

**EFFECTO DE LA TEMPERATURA DE LA RIZOSFERA SOBRE LA
DISTRIBUCION DE LA MATERIA SECA EN UCHUVA
(*Physalis peruviana* L.) ***

**Effect of rizosphere temperature on the dry matter distribution in cape
gooseberry (*Physalis peruviana* L.)**

Gerhard Fischer¹ y Peter Lüdders²

RESUMEN

En el hábitat natural de la uchuva en Colombia (de 1.600 a 2.800 msnm) la temperatura edáfica varía de acuerdo con los factores climatológicos determinados por la altitud y por el manejo que se le da al suelo y al cultivo. Para estudiar el efecto de la temperatura en la rizosfera sobre la distribución de la materia seca en la uchuva y encontrar mecanismos de adaptación al altiplano colombiano, se cultivaron durante 11 semanas los ecotipos 'Colombia' y 'Sudáfrica' con temperaturas edáficas de 8, 15, 22 y 29°C bajo invernadero en Berlín, Alemania. Se utilizaron macetas plásticas de 2,5 L de capacidad y arena de cuarzo como sustrato. Con el aumento de la temperatura en la rizosfera creció la producción de biomasa hasta un máximo a 22 y 29°C dependiendo del órgano de la planta y del ecotipo. La mayor acumulación de materia seca la obtuvo 'Colombia' a 29°C y 'Sudáfrica' a 22°C. Con 8°C de temperatura radical las plantas produjeron

poca masa seca radical y foliar, mientras la materia de los frutos disminuyó en menor proporción, debido posiblemente a mecanismos de adaptación a los suelos fríos del altiplano. Los 22°C fomentaron más el crecimiento de las ramas principales, mientras las laterales tuvieron su óptimo a 29°C, posiblemente debido a un efecto hormonal. La mayor acumulación de materia seca en raíces, hojas y frutos del ecotipo 'Colombia' a 29°C se puede interpretar como una adaptación a los suelos calientes de las laderas expuestas al sol.

Palabras claves: Zona radical, raíces, tallo, hojas, frutos, relación parte aérea/subterránea, altitud, adaptación.

SUMMARY

In the natural habitat of cape gooseberry in Colombia, on sites from 1.600 to 2.800 m.a.s.l., soil temperature is affected by climatologic factors, which are determined by the altitud and cultural and soil management practices. In order to study the effect of rizosphere temperature on the distribution of dry matter in the cape gooseberry plant and to find mechanisms of adaptation to the Colombian highland conditions, during 11 weeks 'Colombia' and 'Southafrica' ecotipes were grown at root zone temperatures of 8, 15, 22 and 29°C under greenhouse conditions in Berlin, Germany. Two and a half L plastic pots and quartz sand as substrate were used. With rising rizosphere temperatures biomass

* Recibido en Septiembre de 1998

1 Ing. Hort., Ph.D. Profesor Asociado, Departamento de Fisiología de Cultivos, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá, E-mail: gfisher@bacata.usc.unal.edu.co

2 Ing. Hort., Ph.D. Profesor Titular, Departamento de Fruticultura, Facultad de Ciencias Hortícolas y Agrarias, Universidad Humboldt de Berlín-Alemania, E-mail: peter.luedders@agar.hu-berlin.de

production increased up to 22 and 29°C depending on plant organ and ecotype. The highest biomass accumulation achieved 'Colombia' at 29°C and 'Southafrica' at 22°C. At 8°C temperature low root and leaf dry matter were produced, while fruit production was less affected. This indicates an adaptation to cold soils in the highlands. 22°C encouraged more the growth of main shoots while laterals had their optimum soil temperature at 29°C, suggesting a possible hormonal effect. The highest partitioning of dry matter of the Colombian ecotype to roots, leaves and fruits at 29°C is considered as an adaptation to the hot soils in the slopes exposed to the sun.

Key words: Root zone, roots, shoots, leaves, fruits, top/root rate, altitud, adaptation.

INTRODUCCION

En el hábitat natural de la uchuva en Colombia (entre 1.600 y 2.800 msnm) la temperatura edáfica cambia de acuerdo con factores climatológicos determinados por la altitud y con el manejo que se le da al cultivo y al suelo (Fischer y Torres, 1999). Según las revisiones de literatura hechas por Cooper (1973) y recientemente por Fischer et al. (1998b), un incremento de la temperatura en la rizosfera aumenta el crecimiento y la producción de biomasa de toda la planta, hasta un rango entre 20 y 30°C (y en algunos casos hasta 35°C), dependiendo de la especie y variedad, del órgano y del estado fenológico de la planta. Este rango de temperatura coincide con el óptimo para el desarrollo de los microorganismos que prefieren unos 18 a 30°C en el suelo (Castro, 1998). La temperatura de la zona radical influye directamente sobre la absorción de nutrientes y agua, la síntesis de hormonas y otras sustancias orgánicas en las raíces, factores que afectan a su vez el crecimiento y desarrollo de la planta.

