

---

## CAPÍTULO TRES

### Análisis del crecimiento en plantas de cebolla de bulbo

Disponer de la información relacionada con el análisis del crecimiento en plantas permite inferir si la oferta ambiental bajo la cual se encuentra la planta o el cultivo es la más adecuada, así como también, identificar la necesidad de mejorar o cambiar los contenidos de nutrientes suministrados (Taiz & Zeiger, 2010). Este análisis en plantas es una aproximación cuantitativa para comprender el crecimiento del vegetal de manera individual o de una población de plantas bajo condiciones ambientales naturales o controladas. Esta técnica utiliza modelos matemáticos para cuantificar la relación existente entre el crecimiento de una planta, la producción de masa seca y la expansión del área foliar, entre otros factores; así como también, las condiciones ambientales como la luz, el agua o los nutrientes (Poorter, Anten & Marcelis, 2013). Las técnicas de análisis del crecimiento en plantas son una herramienta eficaz de comparación. El análisis de crecimiento tiene la gran ventaja de proveer medidas precisas del funcionamiento de la planta a través de intervalos de tiempo (Hunt, 1990).

Los rasgos funcionales de las plantas son las características (morfológicas, fisiológicas y fenológicas) que representan las estrategias ecológicas y determinan cómo las plantas responden a los factores ambientales, cómo afectan otros niveles tróficos e influyen sobre las propiedades del ecosistema. La variación en los rasgos funcionales de las plantas, y los síndromes de sus rasgos, han demostrado ser muy útiles para hacer frente a muchos cuestionamientos ecológicos importantes en un amplio rango de escalas, y han dado lugar a una demanda de formas estandarizadas para medir los rasgos de las plantas ecológicamente importantes. Esta línea de investigación tiene el potencial, tanto para construir un conjunto de predicción de las relaciones locales, regionales y globales entre las plantas y el medio ambiente, como para cuantificar una amplia gama de procesos naturales y

---

antrópicos, incluyendo los cambios en la biodiversidad, los impactos de especies invasoras, las alteraciones en los procesos biogeoquímicos y las interacciones vegetación-ambiente. La importancia de estos temas tiene la urgente necesidad de más y mejores datos, y de aumentar los protocolos estandarizados para cuantificar la variación de los rasgos de las diferentes especies, en particular, los rasgos con poder para predecir los procesos en las plantas y en el ecosistema, y los rasgos que se pueden medir con relativa facilidad (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Muchos de los modelos de crecimiento tienen un papel central en el proceso de fotosíntesis, y, a menudo, asumen implícitamente ganancia de carbono por ser un paso limitante en la velocidad de acumulación de biomasa. Mediante el uso de las curvas de dosis-respuesta generalizadas para el crecimiento con respecto a la luz y la concentración de CO<sub>2</sub>, los modelos pueden ser probados contra un punto de referencia para su desempeño general. Los modelos de crecimiento mecanicistas constituyen un elemento indispensable de tal enfoque y la voluntad, al final, de establecer el vínculo con los enfoques subcelulares que aún están en desarrollo. Una visión mejorada se ganará si los resultados del modelo para los diferentes procesos fisiológicos y variables morfológicas se compara con la correlación de redes de medida entre estos procesos y variables (Poorter et al., 2013).

El análisis de crecimiento es ahora un instrumento ampliamente utilizado en áreas de la agronomía, como el fitomejoramiento, la fisiología vegetal y la ecología de las plantas (Poorter, Bühler, Van Dusschoten, Climent & Postma, 2012). Se considera que el análisis de crecimiento representa el primer paso en el análisis de la productividad primaria, y constituye un enlace entre el registro de la producción vegetal y su investigación por métodos fisiológicos; por tanto, se ubica dentro del área de los estudios ecofisiológicos. Su ventaja reside en la facilidad para el registro de los datos para el cálculo de los índices, los cuales podrían ser, el peso seco de plantas completas o de sus partes y las dimensiones de los órganos que constituyen el aparato asimilatorio (Marín, 1989).

En la actualidad, se dispone de técnicas utilizadas en la medición del crecimiento de plantas, con las cuales se puede obtener información de la variación específica

---

del tamaño de raíz, tallo, hoja(s), fruto(s) y el vegetal completo (Quintero & Correa, 2011). Por su parte, Rodríguez y Leihner (2006) reportan dos metodologías básicas para realizar el análisis de crecimiento en plantas, el análisis clásico y el análisis funcional. El primero se basa en practicar pocos muestreos a lo largo del ciclo de cultivo, y en cada uno de ellos se deben tomar muchas repeticiones. Este procedimiento es adecuado cuando el propósito de la investigación es la comparación del efecto de tratamientos que inciden sobre el crecimiento. La segunda metodología hace uso de pocas repeticiones pero muchos momentos de muestreo. Se utiliza para simular el crecimiento mediante el uso de funciones matemáticas que describan adecuadamente el desarrollo vegetal. A diferencia del análisis clásico de crecimiento, el análisis funcional utiliza la totalidad de la información registrada para definir cada instante de la curva que describe el crecimiento. En el análisis funcional se hace necesario tener un gran número de muestreos. En el caso de que los escenarios agrícolas no lo permitan, el análisis funcional no se puede efectuar (Venus & Causton, 1979). Los parámetros que definen las funciones matemáticas relacionadas con el análisis funcional se determinan mediante un procedimiento estadístico llamado análisis de regresión no-lineal (Rodríguez & Leihner, 2006).

### ***Morfología de la planta de cebolla de bulbo***

La planta de cebolla de bulbo presenta una raíz poco profunda. Esta planta, a pesar de ser bianual, se cultiva como anual (semestral en condiciones tropicales) (Philrice, 2010). El tallo de la planta de cebolla es un disco basal localizado bajo la superficie del suelo. En la parte superior y central de este disco se encuentra el meristemo apical, donde se inician las hojas en forma opuesta y alterna, de este modo, las hojas emergen en dos filas opuestas a 180° la una de la otra. Las hojas tienen bien diferenciadas la vaina y la lámina foliar. Las vainas de las hojas rodean completamente el punto de crecimiento para formar un tubo que se proyecta desde el tallo y encierra en su interior las hojas más jóvenes. Toda esta estructura se denomina 'falso tallo'. En la unión de la vaina y la lámina de la hoja hay una abertura por la cual sale la lámina de la siguiente hoja. La lámina foliar es un tubo hueco cerrado en la punta, ligeramente achatado en su cara superior (Fig 3.1) (Dogliotti, Colnago, Galván & Aldabe, 2011).



**Figura 3.1.** Morfología de la base de las hojas y del cuello en plantas de cebolla de bulbo (*Allium cepa* L.). Detalle de la base superpuesta en las hojas.

**Fuente:** Fánor Casierra Posada

La raíz embrional muere rápidamente y el sistema radical emerge mediante raíces que brotan del tallo de manera continua y no se bifurcan. Las raíces más jóvenes aparecen en la parte externa y superior del tallo verdadero. Aproximadamente el 90% del sistema radical en las plantas de cebolla se agrupa en los primeros 20 cm de suelo (De Mason, 1990). La aparición de hojas se detiene cuando la planta comienza a formar el bulbo. La base de cada hoja se convierte en una catáfila, y el conjunto de estas constituye el bulbo de la cebolla, por lo que el tamaño final del bulbo depende, en parte, del número de hojas presentes al momento de la iniciación del desarrollo del bulbo. La base de cada hoja comienza a funcionar como un órgano de almacenamiento del bulbo al momento del inicio de la bulbificación, por lo que el área foliar de la planta influye también sobre el tamaño del bulbo. Así, mientras más hojas estén presentes y cuanto mayor sea el tamaño de la planta en el momento del inicio de la formación del bulbo, mayor será el tamaño de los bulbos y, por tanto, mayor será el rendimiento del cultivo (Brewster, 2008).

---

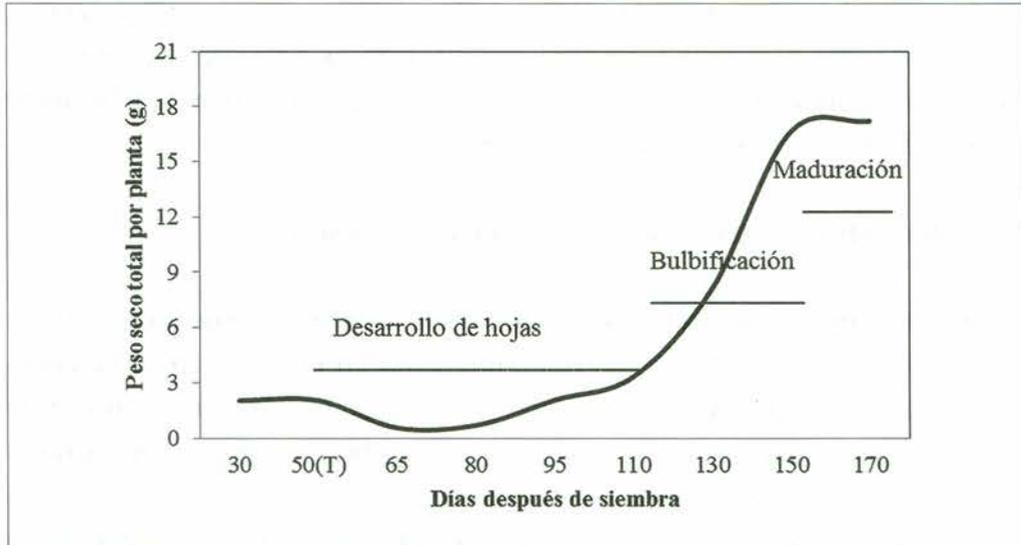
El bulbo es un órgano de reserva formado por las vainas de las hojas más jóvenes que se hinchan al aumentar el tamaño de sus células por la acumulación de carbohidratos de reserva (especialmente fructanos). Cuando comienza la acumulación de reservas en las vainas de las hojas jóvenes, las láminas dejan de crecer y, de esta manera, las últimas hojas no alcanzan a formar su lámina. Cuando el bulbo comienza a madurar, las vainas de las 3-4 hojas más adultas se deshidratan y forman una cubierta protectora que se cierra en la parte superior del bulbo y limitan su deshidratación (Dogliotti et al., 2011).

