon metabolism, and plant productivity. Govindjee (Ed.). Academic Press Inc., New York, (II): 419-457.
- Gollan, T., Turner, N.C., Schulze, E.D., 1985. The responses of stomata and leaf exchange to vapour pressure deficits and soil water content. 3. In the sclerophyllous woody species Nerium oleander. *Oecologia*, (65): 356-362.
- Goudriaan, J., Van Laar, H.H., 1978. Relations between leaf resistance, CO₂ concentration and CO₂ assimilation in maize, beans, lalang grass and sunflower. *Photosynthetica*, (12): 241.
- Graham, D., Patterson, B.D., 1982. Responses of plants to low non freezing temperatures: proteins, metabolism and acclimation. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, (33): 347-372.
- Grantz, D.A., Zeiger, E., 1986. Stomatal responses to light and leaf-air water vapor pressure difference show similar kinetics in sugarcane and soybean. *Plant Physiol.*, (81): 865-868.
- Gregory, F.G., Pearse, H.L., 1937. The effect on the behaviour of stomata of alternating periods of light and darkness of short duration. *Ann. Bot. (London)*, (1): 3-10.
- Griffiths, J.H., Jarvis, P.G., 1981. A null balance carbon dioxide and water vapour porometer. *Journal of Experimental Botany*, (32): 1157-1168.
- Grossman, H.H., Craig, R., 1982. The effect of gamma irradiation of seeds on germination and plant morphology of Pelargonium X hortorum L. H. Bayley. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 107(1): 72-75.
- Guehl, J.M., Aussenac, G. 1987. Photosynthesis decrease and stomatal control of gas exchange in Abies alba Mill in response to vapor pressure difference. *Plant Physiol.*(83), 316-322.
- Gutschick, V.P., 1984a. Photosynthesis model for C₃ leaves incorporating CO₂ transport, propagation of radiation, and biochemistry. 1. Kinetics and their parametrization. *Photosynthetica*, 18(4): 549-568.

- Gutschick, V.P., 1984b. Photosynthesis model for C3 leaves incorporating CO₂ transport, propagation of radiation, and biochemistry. 2. Ecological and agricultural utility. *Photosynthetica*, 18(4): 569-595.
- Hall, A.E., Kaufmann, M.R., 1975. Regulation of water transport in the soil-plant-atmosphere-continuum. In: *Perspectives of biophysical ecology*. D.M. Gates, R.B. Schmerl (Eds.). *Ecological Studies* (12):187-202, Springer Verlag, Berlin.
- Hall, A.E., Schulze, E.-D., Lange, O.L., 1976. Current perspectives of steady-state stomatal responses to environment. In: *Water and plant life, problems and modern approaches*. *Ecological studies* (19): 169-188. Springer-Verlag.
- Hall, A.E., 1979. A model of leaf photosynthesis and respiration for predicting carbon dioxide assimilation in different environment. *Oecologia* (Berl.), (143): 299-316
- Hall, A.E., 1982. Mathematical models of plant water loss and plant water relations. In: *Physiological Plant Ecology II*. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.). *Encycl. of Plant Physiol. New Series*. Springer-Verlag, Berlin, (12B): 231-262.
- Hamza, A.M., Koranski, D.S., Rogers, M.N., 1981. The effects of sequential applications of different chemical growth regulators on growth and flowering of F1 hybrid geraniums (Pelargonium X hortorum Bayley). *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 106(3): 299-303.
- Hansen, G.K., 1971. Photosynthesis, transpiration and diffusion resistance in relation to water potential in leaves during water stress. *Acta Agr. Scand.*, (21): 163-171.
- Hanson, A.D., Hitz, W.D., 1982. Metabolic responses of mesophytes to plant water deficits. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, (33): 347-372.
- Haseba, T., Ito, D., 1980. Dimension dependence of boundary-layer transfer coefficient of water-vapor for flat plant leaf. *J. Agric. Meteor.*, 36(2): 89-94.
- Hashimoto, Y., Morimoto, T., Funada, S., 1981. Computer processing of "speaking plant" for climate control and computer aided cultivation. *Acta Hort.*, (115): 317-326.

- Hashimoto, Y., Strain, B. R., Ino, T., 1983. Image processing of leaf temperature for dynamic analysis of water stress. *Plant Physiol. Supp.* 72(1): 164.
- Hasselkus, E.R., Beck, G.E., 1963. Plant responses to light transmitted into a fiberglass reinforced plastic greenhouse. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, (82): 637-644.
- Hatch, M.D., Slack, C.R., Bull., T.A., 1969. Light induced changes in the content of some enzymes of the C4-dicarboxylic acid pathway of photosynthesis and its effects on others characteristics of photosynthesis. *Phytochemistry* (8): 697-706.
- Hein, A., Schneider, G.L., 1981. Pelargonium-growth regulator treatment for stimulation of rooting in cuttings. *Gb+Gw*, (43): 990-992.
- Hellgren, O., 1981. Pelargonium zonale hybr. grown under high pressure sodium lamp and metal halide lamp in growth room. *Acta Horticulturae*, (128): 7pp.
- Heng, D.A., Read, P.E., 1976. Influence of daminozide on the levels of root-promoting substances in Pelargonium hortorum Bailey. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 101(3): 311-314.
- Hentig, W.-U.v., Köhler, K., 1979. Seedling pelargoniums for cutting production. *Gb+Gw*, (41): 964-966
- Hesketh, J.D., Woolley, J.T., Peters, D.B., 1982. Predicting photosynthesis. In: *Photosynthesis: development, carbon metabolism, and plant productivity*, Govindjee (Ed.). Vol. II. Academic Press Inc., New York, 387-418.
- Hilding, A., 1983. Effects of supplementary light and temperature on stock plants and cuttings of Pelargonium hortorum (Bailey). Swed. Univ. of Agric. Sci. Dep. of Hort. Sci., Report n° 28.
- Hesketh, J.D., Jones, J.W., 1980. Predicting Photosynthesis for Ecosystem Models. Florida CRC Press Inc., (1): 273.
- Holcomb, E.J., 1979. Effect of growth regulators on non-cooled and cooled Pelargonium x domesticum. *HortScience*, 14(3): 280-281.
- Holcomb, E.J., 1985. Effect of growth retardants on Ivy Geranium. *HortScience* 20(4): 771-772.

- Holmgren, P., Jarvis, P.G., Jarvis, M.S., 1965. Resistances to carbon dioxide and water vapour transfer in leaves of different plant species. *Physiol. Plant.*, (18): 557-573.
- Hopmans, P.A.M., 1971. Rhythms in stomatal opening of bean leaves. *Meded. Land. Wageningen*, 71(3): 1-86.
- Hsiao, T.C., 1973. Plant response to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, (24): 519-570.
- Hsiao, T.C., Acevedo, E., 1974. Plant response to water deficits, water-use-efficiency, and drought resistance. *Agric. Meteor.*, (14): 59-84.
- Hsiao, T.C., Acevedo, E., Fereres, E., Henderson, D.W., 1976. Water stress, growth and osmotic adjustment. *Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B.* (273): 479-500.
- Idso, S.B., Baker, D.G., Gates, D.M., 1966. The energy environment of plants. In: Norman, A.G. (Ed.), *Advances in Agronomy*. Vol. 18. Academic Press, New York, pp. 171-218.
- Idso, S.B., Baker, D.G., 1967. Relative importance of reradiation, convection, and transpiration in heat transfer from plants. *Plant Physiol.*, (42): 631-640.
- Idso, S.B., 1982a. Non-water-stressed baselines: a key to measuring and interpreting plant water stress. *Agricultural Meteorology*, (27): 59-70.
- Idso, S.B., Reginato, R.J., 1982. Leaf diffusion resistance and photosynthesis in cotton as related to a foliage temperature based plant water stress index. *Agricultural Meteorology*, (27): 27-34.
- Jamieson, A.P., Willmer, C.M., 1984. Functional stomata in a vari gate of leaf chimera of Pelargonium zonale L., Without guard cell chloroplasts. *Jour. Exp. Bot.*, 35(156): 1053-1059.
- Jarman, P.D., 1974. The diffusion of carbon dioxide and water vapour through stomata. *Journal of Experimental Botany*, 25(88): 927-936.
- Jarvis, P.G., 1971. The stimation of resistances to carbon dioxide transference. In *Plant Photosynthetic Production. Manual of Methods*. Sestak, Z., Catsky, J., Jarvis, P.G. (Eds.). Dr. W. Junk Publishers The Hague, 566-631.

