

CÁTEDRA DE FISIOLÓGÍA VEGETAL
CURSO DE FISIOLÓGÍA VEGETAL 2011
CINÉTICA DEL CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS

Ing. Agr. Daniel O. Giménez ⁽¹⁾ e Ing. Agr. José Beltrano ⁽²⁾

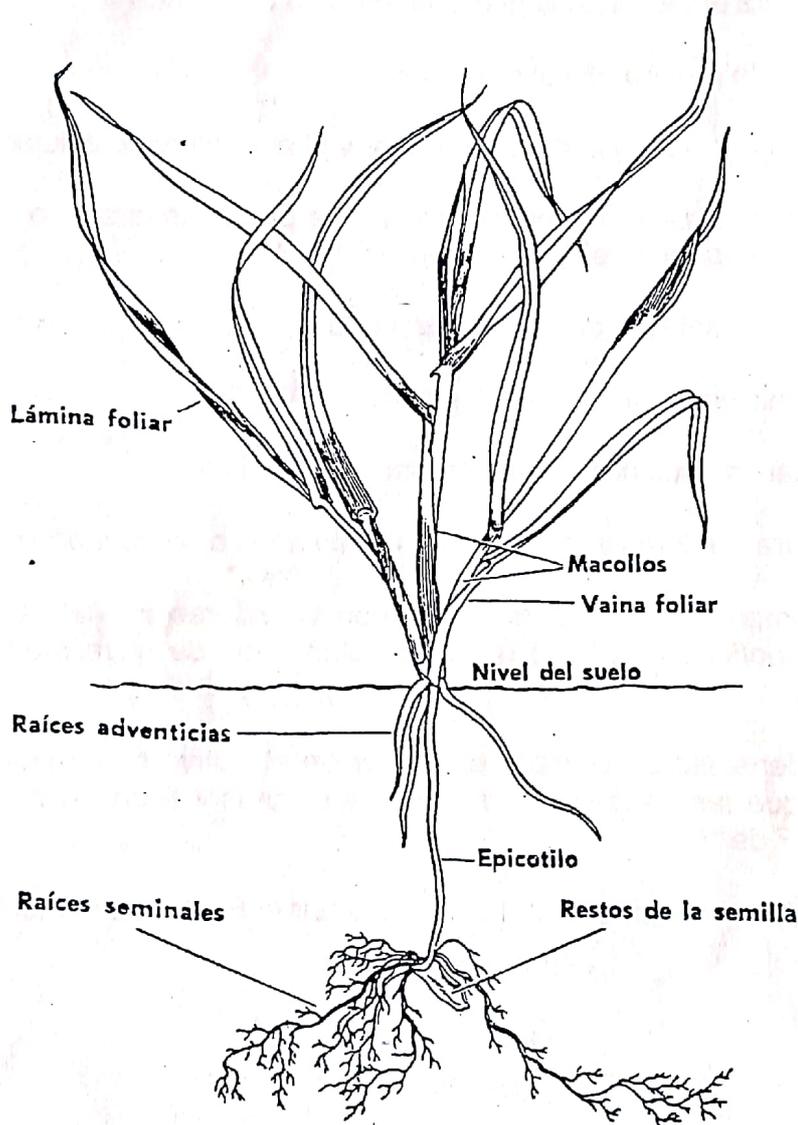


Fig 2.4. Planta joven de gramínea cuya base ha sido elevada a nivel del suelo por alargamiento del epicotilo. Las raíces seminales y adventicias se ven con claridad. (Thomas y Davies, 1964).

(1) Profesor Adjunto; (2) Profesor Titular de la Cátedra de Fisiología Vegetal

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS Y FORESTALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA,

1. INTRODUCCION

Uno de los atributos más notables de las plantas y de todos los seres vivos, es la capacidad que poseen de crecer. La síntesis continua de sustancias, desde pequeñas moléculas hasta grandes y complejas estructuras, constituye el **crecimiento**. Este se lo puede definir como el aumento del protoplasma o el **incremento de peso seco o de volumen irreversible** que ocurre en un órgano o en la planta entera.

En la práctica suele surgir el interrogante de que parámetro de medida emplear, o también en que unidades se expresa el crecimiento. Para ello no hay una respuesta única; depende de que se mide y con que fines. En un maizal por ejemplo se puede medir la **altura de los tallos, su peso fresco o peso seco total, el área de las hojas o su número, el grado de cobertura de los surcos, el índice de área foliar, etc.** Asimismo en un bosque se puede medir la altura de los árboles, el diámetro del tronco a distintas alturas, el número de ramas, el índice de área foliar, etc. Es también frecuente tener que medir la **longitud de las raíces o rizomas, el volumen y peso de tubérculos y frutos** y en ciertos casos el número de células. En muchas investigaciones es también común emplear la **cantidad de nitrógeno proteico celular**, como indicador de la masa protoplasmática metabólicamente activa, obviando así las estructuras no tan activas, como las paredes celulares. De acuerdo a lo explicado anteriormente, es lógico que cada parámetro tenga la unidad de medida más adecuada.

