

# REPARTO DE MATERIA SECA COMO FACTOR DETERMINANTE DE LA PRODUCCIÓN DE LAS HORTALIZAS DE FRUTO CULTIVADAS EN INVERNADERO

## DRY-MATTER PARTITIONING AS A DETERMINANT OF GREENHOUSE FRUIT VEGETABLE CROPS PRODUCTION

PEIL, Roberta M.<sup>1</sup>; GALVEZ, José L.<sup>2</sup>

- REVISION BIBLIOGRAFICA -

### RESUMEN

*El rendimiento de un cultivo viene dado por la capacidad de acumular biomasa en los órganos que se destinan a la cosecha. Las hortalizas de fruto, cultivadas en invernadero, se caracterizan, en su mayoría, por un crecimiento indeterminado, siendo los frutos los principales órganos sumideros y compitiendo entre ellos y con los órganos vegetativos por los asimilados disponibles. El balance apropiado entre fotoasimilados para las distintas partes de una planta tiene una gran importancia para optimizar la producción, y se puede obtener a través de una adecuada relación fuente/sumidero. Este trabajo expone el estado actual de los conocimientos relacionados con el reparto de la materia seca de hortalizas de fruto comúnmente cultivadas bajo invernadero, con especial énfasis en el efecto que la relación fuente/sumidero tiene sobre éste. Se pone de manifiesto cómo se da la regulación de la distribución de materia seca entre los distintos órganos de la planta, haciendo hincapié en los factores que la afectan y en las medidas para su control. En este sentido, en los invernaderos no climatizados, la manipulación de la densidad de plantación, bien como del número de frutos creciendo en la planta según la época del año son consideradas medidas útiles para controlar la relación fuente/sumidero y el balance de asimilados entre los órganos vegetativos y los frutos, a escala de un cultivo comercial.*

*Palabras-clave: relación fuente/sumidero, distribución de materia seca, prácticas culturales, biomasa, control climático.*

### INTRODUCCIÓN

El rendimiento de un cultivo viene dado por la capacidad de acumular biomasa (materia fresca y seca) en los órganos que se destinan a la cosecha y un incremento proporcional de la biomasa destinada a estos órganos garantiza un incremento del rendimiento. Así, la distribución de materia seca entre los diferentes órganos de la planta tiene un papel fundamental en la producción de un cultivo.

Los asimilados, producidos por la fotosíntesis en los órganos "fuente" (principalmente las hojas), pueden ser almacenados o distribuidos vía floema entre los diferentes órganos "sumideros" de una planta. Para lograr un rápido crecimiento inicial de las plantas jóvenes, es importante un incremento substancial de la superficie foliar en esta fase, debido a que gran parte de la radiación solar incidente no es interceptada. Por lo tanto, en esta fase, una gran parte de los asimilados deben ser destinados a la formación de las hojas.

En plantas de crecimiento determinado, tras un período inicial, tiene lugar la iniciación de los órganos destinados a la cosecha y subsecuentemente la distribución de asimilados a estos órganos aumenta hasta que todos ellos sean recolectados en una sola pasada (ejemplos: zanahoria, remolacha, rábano). En estos cultivos, excepto durante el período de crecimiento inicial, las prácticas culturales, la selección de cultivares y el control climático deben tener como finalidad que la máxima proporción de asimilados sea destinada a los órganos que se cosechan. Las hortalizas de fruto, cultivadas en invernadero, tales como pepino, tomate, pimiento y berenjena, se caracterizan, en su mayoría, por un crecimiento indeterminado. Estas presentan solamente crecimiento vegetativo en una primera fase muy corta de desarrollo inicial. A continuación, los frutos inician su desarrollo, pasando a ser recolectados continuamente durante un largo período, en el cual los restantes órganos de la planta continúan su crecimiento. Los frutos son los principales órganos sumideros y compiten entre ellos y con los órganos vegetativos por los asimilados disponibles.

El agricultor tiene interés en que una máxima proporción de asimilados sea destinada a los frutos. No obstante, existen límites a la fracción de asimilados que puede ser desviada a estos, ya que las plantas necesitan destinar una cantidad suficiente para los demás órganos, con el fin de mantener la capacidad de producción. El balance apropiado entre el aporte y la demanda de asimilados de una planta tiene una gran importancia para optimizar la producción y la calidad, y se puede obtener a través de una adecuada relación fuente/sumidero. Sin embargo, frecuentemente, este balance no es el óptimo en los cultivos protegidos de crecimiento indeterminado, pudiendo darse las siguientes situaciones: períodos en que una muy pequeña fracción de asimilados es destinada a los frutos; períodos con una producción de muy baja calidad (frutos muy pequeños o deformes); o períodos durante los cuales hay una baja capacidad de producción. La gran variación en la distribución de materia seca, que suele producirse durante un ciclo de cultivo, conlleva reducción en la producción, variabilidad en la calidad de los frutos y fluctuación en la demanda de mano de obra. Además, una desfavorable relación fuente/sumidero, frecuentemente, ocasiona abortos o alteraciones en el desarrollo de primordios florales, flores o frutos. Esta desfavorable relación fuente/sumidero puede ser debido a una gran demanda de asimilados de los frutos (por el

<sup>1</sup> Ingeniero Agrónomo, Dra, Profesora Adjunto, Depto. de Fitotecnia/ FAEM/ Universidade Federal de Pelotas, Cx. P. 354, CEP 96.010-900, Pelotas, RS. [mpheil@ufpel.tche.br](mailto:mpheil@ufpel.tche.br). Becaria de Doctorado del CNPq. El trabajo es parte integrante de la tesis de la autora.