- Jarvis, P.G., Mansfield, T.A., 1981. Stomatal Physiology. Cambridge University Press.
- Jarvis, P.G., Morison, J.I.L., 1981. The control of transpiration and photosynthesis by the stomata. In: Stomatal physiology. Jarvis, P.G., Mansfield, T.A. (Eds.). Cambridge University Press, 247-279.
- Jones, H.G. 1973. Moderate-term water stresses and associated changes in some photosynthetic parameters in cotton. *New Phytol.*, (72): 1095-1105.
- Jones, H.G., 1983. Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge Univ. Press.
- Jones, J.P., Raju, B.C., Engelhard, A.W., 1984. Effects of temperature and leaf wetness on development of bacterial spot of geraniums and chrysanthemums incited by Pseudomonas cichorii.
- Jones, M.M., Turner, N.C., 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Plant Physiol.*, (61): 122-26.
- Jones, M.M., Rawson, H.M., 1979. Influence of rate of development of leaf water deficits on photosynthesis, leaf conductance, water use efficiency, and osmotic potential in sorghum. *Physiol. Plant.*, (45): 103.
- Jordan, W.R., Brown, K.W., Thomas, J.C., 1975. Leaf age as a determinant in stomatal control of water loss from cotton during water stress. *Plant Physiol.*, (56): 595-9.
- Kanemasu, E.T., Tanner, C.B., 1969. Stomatal diffusion resistance of snap beans. Influence of leaf water potential. *Plant. Physiol.*, (44): 1547-1552.
- Kanemasu, E.T., Thurtell, G.W., Tanner, C.B., 1969. Design, calibration and field use of a stomatal diffusion porometer. *Plant Physiol.*, (44): 881-885.
- Kappen, L., 1981. Ecological significance of resistance to high temperature. In: *Encycl. of Plant Physiol. New Series*. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.). Springer-Verlag, Berlin, (12A): 439-474.

- Kappen, L., Andresen, G., Lösch, R., 1987. In situ observations of stomatal movements. *J. Exp. Bot.*, 38(186): 126-141.
- Kaufmann, M.R., Hall, A.E., 1974. Plant water balance. Its relationship to atmospheric and edaphic conditions. *Agricultural Meteorology*, (14): 85-98.
- Kays, W.M., 1966. Convective heat and mass transfer. McGraw-Hill, New York.
- Kincaid, D.I., Miller, A.M., Schneider, R.B., 1983. Interactive programs with graphics for leaf energy budgets. *Can. J. Bot.*, 61(2): 631-632.
- Kirschbaum, M.U.F., Farquhar, G.D. 1984. Temperature dependence of whole-leaf photosynthesis in *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng. *Aust. J. Plant Physiol.* 11, 519-538.
- Kitano, M., Eguchi, H., Matsui, T., 1983. Analysis of heat balance of leaf with reference to stomatal responses to environmental factors. *Biotronics*, (12): 19-27.
- Korner, CH., Scheel, J.A., Bauer, H., 1979. Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica*, 13(1): 45-82.
- Kramer, P.J., 1980. Drought, stress, and the origin of adaptations. In: *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. N.C. Turner, P.J. Kramer, (Eds.). John Wiley & Sons, New York, 7-20.
- Kramer, P.J., 1983. *Water relations of plants*. Academic Press, New York.
- Kriedemann, P.E., Loveys, B.R., 1975. Hormonal influences on stomatal physiology and photosynthesis. In: *Environmental and biological control of photosynthesis*. R. Marcelle, (Ed.). Dr. W. Junk b.v., Pub. The Hague, 227-236.
- Kriedemann, P.E., 1986. Stomatal and photosynthetic limitations to leaf growth. *Aust. J. Plant Physiol.*, (13): 15-31.
- Ku, S-B., Edwards, G.E., 1977a. Oxygen inhibition of photosynthesis. I. Temperature dependence and relation to O₂/CO₂ solubility ratio. *Plant Physiol.*, (59): 986-990.

- Ku, S-B., Edwards, G.E., 1977b. Oxygen inhibition of photosynthesis. II. Kinetic characteristics as affected by temperature. *Plant Physiol.*, (59): 991-999.
- Ku, S-B., Edwards, G.E., Tanner, C.B., 1977. Effects of light carbon dioxide, and temperature on photosynthesis, oxygen inhibition of photosynthesis, and transpiration in Solanum tuberosum. *Plant Physiol.*, (59): 868-872.
- Küppers, M., Hall, A.E., Schulze, E.-D., 1982. Effects of day-to-day changes in root temperature on leaf conductance to water vapour and CO₂ assimilation rates of Vigna unguiculata L. Walp. *Oecologia* (52): 116-120.
- Küppers, M., Schulze, E.-D., 1985. An empirical model of net photosynthesis and leaf conductance for the simulation of diurnal courses of CO₂ and H₂O exchange. *Aust. J. Plant Physiol.*, (12): 513-528.
- Küppers, M., Wheeler, A.M., Küppers, B.I.L., Kirschbaum, M.U.F., Farquhar, G.D., 1986. Carbon fixation in eucalypts in the field: analysis of diurnal variations in photosynthetic capacity. *Oecologia* (Berl.), (70): 273-282.
- Lajoux, Cl., 1976. La certification du Pelargonium. *Pep. Hort. Mar.*, (168): 61-62.
- Landsberg, J.J., Butler, D.R., 1980. Stomatal response to humidity: implications for transpiration. *Plant, Cell and Environment*, (13): 29-33.
- Lange, O.L., Lösh, R., Schulze, E.D., Kappen, L., 1971. Responses of Stomata to Changes in humidity. *Planta*, (100): 76-86.
- Lange, O.L., Tenhunen, J.D., Braun, M., 1982. Midday stomatal closure in Mediterranean type sclerophylls under simulated habitat conditions in an environmental chamber. I. Comparison of the behaviour of various European Mediterranean species. *Flora* (172): 563-579.
- Lange, O. L., Tenhunen, J. D., Beyschlag, W., 1985. Effects of humidity during diurnal courses on the CO₂-and light-saturated rate of net CO₂ uptake in sclerophyllous leaves of Arbutus unedo. *Oecologia* (67): 301-304.

- Larcher, W., Bauer, H., 1981. Ecological significance of resistance to low temperature. In: *Physiological Plant Ecology* I. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.). *Encycl. of Plant Physiol. New Series*. Springer-Verlag, Berlin, (12A): 403-438.
- Lesaint, Ch., 1981. Principe de la methode Coïc et son application pratique. *Acta Horticulturae* (126): 377-384.
- Leverenz, J.W., Jarvis, P.G., 1979. Photosynthesis in Sitka spruce. VIII. The effects of light flux density and direction on the rate of net photosynthesis and the stomatal conductance of needles. *J. Appli. Ecol.*, (16): 919-932.
- Levitt, J., 1976. Physiological basis of stomatal response. in: *Water and plant life. Problems and modern approaches. Ecological studies*. Springer-Verlag, (19): 169-188.
- Longstreth, D.J., Hartsock, T.L., Nobel, P.S., 1980. Mesophyll cell properties for some C₃ and C₄ species with high photosynthetic rates. *Physiologia Plantarum*, (48): 497-498.
- Longstreh, D.J., 1982. Quantifying anatomical contributions to leaf photosynthetic rate: theory and practice. *Plant Physiol. (Suppl.)*, 69(4): 54.
- Longuenesse, J.J., 1982. Night temperature and photosynthesis. 3. Effect of applied temperature during one night an gaseous exchange in tomato (*Lycopersicum esculentum* Mill.). *Agronomie*, 2(9): 805-812.
- Lösch, R., Schenk, B., 1978. Humidity responses of stomata and potassium content of guard cells. *J. Exp. Bot.*, 29(110): 781-787.
- Lösch, R., Tenhunen, J.D., 1981. Stomatal responses to humidity-phenomenon and mechanism. In: *Stomatal physiology*. P.G. Jarvis, T.A. Mansfield, (Eds.). Cambridge University Press, 137-161.
- Lösch, R., 1986. Plant water relations. In: *Progress in botany* (48), H-D. Behnke et al. (Eds.). Springer Verlag, Berlin.
- Louwerse, W., 1980. Effects of Co₂ concentration and irradiance on the stomatal behaviour of maize,