### ***Variables relacionadas con la acumulación de masa seca***

El peso seco de las plantas evaluadas periódicamente se incrementó a partir de los 80 DDS (30 DDT), hasta 150 DDS, momento en el que las plantas, como consecuencia de la maduración, perdieron área foliar. En ese tiempo, las plantas se agobian naturalmente y como consecuencia se pierden algunas de las hojas más adultas. Entre 110 y 150 DDS sucede la mayor acumulación de masa seca (Fig. 3.2). Este periodo de crecimiento acelerado en las plantas coincide con un descenso en los contenidos de la mayoría de los nutrientes analizados, posiblemente por dilución de cada uno de ellos en la cantidad de masa seca acumulada por las plantas. Esta dinámica del crecimiento está en concordancia con las curvas de crecimiento en masa seca reportada para cebolla de bulbo por Castro, Cely y Vásquez (2009). El inicio del incremento en la acumulación de masa seca en las plantas de cebolla se hace más evidente a partir de 95 DDS, puesto que se realizó la segunda fertilización con N, P y K, a los 88 DDS.

Tomando en consideración la fase vegetativa del ciclo del cultivo de cebolla, es decir, la fase de producción de bulbos, se pueden diferenciar dos etapas bien definidas desde la perspectiva del destino de los asimilados para el crecimiento de los diferentes órganos. La primera etapa va desde la emergencia hasta el inicio de la bulbificación, y la segunda se presenta desde el inicio de la formación del bulbo hasta su maduración o cosecha. En la primera fase, la planta brinda los fotoasimilados a disposición, para el crecimiento de las raíces y del área foliar. En esta etapa se observa un incremento en el número de hojas y en el área foliar, de este modo, cada nueva hoja alcanza un tamaño mayor que la hoja que le precedió. El principal vertedero de la planta son las láminas foliares jóvenes,

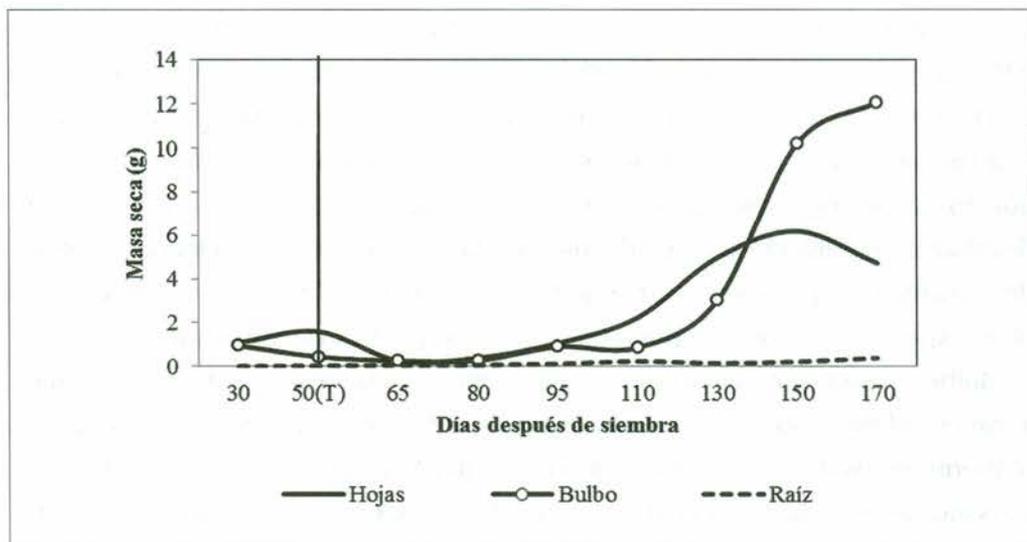
seguido por las vainas y, por último, el sistema radical. En esta etapa, las vainas se mantienen finas y se van acumulando a medida que aparecen hojas nuevas (Dogliotti et al., 2011).



**Figura 3.2.** Peso seco total por planta registrado en plantas de cebolla (*Allium cepa* L. hib. 'Yellow Granex') cultivadas en condiciones de campo en el trópico alto.

Cuando la planta, acorde con la oferta ambiental, recibe condiciones adecuadas para iniciar la formación del bulbo, la orientación de los asimilados disponibles para el crecimiento cambia de manera drástica. En esta segunda etapa cesa la aparición de hojas nuevas. Las láminas de las hojas recientemente emergidas culminan su crecimiento, pero no alcanzan un tamaño superior a las hojas que las precedieron. Las hojas que ya habían sido formadas y en las que aún no había emergido la lámina foliar, quedan sin formarlas. También se detiene la aparición y elongación de nuevos primordios radicales. Una vez iniciada la formación del bulbo, la gran mayoría de los fotoasimilados disponibles para el crecimiento de las plantas, se destina a la elongación celular y a la acumulación de reservas en la base (parte inferior de las vainas) de las 4-6 hojas más jóvenes de la planta, con el propósito de formar el bulbo. Antes del inicio de la bulbificación, cerca del 75% del incremento en masa fresca de la planta de una observación a la siguiente, está compuesta por el peso de las hojas. Posteriormente, cerca de la totalidad del crecimiento se debe al aumento de peso del bulbo (Dogliotti et al., 2011).

A partir del momento de trasplante, se registró un crecimiento en bulbos y raíces, hasta el momento de la cosecha. Sin embargo, desde 15 DDS se observó una disminución en el crecimiento de los bulbos y una reducción en la cantidad de masa seca acumulada en las hojas, como consecuencia de la maduración de las plantas. En los bulbos, la velocidad de la acumulación de masa seca se incrementa a partir de 110 DDS, lo cual coincide con un periodo posterior a la segunda aplicación de fertilizantes al suelo, realizada a los 88 DDS (Fig. 3.3).



**Figura 3.3.** Masa seca total por planta registrada en plantas de cebolla (*Allium cepa* L. hib. 'Yellow Granex') cultivadas en condiciones de campo en el trópico alto.

En el desarrollo de la actividad agrícola, se tiene gran interés en que una máxima cantidad de fotoasimilados se acumule en los órganos por cosechar. Sin embargo, existen límites a la porción de asimilados que puede ser desviada y acumulada en ellos, ya que las plantas necesitan dedicar una cantidad adecuada para los demás órganos, con el propósito de conservar la capacidad de producción. El equilibrio correcto entre la oferta y la demanda de asimilados de una planta tiene gran relevancia para optimizar la producción y la calidad, y se puede obtener a través de una adecuada relación fuente/vertedero (Peil & Gálvez, 2005). Conjuntamente, cuando esta relación es desfavorable, con frecuencia, se presentan alteraciones en el desarrollo de los órganos vertedero. La inadecuada relación fuente/vertedero puede deberse a una gran demanda de asimilados de los órganos por cosechar, por un exceso de crecimiento en ellos, o a una oferta

---

ambiental limitante en cuanto a radiación, lo que tendría como consecuencia la reducción de la fotosíntesis y, por lo tanto, de la producción de fotoasimilados (Challa, Heuvelink & Van Meeteren, 1995).

El bulbo en plantas de cebolla, es un órgano del que la planta se sirve para tolerar condiciones adversas. La falta de N o el déficit hídrico inducen el cese de la expansión de las hojas y si el fotoperiodo se encuentra en valores cercanos al crítico para el híbrido, estas condiciones pueden inducir la entrada temprana en la etapa de bulbificación, lo que favorece la migración de fotoasimilados hacia las vainas, por disminución del poder vertedero de las láminas foliares en crecimiento. Otra muestra de esta adaptación de las plantas de cebolla de bulbo a la tolerancia a condiciones de estrés, es la sensibilidad a la calidad de la luz, puesto que se ha evidenciado que cuando el valor de la relación rojo/rojo lejano disminuye, se adelanta la etapa de inicio de la bulbificación. Esta es una estrategia de la planta para percibir la cercanía de plantas vecinas de su misma especie o de otras especies. Debido a la poca habilidad competitiva de las plantas de cebolla de bulbo, su táctica para contrarrestar la competencia, es la tolerancia, expresada a través del proceso de formación del bulbo. Por tanto, esta disminución en los requerimientos de FPC (fotoperiodo crítico) frente a cambios en la calidad de luz y los indicadores de cercanía de otras plantas competidoras, son las herramientas que utiliza la planta de cebolla para tolerar o evitar la competencia mediante una bulbificación prematura (Dogliotti et al., 2011).