<sup>2</sup> Ingeniero Agrónomo, Dr, Profesor Titular, Depto. de Economía Sociología y Política Agrarias/ Universidad de Almería, La Cañada de San Urbano, 04120, Almería, España. [jlgalvez@ual.es](mailto:jlgalvez@ual.es)

(Recebido para Publicação em 12/11/2002, Aprovado em 10/01/2005)

exceso de frutos en crecimiento) y/o a condiciones limitantes de radiación (por la reducción de la fotosíntesis y, consecuentemente, de la producción de asimilados) (CHALLA et al., 1995).

Este trabajo expone el estado actual de los conocimientos relacionados con el reparto de la materia seca de hortalizas de fruto, con especial énfasis en los cultivos comúnmente desarrollados bajo invernadero. Se pone de manifiesto cómo se da la regulación de la distribución de materia seca entre los distintos órganos de la planta, haciendo hincapié en el efecto que la relación fuente/sumidero tiene sobre ésta, bien como en las medidas para su control.

## REGULACIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN DE MATERIA SECA

La distribución de materia seca entre los diferentes órganos de una planta es el resultado final de un conjunto ordenado de procesos metabólicos y de transporte que gobiernan el flujo de asimilados a través de un sistema fuente-sumidero. Las actividades involucradas en este proceso no son estáticas y pueden cambiar diariamente y a lo largo del período de desarrollo de la planta (PATRICK, 1988). Los asimilados, producidos por la fotosíntesis en los órganos fuente (principalmente las hojas), pueden ser almacenados o translocados, vía floema, a los diferentes órganos sumideros. En cucurbitáceas, la estaquiosa es el principal azúcar translocado (WEBB & GORHAM, 1964; MILTHORPE & MOORBY, 1969), a diferencia de gran parte de las especies cultivadas, donde la sacarosa asume este papel (DAIE, 1985). En dichas especies, la estaquiosa translocada a los frutos es metabolizada a sacarosa en el pedúnculo, la cual parece que entra en el fruto para ser posteriormente metabolizada a glucosa y fructosa (GROSS & PHARR, 1982). Asimismo, aminoácidos y ácidos orgánicos pueden ejercer un papel importante en la translocación del carbono en el floema del fruto (RICHARDSON et al., 1982; 1984). La velocidad de translocación de los asimilados en el floema es determinada frecuentemente por gradientes de concentración de solutos o de urgencia potencial entre la fuente y los sumideros ubicados al final del floema (HO, 1979; WOLSWINKEL, 1985; LANG & THORPE, 1986; PATRICK, 1988). La utilización y compartimentación de los asimilados en el sumidero son importantes para la manutención de estos gradientes.

A pesar de que el sistema de translocación pueda afectar la distribución de materia seca, estos efectos disminuyen al incrementarse la demanda de los sumideros (WARDLAW, 1990), de tal manera que el sistema de translocación parece tener poca importancia en la regulación de la distribución de los asimilados (WEBB & GORHAM, 1964). Diversos autores indican que la distribución de materia seca entre los órganos sumideros es primariamente regulada por la potencia de sumidero de estos órganos (GIFFORD & EVANS, 1981; HO, 1988; VERKLEIJ & CHALLA, 1988). WOLSWINKEL (1985) define el término potencia de sumidero como la habilidad competitiva de un órgano sumidero para importar asimilados. El autor sugiere la capacidad potencial de un sumidero para acumular asimilados como una medida de la potencia de sumidero. Esta capacidad potencial refleja la habilidad intrínseca del propio sumidero para atraer o recibir asimilados, siendo un determinante crítico del crecimiento del órgano (HO, 1988). Más precisamente, la potencia de sumidero puede ser definida como la capacidad potencial para atraer asimilados al floema de la zona próxima al sumidero y,

desde ahí, transportarlos hasta las células del órgano sumidero (WOLSWINKEL, 1985). Una estimación apropiada es considerar la ganancia neta de carbono por el órgano sumidero y la pérdida de carbono debido a la respiración del mismo (HO, 1988). La capacidad potencial para acumular asimilados o la demanda potencial de asimilados de un sumidero pueden ser cuantificadas mediante la tasa potencial de crecimiento del sumidero; es decir, mediante la tasa de crecimiento, cuando el suministro de asimilados no es limitante (HO, 1988). Bajo esta perspectiva, la distribución de materia seca a un órgano viene determinada por su potencia de sumidero relativa a la potencia total de sumidero del conjunto de órganos de la planta.

La distribución de materia seca puede cambiar durante el desarrollo de un cultivo, debido a cambios en la potencia de sumidero de un órgano individual y a alteraciones del número de sumideros creciendo en la planta (MARCELIS, 1994a). Asimismo, el crecimiento potencial de un órgano sumidero podría ser determinado durante el período de división celular, en la fase inicial de desarrollo de este órgano (PATRICK, 1988).

Existe la posibilidad de que un control hormonal esté involucrado en la regulación de la distribución de materia seca. Por ejemplo, las hormonas podrían afectar la potencia de sumidero de un órgano (KUIPER, 1993). Sin embargo, el papel de las hormonas en la expansión de los frutos no es claro (HO, 1984) y el conocimiento actual, todavía, es insuficiente para generalizar y cuantificar el control hormonal de la distribución de la materia seca (GIFFORD & EVANS, 1981; DAIE, 1985).