Las plantas crecen con características propias, que las diferencian de los animales. En primer lugar, **el crecimiento de las plantas está localizado en tejidos especiales, llamados meristemas**, mientras que en los animales el crecimiento se da por aumento en el número de células (peso y volumen) en todos y cada uno de los órganos y tejidos. La segunda diferencia radica en la periodicidad del crecimiento en las plantas superiores, como se verá más adelante. Por último se considera que mientras los animales tienen un crecimiento determinado, **las plantas poseen un crecimiento prácticamente indeterminado**. No obstante dentro de las distintas estructuras vegetales algunas de ellas poseen un **crecimiento determinado**, esto es **que cesan en determinado momento como las hojas, flores y frutos, mientras que tallos y raíces lo hacen de forma indeterminada**.

Los meristemas vegetales son los únicos tejidos que conservan la capacidad de dividirse indefinidamente (a menos que el meristema sufra una transformación). Estos meristemas se hallan ubicados en lugares estratégicos de la planta, lo que determina un crecimiento armónico, en tiempo y espacio, de la misma. De este modo se pueden clasificar los meristemas como sigue:

1. MERISTEMAS PRIMARIOS

Caulinares y axilares
Radicales

2. MERISTEMAS SECUNDARIOS

Cambium
Felógeno

3. MERISTEMAS INTERCALARES (en gramíneas)

Base de los entrenudos
Base de las vainas
Base de la lámina

4. MERISTEMAS MARGINALES

Borde de algunas hojas

La actividad de los meristemas puede ser permanente o transitoria y la forma y el tamaño de las plantas depende de la velocidad, duración y distribución del crecimiento en estos meristemas, a lo largo

del tiempo. En las plantas anuales de floración terminal, la floración significa el fin de la actividad meristemática del ápice caulinar.

El concepto de dominancia apical reviste importancia dado que las plantas superiores obtienen su forma definitiva, en función de la actividad inhibitoria total o parcial que ejerce el ápice caulinar, sobre el crecimiento de las yemas axilares o subapicales, durante el periodo de crecimiento de la planta. Por ejemplo plantas de cultivo como girasol y maiz presentan una dominancia apical absoluta, impuesta artificialmente a través del proceso de selección ejercido por el hombre, durante la domesticación de estos cultivos. El caso opuesto de la dominancia apical absoluta es la dominancia apical relativa que experimentan las coníferas de formas piramidales, donde la inhibición impuesta por el ápice sobre las ramas laterales va decreciendo en intensidad, desde el ápice hacia la base de la planta, otorgando a esta su forma característica. Por otro lado el manejo cultural de algunos cultivos hacen uso del fenómeno de la dominancia apical para optimizar la producción de los mismos. Tal el caso de montes frutales donde se busca mediante la poda, remover secuencialmente meristemas apicales para otorgarle la forma deseada a los arboles, en función de obtener una irradiancia uniforme en el interior del canopeo, por ejemplo.

En el caso de cultivos forrajeros se busca mediante el pastoreo adecuado en tiempo y forma, la remoción de meristemas apicales con el objeto de favorecer la brotación de yemas basales de la planta y así mejorar el grado de cobertura del suelo por la pastura y aumentar el rendimiento forrajero de ésta.

2. CRECIMIENTO A NIVEL CELULAR

Aunque existe en el reino vegetal una asombrosa variedad de formas de crecimiento y desarrollo (se han identificado unas 285.000 especies distintas de plantas), toda esta variedad se debe a tres acontecimientos sencillos a nivel celular. El primero es la **división celular**, en la cual una célula se divide en dos células separadas, no siempre iguales entre sí. El segundo acontecimiento es el crecimiento celular, representado como el **aumento de volumen**. El tercero es la **diferenciación celular**, en la cual una célula, que quizá haya alcanzado su volumen definitivo, se especializa en una de las muchas formas posibles. La diversidad de modos en que las células se dividen, aumentan de tamaño y especializan, explican la naturaleza y función de los diversos tejidos y órganos de una planta determinada y los diversos tipos de plantas.

La formación de diversas estructuras vegetales dependerá de la dirección que experimenta la división celular y la dirección o direcciones que asume el aumento del tamaño de las células. En gran parte, el aumento celular es debido a la absorción de agua por parte de ésta y la formación de la vacuola. Las células meristemáticas recién formadas se expanden con frecuencia en las tres direcciones, pero en órganos alargados, como tallos y raíces, por ejemplo, el agrandamiento celular se dirige pronto en dirección al eje longitudinal del órgano, tratándose de un **alargamiento celular**. (Fig. 1).

Los tres procesos mencionados, que llevan al crecimiento de la planta, están controlados por hormonas. Las auxinas, giberelinas y citocininas inducen la división celular. Las giberelinas lo hacen principalmente a nivel del meristema subapical, provocando divisiones celulares perpendiculares al eje longitudinal del tallo.