El patrón de asignación de masa seca puede modificarse durante el ciclo de un cultivo, debido a cambios en el poder vertedero de un órgano en particular, y a alteraciones en el número de vertederos que vayan apareciendo en la planta (Marcelis, 1994). Igualmente, el crecimiento potencial de un órgano vertedero podría definirse durante la etapa de división celular, en la fase inicial de desarrollo de este órgano (Patrick, 1988). La oferta ambiental puede ser determinante en la distribución a corto plazo de los fotoasimilados, como resultado de la respuesta del poder vertedero de los órganos individuales a los cambios en las condiciones externas, y, también, a largo plazo, a través del efecto que ejercen sobre el número de órganos vertedero que crecen en el vegetal (Marcelis, 1993a, 1993b). La relación entre el peso de tallos y de hojas, en el caso de las plantas hortícolas, tiene una gran importancia en la etapa de plantas jóvenes, en las cuales, la

---

relación tallo/hoja, generalmente, se incrementa con el incremento de la edad y tamaño de la planta (Nilwik, 1981). No obstante, en plantas adultas, la asignación de masa seca a tallos y hojas tiende a ser constante e independiente de la edad y tamaño de la planta (Schapendonk & Brouwer, 1984).

Purseglove (1992) encontró que las plantas de cebolla producen aproximadamente una hoja nueva por semana. Sin embargo, este autor no menciona la época en que se genera el número máximo de hojas. Por otro lado, Rey, Stahl, Antonin, y Newry (1974) reportaron que en el inicio de la formación de bulbos, la segunda y tercera hojas se secan mientras aparecen las hojas 8 a 13, y es en esta etapa cuando la planta alcanza su máxima altura. Al parecer, a esta edad, la planta puede tener de 10 a 12 hojas, momento en el que se registra la altura máxima de la planta. Heath y Holdsworth (1943) encontraron que el rendimiento del bulbo aumenta en relación con el incremento en la cantidad de material vegetativo producido antes de la formación de bulbos. Del mismo modo, Adjei-Twum (1980) observó una correlación positiva entre el número de hojas formadas antes de la formación de bulbos y el rendimiento del bulbo. También Mettananda y Fordham (1999) indicaron que el tamaño de la plántula al momento del trasplante, en términos de número de hojas, área foliar y peso total, sigue afectando el tamaño de la planta adulta hasta que alcanza su madurez.

Islam, Alam y Islam (2007), en las condiciones de Bangladesh, encontraron que el rendimiento del bulbo presenta una correlación positiva, estadísticamente significativa, con la altura de la planta al momento de la cosecha, el número de hojas por planta, el número de raíces y su longitud, diámetro, peso fresco y longitud de bulbo, pero no se presentó correlación con el porcentaje de contenido de materia seca por planta.

El rendimiento en materia seca de un cultivo, cuando las arvenses, las plagas, las enfermedades y las condiciones del suelo no son factores limitantes, y cuando el agua y los nutrientes están disponibles de manera suficiente, es el producto de la radiación absorbida por el dosel de las plantas, la eficiencia en la conversión de la radiación absorbida en masa seca, y la distribución de la materia seca entre los órganos por cosechar y las demás partes de la planta (Charles-Edwards, 1982).

---

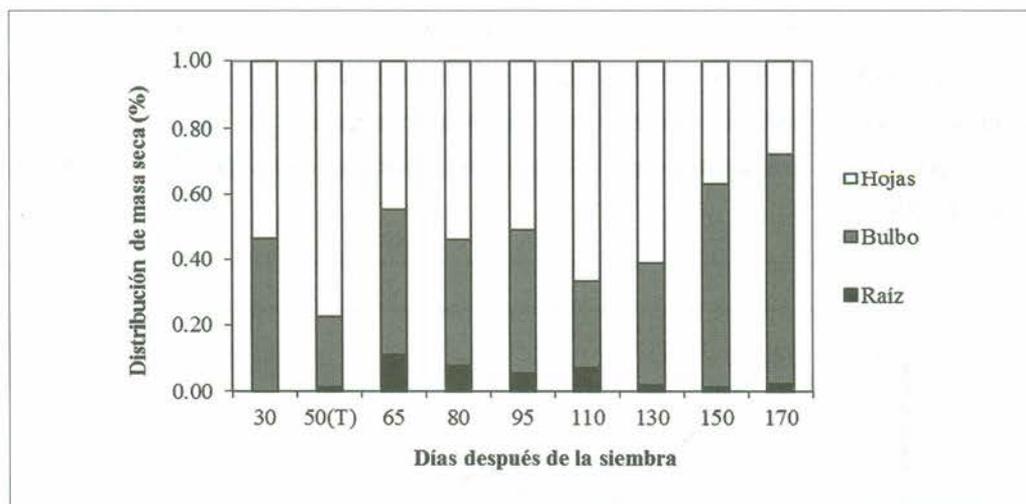
En cebolla, el cese de la aparición de nuevas hojas se produce con el inicio de la formación de bulbos. Este último se considera que ha tenido lugar cuando la relación de la formación de bulbos (es decir, la relación entre el diámetro máximo del bulbo y el diámetro mínimo cuello) presenta un valor superior a 2,0 (Brewster, 1982). En un cultivo de cebolla desarrollado en el Reino Unido, el inicio de la formación de bulbos se produjo a los 63 días después de emergencia (es decir, cuando se había alcanzado 513 grados día o 434 grados día efectivos), en el comienzo del crecimiento lineal. Después de esta etapa de desarrollo, las hojas continuaron su expansión por un tiempo, pero luego empezaron a morir y, como consecuencia, tuvo lugar una disminución progresiva del índice de área foliar hasta alcanzar un valor final de 0,9 aproximadamente (Tei, Scaife & Aikman, 1996).

Tei, Scaife y Aikman (1996) encontraron que en el crecimiento temprano de las plantas de cebolla, la fracción de materia seca asignada a las hojas fue alrededor del 73% del peso seco total de la planta. En el inicio de la formación de bulbos (63 DDE), las plantas asignan alrededor del 53% de la masa seca a las hojas y a los 85 DDE, la asignación de materia seca se dedica solo a los bulbos.

Entre 80-95 DDS, la asignación de masa seca a hojas y bulbos es casi equivalente; sin embargo, entre 110-130 DDS, la cantidad de materia seca en las hojas supera el porcentaje acumulado en los bulbos, lo cual coincide con un periodo de crecimiento acelerado del área foliar. Además, se debe recordar que a los 88 DDS se realizó una segunda fertilización, la cual tuvo un efecto sobre la acumulación y distribución de masa seca en los diferentes órganos. Por último, entre 150-170 DDS, el porcentaje de masa seca registrada en los bulbos supera el encontrado en las hojas, dado que en este periodo sucede la maduración de la planta, la cual se manifiesta en el agobio de la parte aérea por debilitamiento del cuello (Fig. 3.4). De esta manera, la pérdida de masa seca por pudriciones de las hojas que están en contacto con el suelo, se hace evidente.

El rendimiento de un cultivo está determinado por su capacidad de acumular biomasa en los órganos por cosechar. Un incremento proporcional de la biomasa destinada a estos órganos garantiza un incremento del rendimiento. Así, la asignación de masa seca a los diferentes órganos de la planta tiene un

papel fundamental en el rendimiento de las plantas cultivadas. Los asimilados, producidos a través de la fotosíntesis en los órganos fuente, pueden ser almacenados o distribuidos vía floema entre los diferentes órganos vertedero del vegetal. Para lograr un rápido crecimiento inicial de las plantas jóvenes, es importante un incremento importante del área foliar en esta fase, debido a que gran parte de la radiación solar incidente no es interceptada. Por tanto, en esta fase, una gran parte de los asimilados debe ser destinada a la formación de las hojas (Peil & Gálvez, 2005).

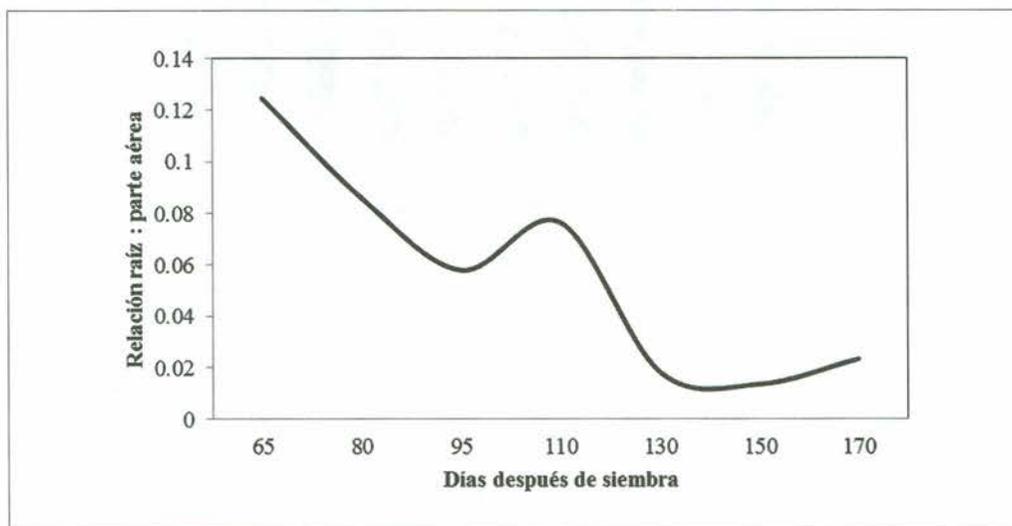


**Figura 3.4.** Asignación de masa seca a los diferentes órganos en plantas de cebolla (*Allium cepa* L.) hib. 'Yellow Granex' cultivadas en condiciones de campo en el trópico alto.