Los factores climáticos pueden influir en la distribución a corto plazo de asimilados, como consecuencia de la respuesta de la potencia de sumidero de los órganos individuales a los cambios de las condiciones externas, y, también, a largo plazo, a través del efecto que ejercen sobre el número de órganos sumideros que crecen en la planta (MARCELIS, 1993a,b).

## DISTRIBUCIÓN DE MATERIA SECA ENTRE LOS ÓRGANOS DE LA PLANTA

### Raíces

Las raíces forman, frecuentemente, una pequeña fracción de la materia seca total de los cultivos desarrollados bajo invernadero (MARCELIS & DE KONING, 1995). En el caso del pepino, esta fracción varía entre un 8 % y un 15 %, en el corto estadio inicial de crecimiento vegetativo; y entre un 3 % y 7 % durante el estadio generativo (CHALLA, 1976; MARCELIS 1994b). En el caso del tomate, la fracción de materia seca destinada a las raíces varía entre un 17 % y un 20 % en el estadio inicial; y entre un 1% y un 10 % en el estadio generativo (EHRET & HO, 1986). DE WILLIGEN & VAN NOORDWIJK (1987) ponen de manifiesto que en las condiciones de cultivo en substratos artificiales en invernadero, con un aporte de agua y nutrientes próximos al óptimo, se puede lograr un crecimiento máximo de las plantas con un sistema radical reducido.

En el caso de las hortalizas de fruto, el crecimiento radical se reduce de manera significativa, dándose incluso la muerte de parte de las raíces al iniciarse el período de crecimiento generativo (HURD et al., 1979; VAN DER VLUGT, 1987).

La distribución de materia seca entre las raíces y la parte aérea de las plantas puede ser descrita por un equilibrio

funcional entre la actividad del sistema radical (absorción de agua y nutrientes) y la actividad de la parte aérea (fotosíntesis); es decir, la relación entre la masa de raíces y la masa de la parte aérea es proporcional a la relación entre la actividad específica de la parte aérea y la de las raíces. Los factores que incrementan la actividad específica del sistema radical, tales como el aporte adecuado de agua o de macronutrientes (especialmente nitrógeno), el aumento del potencial hídrico y una temperatura óptima para el funcionamiento de las raíces reducen la distribución proporcional de materia seca hacia las raíces (MARCELIS, 1993c; WILSON, 1988; CHUNG et al., 2002; DÍAZ-PÉREZ et al., 2004; LIU & STÜTZEL, 2004). Como contrapartida, los factores que estimulan la actividad específica de la parte aérea, tales como el incremento de la concentración de CO<sub>2</sub>, de la intensidad de luz o de la longitud del fotoperíodo, aumentan la distribución de materia seca a las raíces (MARCELIS & DE KONING, 1995).

### Tallos y hojas

Inicialmente, la hoja recién desplegada se comporta más como sumidero, importando asimilados procedentes de otras hojas, hasta que alcanza el 30 % de su tamaño final, cuando la importación cesa gradualmente y la hoja pasa de importar a exportar carbono (HO et al., 1984). Cuando la hoja ha alcanzado su máxima expansión foliar y presenta a la vez la máxima actividad fotosintética, es esencialmente un órgano fuente de asimilados, y el balance de carbono la convierte, sobre todo, en exportador. Por último, durante la fase de senescencia se produce una exportación masiva de carbono de la hoja, que va acompañada por un descenso gradual de la actividad fotosintética (DALE & MILTHORPE, 1983).

La relación entre el peso de tallos y de hojas, en el caso de los cultivos hortícolas, tiene especial importancia en la fase de plantas jóvenes. En dichas plantas, la relación tallo/hoja, generalmente, aumenta (algunas veces, tras un descenso inicial) con el incremento de la edad y tamaño de la planta (HARSSEMA, 1977; HORIE et al., 1979; NILWIK, 1981). En cambio, en plantas adultas, la distribución de materia seca entre tallos y hojas parece ser constante e independiente de la edad y tamaño de la planta (SCHAPENDONK & BROUWER, 1984).

Normalmente, la temperatura no afecta de manera importante la distribución de materia seca entre tallos y hojas (HARSSEMA, 1977; MARCELIS, 1994b); sin embargo, algunos autores han observado un incremento de la relación tallo/hoja debido a un aumento de la temperatura (NILWIK, 1981; KLEINENDORST & VEEN, 1983).

SMITH (1981) afirma que muchas especies de plantas cultivadas, con el fin de evitar el sombreado, tienden a aumentar la relación tallo/hoja en condiciones de baja intensidad de radiación solar o de alta densidad de plantación. El incremento de la relación tallo/hoja, en respuesta a la disminución de la intensidad de luz, ha sido documentado para los cultivos de tomate, pimiento y pepino (HARSSEMA, 1977; NILWIK, 1981; MARCELIS, 1994b).

### Frutos

El cultivo de la mayoría de las hortalizas de fruto se caracteriza por un crecimiento indeterminado. Los frutos son los principales órganos sumideros de asimilados (MARCELIS, 1994a; MARCELIS & DE KONING, 1995; LORENZO, 1996), y compiten fuertemente entre ellos y con los órganos vegetativos por los asimilados disponibles (MARCELIS, 1992). Al final del ciclo de cultivo, el peso acumulado de todos los

frutos representa entre el 50 % y el 60 % del peso seco total acumulado por la planta, en el caso del pepino (RAMÍREZ et al., 1988; WIDDERS & PRICE, 1989; MARCELIS, 1992; LORENZO, 1996); y entre el 52 % y el 72%, en el caso del tomate (EHRET & HO, 1986; DE KONING, 1993; HEUVELINK, 1995, 1997; PAPADOPOULOS & PARARAJASINGHAM, 1997).