Según concluyó Marcelis (1993), las adaptaciones a diferentes condiciones ambientales ocurren mediante la repartición diferencial de carbohidratos en la planta, la cual determina la conformación estruc-

tural de la misma; prácticas culturales, mejoramiento y la manipulación del microclima deben dirigirse a la obtención de un balance óptimo entre los asimilados destinados a las diferentes partes de la planta.

Este experimento se realizó con el objetivo de estudiar el efecto de la temperatura en la rizosfera sobre la repartición de la biomasa en la uchuva y encontrar mecanismos de adaptación a diferentes temperaturas que permitan la selección de plantas adecuadas para las condiciones del altiplano.

MATERIALES Y METODOS

El ensayo se realizó en condiciones de invernadero en el Departamento de Fruticultura de la Universidad Humboldt de Berlín (Alemania), cultivando durante 11 semanas (del 20 de Agosto al 3 de Noviembre) los ecotipos de uchuva, provenientes de Colombia y Sudáfrica, propagados por semilla, en macetas plásticas de 2,5 L de pared doble. Se utilizó arena lavada de cuarzo (0,7-1,2 mm de grosor) como sustrato; las plantas se regaron diariamente con 200 a 500 ml de la solución modificada de Hoagland y Arnon (1952), de acuerdo con su crecimiento.

Las temperaturas de la zona radical (8, 15, 22, 29°C) se obtuvieron con la circulación de agua a la temperatura deseada a través de mangueras ubicadas en la doble pared de la maceta, utilizando una resistencia de 2000 W o un enfriador de leche, regulados mediante termostatos. En la parte exterior de las macetas fueron puestas laminas de icopor, con el objeto de aislar mejor la temperatura. La temperatura promedio del aire en el invernadero osciló entre 18 y 26°C y la humedad relativa entre 58 y 82 %. El diseño estadístico utilizado fue el de parcelas divididas con 8 repeticiones.

Durante el experimento no se realizó ninguna poda en las plantas y después de la ramificación natural, a 9-12 nudos del tallo vegetativo, ellas produjeron 4 ramas generativas principales con respectivas ramas laterales. Para la determinación de la

materia seca a final del experimento, las partes fraccionadas fueron secadas durante 24 horas en un horno a 105°C.

RESULTADOS Y DISCUSION

Materia seca de las raíces

La materia seca radical aumentó con la temperatura en el sustrato hasta un óptimo que dependió del ecotipo: 22°C para 'Sudáfrica' y 29°C para 'Colombia' (figura 1). Este resultado coincide con el de Maletta y Janes (1987) en tomate, el cual tuvo su mayor crecimiento radical a 26,5°C. En concordancia con Marschner (1986) en que la temperatura mínima para el crecimiento radical, generalmente está entre 8 y 15°C, las uchuvas fueron capaces de desarrollar raíces a 8°C, pero acumularon solamente 5,7% de la biomasa acumulada en el tratamiento a 22°C. Esta poca producción de biomasa se podría atribuir a un metabolismo muy reducido, originado por la influencia directa de la temperatura sobre este órgano. La reducción de la masa seca del tallo fue mucho

menor, acumulando en el tratamiento a 8°C el 20,3% de la materia seca a 22°C (figura 2), debido a que pudo calentarse por el aire circundante cuya temperatura fue de 22°C en promedio. Resultados similares encontraron Shishido y Kumakura (1994) en tomate, en el cual una reducción de la temperatura en la rizosfera, de 22 a 10°C, causó una reducción de la respiración de carbono en las raíces y afectó la exportación de fotoasimilados y su acumulación en las mismas.

Por otro lado, el crecimiento radical, a pesar de ser muy reducido a 8°C, se puede ver como una adaptación a suelos fríos de las zonas altas de Colombia. López (1978) reportó un crecimiento aceptable de esta especie en regiones entre 3000 y 3500 msnm, en las cuales las temperaturas edáficas están a 10°C y por debajo.

Walter (1990) informó que en los altiplanos andinos, hábitat natural de la uchuva, la temperatura del suelo no es constante y aumenta significativamente durante el día,