El alargamiento celular esta controlado por las auxinas y en presencia de ésta, actuarían además, las giberelinas y las citocininas. El etileno induce el agrandamiento celular en las tres dimensiones.

Las auxinas actúan en el proceso de alargamiento celular, según se describe en la Introducción el estudio de hormonas y reguladores vegetales (Item 2.5). El ABA actúa antagonizando el efecto de las auxinas y otras hormonas, provocando la dormición de los meristemas.

Con el objetivo de comprender las bases fisiológicas del proceso de crecimiento celular en vegetales, donde la pared celular es una estructura clave en el mismo, es necesario introducirnos en el estudio de la pared celular

3. COMPOSICIÓN Y CARACTERÍSTICAS DE LA PARED CELULAR

Las células provistas de **pared celular**, a diferencia de las células desnudas de los organismos animales, no necesitan un ambiente isotónico para sobrevivir. La pared celular les permite acumular

solutos en su protoplasto a concentraciones mayores que las presentes en el medio externo (apoplasto). En estas condiciones, el agua tenderá a entrar en el protoplasto por ósmosis, provocando un aumento de volumen por la elasticidad de la membrana plasmática. El aumento de volumen está limitado por la pared celular que, debido a su resistencia mecánica, ejerce una presión sobre el protoplasto, que equilibra los potenciales hídricos entre la célula y el medio externo.

La pared es permeable a gases y agua y moléculas grandes la atraviesan con facilidad (tamaño de poros de $4 \pm 2 \text{ nm}$). Tiene una gran resistencia mecánica (se requiere una presión de más de 1000 Mp para romperla), y define el tamaño y la forma de la célula. Tiene también un papel importante en la defensa de las plantas frente a organismos potencialmente patógenos, al actuar como barrera física y como fuente de moléculas con actividad biológica (oligosacarinas, compuestos fenólicos etc.), implicadas en el control de mecanismos de defensa ante insectos, bacterias y hongos.

3.1 Formación de la Pared

Cuando la célula de un organismo vegetal se divide por mitosis, se deben formar las dos paredes delimitantes de cada célula hija, que quedarán unidas por un material cementante, la laminilla media. El proceso comienza, después de la anafase, en un cuerpo bien definido llamado **fragmoplasto** que se forma en el centro del plano ecuatorial de la célula madre, cuando los cromosomas se han desplazado hacia los polos. En este momento, el fragmoplasto se ubica perpendicular a las fibras del uso, como un disco biconvexo de citoplasma denso, en el cual se concentran gran cantidad de vesículas pequeñas (100 nm), recubiertas de una membrana, derivadas del aparato de Golgi. El número de vesículas aumenta hasta que, finalmente, coalescen y forman entre las dos células, un tabique semisólido que crece hacia la periferia por deposición de nuevas vesículas, hasta alcanzar la pared de la célula madre. En este estado ya se distinguen dos angostas capas brillantes, separadas por una lámina. Las dos primeras **constituirán las paredes primarias de cada una de las células y la lámina central representa la laminilla media**. El tabique completa su espesor por deposición, a ambos lados, de nuevo material contenido en las vesículas y las membranas de éstas pasan a formar parte de las plasmalemmas. Las vesículas de Golgi no sólo se ubican en esta región de la célula, sino también sobre todo el área de la pared vieja, provocando inmediatamente después de la mitosis, su aumento en extensión y espesor, hasta alcanzar el tamaño de la célula madre que le dio origen. **Al comienzo de la formación de las paredes y de la laminilla media, el material depositado consiste sólo en sustancias pécticas y hemicelulosas amorfas.**

Las sustancias pécticas son polímeros del ácido galacturónico que, además, contienen L-arabinosa, D-galactosa y L-rhamnosa. El ácido péctico posee aproximadamente 1000 monómeros con un peso molecular de 200.000. Forma cadenas lineales, sin ramificaciones, que se disponen al azar sin formar cristales. Numerosos grupos carboxílicos se combinan con el Ca o el Mg, en tanto que otros quedan sin neutralizar. El Ca y el Mg hacen más rígido el polímero, por lo cual la ausencia de estos cationes, es la razón que provoca el ablandamiento del ácido péctico y la desorganización celular.

Si el número de monómeros es reducido (10 a 15) y los grupos carboxilos se esterifican con radicales metilos, se forman pectinas solubles en agua. Si, por el contrario, el polímero posee un número muy elevado (1000^n) de residuos del ácido galacturónico, se tiene un gel sólido llamado protopectina, insoluble en agua.

Las hemicelulosas son polímeros lineales o ramificados de los ácidos D-glucurónico y D-galacturónico y en la molécula también se encuentran azúcares como la D-glucosa, D-manosa, L-arabinosa y D-xilosa. La solubilidad de estas sustancias depende del grado de metilación de los ácidos y del grado de entrelazamiento de las cadenas.