El peso acumulado de todos los frutos parece mantener una relación lineal con el peso total de la planta (CHALLA & HEUVELINK, 1993). Sin embargo, la distribución momentánea del incremento de la materia seca entre los frutos y las partes vegetativas puede cambiar de manera cíclica (DE KONING, 1989; MARCELIS, 1992). La planta, bajo condiciones constantes de clima, presenta períodos de alta intensidad de crecimiento generativo y reducido crecimiento vegetativo y viceversa (MARCELIS, 1992).

Las condiciones reinantes durante la iniciación del fruto, como la intensidad de luz y la posición del fruto en la planta, afectan su potencia de sumidero. Los primeros frutos ejercen efecto dominante sobre los que aparecen posteriormente. Aquellos tienden a monopolizar los asimilados disponibles, de forma que las flores y los frutos recién formados a menudo dejan de crecer y abortan, o bien presentan un desarrollo anormal. El mecanismo que regula dicho efecto todavía no está aclarado, pero parece estar relacionado con el aporte limitado de asimilados, combinado con un factor hormonal (STIGTER, 1969).

En el caso de hortalizas cuya inflorescencia presentase en la forma de racimo, la potencia de sumidero del fruto y, consecuentemente, su tamaño, es influenciada por la posición del fruto dentro de la inflorescencia y por la posición de la inflorescencia en el tallo. Los frutos distales tienen una menor potencia de sumidero que los frutos proximales dentro de un mismo ramillete. Los frutos distales también son sometidos a una competición entre inflorescencias, pues el florecimiento de las últimas dos flores de una inflorescencia coincide con el florecimiento de las dos primeras flores proximales de la siguiente. Por lo tanto, las flores distales pasan por una doble competición, dentro y entre inflorescencias (BERTIN, 1995). Además, el crecimiento de los frutos a partir del 5<sup>o</sup> ramillete puede disminuirse, pues la competencia por asimilados es muy alta en esta fase. Sin embargo, los ramilletes subsecuentes, a partir del séptimo, vuelven a crecer normalmente, cuando los primeros alcanzan la maduración y disminuye la competencia por asimilados, lo que caracteriza un crecimiento diferenciado entre frutos de distintas inflorescencias de una misma planta (BERTIN & GARY, 1992).

Se puede controlar la distribución de materia seca hacia los frutos a través de la manipulación de la potencia de sumidero de los órganos individuales o de la manipulación del número de frutos. Una vez que la potencia total de sumidero del conjunto de frutos aumenta con el número de frutos que crecen en la planta se establece, generalmente, una correlación positiva entre la distribución de materia seca hacia los frutos y la carga de frutos (NIELSEN & VEIERSKOV, 1988; MARCELIS, 1992, 1993a). A su vez, el número de frutos que crecen en una planta mantiene una fuerte dependencia de las intensidades de formación, aborto, crecimiento, desarrollo y recolección.

La intensidad de aparición de frutos nuevos aumenta con el incremento de la temperatura y con la intensidad de luz, así como con la reducción de la competencia por asimilados de otros órganos sumideros (recolección de frutos más viejos) (MARCELIS, 1994c).

Factores como la intensidad de radiación solar o la concentración de CO<sub>2</sub> afectan la disponibilidad de asimilados, pero no ejercen un efecto sobre la potencia de sumidero de los órganos individuales (MARCELIS & DE KONING, 1995).

Puesto que la distribución de biomasa está principalmente regulada por los propios sumideros y que la fuerza de la fuente (fotosíntesis) es sólo de menor importancia, la radiación solar tiene una influencia limitada sobre la distribución de materia seca hacia los frutos de pepino (MARCELIS, 1993b). Un incremento de la intensidad de radiación solar durante un período largo de tiempo, que permita incrementar el número de frutos que crecen en la planta, aumenta la tasa de crecimiento de los frutos, debido a un incremento de la distribución de materia seca hacia estos órganos, por el efecto de incremento de la carga de frutos (incremento de la potencia de sumidero). Esto origina una disminución del período de crecimiento del fruto (desde la antesis hasta la recolección). En definitiva, el aumento de la radiación interceptada por el cultivo proporciona un incremento de la producción de frutos como resultado del mayor suministro de asimilados y de la disminución del período de crecimiento del fruto (MARCELIS, 1993b). WIDDERS & PRICE (1989) e PEIL & GÁLVEZ (2002a), coincidiendo con estas afirmaciones, han observado una reducción de la distribución de materia seca a los frutos en plantas de pepino cultivadas en alta densidad, atribuible a una reducción de la radiación interceptada por planta.

La tasa de crecimiento de la planta y de los frutos individuales se incrementa cuando aumenta la temperatura (hasta un umbral), dando lugar a una disminución del período de crecimiento del fruto y a una recolección más temprana (MARCELIS, 1993a). El incremento de la temperatura promueve la actividad metabólica del fruto, incrementando el flujo de carbono y agua hacia este (PEARCE et al., 1993), de tal manera que la potencia de sumidero de cada fruto aumenta con la elevación de la temperatura, incrementando la distribución de biomasa hacia el fruto. No obstante, plantas de pepino, cultivadas durante un largo período en condiciones de alta temperatura, presentan una disminución de su carga de frutos y la distribución de materia seca hacia esta fracción, a largo plazo, no se ve afectada de forma importante (MARCELIS, 1993a).