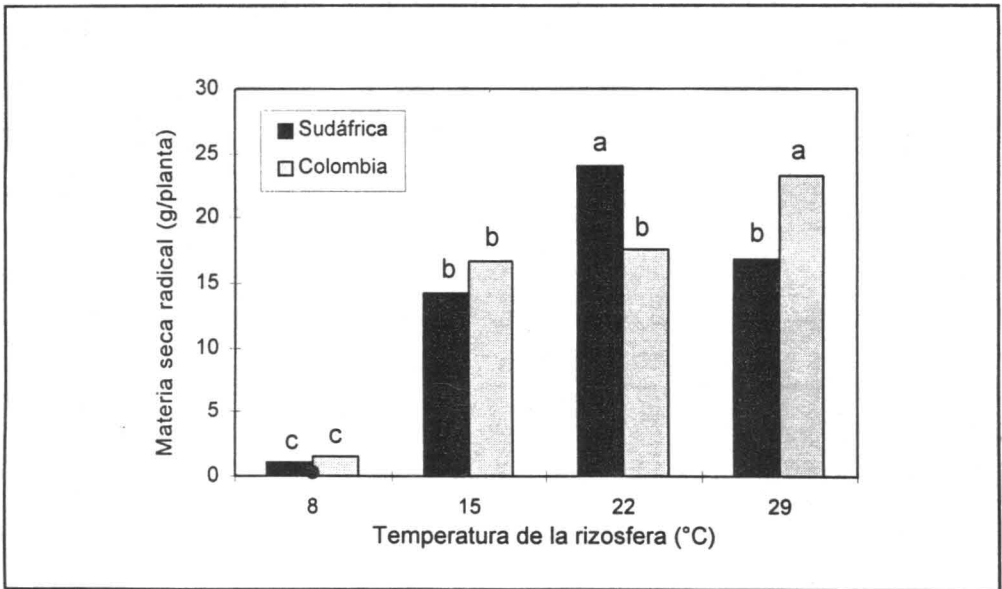


Figura 1. Efecto de la temperatura en la rizosfera sobre la producción de materia seca radical en uchuva ecotipos 'Sudáfrica' y 'Colombia'. Letras diferentes indican diferencia significativa entre las temperaturas según prueba de DMS ($P < 0,05$).

hecho que aprovechan las plantas adaptadas a estos microclimas, formando un sistema radical de menor tamaño, y más superficial, que aprovecha el calor del mediodía en las capas superiores del suelo. Estas observaciones fueron confirmadas por Fischer et al. (1998a), quienes estudiando el crecimiento y desarrollo de plantaciones de uchuva en Villa de Leyva (2300 msnm) y Tunja (2690 msnm), encontraron que con el aumento en altitud tanto la longitud como la biomasa del sistema radical se reduce.

Materia seca de los tallos

El aumento de la biomasa del tallo (todas las ramas acumuladas sin hojas) sigue el patrón de incremento en la temperatura radical hasta 22°C, temperatura en la que no se presentó diferencia significativa con 29°C (figura 2). Pero, muy diferente es la influencia de esta condición sobre la distribución de la biomasa entre ramas principales (tallo vegetativo basal + 4 tallos generativos) y laterales. Mientras las principales incrementaron su longitud sólo

hasta los 22°C, las laterales lo hicieron hasta en la temperatura más caliente (29°C).

Estos hallazgos coinciden con los reportados por Fischer y Karnatz (1992) en *Ipomoea batatas*, usando temperaturas edáficas de 20 y 30°C. Se podría suponer que efectos hormonales, dependiendo de la temperatura radical, causaron esta reacción. Como informa Dörffling (1982), una producción superior de citoquininas promueve el crecimiento de yemas laterales y de acuerdo con Fellenberg (1978) la síntesis de citoquininas en los ápices radiculares es estimulada por temperaturas superiores a 20°C. Menhennet y Wareing (1975), quienes trabajaron con tomate, suponen que la reducción del crecimiento del tallo con temperaturas radicales bajas, es originada por una alteración en el contenido de hormonas en la savia. Atkin et al. (1973) encontraron en maíz, que hubo una tasa más alta de translocación de citoquininas y giberelinas de las raíces al tallo a una temperatura de suelo de 28 °C comparada con 8 y 13°C.

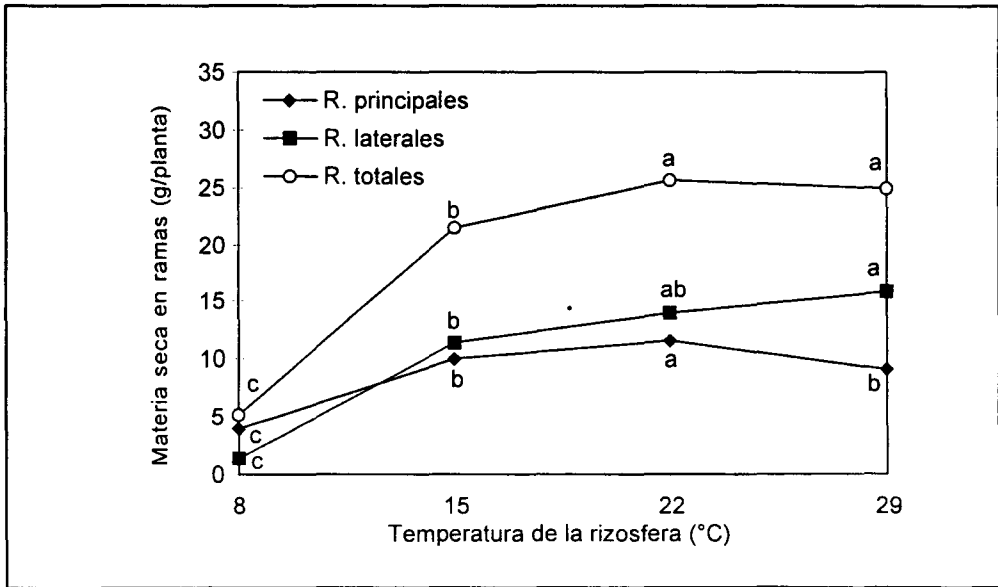


Figura 2. Efecto de la temperatura en la rizosfera sobre la producción de materia seca en ramas principales, laterales y totales de la uchuva. Letras diferentes indican diferencia significativa entre las temperaturas según prueba de DMS ($P < 0,05$).