Tanto las sustancias pécticas como las hemicelulosas poseen una estructura amorfa o paracristalina, debido a que los monómeros no guardan ningún orden en las cadenas y además que las uniones β 1-3 no dan origen a cadenas lineales, sino helicoidales. **A medida que esta masa amorfa de pectinas y hemicelulosas aumenta de espesor, se van incorporando micelas (cristalitos) de celulosa de 5 nm de longitud.** Estas fibrillas elementales se disponen al azar, en ambos lados del tabique divisorio y con mucha separación entre ellas. La inclusión de la celulosa en la matriz le confiere resistencia a su estructura, sin que pierda las propiedades de elasticidad, y constituye la denominada pared primaria.

La estructura de la celulosa consta de cadenas largas de residuos de glucosa unidos en las posiciones β (1-4) en un número de 8.000 a 12.000 moléculas. Las cadenas se unen en microfibrillas dobles, retorcidas alrededor de un eje. En algunos sectores el polímero forma cristales, en los que la glucosa establece fuertes uniones intermoleculares por puentes de hidrógeno. Las microfibrillas tienen un diámetro de 10 nm y los cristales de 4 nm, aproximadamente. La celulosa se sintetiza en la superficie de la membrana plasmática, en proteínas estructurales llamadas rosetes

Las paredes celulares contienen también diferentes proteínas, tanto estructurales como enzimáticas, que en las paredes primarias llegan a constituir el 10% de su peso. La mayoría corresponde a glicoproteínas, aunque el grado de glicosilación es muy variable, caracterizándose también por la presencia de secuencias repetitivas que pueden ser compartidas entre varias. Entre las proteínas estructurales, la proteína rica en hidroxiprolina, la **extensina**, es la mejor caracterizada de todas ellas.

Las paredes celulares contienen también diferentes tipos de enzimas que les confieren una alta actividad metabólica. En la pared celular se encuentran también las **expansinas**, proteínas de pequeño tamaño que inducen la extensión de la pared *in vitro*, probablemente rompiendo los enlaces de hidrógeno entre los polisacáridos de la matriz y la celulosa. No tienen actividad hidrolítica ni transglicosilasa y son las únicas proteínas asociadas a la pared capaces de inducir la extensión de la misma *in vitro*.

Algunos estudios realizados sobre la pared primaria de las dicotiledóneas, han permitido establecer un modelo de su estructura. Según éste, se considera que las microfibrillas de celulosa se hallan cubiertas por una capa monomolecular de hemicelulosa, unida a las primeras por puentes de hidrógeno. Existirían, además, entrecruzamientos moleculares y uniones covalentes entre los extremos reductores de las hemicelulosas y los polisacáridos pécticos. Estas sustancias pécticas estarían unidas mediante enlaces covalentes a glicoproteínas, las cuales desempeñan un papel importante durante el crecimiento de la pared (Fig. 2).

Ciertas células sólo poseen este tipo de pared durante toda su vida (meristemas, pelos radicales, tubos polínicos, etc), pero la mayoría sufre un proceso de alargamiento y posteriormente de diferenciación, en el cual se forman los distintos tejidos especializados.

3.2 Pared secundaria

Concluido el fenómeno de alargamiento de la célula, su pared sufre cambios irreversibles en su estructura por la incorporación a la matriz de nuevas moléculas de celulosa agrupadas en microfibrillas de 8 a 30 nm de longitud y en macrofibrillas de 500 nm, dispuestas de manera entrecruzadas en todas direcciones y entrelazadas por ramificaciones del polímero. Esta disposición de la celulosa forma una trama muy densa, mucho más resistente que la de la pared primaria, que no permite un ulterior crecimiento de la célula, constituyendo la pared secundaria.

Es difícil distinguir la pared primaria de la secundaria sobre la base de su estructura, en razón de que no existe zona de transición alguna entre ambas. Por consiguiente, es más conveniente denominar pared primaria a aquella que permite, por su estructura, el aumento del área de la célula (plasticidad).

La pared secundaria puede contener sustancias incrustantes embebidas en la matriz, como **lignina, mucilagos, taninos, sílice, carbonato de calcio, etc.** Así mismo, otros compuestos adscrustantes pueden acumularse sobre la superficie de la pared, ya sea en la cara interna (suberina, calosa) o externa (cutina, ceras).

3.2.1. Lignina

La lignina (significa madera en latín), junto con la celulosa y la hemicelulosa son los componentes fundamentales de las fibras de todas las maderas. **Químicamente es un polímero (hidrófobo y amorfo) de los alcoholes hidroxicinámico, cumarílico, coniferílico y sinapílico, figura 2 bis.**

Los monómeros son sintetizados en el aparato de Golgi, en el interior de vesículas y pasan a la pared por exocitosis, donde polimerizan formando una red heterogénea. La incorporación de lignina a la pared otorga a esta mayor resistencia a la compresión, dado que la celulosa le da sólo resistencia a la tensión. También le da resistencia a patógenos, dado que su hidrólisis produce fenoles (inhibidores).