Se registró un descenso en los valores de esta relación desde el momento del trasplante hasta el de la cosecha, con un leve incremento entre 95-110 DDS, el cual fue resultado de la segunda fertilización al suelo, realizada a los 88 DDS (Fig. 3.5). El descenso en los valores durante casi todo el ciclo de crecimiento de las plantas de cebolla, se debe al incremento en la acumulación de masa seca por parte de hojas y bulbo, cuyos valores superan la cantidad de masa seca asignada a las raíces, se debe anotar que debido a que el trabajo se realizó en condiciones de campo, a pesar de los esfuerzos para extraer del suelo la mayoría de las raíces, algunas de ellas permanecían en el sustrato.

La distribución de materia seca entre los diferentes órganos de una planta, es la consecuencia de un conjunto ordenado de procesos metabólicos y de transporte

que determinan el flujo de fotoasimilados a través de un sistema fuente/vertedero. Las actividades implicadas en este proceso no son estáticas. Estas pueden cambiar a diario y a través de todo el ciclo de la planta (Patrick, 1988). Los asimilados, producidos por la fotosíntesis en los órganos fuente, pueden almacenarse o trasladarse, vía floema, a los diferentes órganos vertedero. En gran parte de las especies cultivadas, la sacarosa es el principal azúcar trasladado (Daie, 1985). Igualmente, los aminoácidos y ácidos orgánicos pueden desempeñar una función importante en la traslocación del carbono en el floema de los órganos vertedero (Richardson, Baker & Ho, 1984). La velocidad de traslocación de los fotoasimilados vía floema, es definida frecuentemente por gradientes de contenido de solutos o de turgencia potencial entre la fuente y los vertederos ubicados al final del floema (Patrick, 1988). La utilización y compartimentación de los asimilados en el vertedero son importantes para la manutención de estos gradientes (Peil & Gálvez, 2005).

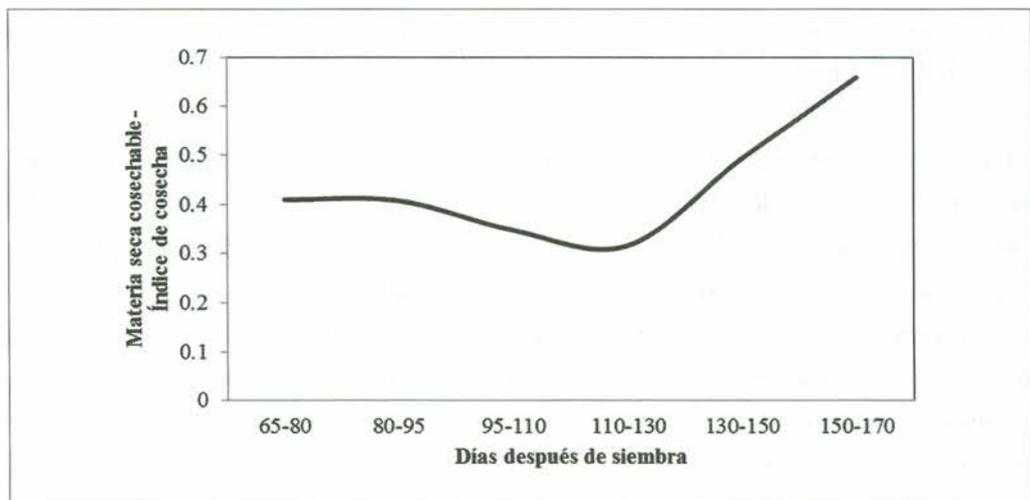


**Figura 3.5.** Relación alométrica raíz: parte aérea registrada en plantas de cebolla (*Allium cepa* L. hib. 'Yellow Granex') cultivadas en condiciones de campo en el trópico alto.

La distribución de masa seca entre las raíces y la parte aérea de las plantas puede definirse a través de un equilibrio funcional entre la actividad de las raíces (absorción de agua y nutrientes) y la actividad de la parte aérea (fotosíntesis). De esta manera, se debe entender que la relación entre la masa de las raíces y la masa de los órganos de la parte aérea es proporcional a la relación entre la actividad específica de la parte aérea y la de las raíces. Se ha encontrado también

que los factores que intensifican la actividad específica del sistema radical, tales como el suministro adecuado de agua o de macronutrientes (especialmente N), el aumento en el potencial hídrico y una temperatura óptima para el funcionamiento de las raíces, disminuyen la distribución proporcional de masa seca hacia las raíces (Liu & Stützel, 2004). Como compensación, los factores que estimulan la actividad específica de la parte aérea, como el aumento en la concentración de  $\text{CO}_2$ , en la intensidad luminosa o la duración del fotoperiodo, incrementan la distribución de materia seca a las raíces (Marcelis & De Koning, 1995).

La cantidad de masa seca asignada a la materia seca cosechable, que en cebolla corresponde al bulbo, presentó un descenso desde el momento del trasplante hasta el intervalo 110-130 DDS, puesto que las plantas debían desarrollar el área foliar para su crecimiento. A partir de este intervalo, se presenta el proceso de bulbificación, en el cual se asigna una gran cantidad de masa seca para el desarrollo del bulbo, como se observó en las figuras 3.1 y 3.2. Posteriormente, se presentó un incremento en la masa seca cosechable (bulbo), hasta el momento de la cosecha (Fig. 3.6), como consecuencia de la segunda aplicación de fertilizantes a los 88 DDS.



**Figura 3.6.** Masa seca cosechable o índice de cosecha registrada en plantas de cebolla (*Allium cepa* L. hib. 'Yellow Granex') cultivadas en condiciones de campo en el trópico alto.

El objetivo en el cultivo de cebollas es lograr una alta producción con un producto cosechado de alta calidad. Esto se logra mediante la participación de muchos

---

procesos relacionados con el crecimiento y desarrollo de las plantas. Principios ya establecidos, determinan la producción en muchas plantas cultivadas y algunos de ellos se han investigado en el género *Allium*. En estas plantas, la producción está definida por factores como la calidad de la luz absorbida por las hojas mientras se está produciendo la materia seca cosechable; la eficiencia con la cual la luz absorbida es convertida, mediante la fotosíntesis, en sacarosa; el coeficiente de conversión entre la sacarosa fotosintetizada y los constituyentes bioquímicos de la materia cosechada; la proporción de productos fotosintéticos a la fracción cosechable, y, por último, las pérdidas debidas a la respiración y las reducciones, luego de la ocurrencia de los procesos fotosintéticos y bioquímicos (Brewster, 2008).

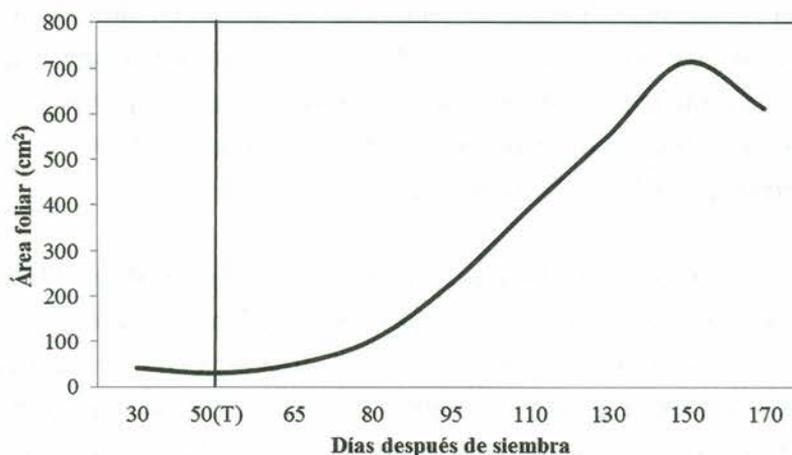
Una gran cantidad de asignación de masa seca a la materia seca cosechable en plantas de cebolla, tiene lugar hacia los bulbos. Cuando el 80 % de las plantas presenta debilitamiento del cuello, el bulbo representa alrededor del 80% del peso de la parte aérea. El peso del bulbo continuará incrementándose después de este estado, al igual que la proporción de peso de los bulbos en relación con la parte aérea. Se ha encontrado que dos semanas luego del debilitamiento del cuello de las plantas de cebolla, un promedio de 89% del peso seco de la parte aérea está compuesto por el peso del bulbo. En plantas de cebolla, el bulbo, por tanto, representa una alta proporción en el índice de cosecha o masa seca cosechable (Brewster, 2008).

En plantas de crecimiento determinado, como es el caso de la cebolla de bulbo, después de un periodo inicial de crecimiento, tiene lugar la iniciación del desarrollo 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. En estos cultivos, excepto durante el periodo de crecimiento inicial, las prácticas culturales, la selección de cultivares y el control climático, cuando es posible, deben tener como propósito que la máxima proporción de asimilados sea destinada a los órganos que se cosecharán (Peil & Gálvez, 2005).