Materia seca de las hojas

La biomasa foliar se incrementó con la temperatura hasta llegar a 29°C, pero la diferencia entre 15 y 29°C fue poca. (Figura 3) Este resultado coincide con los de Gosselin y Trudel (1983 y 1986) para tomate y pimentón, y las de Besold (1989) para maracuyá. En maíz, Watts (1973) constató que el incremento de las tasas relativas de crecimiento del área foliar está estrechamente correlacionado con la temperatura media del suelo a 5 cm de profundidad.

Miedema (1982) reporta, que el crecimiento foliar del maíz se retarda a 13°C en el suelo, y generalmente una temperatura radical de 15°C por debajo de la del aire induce estrés hídrico y terminación de la extensión foliar. Es este ensayo las condiciones fueron similares a las reportadas por Miedema (1982), ya que la menor temperatura radical fue 14°C menor que la temperatura del aire, y la toma de agua fue muy reducida a 8°C y alcanzó solamente el 48,3% del total consumido a 22°C (Fischer y Lüdders, 1998). El efecto princi-

pal sobre el crecimiento de la hoja es, según Brouwer (1962), que el frío en el sistema radical reduce más la elongación que la división celular.

Materia seca de los frutos

Como efecto principal, la temperatura en la rizosfera aumentó la producción de biomasa de los frutos, con un óptimo entre los 22 y 29°C (figura 4). Rangos parecidos, según Vorhees et al. (1981) muestran manzanas y naranjas con 25°C, uvas con 28°C, y también fresas con 29°C (Biel et al., 1998). A 15 y 22°C el ecotipo 'Sudáfrica' superó a 'Colombia' por la formación de frutos más pesados, situación que compensó el colombiano a 29°C con un mayor número de frutos.

El aumento significativo de la biomasa del fruto entre 22 y 29°C de la línea 'Colombia' se debe principalmente, al mayor número de frutos producidos (Fischer y Lüdders, 1992), debido a su vez por un crecimiento más extenso de las ramas laterales a esta temperatura (figura 2); la uchuva

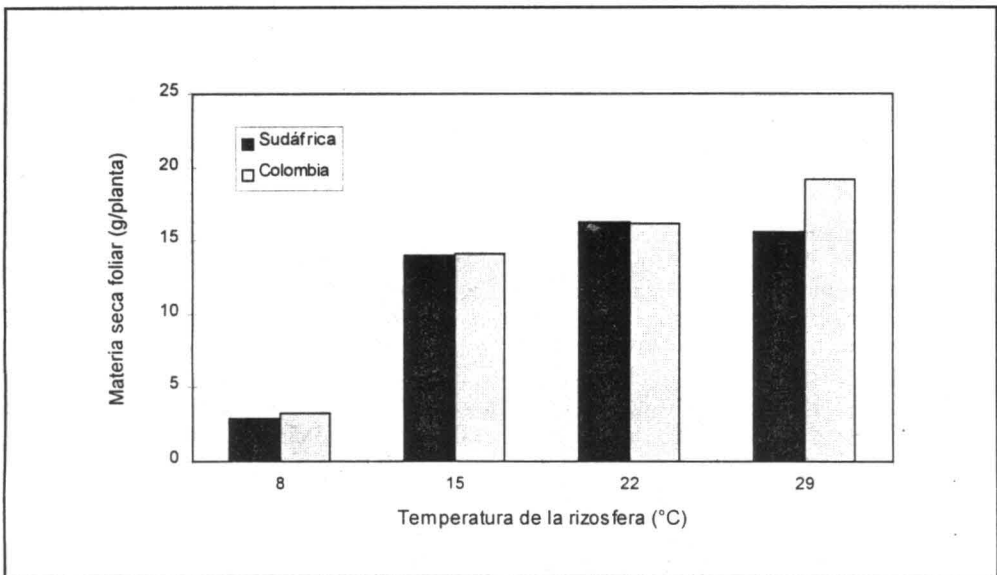


Figura 3. Efecto de la temperatura en la rizosfera sobre la producción de materia seca foliar en uchuva ecotipos 'Sudáfrica' y 'Colombia'. Letras diferentes indican diferencia significativa entre las temperaturas según prueba de DMS ($P < 0,05$).