Una proporción elevada de los frutos que aparecen en la planta es abortada en el pepino (entre un 60-70 %; MARCELIS, 1992; PEIL, 2000), en la berenjena en el pimiento (del 85% al 90%; BAKKER, 1991); lo que indica que en tales cultivos la velocidad de aparición de flores o frutos no es un factor que limite el número de frutos creciendo en la planta. Frecuentemente, el índice de abortos aumenta, con la disminución de la humedad del aire (BAKKER, 1991) o con el incremento de la temperatura (PICKEN, 1984; SATO et al., 2004). El aborto de los frutos se da en un período comprendido entre los 10 días primeros después de la antesis (MARCELIS, 1992). El hecho de que un fruto sea o no abortado parece estar determinado, sobre todo, por la disponibilidad de asimilados, durante un corto período de tiempo, anterior y posterior a la antesis (SCHAPENDONK & BROUWER, 1984; MARCELIS, 1992). Con el incremento de la temperatura disminuye la disponibilidad de asimilados debido a un incremento de la demanda total de asimilados, hecho que puede explicar el efecto de la temperatura sobre el aborto de frutos. SCHAPENDONK & BROUWER (1984) ponen de manifiesto que el aborto de frutos no se debe, solamente, a una reducción de asimilados disponibles, pero también a un efecto dominante entre los frutos que compiten por asimilados.

Además, el aborto de frutos presenta una correlación negativa con el número de semillas (PICKEN, 1984); los efectos de la humedad del aire sobre el aborto de frutos pueden ser adscritos a tal correlación.

El número de frutos jóvenes que crecen en la planta depende considerablemente de la relación fuente/sumidero, que se puede definir como la relación entre la tasa de fotosíntesis y la suma de las potencias de sumidero de todos los órganos de la planta (MARCELIS & DE KONING, 1995). El aumento de la carga de frutos o la disminución de la intensidad de radiación solar o de la concentración de CO<sub>2</sub> reducen la relación fuente/sumidero. MARCELIS & DE KONING (1995) exponen el proceso cíclico implicado en la distribución de materia seca hacia los frutos, de la siguiente forma: cuando la relación fuente/sumidero es alta, una cantidad suficiente de asimilados está disponible para que muchos frutos jóvenes empiecen su crecimiento. Como consecuencia, la distribución de materia seca hacia los frutos se incrementa. Subsecuentemente, la relación fuente/sumidero disminuye, llevando a un aumento del índice de aborto de los frutos jóvenes. Habiéndose recolectado algunos de los frutos, la carga de frutos y la distribución de materia seca hacia estos disminuyen y la relación fuente/sumidero vuelve a incrementarse. A partir de ahí, el proceso cíclico de carga de frutos y de distribución de materia seca puede volver a empezar.

Una muy baja relación fuente/sumidero produce un crecimiento vegetativo inferior al óptimo, frutos pequeños y aborto de los frutos jóvenes. Una muy alta relación fuente/sumidero, consecuencia de una escasa carga de frutos, tiene un efecto directo de disminución de la producción, debido al reducido número de frutos dejados en la planta. En algunos cultivos, como el tomate, se describe un aumento en el contenido de carbohidratos, cuando la demanda de sumidero disminuye y a menudo, se sugiere una inhibición de la fotosíntesis por resultado final (NEDERHOFF et al., 1992). Sin embargo, este no es el caso del pepino, en el cual no se observa una reducción de la fotosíntesis como respuesta del incremento de la relación fuente/sumidero (MARCELIS, 1991). Aparentemente las plantas de pepino se adaptan a una baja demanda de sumidero disminuyendo la superficie foliar específica (PEIL & GÁLVEZ, 2002b).

#### MEDIDAS PARA EL CONTROL DE LA DISTRIBUCIÓN DE MATERIA SECA DE UN CULTIVO BAJO INVERNADERO

Una práctica habitual en el cultivo de cucurbitáceas consiste en retirar las primeras flores femeninas o hermafroditas (normalmente, entre 5 y 10 flores, según las condiciones de cultivo) con el fin de retrasar la formación de los primeros frutos y favorecer la formación de la superficie fotosintética necesaria para sostener el crecimiento de los futuros frutos dejados en la planta (RAMÍREZ et al.; 1988; WIDDERS & PRICE, 1989; MARCELIS, 1994a; LORENZO, 1996; PEIL, 2000).

Idealmente, el crecimiento vegetativo debería ser justamente el suficiente para promocionar la renovación de las partes vegetativas, con el fin de mantener un potencial de crecimiento adecuado en el futuro, mientras que el resto de asimilados deberían destinarse a los frutos, que forman la fracción comercializada de la planta. La integral diaria de radiación y, por lo tanto, la fotosíntesis potencial, varía significativamente a lo largo del año, produciéndose diferencias notables entre las intensidades de crecimiento de

un cultivo desarrollado en invierno y en verano. Obviamente, la relación fuente/sumidero y, por ende, la carga de frutos, deberían adecuarse a dichas diferencias, es decir, cargas de frutos elevadas en períodos de mayor radiación solar (DE KONING, 1993).