- barley and sunflower plants in the field. *Pl. Cell Environ.* (3): 391-398.
- Loveys, B.R., 1984. Diurnal changes in water relations and abscisic acid in field-grown Vitis vinifera cultivars. III. The influence of xylem-derived abscisic acid on leaf gas exchange. *New. Phytol.* (98): 563-573.
- Ludlow, M.M., Wilson G.L., 1971. Photosynthesis of tropical pasture plants. II Temperature and illuminance history. *Aust. J. Biol. Sci.* (24): 1065-1075.
- Ludlow, M.M., 1976. Ecophysiology of C4 grasses. In: O.L. Lange, L. Kappen, E.-D. Schulze (Eds.). *Water and plant life. Ecol. Stud.* (19): 364-386, Springer-Verlag, Berlin.
- Ludlow, M.M., 1981. Effect of temperature on light utilization efficiency of leaves in C3 legumes and C4 grasses. *Photosyn. Res.*, 1(4): 243-249.
- Lüttge, U., Smith, A.C., 1984. Structural, biophysical, and biochemical aspects of the role of leaves in plant adaptation to water stress. In: *Salinity tolerance in plants: Strategies for crop improvement.* Staples, C.S., Toenniessen, G.H., (Eds.). Wiley Sons, N.Y., 125-150.
- Mansfield, T.A., Jones, M.B., 1976. Photosynthesis: leaf and whole plant aspects. In: *Plant structure, function and adaptation.* M.A. Hall, (Ed.). Mc. Millan Press, London, 294-325.
- Mansfield, T.A., 1983. Movements of stomata. *Sci. Prog. Oxf.*, (68): 519-542.
- Marcelle, R. (Ed.), 1975. *Environmental and biological control of photosynthesis.* Dr. W. Junk b.v., Pub., The Hague.
- Markhart, A.H. III, 1985. Comparative water relations of Phaseolus vulgaris L. and Phaseolus acutifolius Gray. *Plant Physiol.*, (77): 113-117.
- Marshall, B., Biscoe, P.V., 1980a. A model for C3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. I. Derivation. *J. of Exp. Bot.*, 31(120): 29-39.

- Marshall, B., Biscoe, P.V., 1980b. A model for C3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. II. Application to the analysis of flag leaf photosynthesis. *J. of Exp. Bot.*, 31(120): 41-48.
- Martínez, F.X., Tapia, L., 1984. Daily variation of transpiration rate and stomatal resistance of Capsicum annuum in four substrates. *Acta Hort.*, (150): 357-369.
- Masarovicova, E., Minarcic, P., 1985. Photosynthetic response and adaptation of Fagus sylvatica L. trees to light conditions. *Biologia (Bratislava)*, 40(5): 473-481.
- Maskell, E.J. 1928. Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. XVIII-Proc. Roy. Soc. London B, (102): 488-533.
- Mastalerz, J.W., Holcomb, E.J. (Eds.), 1982. *Geraniums: a manual of the culture of geraniums as a greenhouse crop.* Pennsylvania Flower Growers Pub., 3a Ed.
- Mc Cree, K.J., 1972. The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. *Agr. Meteorol.*, (9): 191-216.
- McCree, K.J., 1981. Photosynthetically active radiation. In: *Physiological plant ecology I.* Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.). *Encycl. Plant Physiol. New Series.* Springer-Verlag, Berlin, (12A): 41-56.
- McCree. K.J., 1986. Whole-plant carbon balance during osmotic adjustment to drought and salinity stress. *Aust. J. Plant Physiol.*, (13): 33-43.
- McPherson, H.G., Green, A.E., Rollinson, P.L., 1983. The measurement, within seconds, of apparent photosynthetic rates using a portable instrument. *Photosynthetica.*, 17(3): 395-406.
- Meidner, M., Mansfield, T.A., 1968. *Physiology of stomata.* Mc Graw Hill. London.
- Merritt, R.H., Kohl, H.C.Jr, 1985. Photoperiod and soil temperature effects on crop productivity efficiency and growth of seedling geraniums in the greenhouse. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 110(2): 204-207.

- Metwally, A.W., Struckmeyer, B.E., Beck, G.E., 1970a. Effect of three Soil Moisture Regimes on the Growth and Anatomy of Pelargonium hortorum. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 95(6): 803-808.
- Metwally, A.W., Struckmeyer, B.E., Beck, G.E., 1970b. The role of Water and Cultural Practices on Oedema of Pelargonium hortorum. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 95(6): 808-813.
- Metwally, A.W., Beck, G.E., Struckmeyer, B.E., 1971. Density and Behavior of Stomata of Pelargonium hortorum Ait. grown under three soil moisture regimes. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 96(1): 31-35.
- Milburn, J.A., 1979. An ideal viscous flow porometer. J. of Exp. Bot., 30(118): 1021-1034. (T61)
- Miranda, R.M., Carlson, W.H., 1980. Effect of timing and number of applications of chlormequat and ancymidol on the growth and flowering of seed geraniums. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 105(2): 273-277.
- Mohanty, P., Boyer, J.S., 1976. Chloroplast response to low leaf water potentials. IV. Quantum yield is reduced. Plant Physiol. (57): 704-709.
- Monteith, J.L., 1963. Gas exchange in plant communities. In: L.T. Evans (Ed.) Environmental of plant growth. Ac. Press, New York, pp:95-112.
- Monteith, J.L., 1973. Principles of environmental physics. Contemporary Biology. Edward Arnold, London.
- Moon, J.W., Flore, J.A., 1986. A basic computer program for calculation of photosynthesis, stomatal conductance, and related parameters in an open gas exchange system. Photosynthesis Research, 7 (3): 269-279.
- Moorman, G.W., Woodbridge, W.C., 1983. Effect of fungicide drenches on root initiation by geranium cuttings. Plant Disease, 67(6): 612-613.
- Moreshet, S., Green, G.C., 1984. Seasonal trends in hidraulic conductance of field grown Valencia Orange Trees. Scientia Horticulturae, (23): 169-180.
- Morgan, J.M., 1980. Differences in adaptation to water stress within crop species. In: Adaptation of plants to water and high temperature stress. N. C. Turner, P. J. Kramer, (Eds.). John Wiley & Sons, New York, 369-382.

- Morison, J.I.L., Gifford, R.M., 1983. Stomatal sensitivity to carbon dioxide and humidity. A comparison of two C3 and two C4 grass species. *Plant Physiol.*, (71): 789-796.
- Mott, K.A., Gibson, A.C., O'Leary, J.W., 1982. The adaptive significance of amphistomatic leaves. *Plant Cell and Environment*, (5): 455-460.
- Mott, K.A., O'Leary, J.W., 1984. Stomatal behavior and CO2 exchange characteristics in amphistomatous leaves. *Plant Physiol.*, (74): 47-51.
- Munns, R., Termaat, A., 1986. Whole plant responses to salinity. *Aust. J. Plant Physiol.*, (13): 143-160
- Nell, T.A., Marsh, P.M., Cantliffe, D.J., 1981. Seed dormancy and germination of geranium (*Pelargonium hortorum* Bailey). *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 106(4): 509-513.
- Nilsen, J.H., 1976. Effects of irradiation of the motherplants on rooting of pelargonium cuttings. *Acta Horticulturae*, (64): 65-69.
- Nilwik, H.J.M., Bohmer, H.T., 1981. An improved close system for continuous measurement of photosynthesis, respiration and transpiration. *Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen*, (81): 4-9.
- Nisen, A., 1982. Physical parameters. *Acta. Hort.*, (90): 35-43.
- Nobel, P.S., Longstreth, D.J., Hartsock, T.L. 1978. Effect of water stress on the temperature optima of net CO2 exchange for two desert species. *Physiol. Plant.*, (44): 97-101.
- Nobel, P.S., 1982. Wind as an ecological factor. In: *Physiological Plant Ecology I*. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.). *Encycl. of Plant Physiol. New Series*. Springer-Verlag, Berlin, (12A): 403-438.
- Ogawa, T., Grantz, D., Boyer, J., Govinjee, 1982. Effects of cations and abscisic acid on chlorophyll a fluorescence in guard cells of *Vicia faba*. *Plant Physiol.*, (69): 1140-1144.
- Oquist, G., 1983. Effects of low temperature on photosynthesis. *Plant Cell Environ.*, 6(4): 281-300.