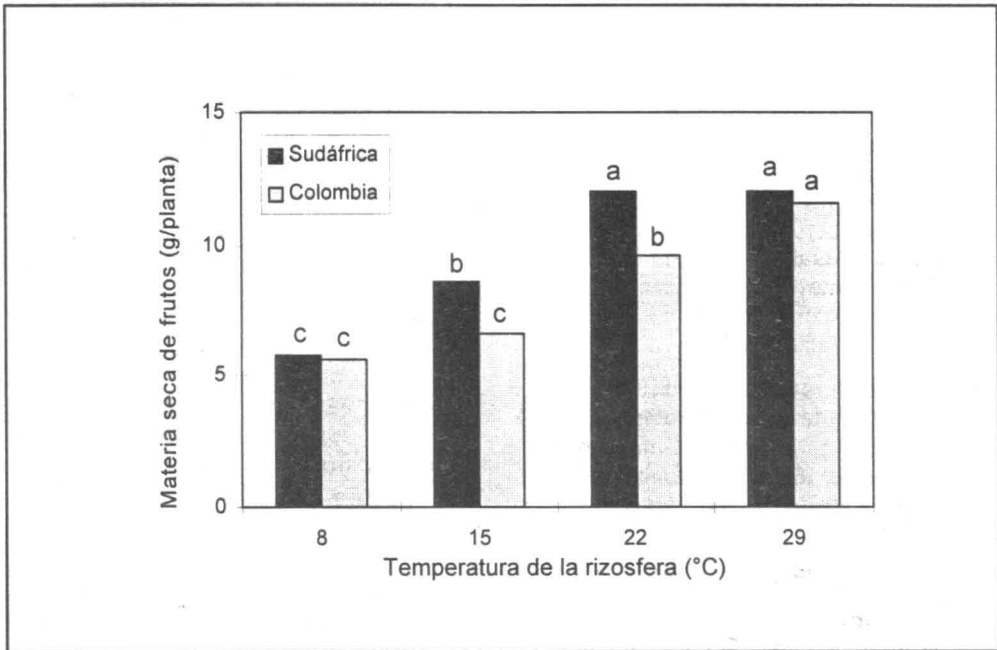


Figura 4. Efecto de la temperatura en la rizosfera sobre la producción de materia seca de los frutos en uchuva ecotipos 'Sudáfrica' y 'Colombia'. Letras diferentes indican diferencia significativa entre las temperaturas según prueba de DMS ($P < 0,05$).

puede inducir en cada nudo generativo un fruto, cuando las condiciones del crecimiento son adecuadas. Debido a que la uchuva tiene un crecimiento indeterminado del tallo, el número de frutos es proporcional al crecimiento vegetativo de la parte aérea. Así, ecotipos con un crecimiento pronunciado del tallo como 'Colombia' están en capacidad de producir un alto número de frutos. Resultados muy similares con variación de temperatura radical, usando especies con un crecimiento indeterminado, reportan Besold (1989) para el maracuyá y Gosselin y Trudel (1986) para el pimentón. La acumulación de biomasa en frutos fue menos afectada que la acumulación en otros órganos de la uchuva por la temperatura en la rizosfera, lo que indica que éstos compiten fuertemente por los asimilados disponibles (Marcelis, 1993) y su distribución, según Claussen (1976) depende claramente del número (mayor: 'Colombia') y del tamaño (mayor: 'Sudáfrica') de los frutos de la planta.

Distribución de la materia seca en los órganos de la planta

La distribución de la biomasa en los órganos de la planta de uchuva presenta grandes diferencias entre las temperaturas radicales de 8 y 15°C, dadas principalmente por la acumulación mínima de materia seca en las raíces a 8°C (figura 5 y 6). Otro resultado muy evidente es que los dos ecotipos prefieren regímenes diferentes de temperatura edáfica para su máxima producción. El ecotipo colombiano no muestra solamente cierta resistencia a las temperaturas edáficas altas (29°C), sino que esta condición favorece la acumulación de biomasa en las raíces, hojas y frutos, la cual aumentó significativamente de 22 a 29°C. Este comportamiento puede significar cierta adaptación del ecotipo 'Colombia' a suelos calientes, como los que se presentan en las laderas del altiplano, directamente expuestas al sol, y sin coberturas de suelo. Esta adaptación la confir-