### ***Variables relacionadas con el área foliar***

El área foliar mostró un incremento en su valor desde el trasplante hasta 150 DDS, y posteriormente se observó un descenso (Fig. 3.7). Este descenso ocurrió en el

momento en que las plantas empezaban su maduración y, por tanto, algunas de las hojas más adultas se desprendían como consecuencia de su contacto con el suelo. La hoja es la superficie de intercambio entre la planta y el ambiente aéreo. También es el lugar donde se realiza la fotosíntesis. La dimensión de estos intercambios y la actividad fotosintética están relacionados de manera directa con el área foliar (Martín, Soto, Rivera & Rentería, 2006). El área foliar alcanzada por una planta durante el transcurso de su fenología, es un registro indispensable para la calibración, la adaptación y, en general, para la aplicación racional de los modelos de simulación agroambientales. Se sabe que la dimensión del área foliar define la capacidad de la cubierta vegetal para interceptar la radiación fotosintéticamente activa (RFA), la cual es la fuente primaria de energía utilizada por las plantas para la elaboración de tejidos y compuestos alimenticios (Warnock, Valenzuela, Trujillo, Madriz & Gutiérrez, 2006). Por estas razones, la cuantificación de este parámetro reviste gran importancia en cultivos de cebolla de bulbo, dada la morfología tubular de sus hojas y su orientación erecta.



**Figura 3.7.** Área foliar por planta registrada en plantas de cebolla (*Allium cepa* L. hib. 'Yellow Granex') cultivadas en condiciones de campo en el trópico alto.

La radiación incidente capturada por las plantas de cebolla de bulbo es dependiente principalmente de la cuota de la RFA y del área foliar que tenga el cultivo durante la bulbificación. La RFA incidente es un factor ambiental dependiente de la localidad en la que se desarrolla el cultivo y de la época del año en la que se inicie la formación del bulbo, que, a su vez, depende del

---

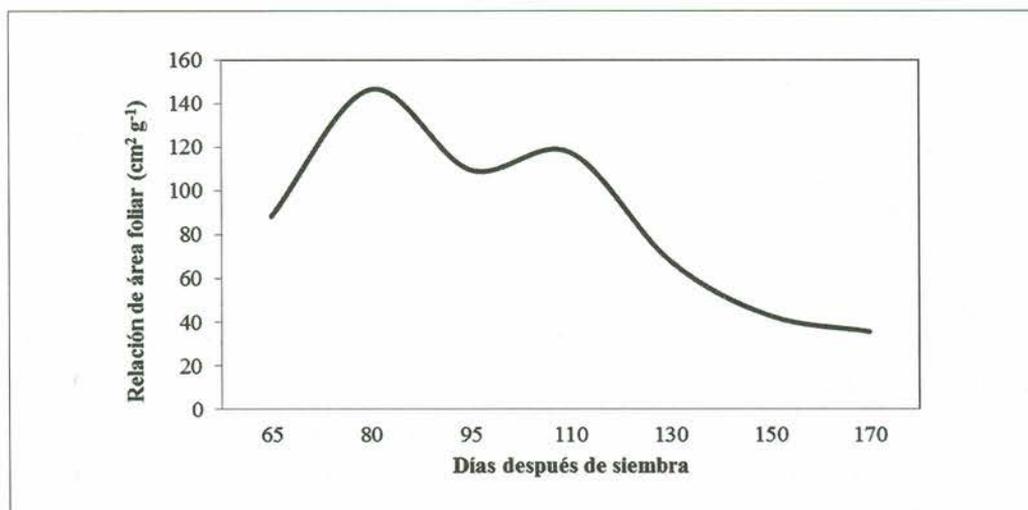
material vegetal que se esté cultivando. Por otro lado, el crecimiento del área foliar de las plantas de cebolla cesa al inicio de la bulbificación, momento en el que el cultivo alcanza su índice de área foliar (IAF) máximo. El IAF del cultivo se reduce progresivamente desde el inicio de la bulbificación hasta la maduración del bulbo. Se debe tomar en consideración que el valor del IAF al inicio de la bulbificación es una de las variables con mayor efecto sobre el rendimiento final del cultivo y es un factor altamente dependiente de la temperatura, el suministro de agua y de nutrientes en la etapa de desarrollo y crecimiento de las hojas, y fundamentalmente, depende también de la duración de este periodo (Dogliotti et al., 2011).

Inicialmente, las hojas recientemente desplegadas se comportan más como un vertedero, que atrae fotoasimilados procedentes de otras hojas, hasta que alcanzan alrededor del 30 % de su tamaño definitivo, momento en el cual la importación de asimilados disminuye gradualmente y la hoja pasa de importar a exportar carbono (Ho et al., 1984). Cuando la hoja ha alcanzado su máxima expansión y al tiempo se presenta la máxima actividad fotosintética, es fundamentalmente un órgano fuente, y el balance de carbono la convierte, ante todo, en órgano exportador. Finalmente, durante la fase de senescencia se produce una exportación intensiva de carbono de la hoja, acompañada por un descenso gradual de la actividad del aparato fotosintético (Dale & Milthorpe, 1983).

La relación de área foliar (RAF) mostró un descenso a partir de 80 DDS hasta el momento de la cosecha, con un leve incremento a los 110 DDS, el cual fue el resultado de la toma de nutrientes aplicados en la segunda fertilización de las plantas, a los 88 DDS (Fig. 3.8). Este índice sugiere que la cantidad de masa seca producida por la planta completa por unidad de área foliar, disminuyó a lo largo del ciclo de las plantas.

La RAF es el área de superficie fotosintética por unidad de peso seco de una planta. Es una medida de la eficiencia con la que una planta despliega sus recursos fotosintéticos. El valor de este índice se incrementa, por lo general, cuando las plantas están expuestas a una intensidad de luz baja (Allaby, 1998). La tasa de crecimiento relativo (TCR) es el producto de la tasa de asimilación neta (TAN) y la LAR, mientras que la TAN es en gran medida el resultado de la ganancia de carbono

mediante la fotosíntesis y de las pérdidas de carbono mediante la respiración, la exudación y la volatilización, expresadas por unidad de área. La RAF, por su parte, es el producto de otros componentes morfológicos que señalan la fracción del peso seco total de la planta que se aloja en las hojas (Poorter & Remkes, 1990). El valor de la LAR es un factor muy útil para relacionar la fotosíntesis con los fotosintatos utilizados en la respiración en el interior de una planta, por tanto, ofrece información acerca del balance de energía disponible de una planta para su metabolismo. Con base en estos argumentos y en la información presentada en las figuras 3.2 y 3.7, es posible inferir que el descenso en la RAF que tuvo lugar luego de 80 DDS, se debió al incremento en la acumulación de masa seca en las plantas, más que al incremento en el área foliar, dado que ambos parámetros presentaron una tendencia creciente.

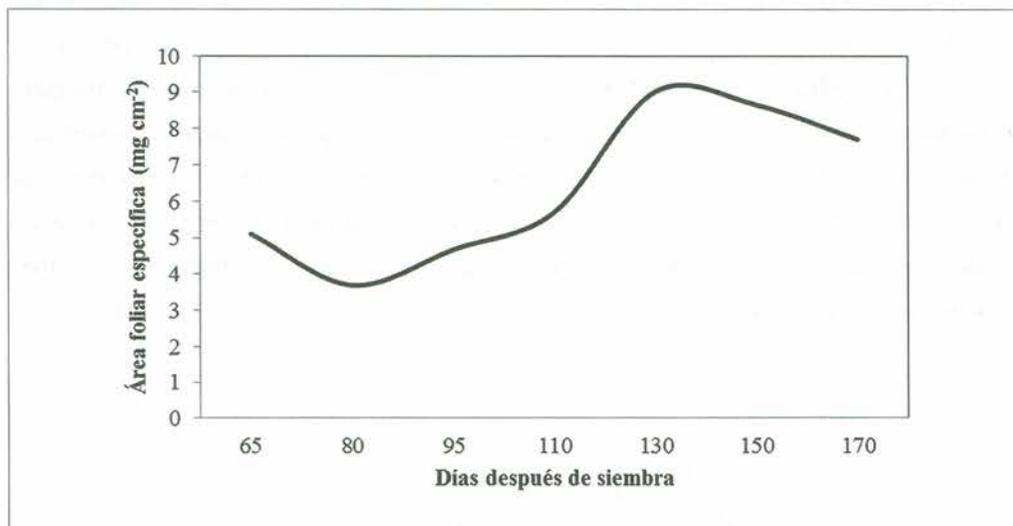


**Figura 3.8.** Relación de área foliar registrada en plantas de cebolla (*Allium cepa* L. hib. 'Yellow Granex') cultivadas en condiciones de campo en el trópico alto.

El valor del área foliar específica presentó un incremento hasta 130 DDS y luego descendió hasta el momento de la cosecha (Fig. 3.9). Este comportamiento de la curva coincidió con un descenso en los contenidos de todos los nutrientes evaluados en las hojas, con excepción del Zn y el S.