- Osmond, C.B., Björkman, O., Anderson, D.J., (Eds.), 1980a. Physiological processes in plant ecology: towards a synthesis with Atriplex. Ecological Studies 36, Springer-Verlag, Berlin. 468 pp.
- Osonubi, O., Davies, W.J., 1980. The influence of water stress on the photosynthetic performance and stomatal behaviour of tree seedlings subjected to variation in temperature and irradiance. *Oecologia* (Berl.), (45): 3-10.
- Pallardy, S.G., Kozlowski, T.T., 1979. Stomatal response of Populus clones to light intensity and vapor pressure deficit. *Plant Physiology*, (64): 112-114.
- Parkhurst, D.F., 1978. The adaptative significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. *Journal of Ecology*, (66): 367-383.
- Parkhurst, D.F., 1984. Mesophyll resistance to photosynthetic carbon dioxide uptake in leaves: dependence upon stomatal aperture. *Canadian Journal of Botany*, 62(1): 163-165.
- Parkinson, K.J., 1985. A simple method for determining the boundary layer resistance in leaf cuvettes. *Pl. Cell. Env.* (8): 223-226.
- Passioura, J.B., 1982. Water in the soil-plant-atmosphere-continuum. In: *Physiological Plant Ecology II*. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.). *Encycl. of Plant Physiol. New Series*. Springer-Verlag, Berlin, (12B): 5-34.
- Passioura, J.B., Tanner, C.B., 1985. Oscillations in apparent hydraulic conductance of cotton plants. *Aust. J. Plant Physiol.* (12): 455-461.
- Patterson, D.T., 1980. Light and temperature adaptation. In: *Predicting photosynthesis for ecosystem models*. Vol (1). J. D. Hesketh, J. W. Jones, (Eds.). Florida CRC Press Inc., chap (8) :205-235.
- Pearcy, R.W., Berry, J.A., Fork, D.C., 1977. Effects of growth temperature on the thermal stability of the photosynthetic apparatus of Atriplex lentiformis (Torr.) Wats. *Plant Physiol.*, (59): 873-878.
- Pemadasa, M.A., 1979. Movement of abaxial and adaxial stomata. *New Phytol.*, (82): 69-80.

- Pemadasa, M.A., 1982. Abaxial and adaxial stomatal response to light of different wavelenghts and the phenylacetic acid on isolated epidermes of Commelina communis L. J. Exp. Bot., 33(132): 92-99.
- Perry, M.H., Friend, D.J.C., Yamamoto, H.Y., 1986. Photosynthetic and leaf morphological characteristics in Leucaena leucocephala as affected by growth under different neutral shade levels. Photosyn. Res. (9): 305-316.
- Phogat, B.S., Sing, D.P., Sing, P., 1984. Responses of Cowpea (Vigna unguiculata L. Walp.) and Mung Bean (Vigna radiata L. Wilczek) to irrigation. 1. Effects on soil plant water relations, evapotranspiration yield and water use efficiency. Irrigation Science, 5(1): 47-60.
- Pospíšilová, J., Solárová, J., 1980. Environmental and biological control of diffusive conductances of adaxial and abaxial leaf epidermes. Photosynthetica, 14(1): 90-127.
- Potter, D.A., Anderson, R.G., 1982. Resistance of ivy geraniums to the twospotted spider mite. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 107(6): 1089-1092.
- Powell, M.C., Bunt, A.C., 1978. The effect of temperature and light on flower development in Pelargonium x domesticum. Scientia Horticulturae, (8): 75-79.
- Powles, S.B., 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. Ann. Rev. Plant Physiol., (35): 15-44.
- Prieur, P., Louguet, P., 1979. Activité malate déshydrogénasique NAD-dépendante comparée des extraits d'épidermes de feuilles de Pelargonium X hortorum à stomates ouverts et fermés. C.R. Acad.Sc. Paris, t.288, 947-950.
- Prieur, P., Louguet, P., 1982. Comparaison d'activités enzymatiques en relation avec le métabolisme de l'acide malique, et des teneurs en acides organiques et en glucides solubles de lambeaux d'épidermes à stomates ouverts ou fermés, chez Pelargonium X hortorum et Vicia faba. C.R. Acad.Sc. Paris, t.294, 845-848.

- Ramos, C., Hall, A.E., 1982. Relationships between leaf conductance, intercellular CO₂ partial pressure and CO₂ uptake rate in two C₃ and two C₄ plant species. *Photosynthetica*, 16(3): 343-355.
- Rao, I.M., Anderson, L.E., 1983. Light and stomatal metabolism. I. Possible involvement of light modulation of enzymes in stomatal movement. *Plant Physiol.*, (71): 451-455.
- Raschke, K., 1956. Über, die physikalischen Beziehungen zwischen Wärmeübergangszahl, Strahlungsaustausch, Temperatur und Transpiration eines Blattes. *Planta* (48): 200-237.
- Raschke, K., 1960. Heat transfer between the plant and the environment. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, (11): 111-126.
- Raschke, K., 1975. Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, (26): 309-40.
- Raschke, K., 1976. How stomata resolve the dilemma of opposing priorities. *Philosophical Transac. of the Royal Soc. London*, (273): 551-560.
- Raschke, K., 1979. Movements using turgor mechanisms, movements of stomata. In: *Physiology of Movements*. W. Haupt, M. E. Feinleib, (Eds.). *Encyc. Plant Physiology, New Series* (7): 383-441. Springer-Verlag, Berlin.
- Raschke, K., Hedrich, R., 1985. Simultaneous and independent effects of abscisic acid on stomata and the photosynthetic apparatus in whole leaves. *Planta*, (163): 105-118.
- Raschke, K., Resemann, A., 1986. The midday depression of CO₂ assimilation in leaves of Arbutus unedo L.: Diurnal changes in photosynthetic capacity related to changes in temperature and humidity. *Planta*, (168): 546-558.
- Raven, J.A., Glidewell, S.M., 1981. Physiological processes limiting plant productivity, C. B. Johnson, (Ed.). Butterworths, 109-136.
- Rawson, H.M., Begg, J.E., Woodward, R.G., 1977. The effects of atmospheric humidity on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of leaves of several plant species. *Planta*, (134): 5-10.

- Rawson, H.M., Constable, G.A., 1980. Gas exchange of pigeon peas a comparison with other crop and a model of carbon production and its distribution within the plant. Proc. Int. Workshop on Pigeon peas Indian ICRISAT, (1): 175-189.
- Rawson, H.M., Love, D.C., 1982. A chamber for rapid measurements of cereal leaf gas exchange. *Photosynthetica.*, 16(1): 67-70.
- Reich, P.B., 1984. Relationship between leaf age, irradiance, leaf conductance, CO₂ exchange and water use efficiency in hybrid poplar. *Photosynthetica* 18(4): 445-453.
- Reist, A., 1978. Influence de différents régimes thermiques et d'un éclairage d'appoint sur la précocité des géraniums (Pelargonium zonale L.) issus de semis. *Revue suisse Vitic. Arboric. Hortic.* 10(4): 197-203.
- Rerko, L.J., 1956. Studies on the effect of several environmental factors on the growth and flowering of the Geranium (Pelargonium hortorum). M.S.Thesis. Ohio State University.
- Resemann, A., Raschke, K., 1984. Midday depressions in stomatal and photosynthetic activity of leaves of Arbutus unedo are caused by large water-vapor pressure differences between leaf and air. *Plant Physiol.* 75(Suppl.): 66.
- Reuther, G., Rober, R., 1980. Einfluss unterschiedlicher N-Versorgung auf Photosynthese und Ertrag von Pelargonienmutterpflanzen. *Gartenbauwissenschaft*, 45(1): 21-29.
- Reuther, G., Forschner, W., 1983. Die reaktion von Pelargonienstecklingen auf Licht und CO₂-Begasung in der Bewurzelungsphase. *Zierpflanzenbau*, (21): 948, 950-53.
- Rioux, J.A., Cemattre, P., De Parcevaux, S., 1984. Conservation par le froid des bantures herbacées: le cas du Pelargonium. *Essais préliminaires. Quebec Vert*, 6(3): 33-35.
- Running, S.W., Waring, R.H., Rydell, R.A., 1975. Physiological control of water flux in conifers. A computer simulation model. *Oecologia (Berl.)*, (18): 1-16.