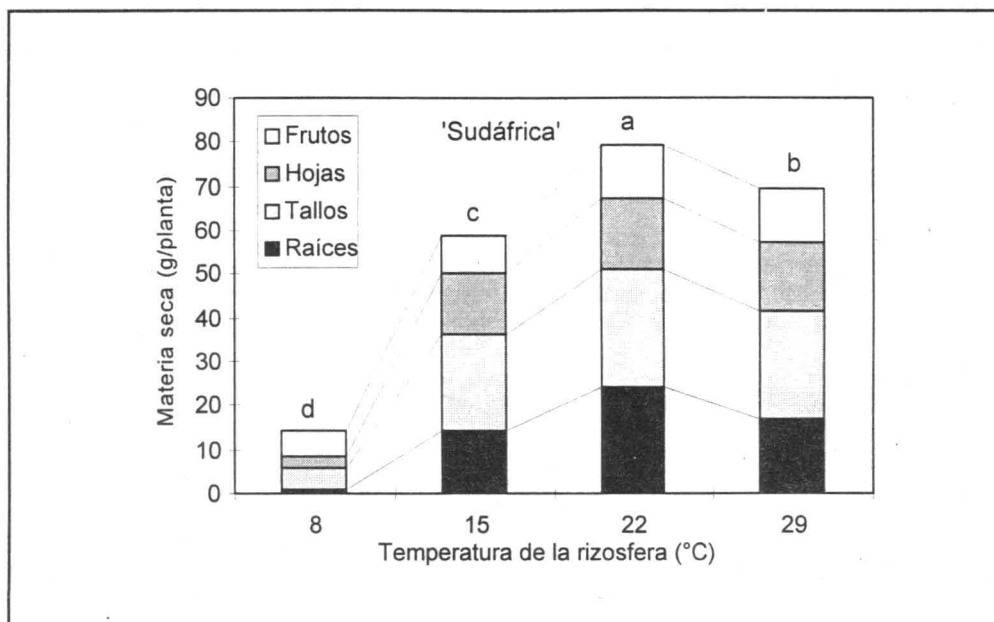


Figura 5. Efecto de la temperatura en la rizosfera sobre la distribución de la materia seca en los diferentes órganos de la uchuwa ecotipo 'Sudáfrica'. Letras diferentes indican diferencia significativa entre las temperaturas para la materia seca total de la planta según prueba de DMS ($P < 0,05$).

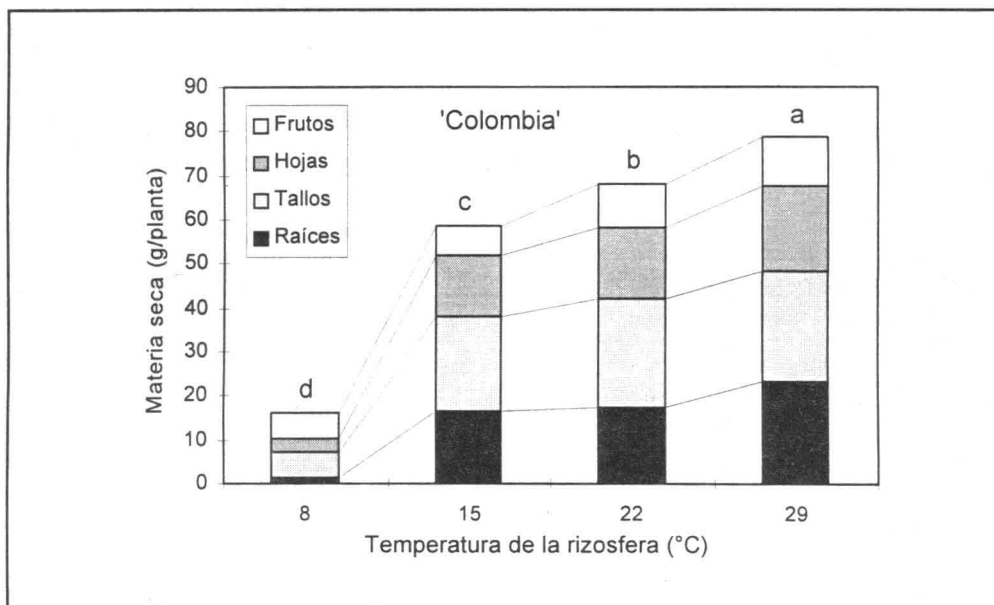


Figura 6. Efecto de la temperatura en la rizosfera sobre la distribución de la materia seca en los diferentes órganos de la uchuwa ecotipo 'Colombia'. Letras diferentes indican diferencia significativa entre las temperaturas para la materia seca total de la planta según prueba de DMS ($P < 0,05$).

man también Fischer y Lüdders (1998) quienes observaron una disminución de la transpiración y un aumento de la fotosíntesis de la uchuva a temperaturas radicales de 30°C.

El ecotipo 'Sudáfrica' necesita condiciones edáficas más frías, probablemente por una mayor pérdida de materia seca en las raíces por respiración a temperaturas de 29°C, como se ha mostrado también en el manzano (Gur *et al.*, 1972).

Teniendo en cuenta las condiciones del ensayo, se puede decir que el rango óptimo de temperatura radical para la producción de biomasa en la uchuva es de 22 a 29°C, debido a que no hubo diferencia entre estas dos temperaturas; 'Sudáfrica' produjo 78,8 g a 22°C y 'Colombia' 79,0 g a 29°C. Una reacción similar a la presentada por el ecotipo 'Colombia' es la de la fresa 'Tristar' la cual forma la mayor cantidad de biomasa a 29°C de temperatura en la zona radical, comparada con 23 y 35°C (Biela *et al.*, 1998).

Relación parte aérea/subterránea

Con un aumento de la temperatura en la rizosfera se disminuyó marcadamente la relación entre la biomasa de la parte aérea y de las raíces (figura 7), efecto que fue más notorio en el ecotipo 'Sudáfrica' por su menor producción de sistema radical. Un hecho importante fue que la temperatura del substrato entre 15 a 29°C, no afectó la relación parte aérea/subterránea del ecotipo 'Colombia' y lo hizo de forma muy discreta en 'Sudáfrica', lo que evidencia la estrecha relación entre el crecimiento del sistema radical y el crecimiento del tallo con respecto a la temperatura radical, como lo describen Nielsen y Humphries (1966) para muchas especies. Para otras especies como la fresa (Lenz, 1979) y el tomate (Fujishige *et al.*, 1991) se han reportado temperaturas edáficas óptimas menores para el desarrollo de las raíces que para el del tallo.