El área foliar específica (AFE) es el cociente entre el área media de las hojas y el peso de las hojas. Puesto en otros términos, es una medida del espesor de las hojas, con valores altos de esta relación en hojas delgadas con mucha área por

poca unidad de peso (Rodríguez & Leihner, 2006). Con esta variable se puede inferir parcialmente el comportamiento del uso de fotoasimilados en las hojas, si se están acumulando en ellas o si están siendo redistribuidos a los órganos vertedero.



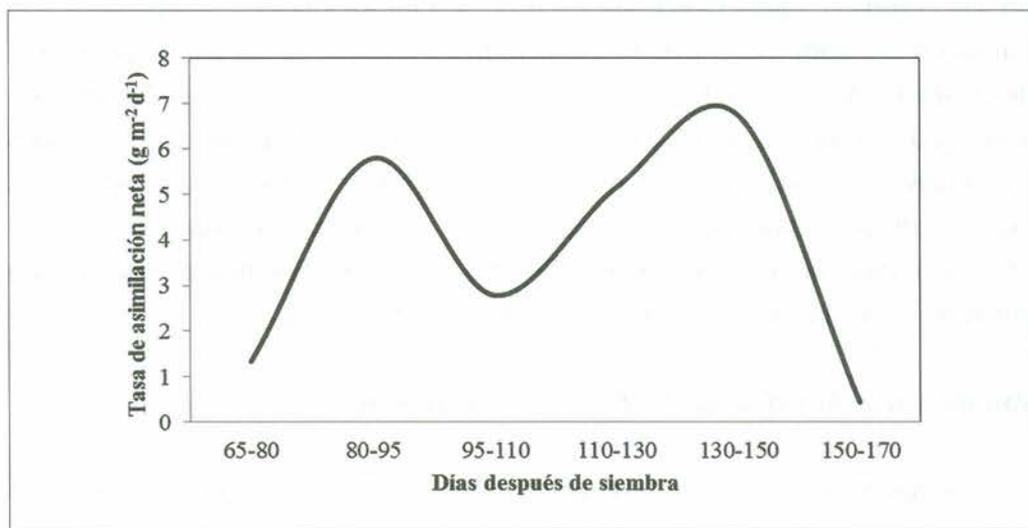
**Figura 3.9.** Área foliar específica registrada en plantas de cebolla (*Allium cepa* L. hib. 'Yellow Granex') cultivadas en condiciones de campo en el trópico alto.

El riego es un factor determinante en cultivos de cebolla de bulbo, puesto que Khan, Imran y Chattha (2005) encontraron, en las condiciones de Pakistán, que una frecuencia de riego de cinco días en los materiales 'Swat-1' y 'Phulkara', incrementa la altura de las plantas, el peso seco total por planta y el número de hojas por planta. El valor de esta última variable se redujo en la medida que se incrementaba el intervalo en que se aplicaba el riego.

La TAN mostró los valores máximos en los intervalos entre 80-95 y 130-150 DDS. El primer pico en la curva coincidió con la recuperación de las plantas luego del trasplante y el desarrollo del área foliar, mientras que el segundo pico se debió a la absorción de los nutrientes aplicados en la segunda fertilización (88 DDS). A partir del intervalo 130-150 DDS hasta la cosecha, el valor de la TAN disminuyó como consecuencia de la maduración de las plantas (Fig. 3.10).

El rendimiento del cultivo de cebolla depende de la tasa de crecimiento del bulbo durante el periodo de bulbificación y de la duración de la planta durante este

tiempo. Se observó que desde el momento en que se inicia la bulbificación, la mayoría de los fotoasimilados que se encontraban a disposición, se orientaron hacia el crecimiento del bulbo. De esta manera, la tasa de crecimiento del bulbo depende de la TAN, durante el lapso de formación del bulbo y del factor de conversión de azúcares simples en masa seca acumulada en el bulbo. La TAN depende, a su vez, de la cuantía de la radiación capturada por las láminas foliares y de la eficiencia con que esa luz se utiliza en la producción de fotoasimilados y finalmente para el crecimiento del bulbo. La eficiencia de uso de la luz depende del valor de la temperatura media del aire. La cebolla, por ser una planta del grupo C3, tiene un rango óptimo de temperatura para la fotosíntesis neta entre 19-22 °C. A valores de temperatura por fuera de este rango, la EUL (eficiencia en el uso de la luz) disminuye, puesto que, como sucede en todas las plantas cultivadas, la EUL disminuye de manera inversamente proporcional a la intensidad de radiación. Por otro lado, factores causantes de estrés vegetal como el déficit hídrico o el desbalance nutricional, también afectan negativamente la EUL (Dogliotti et al., 2011).



**Figura 3.10.** Tasa de asimilación neta (TAN) registrada en plantas de cebolla (*Allium cepa* L. hib. 'Yellow Granex') cultivadas en condiciones de campo en el trópico alto.

En las condiciones de Nigeria, Ibrahim (2010) encontró que, a partir de la cuarta semana después del trasplante (SDT) y entre 5 a 8 SDT, la producción de hojas en cebolla aumentó de 6 a 11, durante un periodo cercano a las cinco semanas, lo que indica que la planta de cebolla produjo un promedio de una hoja por

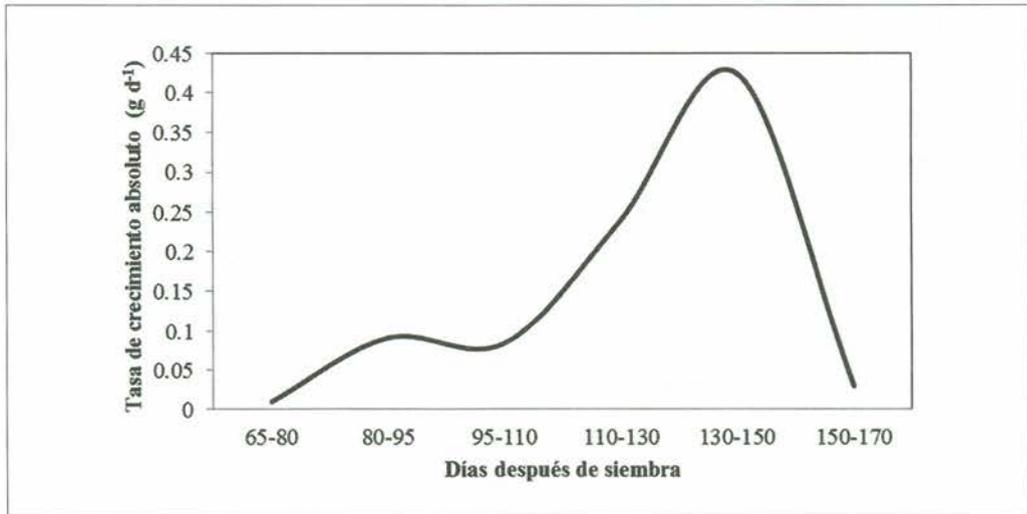
---

semana. También se constató que en la mayoría de las plántulas trasplantadas, la cantidad máxima de hojas producidas fue de 12, lo que sucedió entre 9 y 14 SDT, mientras que la altura máxima de la planta (69 cm) tuvo lugar entre el 8 y el 11 SDT. Por su parte, Babatola y Lawal (2000) observaron que la altura de la planta varió de 24 a 49 cm entre las 4 y 12 SDT, mientras que el número de hojas varió de 3 a 9 en el mismo periodo. Del mismo modo, Umar et al. (2000) encontraron que la altura de la planta osciló entre 37 y 49 cm a los 40 a 60 DDT, y el número correspondiente de las hojas era 8,3 a 8,9 en ese periodo.

La medida en que el dosel absorbe la radiación disponible depende no solo del índice de área foliar, sino también de otras características tales como el ángulo de la hoja y la arquitectura de la parte aérea (Russell, Jarvis, & Monteith, 1989; Guiducci, Antognoni & Benincasa, 1992). La eficiencia en el uso de la radiación absorbida puede depender de la tasa fotosintética, de la intensidad de la fotorrespiración y de la respiración, o de alguna limitación en la demanda de los órganos vertedero. En otras palabras, la eficiencia de conversión es el resultado de una compleja interacción entre los procesos fotoquímicos y bioquímicos, y el transporte de asimilados. Una forma común de medirla es calcular la pendiente de la relación lineal entre la producción de materia seca acumulada y la radiación absorbida acumulada por el dosel del cultivo (Gosse et al., 1986). Las relaciones cuantitativas para la asignación de materia seca entre raíces, hojas y tallos y los órganos de almacenamiento, son en su mayoría empíricas (Marcelis, 1993c), pero un conocimiento aproximado de estas relaciones también es crucial para entender el comportamiento fisiológico de un cultivo.

### ***Variables relacionadas con las tasas de crecimiento***

Los valores registrados para la tasa de crecimiento absoluto (TCA) mostraron un aumento desde el trasplante hasta el intervalo 130-150 DDS, para luego descender hasta el momento de la cosecha (Fig. 3.11). Este comportamiento en los valores de la curva corresponde a un patrón normal encontrado en muchas plantas para este parámetro; sin embargo, en este caso, este incremento fue la consecuencia de la reacción de las plantas a la toma de fertilizantes aplicados a los 88 DDS.