MARCELIS & DE KONING (1995) proponen tres medidas, con el fin de controlar la relación fuente/sumidero, en un cultivo comercial. En primer lugar, la carga potencial de frutos por unidad de superficie cultivada puede adecuarse a la variación estacional de la fotosíntesis potencial, mediante la variación de la densidad de plantación o del número de tallos dejados por planta. Para la mayoría de los cultivos, se debe adoptar una baja densidad en invierno y una alta densidad en verano. Asimismo, se deja un mayor número de tallos laterales en el verano que en primavera, con el fin de incrementar la carga de frutos por unidad de superficie cultivada. La segunda medida de control de la relación fuente/sumidero es el pinzamiento de frutos. El pinzamiento de flores o de frutos jóvenes se realiza en el caso de que haya una previsión de reducción importante de la relación fuente/sumidero. Tanto la densidad de plantación como el pinzamiento de frutos son medidas efectivas para ajustar la carga de frutos por m<sup>2</sup> a la disponibilidad de radiación solar. Sin embargo, existen situaciones en que la integral de radiación diaria o semanal difiere notablemente de aquella considerada "normal" para la condición en que se desarrolla el cultivo. Por lo tanto, para un control a corto plazo (tercera medida de control de la relación fuente/sumidero) se precisa una medida de respuesta directa. El control de la temperatura parece ser la medida más adecuada, ya que la potencia de sumidero de los frutos individuales es inmediatamente afectada por esta variable, que puede ser alterada, rápidamente, en los invernaderos que disponen de calefacción. A pesar de que el enriquecimiento carbónico aumente la relación fuente/sumidero, en la práctica comercial, la determinación de la concentración adecuada de CO<sub>2</sub> se basa solamente en el efecto que ejerce esta concentración sobre la fuente y no considera el efecto sobre la relación fuente/sumidero.

En resumen, entre los factores ambientales, la temperatura sobre todo viene siendo empleada para controlar la distribución de biomasa en cultivos bajo invernaderos climatizados del norte de Europa. Esto se debe al efecto directo que la temperatura tiene sobre la potencia de sumidero de los frutos individuales. La temperatura también afecta la distribución de biomasa porque las altas temperaturas estimulan el desarrollo e incrementan la aparición de flores y frutos, así como el índice de abortos, debido al incremento de la demanda total de asimilados. No se han observado efectos claros de la humedad relativa sobre la distribución de asimilados. La luz y la concentración de CO<sub>2</sub>, primariamente, afectan la disponibilidad total de asimilados y no tienen un efecto inmediato sobre la distribución de biomasa.

#### CONSIDERACIONES FINALES

Puesto que el rendimiento de un cultivo viene dado por la capacidad de acumular materia seca en los órganos que se destinan a la cosecha, un incremento proporcional de la biomasa destinada a estos órganos garantiza un incremento del rendimiento. Incrementos de los rendimientos de los cultivos, a través de la mejora genética se han producido principalmente por un mejor patrón de distribución de la materia seca, y no por un incremento de la producción total de esta (GIFFORD et al., 1984).

La distribución de materia seca hacia los frutos es consecuencia de la relación fuente/sumidero, la cual puede controlarse mediante la variación de la fotosíntesis potencial, a través de la variación de la radiación solar interceptada por las plantas, y mediante el control de la carga potencial de frutos por unidad de superficie. En este sentido, en los invernaderos no climatizados, la manipulación de la densidad de plantación, bien como del número de frutos creciendo en la planta según la época del año son medidas útiles para controlar la relación fuente/sumidero y el balance de asimilados entre los órganos vegetativos y los frutos, a escala de un cultivo comercial.

#### ABSTRACT

*The yield of a crop is largely determined by the accumulation of biomass of the harvestable organs. Greenhouse crops of fruit vegetables are characterized by indeterminate growth. Fruits are the main sink organs and compete with each other and with the vegetative plant parts for the assimilates available. The proper balance between assimilates for different plant parts is clearly of great importance for optimal crop production and it can be achieved through a proper sink/source ratio. In this paper, the state of art of dry matter partitioning of greenhouse crops of fruit vegetable is presented focusing on sink/source ratio effects. Special attention is paid to the regulation of dry matter distribution among different plant organs, its determinants and the tools to control it. This way, in commercial practice of non climate-controlled greenhouse, the sink/source ratio and the balance of assimilates between vegetative plant parts and fruits can be controlled by varying the plant density or number of fruits retained per plant accordingly the crop season.*

*Key words: sink/source ratio, dry matter distribution, cultural practices, biomass, climate control*

#### REFERENCIAS

- BAKKER, J.C. **Analisis of humidity effects on growth and production of glasshouse fruit vegetables**. Wageningen, 1991. 155p. Tese (doutorado em Horticultura). Wageningen Agricultural University.
- BERTIN, N. Competition for assimilates and fruit position affect fruit set in indeterminate greenhouse tomato. **Annals of Botany**, v.75, p.55-65, 1995.
- BERTIN, N.; GARY, C. Tomato fruit set and competition for assimilates, during the early production period. **Acta Horticulturae**, v.303, p.121-126, 1992.
- CHALLA, H. An analysis of the diurnal course of growth, carbon dioxide exchange and carbohydrate reserve content of cucumber. **Agricultural Research Reports**, v.891, p.1-88, 1976.
- CHALLA, H.; HEUVELINK, E. Economic evaluation of crop photosynthesis. **Acta Horticulturae**, v.328, p.219-228, 1993.
- CHALLA, H.; HEUVELINK, E.; VAN MEETEREN, U. Crop growth and development. Long-term responses. Crop growth. In: Bakker, J.C.; Bot, G.P.A.; Challa, H.; Van de Braak, N.J. **Greenhouse climate control: an integrated approach**. Wageningen: Wageningen Pers, 1995. p.62-84.
- CHUNG, S.J.; CHUN, Y.T.; KIM, K.Y.; KIM, T.H. Root zone temperature effect in hydroponically grown cucumber plants: growth and carbohydrate metabolism. **Acta Horticulturae**, v.588, p.47-52, 2002.
- DAIE, J. Carbohydrate partitioning and metabolism in crops. **Horticultural Review**, v.7, p.69-108, 1985.