- Scarth, G.W., Shaw, M., 1951a. Stomatal movement and photosynthesis in Pelargonium. I- Effects of light and carbon dioxide. *Plant Physiol.*, (26): 207-225.
- Scarth, G.W., Shaw, M., 1951b. Stomatal movement and photosynthesis in Pelargonium. II- Effects of water deficit and of chloroform on photosynthesis in guard cells. *Plant Physiol.*, (26): 581-597.
- Schapendonk, A.H.C.M., Van Tilburg, W., 1984. The CO₂ factor in modelling photosynthesis and growth of greenhouse crops. *Acta Hort.*, (162): 83-92.
- Scholander, P.F., Hammel, H.T., Edda, D., Bradstreet, Hemmingsen, E.A., 1965. Sap Pressure in Vascular Plants. *Science*, 148(4): 339-346.
- Schönherr, J., 1982. Resistance of plant surfaces to water loss: transport properties of cutin, suberin and associated lipids. In: *Physiological plant ecology II*. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.). *Encycl. of Plant Physiol. New Series*. Springer-Verlag, Berlin, (12B): 153-180.
- Schulze, E.-D., Lange, O.L., Buschbom, U., Kappen, L., Evenari, M., 1972. Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. *Planta*, (108): 259-270.
- Schulze, E.-D., Lange, O.L., Kappen, L., Buschbom, U., Evenari, M., 1973. Stomatal response to changes in temperature at increasing water stress. *Planta* (110): 20-42.
- Schulze, E.-D., Lange, O.L., Evenari, M., Kappen, L., Buschbom, U., 1974. The role of air humidity and leaf temperature in controlling stomatal resistance of Prunus armeniaca L. under desert conditions. I. A simulation of the daily course of stomatal resistance. *Oecologia* (17): 159-170.
- Schulze, E.-D., Lange, O.L., Evenari, M., Kappen L., Buschbom, U., 1975a. The role of air humidity and leaf temperature in controlling stomatal resistance of Prunus armeniaca L. under desert conditions. II. The significance of leaf water status and internal carbon dioxide concentration. *Oecologia*, (18): 219-233.

- Schulze, E.-D., Lange, O.L., Evenari, M., Kappen L., Buschbom, U., 1975b. The role of air humidity and leaf temperature in controlling stomatal resistance of Prunus armeniaca L. under desert conditions. III. The effect of water use efficiency. *Oecologia*, (19): 303-314.
- Schulze, E.-D., Koppers, M., 1979. Short-term and long-term effects of plant water deficits on stomatal response to humidity in *Corylus avellana* L. *Planta*, (146): 319-326.
- Schulze, E.-D., Lange, O.L., Evenari, M., Kappen, L., Buschbom, U., 1980. Long-term effects of drought on wild and cultivated plants in the Negrev Desert. II. Diurnal patterns of net photosynthesis and daily carbon gain. *Oecologia*, (45): 19-25.
- Schulze, E.D., Hall, A.E., 1981. Short-term and long-term effects of drought on steady-state and time-integrated plant processes. In: *Physiological Processes Limiting Plant Productivity*. Johnson, C.B. (Ed.). Butterworths, 217-235.
- Schulze, E.-D., 1982. Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations. In: *Physiological plant ecology II*. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.). *Encycl. of Plant Physiol. New Series*. Springer-Verlag, Berlin, (12B): 615-676.
- Schulze, E.-D., Hall, A.E., 1982. Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. In: *Physiological Plant Ecology II*. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.). *Encycl. of Plant Physiol. New Series*, Springer-Verlag, Berlin, (12B): 181-230.
- Schulze, E.-D., 1986a. Whole-plant responses to drought. *Aust. J. Plant Physiol.*, (13): 127-141.
- Schulze, E.-D., 1986b. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, (37): 247-274.
- Scott, D., 1980. Description of relationships between plants and environment. In: *Vegetation and Environment*. B.R. Strain, W.D. Billings, (Eds.). *Handbook of vegetation Science*, Dr.W.Junk, (6): 49-69.

- Seibert, B., Koch, W., 1980. Leaf temperatures in a gas exchange chamber and in the open air. *J. Exp. Bot.*, 31(122): (863-871).
- Sesták, Z., Catsky, J., Jarvis, P.G. (Eds.), 1971. Plant photosynthetic production. Manual of methods. Dr.W.Junk N.V. Publishers. The Hague, 818.
- Sesták, Z., 1985. Photosynthesis during leaf development. Dr. W. Junk Pub., Dordrecht, Netherland.
- Sharkey, T.D., Raschke, K., 1981a. Separation and measurement of direct and indirect effects of light on stomata. *Plant Physiol*, (68): 33-40.
- Sharkey, T.D., Raschke, K., 1981b. Effect of light quality on stomatal opening in leaves of Xanthium strumarium L. *Plant Physiol*, (68): 1170-1174.
- Sharkey, T.D., Imai, K., Farquhar, G.D., Cowan, I.R., 1982. A direct confirmation of the standard method of estimating intercellular partial pressure of CO₂. *Plant Physiol.*, (69): 657-59.
- Sharkey, T.D., 1984. Transpiration-induced changes in photosynthetic capacity of leaves. *Planta*, (160): 143-150.
- Sharkey, T.D., 1985. Photosynthesis in intact leaves of C3 plants: physics, physiology and rate limitations. *The Botanical Review*, 51(1): 53-105.
- Sharp, R.E., Mathews, M.A., Boyer, J.S., 1983. Determination of the quantum yield of photosynthesis: the question of the kok effect. *Plant Physiol.* (suppl.), (72): 151.
- Sharp, R.E., Boyer, J.S., 1986. Photosynthesis at low water potentials in sun flower: lack of photoinhibitory effects. *Plant Physiol.*, (82): 90-95.
- Sheriff, D.W., 1977. The effect of humidity on water uptake by, and viscous flow resistance of, excised leaves of a number of species: Physiological and anatomical observations. *J. Exp. Bot.* 28(107): 1399-1407.
- Sheriff, D.W., 1982. The hydraulic pathways in Nicotiana glauca (Grah.) and Tradescantia virginiana (L.) leaves, and water potentials in leaf epidermis. *Ann. Bot. (London)*, (50): 535-548.

- Sheriff, D.W., 1984. Epidermal transpiration and stomatal responses to humidity some hypothesis explored. *Plant cell and environment*, 7(9): 669-678.
- Shimshi, D., 1963. Effect of soil moisture and phenylmercuric acetate upon stomatal aperture, transpiration, and photosynthesis. *Plant Physiol*, (38): 713-721.
- Sinclair, T.R., Goudriaan, J., De Wit, C.T., 1977. Mesophyll resistance and CO₂ compensation concentration in leaf photosynthesis models. *Photosynthetica*, 11(1): 56-65.
- Singh, D.P., Rawson, H.M., Turner, N.C., 1982. Effect of radiation, temperature and humidity on photosynthesis, transpiration and water efficiency of chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Indian Journal Plant Physiol.*, 25(1): 32-39.
- Singh, D.P., Phool Singh, Sharma, H.C., 1986. Diurnal patterns of photosynthesis evapotranspiration and water use efficiency in mustard at different growth phases under field conditions. *Photosynt.*, 20(2): 117-123.
- Slatyer, R.O., 1967. *Plant-Water relationships*. Academic Press.
- Slavík, B., 1974. *Methods of studying plant water relations*. Ecological Studies. Springer-Verlag, Berlin, (9): 449.
- Slavík, B., 1975. Water stress, photosynthesis and the use of photosynthates. In: *Photosynthesis and productivity in different environments*. J.P. Cooper, (Ed.). Cambridge Univ. Press, 511-536.
- Smith, H., 1981. Adaptation to shade. In: *Physiological processes limiting plant productivity*. C.B. Johnson, (Ed.). Butterworths, London, 159-173.
- Smith, H., 1982. Light quality, photoperception and plant strategy. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, (33): 481-518.
- Solárová, J., Pospíšilová, J., 1983. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. 8. Stomatal diffusive conductance and stomata reactivity. (Review). *Photosynthetica*, 17 (1): 101-151.