La lignificación se inicia en la laminilla media cuando la célula ha dejado de crecer. El proceso avanza y abarca las paredes primaria y secundaria. La matriz de pectinas y hemicelulosa se reduce por degradación química y por deshidratación y la lignina ocupa su lugar como elemento amorfo cementante.

Una pared lignificada está constituida por celulosa 50%, lignina 20-30%, residuos de la matriz original 20-30%, agua de hidratación y en ciertos tejidos, otras incrustaciones como taninos y sustancias minerales. Las proteínas que se encuentran en la pared primaria se reducen en la secundaria a cantidades insignificantes.

3.2.2. Mucilagos

Son sustancias constituidas por una mezcla de proteínas, ácido galacturónico y, a veces, fibras de celulosa. El ácido galacturónico forma cadenas en cuya composición intervienen azúcares, como la rhamnosa, galactosa, arabinosa o xilosa. Físicamente son compuestos que se hinchan con el agua, para formar masas gelatinosas o viscosas debido a que sus moléculas son altamente hidrofílicas que presentan ψ_m muy elevados.

Los mucilagos se encuentran formando parte de la pared secundaria de las células de muchas plantas, pero pueden estar en el citoplasma de especies suculentas (Cactaceae, Aloe, Agave, etc.). En algunas plantas acuáticas y en las raíces de especies terrestres, el mucilago aparece del lado exterior como una cubierta viscosa. En este caso sería un compuesto adscrustante.

3.2.3. Sustancias Adscrustantes

Los compuestos que se depositan sobre la superficie de la pared pueden ser suberina, cutina, cera y calosa. Las suberinas y cutinas son polímeros insolubles de ácidos hidrocarboxílicos, que poseen numerosos grupos esterificables, algunos de ellos con fenoles. Las ceras son ésteres de alcoholes alifáticos o cíclicos superiores y ácidos grasos, mezclados con parafinas y cetonas. La suberina se deposita en las células de ciertos tejidos, como la epidermis, endodermis, exodermis, zonas de abscisión, tejidos dañados, etc. El proceso de suberificación comienza cuando la pared primaria ha terminado su formación y la célula ha cesado de crecer. La suberina se incorpora por aposición a la cara interna de la pared y sobre ella se forma una lámina de hidratos de carbono (celulosa) que la separa de la plasmalemma y se considera una pared terciaria. Cuando la suberificación es completa la célula muere y se llena de aire. La suberina es muy impermeable al agua y su función en los vegetales es impedir su pasaje y evitar la desecación de los tejidos. En ciertos casos actúa a modo de protección contra las temperaturas adversas, como en las especies que poseen un grueso ritidoma suberificado (alcornoque) o contra la acción de los parásitos.

La cutinización, es decir la deposición de cutina en la superficie externa de la pared primaria, es un fenómeno importante que ocurre en las células (epidermis) de la mayoría de los tejidos expuestos al aire. El proceso se inicia con la aparición de una capa de pectinas sobre la pared, encima de la que se van depositando microfibrillas de celulosa y cutina. Gradualmente, a medida que la pared aumenta su espesor, la celulosa deja de incorporarse a la mezcla, depositándose finalmente cutina pura. La cutina es secretada por el protoplasto como pro-cutina, material semisólido que atraviesa la pared que, en contacto con el oxígeno, se endurece por oxidación y polimerización, es amorfa.

Es común que sobre la capa de cutina pura se deposite otra, constituida por cutina y cera, a la que le sigue, por último, una de cera cristalina o líquida (manzano, ciruela, etc) junto con azúcares, pigmentos, etc. La película continua de cutina y ceras que recubre las células constituye la cutícula (Fig.3).

3.2.4. Calosa

En la superficie interna de ciertas células (tubos cribosos, tubos polínicos, hifas de hongos), se deposita una sustancia membranosa llamada calosa. Es un poliglucano insoluble en agua de cadenas muy largas, en la cual las moléculas de glucosa están enlazadas por uniones glucosídicas 1-3, sin ramificaciones.

4. PERIODICIDAD DEL CRECIMIENTO

La característica peculiar del crecimiento de las plantas es su **carácter periódico**, dado en la mayoría de las especies. Esto es que no crecen de manera continua, sino que presentan un **período de reposo** casi absoluto o de disminución de su actividad. Este período de reposo se caracteriza por la **ausencia de crecimiento**.