- DALE, J.E.; MILTHORPE, F.L. General features of the production and growth of leaves. In: Dale, J.E.; Milthorpe, F.L. **The growth and functioning of leaves**. Cambridge: Cambridge University Press, 1983. p.151-178.
- DE KONING, A.N.M. The effect of temperature on fruit growth and fruit load of tomato. **Acta Horticulturae**, v.248, p.329-336, 1989.
- DE KONING, A.N.M. Growth of a tomato crop. Measurements for model validation. **Acta Horticulturae**, v.328, p.141-146, 1993.
- DE WILLINGEN, P.; VAN NOORDWIJK, M. **Roots, plant production and nutrient use**. Wageningen, 1987. 282p. Dissertação (mestrado em Horticultura). Wageningen Agricultural University.
- DÍAZ-PEREZ, J.C.; GRANBERRY, D.; BERTRAD, D.; GIDDINGS, D. Tomato plant growth during establishment as affected by root zone temperature under colored mulches. **Acta Horticulturae**, v.631, p.121-126, 2004.
- EHRET, D. J.; HO, L.C. The effects of salinity on dry matter partitioning and fruit growth in tomatoes grown in nutriente film culture. **Journal of Horticultural Science**, v.61, p.361-367, 1986.
- GIFFORD, R.M.; EVANS, L.T. Photosynthesis, carbon partitioning and field. **Annual Review of Plant Physiology**, v.32, p.485-509, 1981.
- GIFFORD, R.M.; THORNE, J.H.; HITZ, W.D. et al. Crop productivity and photoassimilate partitioning. **Science**, v.225, p.801-807, 1984.
- GROSS, K.C.; PHARR, D.M. A potential pathway for galactose metabolism in *Cucumis sativus* L., a stachyose transporting species. **Plant Physiology**, v.69, p.117-121, 1982.
- HARSSEMA, H. **Root temperature and growth of young tomato plants**. Wageningen, 1977. 86p. Tese (doutorado em Horticultura). Wageningen Agricultural University.
- HEUVELINK, E. Effect of plant density on biomass allocation to the fruits in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). **Scientia Horticulturae**, v.64, p.193-201, 1995.
- HEUVELINK, E. Effect of fruit load on dry matter partitioning in tomato. **Scientia Horticulturae**, v.69, p.51-59, 1997.
- HO, L.C. Regulation of assimilate translocation between leaves and fruits in the tomato. **Annual of Botany**, v.43, p.437-448, 1979.
- HO, L.C. Partitioning of assimilates in fruiting tomato plants. **Plant Growth Regulation**, v.2, p.277-285, 1984.
- HO, L.C. Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. **Annual Review of Plant Physiology**, v.39, p.355-378, 1988.
- HO, L.C.; HURD, R.G.; LUDWIG, L.J. et al. Changes in photosynthesis, carbon budget and mineral content during the growth of the first leaf of cucumber. **Annual of Botany**, v.54, p.87-101, 1984.
- HORIE, T.; DE WILT, C.T.; GOUDRIAAN, J. et al. A formal template for the development of cucumber in its vegetative stage. **Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie voor Wetenschappen**, Serie C., v.82, p. 433-480, 1979.
- HURD, R.G.; GAY, A.P.; MOUNTFIELD, L. The effect of partial flower removal on the relation between root, shoot and fruit growth in the indeterminate tomato. **Annual of Applied Biology**, v.93, p.77-89, 1979.
- KLEINENDORST, A.; VEEN, B.W. Responses of young cucumber plants to root and shoot temperatures. **Netherlands Journal of Agricultural Science**, v.31, p.47-61, 1983.
- KUIPER, D. Sink strength: established and regulated by plant growth regulators. **Plant Cell and Environment**, v.16, p.1025-1026, 1993.
- LANG, A.; THORPE, M.R. Water potential, translocation and assimilate partitioning. **Journal of Experimental Botany**, v.37, p.495-503, 1986.
- LIU, F.; STÜTZEL, H. Biomasa partitioning, specific leaf area and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus spp.*) in response to drought stress. **Scientia Horticulturae**, 2004. No prelo
- LORENZO, P. **Intercepción de luz, bioproduktividad e intercambio gaseoso durante la ontogenia de un cultivo invernadero de *Cucumis sativus* L. en Almería**. Sevilla : Junta de Andalucía, Consejería de Agricultura y Pesca, 1996. 255 p.
- MARCELIS, L.F.M. Effects of sink demand on photosynthesis in cucumber. **Journal of Experimental Botany**, v.42, p.1387-1392, 1991.
- MARCELIS, L.F.M. The dynamic of growth and dry matter distribution in cucumber. **Annual of Botany**, v.69, p.487-492, 1992.
- MARCELIS, L.F.M. Effect of assimilate supply on the growth of individual cucumber fruits. **Physiology Plantarum**, v.87, p.313-320, 1993a.
- MARCELIS, L.F.M. Fruit growth and biomass allocation to the fruits in cucumber. 1. Effect of fruit load and temperature. **Scientia Horticulturae**, v.54, p.107-121, 1993b.
- MARCELIS, L.F.M. Simulation of biomass allocation in greenhouse crops: a review. **Acta Horticulturae**, v.328, p.49-67, 1993c.
- MARCELIS, L.F.M. **Fruit growth and dry matter partitioning in cucumber**. Wageningen, 1994a. 173p. Tese (Doutorado em Horticultura). Wageningen Agricultural University.
- MARCELIS, L.F.M. Effect of fruit growth, temperature and irradiance on biomass allocation to the vegetative parts of cucumber. **Netherlands Journal of Agricultural Science**, v.42, p.115-123, 1994b.
- MARCELIS, L.F.M. A simulation model for dry matter partitioning in cucumber. **Annual of Botany**, v.74, p.43-52, 1994c.
- MARCELIS, L.F.M.; DE KONING, A.N.M. Biomass partitioning in plants. Crop growth. In: BAKKER, J.C.; BOT, G.P.A.; CHALLA, H. et al. **Greenhouse climate control: an integrated approach**. Wageningen: Wageningen Pers, 1995. p.84-92.
- MILTHORPE, F.L.; MOORBY, J. Vascular transport and its significance in plant growth. **Annual Review of Plant Physiology**, v.20, p.117-138, 1969.
- NEDERHOFF, E.M.; RIJSDIJK, A.A.; GRAAF R. Leaf conductance and rate of crop transpiration of greenhouse grown cucumber and tomato. **Journal of Horticultural Science**, v.68, n.6, p.925-937, 1992.
- NIELSEN, T.H.; VEIERSKOV, B. Distribution of dry matter in sweet pepper plants (*Capsicum annuum* L.) during the juvenile and generative growth phases. **Scientia Horticulturae**, v.35, p.179-187, 1988.
- NILWIK, H.J.M. Growth analysis of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.). 1. Influence of irradiance and temperature under glasshouse conditions in winter. **Annual of Botany**, v.48, p.129-136, 1981.
- PAPADOPOULOS, A.P.; PARARAJASINGHAM, S. The influence of plant spacing on light interception and use in greenhouse tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.): A review. **Scientia Horticulturae**, v.69, p.1-29, 1997.