- Solárová, J., Pospíšilová, J., 1986. Acclimation of primary bean leaves to different irradiances. Epidermal conductances and their sensitivity to water stress. *Photosynthetica*, 20 (1): 35-42.
- Spence, R.D., Sharpe, P.J.H., Powell, R.D., Wu, H., 1984. Response of guard cells to temperature at different concentrations of carbon dioxide in Vicia faba L. *New Phytologist*, (97): 129-144.
- Squire, G.R., 1979. The response of stomata of pearl millet (Pennisetum typhoides S. and H.) to atmospheric humidity. *Journal of Experimental Botany*, 30(118): 925-933.
- Squire, G.R., Black, C.R., 1981. Stomatal behaviour in the field. in: *Stomatal physiology. Seminar Series.* Cambridge University Press, (8): 223-245. (1437)
- Stalfelt, M.G., 1955. The stomata as a hydrophotic regulator of the water deficit of the plant. *Physiologia Plantarum*, (8): 572-593.
- Stalfelt, M.G., 1962. The effect of temperature on opening of stomatal cells. *Physiol. Plant.*, (10): 752-93.
- Stalfelt, M.G., 1957. The water output of the guard cells of the stomata. *Physiologia Plantarum*, (10): 752-773.
- Stanley, C.D., Harbaugh, B.K., 1981. A rapid and simple method for determining evapotranspiration requirements for potted ornamental crops. *Proc. Fla. State Hort. Soc.*, (94): 83-85.
- Steiner, A.A., 1980. The selective capacity of plants for ions and its importance for the composition and treatment of the nutrient solution. *ISOSC Proc*, 83-85.
- Steponkus, P.L., 1981. Responses to extreme temperatures. Cellular and sub-cellular bases. In: *Physiological plant ecology* I. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.). *Encycl. of Plant Physiol. New Series.* Springer-Verlag, Berlin, (12A): 371-402.
- Sweatt, M.R., Davies, F.T.Jr, 1984. Mycorrhizae, water relations, growth, and nutrient uptake of geranium grown under moderately high phosphorus regimes. *J. Amer. Hort. Sci.*, 109(2): 210-213.

- Swietlik, D., Korcak, R.F., Faust M., 1983. Stomatal and nonstomatal inhibition of photosynthesis in water-stressed apple seedlings. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 108(1): 54-58.
- Tanner, C.B., 1963. Plant temperature. *Agron. J.* (55): 210-211.
- Tapia, L., Sant, M.D., 1984. Sistemas de regulación de la irradiancia. I. Jornadas científico-técnicas para el diseño de invernaderos en la zona mediterránea. Barcelona.
- Tapia, L., 1987. Estudio de la fotosíntesis potencial de plantas cultivadas bajo cubierta en relación a su saturación lumínica. Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona.
- Tenhunen, J.D., Weber, J.A., Yocum, C.S., Gates, D.M., 1979. Solubility of gases and the temperature dependence of whole leaf affinities for carbon dioxide and oxygen. *Plant Physiol.*, (63): 916-923.
- Tenhunen, J.D., Lange, D.L., Braun, M., Meyer, A., Losch, R., Pereira, J.S., 1980. Midday stomatal closure in Arbutus unedo leaves in a natural macchia and under simulated habitat conditions in an environmental chamber. *Oecologia*, (47): 365-367.
- Tenhunen, J.D., Lange, D.L., Braun, M., 1981. Midday stomatal closure in Mediterranean type sclerophylls under simulated habitat conditions in an environmental chamber. II. Effect of the complex of leaf temperature and air humidity on gas exchange of Arbutus unedo and Quercus ilex. *Oecologia* (50): 5-11.
- Tenhunen, J.D., Lange, D.L., Jahner, D., 1982. The control by atmospheric factors and water stress of midday stomatal closure in Arbutus unedo growing in a natural macchia. *Oecologia (Berl.)*, (55): 165-169.
- Tenhunen, J.D., Lange, D.L., Gebel, J., Beyschlag, W., Weber, J.A., 1984. Changes in photosynthetic capacity, carboxylation efficiency, and CO₂-compensation point associated with midday stomatal closure and midday depression of net CO₂ exchanges of leaves of Quercus suber. *Planta*, (162): 193-203.

- Teraschima, I., Inoue, Y., 1985. Vertical gradient in photosynthetic properties of spinach chloroplasts dependent on intra-leaf light environment. *Plant cell Physiol.* 26(4): 781-785.
- Tew Schrock, P.A., Goldsberry, K.L., 1982. Growth responses of seed geranium and petunia to N source and growing media. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 107(2): 348-352.
- Tichá, I., 1982. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. 7- stomata density and sizes. *Photosynthetica*, (16): 375-471.
- Travis, A.J., Mansfield, T.A., 1981. Light saturation of stomatal opening on the adaxial and abaxial epidermis of Commelina communis. *Journal Experimental Botany*, 32(131): 1169-1179.
- Turner, N.C., Kramer, P.J. (Eds.), 1980. Adaptation of plants to water and high temperature stress. John Wiley & Sons, New York.
- Turner, N.C., 1981a. Correction of flow resistances of plants measured from covered and exposed leaves. *Plant Physiol.*, (68): 1090-1092.
- Turner, N.C., 1981b. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and Soil*, (58): 339-366.
- Turner, N.C., Begg, J.E., 1981. Plant-water relations and adaptation to stress. *Plant and Soil*, (58): 97-131.
- Turner, N.C., Singh, D.P., 1984. Responses of adaxial and abaxial stomata to light and water deficits in sunflower and sorghum. *New Physiol.*, (96): 187-195.
- Turner, N.C., Schulze, E.-D., Gollan, T., 1984. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapor pressure deficits and soil water content 1. Species comparisons at high soil water content. *Oecologia*, 63(3): 338-342.
- Turner, N.C., Schulze, E.-D., Gollan, T., 1985. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapor pressure deficits and soil water content 2. In the mesophytic herbaceous species Helianthus annuus. *Oecologia*, (65): 348-355.
- Udink ten Cate, A.J., 1980. Remarks on greenhouse climate control models. *Acta Hort.*, (106): 43-48.

- Van Bavel, C.H.M., 1975. A behavioral equation for leaf carbon dioxide assimilation and a test of its validity. *Photosynthetica*, 9(2): 165-176.
- Van de Vooren, J., 1982. Harmonisation of parameters for research on greenhouse technology: cultural methods and reference plants in EC-experiments. *Acta Hort.*, (90): 65-74.
- Van den Honert, T.H. 1930. Carbon dioxyde assimilation and limiting factors. *Rec. Trav. Bot. Neerl.*, (27): 149-286.
- Vasilcik, E., White, J.W., 1974. Evapotranspiration of potted geraniums (*Pelargonium hortorum* Bailey carefree Crimson) related to growth stage and greenhouse environment. *Scientia Hort.*, 2(2): 145-152.
- Vidalie, H., Laffaire, M., Guerin, L., 1976. Premiers résultats de dix-huit mois d'expérimentation sur une culture de pieds-mères de *Pelargonium*. *Pep. Hort. Mar.*, (168): 37-38.
- Vidalie, H., Laffaire, M., Guerin, L., 1978. Trois années d'expérimentation sur une culture de pieds-mères de *Pelargonium* x *hortorum*. *Pep. Hort. Mar.-Revue Horticole*, (184): 15-19.
- Vines, H.M., Armitage, A.M., Chen, S.-S., Tu, Z.-P., Black, C.C.Jr, 1983. A transient burst of Co₂ from Geranium leaves during illumination at various light intensities as a measure of photorespiration. *Plant Physiol.*, 70(2): 629-631.
- Von Caemmerer, S., Farquhar, G.D., 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, (153): 376-387.
- Von Caemmerer, S., Farquhar, G.D., 1984. Effects of partial defoliation, changes of irradiance during growth, short-term water stress and growth at enhanced p(CO₂) on the photosynthetic capacity of leaves *Phaseolus vulgaris* L. *Planta*, (160): 320-329.
- Warrit, B., 1977. Studies on stomatal behavior in apple leaves. Ph D. Thesis, University of Bristol.
- Watts, W.R., 1977. Field Studies of Stomatal Conductance. In: *Environmental Effects on Crop Physiology*. Landsberg, J.J., Cutting, C.V. (Eds.). Academic Press, 173-196.