Mirando la relación parte aérea/raíz muy alta en la menor temperatura, se puede suponer que de la misma manera, como en

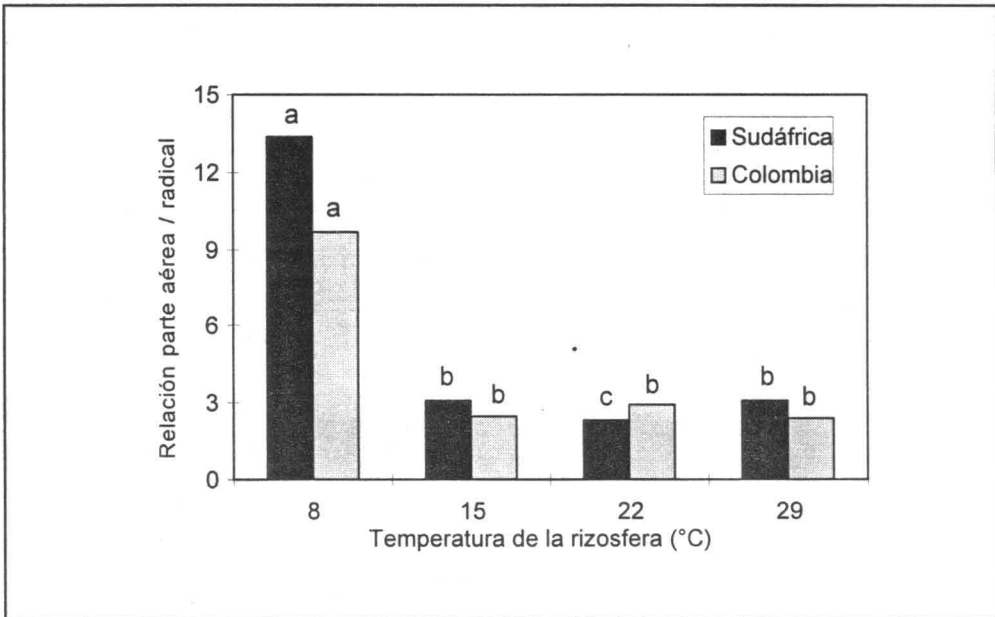


Figura 7. Efecto de la temperatura en la rizosfera sobre la relación parte aérea/radical de la materia seca en uchuva ecotipos 'Sudáfrica' y 'Colombia'. Letras diferentes indican diferencia significativa entre las temperaturas según prueba de DMS ($P < 0,05$).

la papa (Marschner y Engels, 1981), a 8°C la tasa de crecimiento de las raíces disminuye por la menor importación de asimilados, y todavía más, por la limitada conversión de éstos a almidón. También Guinn y Hunter (1968) encontraron en algodón, que la tasa de translocación de carbohidratos disminuyó con un enfriamiento en las raíces causando una mayor acumulación de azúcares en la parte aérea de la planta. Además, se puede suponer que el poco desarrollo del sistema radical a 8°C ha contribuido a una menor absorción y translocación de agua y nutrientes y una reducida síntesis de hormonas y otras sustancias orgánicas en este órgano, factores que han limitado el crecimiento foliar y la fotosíntesis, lo que originó un menor suministro con carbohidratos y otras sustancias a las raíces, contribuyendo así a su pobre desarrollo.

Considerando estos resultados en la posible explicación de la adaptación de la uchuva a las zonas altas y frías del país, es notable, que a pesar de un desarrollo muy reducido del sistema radical y foliar a 8°C, una cierta producción de frutos es posible, y explicando todavía mejor esta situación, Fischer y Lüdders (1999) encontraron con 8°C, que esta planta usa la menor cantidad de agua para la formación de masa seca del fruto, en comparación con temperaturas más elevadas.

Agradecimiento

Los autores agradecen a Felipe Montes su revisión del español del artículo.

BIBLIOGRAFIA

- ATKIN, R. K., G. E. BARTON y D. K. ROBINSON.** 1973. Effect of root-growing temperature on growth substance in xylem exudate of *Zea mays*. J. Exp. Bot. 24(79), 475-487.
- BESOLD, D.** 1989. Efecto de la temperatura de la zona radical y de la edad del fruto sobre el desarrollo vegetativo y generativo de híbridos de *Passiflora edulis* (*Passiflora edulis* f. *edulis* x *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* 'Purple Gold') (en alemán). Tesis de Doctorado, TU Berlín.
- BIELA, M. M., G. R. NONNECKE, W. R. GRAVES y H. T. HORNER.** 1998. Effect of root-zone temperature on strawberry growth and development. HortScience 33(3), 460.
- BROUWER, R.** 1962. Influence of the temperature of the root medium on the growth of seedlings of various crop plants. Instituut voor Biologisch en Scheikundig Onderzoek van Landbougewassen, Jaarboek 1962. p. 11-18.
- CASTRO, H. E.** 1998. Fundamentos para el conocimiento y manejo de suelos agrícolas. Instituto Universitario Juan de Castellanos, Tunja. 360 pp.
- CLAUSSEN, W.** 1976. Efecto del fruto sobre la distribución de la masa seca en berenjena (*Solanum melongena* L.) (en alemán). Gartenbauwiss. 41, 236-239.
- COOPER, A. J.** 1973. Root temperature and plant growth. Res. Rev. No. 4. Commonwealth Agric. Bureaux, Maidstone. p. 1-73.
- DÖRFFLING, K.** 1982. El sistema hormonal de las plantas (en alemán). Verlag Georg Thieme, Stuttgart, Nueva York.
- FELLENBERG, G.** 1978. Fisiología del desarrollo de las plantas (en alemán). Verlag Georg Thieme, Stuttgart.
- FISCHER, G. y A. KARNATZ.** 1992. Effect of soil temperature on growth and carbohydrates of two sweet potato (*Ipomoea batatas*) varieties from Papua-New Guinea. Plant Research and Development 35, 64-72.
- FISCHER, G. y P. LÜDDERS.** 1992. Effect of root-zone temperature on growth and development of cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.). Acta Hort. 310, 189-198.
- FISCHER, G. y P. LÜDDERS.** 1998. Efecto de la temperatura del sustrato sobre el consumo de agua y la transpiración en la uchuva (*Physalis peruviana* L.). Suelos Ecuatoriales (en imprenta).
- FISCHER, G., F. TORRES y P. LÜDDERS.** 1998a. Efecto de la altitud sobre el crecimiento y desarrollo de la uchuva