- PATRICK, J.W. Assimilate partitioning in relation to crop productivity. **HortScience**, v.23, p.33-40, 1988.
- PEARCE, B.D.; GRANGE, R.I.; HARDEWICK, K. The growth of young tomato fruit. I. Effects of temperature and irradiance on fruit grown in controlled environments. **Journal of Agricultural Science**, v.68, p.1-11, 1993.
- PEIL, R.M.N. **Radiación solar interceptada y crecimiento del pepino cultivado en NFT**. Almería, 2000. 210p. Tese (Doutorado em Engenharia Agrônômica). Universidad de Almería.
- PEIL, R.M.N.; GÁLVEZ, J.L. Fruit growth and biomass allocation to the fruits in cucumber: effect of plant density and arrangement. **Acta Horticulturae**, v.588, p.75-80, 2002a.
- PEIL, R.M.N.; GÁLVEZ, J.L. Effect of fruit removal on growth and biomass partitioning in cucumber. **Acta Horticulturae**, v.588, p.69-74, 2002b.
- PICKEN, A.J.F. A review of pollination and fruit set in the tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). **Journal of Horticultural Science**, v.59, p.1-13, 1984.
- RAMÍREZ, D.R.; WEHNER, T.C.; MILLER, C.H. Source limitation by defoliation and its effect on dry matter production and yield of cucumber. **HortScience**, v.23, p.704-705, 1988.
- RICHARDSON, P.T.; BAKER, D.A.; HO, L.C. The chemical composition of cucurbit vascular exudates. **Journal of Experimental Botany**, v.33, p.1239-1247, 1982.
- RICHARDSON, P.T.; BAKER, D.A.; HO, L.C. Assimilate transport in cucurbits. **Journal of Experimental Botany**, v.35, p.1575-1581, 1984.
- SATO, S.; PEET, M.M.; GARDNER, R.G. Altered flower retention and developmental patterns in nine tomato cultivars under elevated temperature. **Scientia Horticulturae**, v. 101, p.95-101, 2004.
- SCHAPENDONK, A.H.C.M.; BROUWER, P. Fruit growth of cucumber in relation to assimilate-supply and sink activity. **Scientia Horticulturae**, v.23, p.21-33, 1984.
- SMITH, H. Adaptation to shade. In: Johnson, C.B. **Physiological processes limiting plant productivity**. Londres: Butterworths, 1981. p.159-173.
- STIGTER, H.C.M. Growth relations between individual fruits, and between fruits and roots in cucumber. **Netherlands Journal of Agricultural Science**, v.17, p.209-214, 1969.
- VAN DER VLUGT, J.L.F. The case: roots vs. fruits in cucumber. I. The effect of the nitrogen concentration in the recirculating nutrient solution on root death in cucumber. **Plant and Soil**, v.98, p.299-301, 1987.
- VERKLEIJ, F.N.; CHALLA, H. Diurnal export and carbon economy in an expanding source leaf of cucumber at contrasting source and sink temperature. **Physiology Plantarum**, v.74, p.284-293, 1988.
- WARDLAW, I.F. The control of carbon partitioning in plants. **New Physiology**, v.116, p.341-381, 1990.
- WEBB, J.A.; GORHAM, P.R. Translocation of photosynthetically assimilated C<sup>14</sup> in straight-necked squash. **Plant Physiology**, v.39, p.663-672, 1964.
- WIDDERS, I.E.; PRICE, H.C. Effects of plant density on growth and biomass partitioning in pickling cucumbers. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.108, p.465-468, 1989.
- WILSON, J.B. A review of evidence on the control of shoot:root ratio, in relation to models. **Annual of Botany**, v.61, p.433-449, 1988.
- WOSWINKEL, P. Phloem unloading and turgor-sensitive transport: factors involved in sink control of assimilate partitioning. **Physiology Plantarum**, v.65, p.331-339, 1985.