- Weatherley, P.E., 1982. Water uptake and flow in roots. In: Physiological plant ecology II. Lange, P.O., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.). *Encycl. of Plant Physiol. New Series.* Springer-Verlag, Berlin, (12B): 79-110.
- Weber, J.A., Tenhunen, J.D., Lange, O.L., 1986. Effects of temperature at constant air dew point on leaf carboxylation efficiency and CO₂ compensation point at different leaf types. *Planta* (166): 81-88.
- Welander, N.T., 1984. Effect of GA₃, CCC, defoliation and quantum flux density on growth and flowering in Pelargonium X hortorum. *Scientia Hortic.*, (23): 371-377.
- Werner, P., Reist, A., 1979. Culture hivernale de jeunes plantes sous éclairage artificiel: l'exemple des géraniums de semis. *Revue suisse Vitic. Arboric. Hortic.* 11(6): 271-275.
- Whitcomb, 1980. The effects of container and production bed colour on root temperatures. *American Nursenymam.*, 65-67.
- White, J.W., 1965. The concept of "container capacity" and its application to soil-moisture-fertility regimes in the production of container-grown crops. *Dissertation Abstracts* 25(8), Pennsylvania State University.
- White, J.W., 1970. Effects of cycocel, moisture stress and pinching on growth and flowering of F₁ hybrid geraniums (Pelargonium x hortorum Bailey). *J. Amer. Soc. Hort. Scien.*, (95): 546-550.
- White, J.W., Mastalerz, J.W., 1966. Soil moisture as related to "container capacity". *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, (89): 758-765.
- White, J.W., Warrington, I.J., 1984. Growth and development responses of geranium to temperature, light integral, CO₂ and chlormequat. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 109(5): 728-735.
- Widmer, R.E., 1964. Geranium fertilizer study. *Minn. State Flor. Bull.*, Feb. (1): 12-17.

- Wild, A., Wolf, G., 1980. The effect of different light intensities on the frequency and size of stomata, the size of cells, the number, size and chlorophyll content chloroplast in the mesophyll and guard cells during ontogeny of primary leaves of *Sinapsis alba*. *Z. Pflanzenphysiol. Bd.*, (97): 325-342.
- Wilkins, H.F., Widmer, R.E., 1968. Cultural experiments with F1 Geranium cultivars. *Minn. State Flor. Bull.*, 7-15.
- Willis, A.J., Balasubramaniam, S., 1968. Stomatal behavior in relation to rates of photosynthesis and transpiration in Pelargonium. *New Phytologist*, (67): 265-285.
- Wong, S.-C., 1979a. Stomatal behaviour on relation to photosynthesis. Ph. D. Thesis. ANU.
- Wong, S.-C., 1979b. 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.
- Wong, S.-C., Cowan, I.R., Farquhar, G.D., 1978. Leaf conductance in relation to assimilation in Eucalyptus pauciflora Sieb. ex Spreng. *Plant Physiol.*, (62): 670-674.
- Wong, S.-C., Cowan, I.R., Farquhar, G.D., 1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature*, (282): 424-426.
- Wong, S.-C., Cowan, I.R., Farquhar, G.D., 1985a. Leaf conductance in relation to rate of CO₂ assimilation. I. Influence of nitrogen nutrition, phosphorus nutrition, photon flux density, and ambient partial pressure of CO₂ during ontogeny. *Plant Physiol.*, (78): 821-825.
- Wong, S.-C., Cowan, I.R., Farquhar, G.D., 1985b. Leaf conductance in relation to rate of CO₂ assimilation. II. Effects of short-term exposures to different photon flux densities. *Plant Physiol.*, (78): 826-829.
- Wong, S.-C., Cowan, I.R., Farquhar, G.D., 1985c. Leaf conductance in relation to rate of CO₂ assimilation. III. Influences of water stress and photoinhibition. *Plant Physiol.*, (78): 830-834.
- Woolhouse, H.W., 1983. The effects of stress on photosynthesis. *Adv. Agric. Biotechnol.*, 1-28.

- Woolley, J.T., 1965. Water relations of soybean leaf hairs. *Agronomy Journal*, 569-571.
- Woolley, J.T., 1971. Reflectance and transmittance of light by leaves. *Plant Physiol.* (47): 656-662.
- Yoshie, F., Yoshida, S., 1987. Seasonal changes in photosynthetic characteristics of Anemone raddeana a spring-active genophyte in the temperate region of Japan. *Oecologia (Berl.)*, (72): 202-206.
- Zeiger, E., Field, C., 1982. Photocontrol of the functional coupling between photosynthesis and stomatal conductance in the intact leaf. *Plant Physiol.*, (70): 370-375.
- Zeiger, E., 1983. The biology of stomatal guard cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, (34): 441-475.
- Zeiger, E., 1984. Blue light and stomatal function. In: *Blue light effects in biological systems*. H. Senger (Ed.). Springer-Verlag, Berlin, 484-494.
- Zeiger, E., Grivet, C., Assmann, S.M., Deitzer, G.F., Hannegan, M.W., 1985. Stomatal limitation to carbon gain in Paphiopedilum sp. (orchidaceae) and its reversal by blue light. *Plant Physiol.*, (77): 456-460.

ANEXO - I

ABREVIATURAS

ANEXO I - ABRREVIATURAS, SIMBOLOS Y UNIDADES

Ci	concentración de CO ₂ intercelular (vpm)
CI/CO %	CO ₂ intercelular / CO ₂ referencia (%) (ADC)
CI/CO*100C	CO ₂ intercelular / CO ₂ referencia (%) (cámara fotosíntesis de laboratorio)
CI/CO*100P	CO ₂ intercelular / CO ₂ referencia (%) (en laboratorio, Ci calculado a partir de la conductancia del LI-1600)
Co	concentración de CO ₂ atmosférico (vpm)
CO ₂ IN A	CO ₂ intercelular (vpm) (ADC)
CO ₂ INC	CO ₂ intercelular (vpm) (cámara fotosíntesis de laboratorio)
CO ₂ INP	CO ₂ intercelular calculado a partir de la conductancia del LI-1600 (vpm) (cámara fotosíntesis de laboratorio)
CO ₂ REF	CO ₂ en la cámara con la pinza abierta, equivale al aire externo (vpm) (ADC)
DPPV (KPa)	deficit de presión parcial de vapor de agua del aire (estación microclimática)
E EST A	transpiración estimada (mmol m ⁻² s ⁻¹) (ADC)
E/PAR	transpiración total hoja / PAR incidente en la hoja medida envés (umol umol ⁻¹ Q) (LI-1600 en el invernadero)
E TOT	transpiración total hoja (haz+envés) (mmol m ⁻² s ⁻¹) (LI-1600)
EVT	perdida de agua del sistema por hora (g h ⁻¹)
FL	<u>Pelargonium peltatum</u> c.v. "Flamingo"
FOTOSINTESIS	tasa fotosintética neta (umol m ⁻² s ⁻¹) (cámara fotosíntesis de laboratorio y ADC)
GPPV	gradiente de presión parcial de vapor (KPa) (cámara fotosíntesis de laboratorio)
GPPV EST A	gradiente de presión parcial de vapor entre hoja y aire estimado a partir datos externos (KPa) (ADC)