(*Physalis peruviana* L.) En: Memorias XXVIII Congreso Anual Comalfi, Santa Marta, 11-13 de marzo. p. 36-37.

FISCHER, G., F. TORRES y J. TORRES. 1998b. Efecto de la temperatura del suelo sobre la planta 1. Crecimiento y desarrollo. Revista Comalfi 24(3), 78-92.

FISCHER, G. y J. TORRES. 1998. Efecto de la temperatura del suelo sobre la planta. 3. Modificaciones por las condiciones térmicas del suelo y la altitud. Revista Comalfi (en imprenta).

FUJISHIGE, N. T., T. SUGIYAMA y R. OGATA. 1991. Effect of root temperature on the flower formation and fruit yield of tomatoes. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 60(1), 97-103.

GOSELIN, A. y M.J. TRUDEL. 1983. Interactions between air and root temperatures on greenhouse tomato: Growth, development, and yield. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 108(6), 901-905.

GOSELIN, A. y M. J. TRUDEL. 1986. Root zone temperature effects on pepper. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 111(2), 220-224.

GUINN, G. y R. E. HUNTER. 1968. Root temperature and carbohydrate status of young cotton plants. Crop Sci. 8, 67-70.

GUR, A., B. BRAVDO y Y. MIZRAHI. 1972. Physiological response of apple trees to supraoptimal root temperature. Physiol. Plant. 27, 130-138.

HOAGLAND, D. R. y D. I. ARNON. 1952. The water culture method for growing plants without soil. Circ. Cal. Agric. Exp. Stat. No. 347.

LENZ, F. 1979. Crecimiento y consumo de agua en plantas jóvenes de fresa (var. Senga Sengana) en dependencia de la temperatura radical (en alemán). Erwerbsobstbau 21, 146-148.

LOPEZ, A. 1978. Un nuevo cultivo de alta rentabilidad: la uvilla o uchuva (*Physalis peruviana* L.) Revista Esso Agrícola 25(2), 21-28.

MALETTA, M. y H. W. JANES. 1987. Interaction of root and shoot temperatures on dry matter accumulation and root growth in tomato seedlings. J. Hort. Sci. 62(1), 49-54.

MARCELIS, L. F. M. 1993. Simulación de biomasa allocation in greenhouse crops-A review. Acta Hort. 328, 49-67.

MARSCHNER, H. 1986. Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, Harcourt Brace Jovanovich Publ.

MARSCHNER, H. y C. ENGELS. 1981. Relationship between assimilate import and enzyme activities in growing potato tubers. EAPR Abstract, 8th Triennial Conference, Munich.

MENHENNET, R. y P.F. WAREING. 1975. Possible involvement of growth substances in the response of tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill.) to different soil temperatures. J. Hort. Sci. 50, 381-397.

MIEDEMA, P. 1982. The effects of low temperature on *Zea mays*. Adv. Agron. 36, 93-128.

NIELSEN, K. F. y E. C. HUMPHRIES. 1966. Effects of root temperature on plant growth. Soils and Fertilizers 29(1), 1-7.

SHISHIDO, Y. Y. y H. KUMAKURA. 1994. Effect of root temperature on photosynthesis, transpiration, translocation and distribution of ¹⁴C-photosynthates and root respiration in tomato. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 63(1), 81-89.

VOORHEES, W. B., R. R. ALLMARAS y C.E. JOHNSON. 1981. Allevating temperature stress. En: Modifying the root environment to reduce crop stress (Eds.: G.F. Arkin y H.M Taylor). ASAE Monograph No. 4, American Society of Agricultural Engineers, St. Joseph, Michigan. p. 217-236.

WATTS, W. R. 1973. Soil temperature and leaf expansion in *Zea mays*. Expl. Agric.9, 1-8.

WALTER, H. 1990. Vegetación y zonas climáticas (en alemán). Verlag Ulmer, Stuttgart.