La iniciación de este período puede deberse a causas endógenas o exógenas. En el primer caso, en algún momento del año las plantas entran en un **estado de dormición**, en el cual la actividad metabólica se reduce a un mínimo extremo. Este estado es impuesto por las condiciones ambientales, principalmente la longitud del día y/o la temperatura, que provocan la síntesis de ácido abscísico y la disminución de giberelinas (causas endógenas). Este balance inactiva los genes que codifican las enzimas que requiere el metabolismo. El período de reposo impuesto por causas endógenas no se suspende, ni aún bajo condiciones climáticas favorables. La ruptura de la dormición se produce si el balance hormonal se hace favorable para la expresión génica. En muchas yemas esto ocurre una vez que han recibido un determinado número de horas de bajas temperaturas. Si éstas han sido insuficientes, las yemas reinician el crecimiento de manera irregular o no lo hacen. La dormición es un carácter adaptativo, fruto de la selección natural, que le permite a la planta sobrevivir al período climático adverso.

En otro caso la ausencia de crecimiento puede deberse a causas exógenas, como condiciones ambientales desfavorables como bajas temperaturas, sequía, etc. Este tipo de reposo exógeno deja de existir cuando los factores adversos desaparecen y se lo llama **estado de quiescencia**.

Es frecuente que el período de reposo de los órganos se deba en algún momento a la dormición de los mismos durante varios meses y una vez finalizada ésta, prosiga la inactividad por quiescencia, causada por condiciones ambientales desfavorables. Por ejemplo en la mayoría de las plantas caducifolias en un primer momento la yema apical, en activo crecimiento, puede provocar la dormición de las yemas laterales por dominancia apical (ver hormonas), luego las condiciones ambientales (días más cortos y temperaturas más bajas) provocan la síntesis de ABA, llevando a la dormición de todas las yemas. Durante el período invernal las bajas temperaturas hacen disminuir la concentración de ABA, a lo que le sigue un período todavía de quiescencia por bajas temperaturas o días cortos. Cuando termina la quiescencia con días largos en primavera, termina el reposo y brotan todas las yemas. El balance hormonal durante este proceso se grafica en la Fig. 4.

5. CINETICA DEL CRECIMIENTO

Analizando el crecimiento desde un punto de vista matemático, se observa que para un gran número de parámetros analizados y para un sinnúmero de especies, el resultado de las curvas de crecimiento en función del tiempo, arroja como resultado una **curva sigmoidea**, como se representa en la Fig. 5. En esta curva se pueden identificar claramente 3 fases: una primera **fase exponencial** definida según una progresión del tipo 1, 2, 4, 8, 16, etc. Es decir que durante esta fase el crecimiento se acelera, siempre y cuando lógicamente no existan limitaciones externas al mismo. Por el hecho que si se utiliza en el gráfico el logaritmo del crecimiento en función del tiempo se obtiene una línea recta, a ésta también se la denomina **fase logarítmica**. En las plantas superiores esta fase se presenta para el aumento de peso durante las primeras etapas del crecimiento de la plántula. La fase siguiente se caracteriza porque a períodos iguales de tiempo, corresponden aumentos iguales de crecimiento. Es la **fase lineal o rectilínea**. En las plantas superiores, el crecimiento del tubo polínico, de la raíz principal y de los tallos con entrenudos de longitud uniforme y que se extienden, a partir de la yema apical, a intervalos regulares, presentan predominantemente en el tiempo, esta fase de su curva de crecimiento con la máxima intensidad. La tercera fase es la de crecimiento desacelerado y en su transcurso el crecimiento se hace cada vez menor hasta cesar totalmente. Esta fase se la denomina **fase de envejecimiento o senescencia**. Estas 3 fases se pueden distinguir claramente si se representa el **incremento de crecimiento** (cm.día^{-1} o g.día^{-1}). Algunos autores a la fase 3 la llaman de **madurez**, finalizando cuando los incrementos se hacen "0", incluyendo una 4^a fase que va desde que los incrementos se hacen "0" hasta la muerte del órgano o planta, denominada **fase de senescencia**.

Si se representa la curva de crecimiento de la planta, desde la germinación de la semilla, analizando la evolución del peso seco en función del tiempo, se obtendrá primero una reducción en el peso seco de la semilla, debido a que la misma durante la germinación si bien incrementa su peso fresco por la absorción de agua durante la imbibición, su peso seco disminuye por la respiración y degradación parcial de sus sustancias de reserva.

El crecimiento total de un fruto sigue una curva sigmoide, o en algunos casos (higos etc.), doble sigmoide (Fig. 6). En ella se distinguen tres fases: un período inicial caracterizado por la división celular (fase 1), seguido de un período de alargamiento celular (fase 2) y un período final en donde el fruto cesa prácticamente su crecimiento y madura (fase 3).

6. FACTORES QUE AFECTAN EL CRECIMIENTO

En el crecimiento se producen nuevas estructuras a partir de los esqueletos carbonados que se sintetizan en la fotosíntesis y la respiración. También se utiliza ATP y poder reductor que se sintetizan en estos procesos. Por lo tanto todos los factores que afectan a los principales procesos metabólicos ya estudiados, junto con el traslado de fotoasimilados, afectarán también el crecimiento del vegetal.