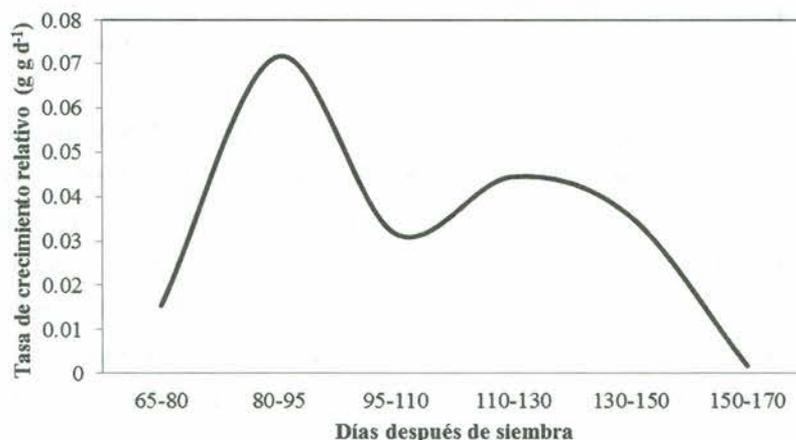


**Figura 3.11.** Tasa de crecimiento absoluto registrada (TCA) en plantas de cebolla (*Allium cepa* L. hib. 'Yellow Granex') cultivadas en condiciones de campo en el trópico alto.

La TCR presentó su mayor valor en el rango de 80-95 DDS y luego tuvo un segundo incremento a los 110-130 DDS (Fig. 3.12), con lo cual se puede asumir que el valor máximo de la TCR tiene lugar después de que las plantas han restablecido su sistema radical y han desarrollado el crecimiento de su área foliar, lo cual sucede entre 30-45 DDS. El segundo incremento en los valores de la curva durante el ciclo del cultivo sucede como consecuencia de la segunda fertilización al suelo. De esta manera es posible inferir que la segunda fertilización tuvo un efecto positivo en el restablecimiento del crecimiento en las plantas de cebolla de bulbo en desarrollo, pero el valor del incremento no alcanzó los valores que se registraron en los estados iniciales del crecimiento, después del trasplante. El concepto de TCR se define como el aumento en la cantidad de masa seca por unidad de biomasa y tiempo. Durante sus primeros estadios, el crecimiento suele tener una dinámica exponencial y suele reflejar diferencias significativas entre las diferentes especies vegetales (Villar et al., 2004)

Las velocidades de los diferentes elementos de los tejidos se representan en relación con su distancia desde el ápice, para ofrecer un patrón espacial de las tasas de crecimiento. La tasa de crecimiento aumenta con la posición en la zona de crecimiento y, por otro lado, se registra un valor constante en la base de la zona de crecimiento. La tasa de crecimiento final es la pendiente constante final de la trayectoria de crecimiento. La TCR ofrece información sobre la localización

y la magnitud de la tasa de extensión y se puede usar para cuantificar los efectos en la variación del entorno sobre el patrón de crecimiento (Taiz & Zeiger, 2010). Luego de la emergencia, las plantas de cebolla presentan una baja TCR y su parte aérea formada por hojas cilíndricas orientadas de manera vertical, lo que las hace poco competitivas. Así que las plantas de cebolla de bulbo son superadas fácilmente por las arvenses. El sistema radical presenta baja densidad de raíces. Los estomas se cierran y la fotosíntesis se reduce con una disminución mínima del potencial hídrico de la hoja. Por otro lado, las plantas de cebolla parecen ser capaces de sobrevivir periodos largos de bajo suministro de agua y pueden llegar a bulbificar prematuramente en respuesta al estrés hídrico (Brewster, 2008).



**Figura 3.12.** Tasa de crecimiento relativo (TCR) registrada en plantas de cebolla (*Allium cepa* L. hib. 'Yellow Granex') cultivadas en condiciones de campo en el trópico alto.

Se ha indicado que la distribución de masa seca entre los órganos vertedero es regulada inicialmente por el poder vertedero de estos órganos (Verkleij & Challa, 1988). Por su parte, Wolswinkel (1985) define el concepto *poder vertedero* como la capacidad competitiva de un órgano vertedero para importar los fotoasimilados. El autor propone la capacidad potencial de un vertedero para acumular los fotoasimilados, como un parámetro para cuantificar el poder vertedero del órgano. Esta capacidad potencial refleja la capacidad intrínseca del propio vertedero para atraer o recibir asimilados, y se convierte en un determinante crítico del crecimiento del órgano (Ho, 1988). Con más exactitud, el poder vertedero puede definirse como la capacidad potencial para atraer asimilados al

---

floema de la zona próxima al vertedero y, a partir de ahí, transportarlos hasta las células del órgano vertedero (Wolswinkel, 1985). Una estimación apropiada es considerar la ganancia neta de carbono por el órgano vertedero y la pérdida de carbono debido a su respiración (Ho, 1988). La aptitud potencial para acumular asimilados o la demanda potencial de estos en un órgano vertedero pueden cuantificarse mediante la tasa potencial de crecimiento del vertedero, es decir, mediante las tasas de crecimiento, cuando el abastecimiento de fotoasimilados no es un factor limitante (Ho, 1988). Bajo esta perspectiva, la distribución de materia seca a un órgano viene determinada por poder vertedero relativo al poder vertedero total del conjunto de órganos de la planta (Peil & Gálvez, 2005).

Las tasas de crecimiento de la planta y de los órganos vertedero se incrementan con la exposición, hasta cierto límite, a un aumento en la temperatura. Esto permite una reducción del periodo de crecimiento de los órganos vertedero y una cosecha más temprana (Marcelis, 1993a). El incremento de la temperatura incentiva la actividad metabólica de los órganos vertedero, con lo que se amplía el flujo de carbono y agua hacia estos (Pearce, Grange & Hardewick, 1993). De modo que el poder vertedero de cada órgano aumenta proporcionalmente con la elevación de la temperatura, con lo que crece la asignación de biomasa hacia ese órgano. No obstante, algunas hortalizas cultivadas durante un periodo prolongado en condiciones de alta temperatura, presentan una disminución en la cantidad de órganos vertedero; sin embargo, la acumulación de masa seca en ellos, a largo plazo, no se ve afectada de forma significativa (Marcelis, 1993a).

Poorter, Lambers y Evans (2014) reportan que hay diferentes maneras de expresar los datos biológicos, en relación con la fotosíntesis. El uso del área foliar ha sido un método muy útil. Sin embargo, diferentes preguntas requieren diferentes enfoques, y como tal, no existe una única *mejor* forma de expresión de la información en cada situación. A menudo, una mejor comprensión del sistema se puede obtener mediante el uso de diversas formas de normalización. Los modelos biológicos son más importantes que las consideraciones estadísticas. Los modelos que hacen relación a la fijación de carbono, al supuesto del contenido de carbono en la planta completa, a la tasa de fotosíntesis por unidad de masa de las hojas o a la masa seca total, son factores explicativos importantes. De hecho, la expresión de la fotosíntesis por unidad de masa no es un elemento estadístico. Es importante

---

destacar, que a menudo la variación en el área foliar efectiva (AFE) representa una gran parte de la variación en las tasas de crecimiento, y en las correlaciones de masa en diferentes especies. Además, se hace necesaria una visión clara de la interdependencia de la multitud de rasgos fisiológicos y morfológicos que las plantas optimizan para tener éxito en un entorno determinado.

## Referencias

- Adjei-Twum, D. C. (1980). The influence of bulb size and bulb cutting on the growth and yield of shallot (*Allium cepa* var. *Aggregatum* G. Don) in Ghana. *Journal of Horticultural Science*, 55 (2), 139-143.
- Allaby, M. (1998). *Leaf-area ratio. A Dictionary of Plant Sciences*. Retrieved from: <http://www.encyclopedia.com/doc/1O7-leafarearatio.html>
- Babatola, L. A. & Lawal, O. L. (2000). Comparative yield and storability of two tropical onion (*Allium cepa* L.) cultivars under different storage structures. In *Proceedings of 18<sup>th</sup> Horticultural Society of Nigeria Conference*, (pp. 2), IAR/ABU, Zaria, May 28<sup>th</sup>- 1<sup>st</sup> June.
- Brewster, J. L. (1982). Growth, dry matter partitioning and radiation interception in an overwintered bulb onion (*Allium cepa* L.) crop. *Annals of Botany* 49, 609-617.
- Brewster, J. L. (2008). *Onions and other vegetable alliums*. UK: CABI. 454 p.
- Castro, H. E., Cely, G. E. & Vásquez, S. N. (2009). *Criterios técnicos para un manejo eficiente del riego en cebolla de bulbo*. Tunja, Colombia: Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Colección Investigación UPTC No. 23. 187 p.
- Challa, H., Heuvelink, E. & Van Meeteren, U. (1995). Crop growth and development. Long-term responses. Crop growth. In J. C. Bakker, G. P. A. Bot, H. Challa & van de Braak, N. J. (Eds.). *Greenhouse climate control: An integrated approach*. (p. 62-84). Wageningen: Wageningen Pers.