GPPV N	gradiente de presión parcial de vapor entre hoja y aire medida envés (KPa) (LI-1600)
GPPV R	gradiente de presión parcial de vapor entre hoja y aire medida haz (KPa) (LI-1600)
GR ADC	conductancia residual (mmol m ⁻² s ⁻¹) (ADC)
GRESIC	conductancia residual (mmol m ⁻² s ⁻¹) (cámara fotosíntesis laboratorio)
GRESIP	conductancia residual (mmol m ⁻² s ⁻¹) en base a la conductancia del LI-1600 (cámara fotosíntesis laboratorio)
GW N	conductancia al agua medida envés (mmol m ⁻² s ⁻¹) (LI-1600 en el invernadero)
GW R	conductancia al agua medida haz (mmol m ⁻² s ⁻¹) (LI-1600 en el invernadero)
GW TOT	conductancia al agua total hoja (haz+envés) (mmol m ⁻² s ⁻¹) (LI-1600)
GWTOT A	conductancia total al agua (mmol m ⁻² s ⁻¹) (ADC)
GWRATI	cociente de conductancia al agua envés/haz (LI-1600 en el invernadero)
HR A	humedad relativa cámara (%) (ADC)
HR N	humedad relativa cubeta medida envés (%) (LI-1600)
HR R	humedad relativa cubeta medida haz (%) (LI-1600)
HUMEX	humedad relativa del aire (%) (LI-1600)
HUMEX A	humedad relativa del aire (%) (ADC)
HUMEX ECL	humedad relativa exterior invernadero estación microclimática (%) (ECL)
HUMIN ECL	humedad relativa interior invernadero estación microclimática (%) (ECL)
IRRADIANCE	radiación exterior o interior del invernadero estación microclimática (umol q m ⁻² s ⁻¹) (ECL)
LAI	"leaf area index" índice de área foliar

OL	<u>Pelargonium peltatum</u> c.v. "OLd Lady"
OR	<u>Pelargonium zonale</u> c.v. "Orange Ricard"
PAR	densidad de flujo cuántico fotosintético incidente en la hoja ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (cámara fotosíntesis de laboratorio)
PAR H A	densidad de flujo cuántico fotosintético incidente en la hoja ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (ADC)
PAR N	densidad de flujo cuántico fotosintético incidente en la hoja en medida envés ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (LI-1600)
PAR R	densidad de flujo cuantico fotosintético incidente en la hoja en medida haz ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (LI-1600)
POT HID	potencial hídrico hoja (MPa)
QU*1000 A	eficiencia en el uso de la irradiancia ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol quanta}^{-1}$)*1000 (ADC)
QU*1000	eficiencia en el uso de la irradiancia ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol quanta}^{-1}$)*1000 (cámara de fotosíntesis de laboratorio)
QY*1000	eficiencia cuántica "quantum yield" ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol quanta}^{-1}$)*1000 (cámara de fotosíntesis de laboratorio)
RADIN ECL	radiación interior invernadero estación microclimática ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (ECL)
RADEX	densidad de flujo cuántico fotosintético externo ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (LI-1600)
RADEX A	densidad de flujo cuántico fotosintético externo ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (ADC)
RADEX ECL	radiación exterior invernadero estación microclimática ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (ECL)
RD N	resistencia a la difusión medida envés (s cm^{-1}) (LI-1600)
RD R	resistencia a la difusión medida haz (s cm^{-1}) (LI-1600)
SLW	"specific leaf weight" peso específico foliar (g m^{-2})

T AIRE A	temperatura aire cámara (°C) (ADC)
T CUB N	temperatura aire cubeta medida envés (°C) (LI-1600)
T CUB R	temperatura aire cubeta medida haz (°C) (LI-1600)
T HOJA A	temperatura hoja (°C) (ADC)
T HOJA N	temperatura hoja medida envés (°C) (LI-1600)
T HOJA R	temperatura hoja medida haz (°C) (LI-1600)
T SUBCEN	temperatura sustrato en cuerpo raíz central superior (°C) (termistor)
T SUBPRO	temperatura sustrato tocando pared tiesto en zona profunda (°C) (termistor)
TEMIN ECL	temperatura interior invernadero estación microclimática (°C) (termopar) (ECL)
TEMEX ECL	temperatura exterior invernadero estación microclimática (°C) (termopar) (ECL)
TEMPEX A	temperatura aire externo (°C) (ADC)
TEMPEX	temperatura aire externo (°C) (LI-1600)
TEMPH	temperatura hoja (°C) (cámara fotosíntesis de laboratorio)
TH-A A	diferencia de temperatura hoja-aire (°C) (ADC)
TH-A N	diferencia de temperatura hoja-aire medida envés (°C) (LI-1600)
TH-A R	diferencia de temperatura hoja-aire medida haz (°C) (LI-1600)
TRACAM	transpiración (mmol m ⁻² s ⁻¹) (cámara de fotosíntesis de laboratorio)
TRAESC	transpiración estimada en base a las condiciones de humedad y temperatura en la cámara de fotosíntesis de laboratorio y las conductancias medidas con el LI-1600 (mmol m ⁻² s ⁻¹)
TSC-P	diferencia de temperatura sustrato zona central menos profunda (°C) (termistor)

TSUBCEN ECL	temperatura substrato en cuerpo raiz central superior, estación microclimática (°C) (termistor)
TSUBPRO ECL	temperatura substrato tocando pared tiesto en zona profunda, estación microclimática (°C) (termistor)
WCCAM	conductancia estomática al agua (cámara fotosíntesis laboratorio) (mmol m ⁻² s ⁻¹)
WCTOP	conductancia estomática total al agua (LI-1600) en las medidas de laboratorio (mmol m ⁻² s ⁻¹)
WCRATI	relación de conductancias envés/haz (LI-1600 en el laboratorio)
WUE A	eficiencia hídrica (umol CO ₂ mmol ⁻¹ H ₂ O) (ADC)
WUEC	eficiencia hídrica (umol CO ₂ mmol ⁻¹ H ₂ O) (cámara fotosíntesis laboratorio)
WUEP	eficiencia hídrica (umol CO ₂ mmol ⁻¹ H ₂ O) (en base a la transpiración del LI-1600)

ANEXO - II

INDICE DE FIGURAS

ANEXO II - INDICE DE FIGURAS

<u>RESULTADOS</u>	Fig.
- <u>Clima a lo largo del año</u>	3.1.
- <u>Intercambio gaseoso en laboratorio</u> (tratamientos de irradiancia, temperatura y DPPV):	
Primera serie (Agosto)	
<u>Pelargonium zonale</u> cv. "Orange Ricard" . . .	3.3.
<u>Pelargonium grandiflorum</u> cv. "Flamingo". . .	3.9.
<u>Pelargonium peltatum</u> cv. "Old Lady".	3.15.
Segunda serie (Octubre)	
<u>Pelargonium zonale</u> cv. "Orange Ricard" . . .	3.21.
<u>Pelargonium grandiflorum</u> cv. "Flamingo". . .	3.33.
<u>Pelargonium peltatum</u> cv. "Old Lady".	3.45.
Tercera serie (Diciembre)	
<u>Pelargonium zonale</u> cv. "Orange Ricard" . . .	3.57.
<u>Pelargonium grandiflorum</u> cv. "Flamingo". . .	3.69.
<u>Pelargonium peltatum</u> cv. "Old Lady".	3.81.
Cuarta Serie (Marzo)	
<u>Pelargonium zonale</u> cv. "Orange Ricard" . . .	3.93.
<u>Pelargonium grandiflorum</u> cv. "Flamingo". . .	3.105.
<u>Pelargonium peltatum</u> cv. "Old Lady".	3.117.
Evolución estacional y comparación global	3.129.
- <u>Intercambio de gases en invernadero:</u>	
Clima ciclos diarios.	3.137.
Primer ciclo diario (Agosto).	3.145.
Segundo ciclo diario (Noviembre).	3.158.
Tercer ciclo diario (Diciembre)	3.171.
Cuarto ciclo diario (Febrero)	3.184.
Quinto ciclo diario (Mayo).	3.197.
Sexto ciclo diario (Agosto)	
Porometría	3.210.
Fotosíntesis	3.223.
Séptimo ciclo diario (Noviembre)	
Porometría	3.242.
Fotosíntesis	3.255.
Octavo ciclo diario (Febrero)	
Porometría	3.247.
Fotosíntesis	3.287.

DISCUSION

	Fig.
- <u>Aspectos metodológicos</u>	4.1.
- <u>Clima</u>	4.3.
- <u>Intercambio de gases en laboratorio</u>	
Relaciones globales	4.6.
Evolución estacional	
fotosíntesis	4.9.
conductancia estomática.	4.15.
conductancia residual.	4.21.
relación fotosíntesis-conductancia estomática	4.27.
relación fotosíntesis-conductancia residual.	4.33.
relación CO ₂ intercelular-fotosíntesis . . .	4.39.
Ci/Co	4.45.
eficiencia hídrico	4.51.
- <u>Ciclos diarios invernadero</u>	
Comparaciones globales.	4.57.
Contenido hídrico tiesto y consumo diario . . .	4.69.