En el caso de la temperatura, ésta también puede afectar el crecimiento a partir de su influencia en la fluidez de las membranas celulares (ver TP membranas). De este modo existen plantas adaptadas a climas templados con estación fría y climas fríos como los cereales de invierno y especies adaptadas a climas cálidos o tropicales como el café, banano, arroz, etc.

El déficit hídrico afecta al crecimiento por su influencia en la actividad fotosintética y en el alargamiento celular. En el caso de la disponibilidad de nutrientes éstos afectan el crecimiento, como se observa en la Fig. 7 y el Cuadro 1. La deficiencia de nitrógeno y hierro en un cultivo hidropónico de tomate disminuye el peso seco y el área foliar, que a su vez afectan las tasas de crecimiento absoluto y relativo, pero no tan significativamente el E. Se puede concluir de esta experiencia que el área foliar que produce la planta, si bien es mucho menor, es eficiente.

7. COEFICIENTES E INDICES DE CRECIMIENTO

7.1. Crecimiento Absoluto vs. Crecimiento Relativo

El **crecimiento absoluto (CA)** es el incremento de masa por unidad de tiempo: $CA = \Delta M / dt$. Por ejemplo si dos hojas, una de 5 cm^2 de área y la otra de 50 cm^2 , crecen $2 \text{ cm}^2 \text{ día}^{-1}$, éste es el crecimiento absoluto de las dos. En cambio, si el crecimiento se expresa sobre una base porcentual se tiene: $(2/5) \cdot 100 = 40\%$ para la primera y $(2/50) \cdot 100 = 4\%$ la segunda. Los **crecimientos relativos** son muy diferentes y son los que interesan en cualquier análisis del crecimiento. Sin embargo, en algunas circunstancias son importantes los crecimientos absolutos. Por ejemplo, si se determina el rendimiento de una pastura en un instante dado y se pesan 1000 Kg ha^{-1} en el corte, este valor es en crecimiento absoluto, pero no indica su *productividad*, porque no se conoce en que tiempo se fotosintetizó esa biomasa. En realidad se ha medido la *riqueza* del alfalfar, y como se sabe que una vaca consume (en peso fresco de forraje) el 10% de su peso por día, obtengo el número de animales (raciones) que puedo alimentar en ese momento en una hectárea, y de esta forma planificar un pastoreo rotativo.

7.2. Coeficiente de asimilación neta o C.A.N. (E):

Dentro de los índices de crecimiento usados en el análisis matemático el más conveniente desde el punto de vista de la fisiología es el **coeficiente de asimilación neta o C.A.N. o E**. Este índice de crecimiento relaciona el incremento de materia seca y el área foliar, a través del tiempo. Su expresión matemática es:

$$E = \frac{(P_2 - P_1) \cdot (\ln H_2 - \ln H_1)}{(t_2 - t_1) \cdot (H_2 - H_1)} = \text{g} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$$

El valor de E es afectado por todos los factores que afectan a la fotosíntesis, la respiración y la fotorrespiración. A lo largo del año en la zona de La Plata, los máximos valores lo tendríamos, de no haber marchitez temporaria, en el verano y los mínimos cuando la temperatura y la irradiancia decrecen, esto es en invierno.

7.3. Índice de área foliar (I.A.F.)

Además del C.A.N, otro índice de crecimiento de utilidad es el **Índice de área foliar (I.A.F.)** que representa la relación existente entre la suma de toda la superficie foliar fotosintetizante de un cultivo y la superficie de suelo por ella ocupada. Su expresión matemática es:

$$\text{I.A.F.} = \frac{\sum \text{superficie foliar}}{\text{superficie de terreno}}$$

Por ejemplo (Fig. 8) en un cultivo de trigo se demora el aumento de su IAF, presentando éste valores menores a la unidad por bastante tiempo, dado que la siembra de este cereal se realiza en un periodo de baja irradiancia y baja temperatura. Cuando aumenta la temperatura y los días se alargan, la planta pasa al estado reproductivo y encaña, aumentando rápidamente el valor de IAF. En girasol, que se siembra en un periodo de mayor temperatura e irradiancia, el valor del I.A.F. evoluciona más rápidamente y por lo tanto cubrirá más rápidamente el suelo. En el caso del cultivo de papa, que se siembra con parte de un tubérculo (papa semilla), la evolución del I.A.F. también es más rápida, por contar con más reservas energéticas para iniciar su crecimiento.

El índice de crecimiento que relaciona a ambos es el denominado **coeficiente de productividad neta (C)** que es el producto de E por I.A.F., y representa la ganancia diaria neta de peso seco por unidad de superficie de suelo. Su expresión matemática es:

$$C = E \cdot \text{I.A.F.}$$

El índice C.A.N. tiene en cuenta que las hojas son los órganos productores de nuevos materiales a través de la fotosíntesis, esto es fotoasimilados, y expresa la velocidad de aumento en el peso seco en relación a la superficie foliar. Este índice es una medida de la tasa de fotosíntesis neta, ya que su valor depende del exceso de materia seca ganado por fotosíntesis, deducido el perdido por respiración. De este modo, cualquier factor que favorezca la fotosíntesis producirá valores de E mayores y viceversa, y cualquier factor que favorezca la respiración, producirá menores valores de E.