- 
- Charles-Edwards, D.A. (1982). *Physiological determinants of crop growth*. London: Academic Press. 161 p.
- Daie, J. (1985). Carbohydrate partitioning and metabolism in crops. *Horticultural Review* 7, 69-108.
- Dale, J. E. & Milthorpe, F. L. (1983). General features of the production and growth of leaves. In J. E. Dale & F. L. Milthorpe, *The growth and functioning of leaves*. (p. 151-178). Cambridge: Cambridge University Press.
- De Mason, D.A. (1990). Morphology and anatomy of *Allium*. In H. D. Rabinowitch & J. L. Brewster (eds). *Onions and Allied Crops*, Vol. 1 (p. 27-5). Boca Raton, Florida: CRC Press.
- Dogliotti, S., Colnago, P., Galván, G. & Aldabe, L. (2011). *Bases fisiológicas del crecimiento y desarrollo de los principales cultivos hortícolas. Tomate (Lycopersicon esculentum), papa (Solanum tuberosum) y cebolla (Allium cepa)*. Uruguay: Facultad de Agronomía, Universidad de la República. 85 p.
- Gosse, G., Varlet-Grancher, C., Bonhomme, R., Chartier, M., Allirand, J. M. & Lemaire, G. (1986). Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie* 6(1), 47-56.
- Guiducci, M., Antognoni, A. & Benincasa, P. (1992). Effect of water availability on leaf movement, light interception and light utilization efficiency in several field crops. *Rivista di Agronomia*, 27(4), 392-397.
- Heath, O.V.S. & Holdsworth, M. (1943). Bulb formation and flower production. *Nature*, 152, 334-335.
- Ho, L. C. (1988). Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. *Annual Review of Plant Physiology*, 39, 355-378.

- 
- Ho, L. C., Hurd R. G., Ludwing, L. J., Shaw, A. F., Thorneley, J. H. M. & Withers, A. C. (1984). Changes in photosynthesis, carbon budget and mineral content during the growth of the first leaf of cucumber. *Annals of Botany* 54 (1), 87-101.
- Hunt, R. (1990). *Basic growth analysis: plant growth analysis for beginners*. London: Unwin Hyman. 112p.
- Ibrahim, N. D. (2010). Growth and yield of Onion (*Allium cepa* L.) in Sokoto, Nigeria. *Agriculture and Biology Journal of North America* 1(4), 556-564.
- Islam, M. K., Alam, M. F. & Islam, A. K. M. R. (2007). Growth and yield response of onion (*Allium cepa* L.) genotypes to different levels of fertilizers. *Bangladesh Journal of Botany* 36(1), 33-38.
- Khan, M. U. H., Imran, M. & Chattha, T. H. (2005). Effect of irrigation intervals on growth and yield of onion cultivars Swat-1 and Phulkara. *Journal of Applied Sciences Research* 1(2), 112-116.
- Liu, F. & Stützel, H. (2004). Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to drought stress. *Scientia Horticulturae* 102, 15-27.
- Marcelis, L. F. M. (1993a). Effect of assimilate supply on the growth of individual cucumber fruits. *Physiologia Plantarum* 87, 313-320.
- Marcelis, L. F. M. (1993b). Fruit growth and biomass allocation to the fruits in cucumber. 1. Effect of fruit load and temperature. *Scientia Horticulturae* 54, 107-121.
- Marcelis, L. F. M. (1993c). Simulation of biomass allocation in greenhouse crops - A review. *Acta Horticulturae* 328, 49-67.
- Marcelis, L. F. M. (1994). *Fruit growth and dry matter partitioning in cucumber*. Horticulture PhD thesis. Wageningen: Wageningen Agricultural University. 173p.

- 
- Marcelis, L. F. M. & De Koning, A. N. M. (1995). Biomass partitioning in plants. Crop growth. In J. C. Bakker, G. P. A. Bot, H. Challa & Van de Braak (eds). *Greenhouse climate control: an integrated approach* (p. 84-92). Wageningen: Wageningen Academic Publishers.
- Marín, D. (1989). Análisis de crecimiento en *Canavalia ensiformis* (L.) DC. bajo condiciones de campo. *Revista de la Facultad de Agronomía LUZ* 15, 1-16.
- Martín, G. M., Soto, F., Rivera, R. & Rentería, M. (2006). Estimación de la superficie foliar de la *Canavalia ensiformis* a partir de las medidas lineales de sus hojas. *Cultivos Tropicales*, 27(4), 77-80.
- Mettananda, K. A. & Fordham, R. (1999). The effects of plant size and leaf number on the bulbing of tropical short day onion cultivars (*Allium cepa* L.) under controlled environments in the United Kingdom and tropical field conditions in Sri Lanka. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 74, 622-631.
- Nilwik, H. J. M. (1981). Growth analysis of sweet pepper (*Capasicum annuum* L.). I. Influence of irradiance and temperature under glasshouse conditions in winter. *Annals of Botany* 48(2), 129-136.
- Patrick, J. W. (1988). Assimilate partitioning in relation to crop productivity. *Hortscience* 23, 33-40.
- Pearce, B. D., Grange, R. I. & Hardewick, K. (1993). The growth of young tomato fruit. I. Effects of temperature and irradiance on fruit grown in controlled environments. *Journal of Agricultural Science* 68, 1-11.
- Peil, R. M. y Galvez, J. L. (2005). Reparto de materia seca como factor determinante de la producción de las hortalizas de fruto cultivadas en invernadero. *Revista Brasileira de Agrociência* 11(1), 5-11.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C.,

- 
- Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., De Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., van der Heijden, M.G.A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S. y Cornelissen, J.H.C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61, 167-234.
- Philrice. (2010). *Onion*. Retrieved from [http://pinoyrkb.com/main/vegetable-production-guides/doc\\_download/1025-onion](http://pinoyrkb.com/main/vegetable-production-guides/doc_download/1025-onion)
- Poorter, H., Lambers, H. & Evans, J.R. (2014). Trait correlation networks: a whole-plant perspective on the recently criticized leaf economic spectrum. *New Phytologist* 201, 378–382.
- Poorter, H., Anten, N. & Marcelis, L. F. M. (2013). Physiological mechanisms in plant growth models: do we need a supra-cellular systems biology approach? *Plant, Cell & Environment* 9, 1673-1690.
- Poorter, H., Bühler, J., Van Dusschoten, D., Climent, J. & Postma, J. A. (2012). Pot size matters: a meta-analysis of the effects of rooting volume on plant growth. *Functional Plant Biology* 39, 839-850.
- Poorter, H. & Remkes, C. (1990). Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83, 553-559.
- Purseglove, J. W. (1992). *Tropical Crops: Monocotyledon*, (revised ed.). UK: Longman Scientific and Technical. 607 p.
- Quintero, N. & Correa, C.R. (2011). Comparación de técnicas experimentales para la medición del crecimiento vegetal. *Revista Nacional de Investigación – Memorias* 9(15), 81-94.
- Rey, C., Stahl, J., Antonin, P. & Newry, G. (1974). Stades reprès de l'oignon de semis. *Revue Suisse de Viticulture, arboriculture et Horticulture* 6, 101-104.

- 
- Richardson, P. T., Baker, D. A. & Ho, L. C. (1984). Assimilate transport in cucurbits. *Journal of Experimental Botany* 35, 1575-1581.
- Rodríguez, W. & Leihner, D. (2006). *Análisis del crecimiento vegetal* (1 ed.). Volumen 7, serie Fisiología de la producción de los cultivos tropicales. San José, Costa Rica: Editorial Universidad de Costa Rica. 37 p.
- Russell, G., Jarvis, P. G. & Monteith, J. L. (1989). Absorption of radiation by canopies and stand growth. In G. Russell, B. Marshall & P. G. Jarvis (eds.). *Plant canopies*. Society for Experimental Biology Seminar Series, No. 31 (p. 21-39). Cambridge: Cambridge University Press.
- Schapendonk, A.H.C.M. & Brouwer, P. (1984). Fruit growth of cucumber in relation to assimilate-supply and sink activity. *Scientia Horticulturae* 23, 21-33.
- Taiz, L. & Zeiger, E. E. (2010). *Plant Physiology* (5 ed.). Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers. 782p.
- Tei, F., Scaife, A. & Aikman, D. P. (1996). Growth of lettuce, onion, and red beet. I. Growth analysis, light interception, and radiation use efficiency. *Annals of Botany* 78, 633-643.
- Umar, M. S., Muoneke, C. O. & Magaji, M. D. (2000). Influence of intra-row spacing and Mulch material on some soil physical properties, weed control, growth and yield of irrigated onion (*Allium cepa* L). *Journal of Agriculture and Environment* 2, 81-91.
- Venus, J. C. & Causton, D. R. (1979). Plant growth analysis: a re-examination of the methods of calculation of relative growth and net assimilation rates without using fitted functions. *Annals of Botany* 43, 633-638.
- Verkleij, F. N. & Challa, H. (1988). Diurnal export and carbon economy in an expanding source leaf of cucumber at contrasting source and sink temperature. *Physiologia Plantarum* 74, 284-293.

- 
- Villar, R, Ruiz-Robledo, J., Quero, J. L., Poorter, H., Valladares, F. & Marañón, T. (2004). Tasas de crecimiento en especies leñosas: Aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En F. Valladares. (2004). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. (191-227). Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF.
- Warnock, R., Valenzuela, J., Trujillo, A., Madriz, P. & Gutiérrez, M. (2006). Área foliar, componentes del área foliar y rendimiento de seis genotipos de caraota. *Agronomía Tropical*, 56(1), 21-42.
- Wolswinkel, P. (1985). Phloem unloading and turgor-sensitive transport: Factors involved in sink control of assimilate partitioning. *Physiologia Plantarum* 65, 331-339.