En un cultivo las mediciones de peso seco y de área foliar se hacen en varias muestras de parcelas de una superficie representativa del área sembrada plantas tomadas al azar y de ellas se estima el promedio para toda la población.

Dado que los cultivos son verdaderas "fábricas" que a partir de la energía solar como materia prima, logran un producto terminado como energía química, es indudable que todos aquellos factores que influyan en la "cosecha" de luz por parte de las hojas, responsables éstas en un 90 % de dicha función, conducirán a una mayor eficiencia de conversión. Estos factores son la **eficiencia fotosintética de cada especie, la latitud a la que se desarrolla la planta o el cultivo, la densidad de siembra, y la arquitectura de la planta, en cuanto a la disposición de las hojas en el espacio, etc.**

En este sentido podemos diferenciar dos grandes grupos de plantas: las **especies planófilas** cuyas hojas están dispuestas en un plano horizontal (**girasol, col, lechuga, algodón**) y las **especies erectófilas** con hojas dispuestas en un plano vertical (**gramíneas en general, cereales, etc.**). Las primeras presentan una intercepción mayor de luz en los primeros estadios de crecimiento y una cobertura del suelo más rápida, lo que las hace más eficientes en cuanto al valor de E al principio del ciclo. A medida que éste avanza, dado el sombreado de las hojas entre sí, y en consecuencia, el hecho de que muchas de ellas vivan en el punto de compensación de luz o por debajo de él, las hace abscisionar. En consecuencia la caída de su E a medida que aumenta su I.A.F. es más rápida (Fig. 9).

Las especies erectófilas, en cambio, presentan una menor intercepción de luz en los primeros estadios de crecimiento, con una mayor pérdida de energía en forma de calor, y una cobertura del suelo más lenta, lo que las hace menos eficientes en cuanto al valor de E al principio del ciclo, con respecto a las anteriores. Pero, como contrapartida, las erectófilas son más eficientes a medida que el ciclo avanza dado que el aprovechamiento de la luz es mayor como consecuencia de un menor sombreado entre ellas y un aprovechamiento mayor de la luz reflejada entre hojas vecinas. La caída del E, en consecuencia, es más lenta a medida que su IAF aumenta.

En el cuadro 2 se analiza valores de E, IAF y C para los dos tipos de especies en función del aumento de su densidad de siembra.

CUADRO 2:

*Coefficiente de asimilación Neta.
CAN.
→ su relación al área foliar.*

*Coefficiente de producción Neta.
Productiva Neta.
su relación al suelo.*

| Densidad (Plantas . m ⁻²) | (E) (g . m ⁻² . semana ⁻¹) | I.A.F (m ²) | (C) (g . m ⁻² . semana ⁻¹) |
|--|--|----------------------------|--|
| Especie planófila (col acéfala) | | | |
| 5 | 60 | 1,4 | 84 |
| 10 | 50 | 2,4 | 120 |
| 15 | 30 | 3,2 | 96 |
| Especie erectófila (acelga) | | | |
| 5 | 60 | 1,2 | 72 |
| 10 | 60 | 2,3 | 138 |
| 15 | 50 | 3,3 | 165 |
| 20 | 40 | 4 | 160 |

CUADRO 1:

| Tratamiento | Tasa absoluta de crecimiento (g . planta ⁻¹ . día ⁻¹) | Tasa relativa de crecimiento (g . g ⁻¹ . día ⁻¹) | E (g . m ⁻² . día ⁻¹) |
|-------------------|---|--|---|
| Solución completa | 0,37 | 0,16 | 9,05 |
| Deficiencia de Fe | 0,12 | 0,11 | 7,82 |
| Deficiencia de N | 0,04 | 0,08 | 6,64 |

TRABAJO PRACTICO DE CRECIMIENTO

Se realizarán las curvas de crecimiento total y de incremento diario en papel milimetrado.
Se analizarán los resultados parciales del crecimiento de la avena.

CURVAS DE CRECIMIENTO

Altura de una planta de maíz

| DIAS | ALTURA (cm) | INCREMENTO DIARIO |
|------|-------------|-------------------|
| 0 | 0.10 | |
| 5 | 1.10 | |
| 10 | 2.50 | |
| 15 | 5.00 | |
| 20 | 8.75 | |
| 25 | 14.00 | |
| 30 | 20.00 | |
| 35 | 30.00 | |
| 40 | 42.50 | |
| 45 | 60.00 | |
| 50 | 87.00 | |
| 55 | 114.00 | |
| 60 | 130.00 | |
| 65 | 137.00 | |
| 70 | 142.00 | |
| 75 | 146.00 | |
| 80 | 149.00 | |
| 85 | 151.00 | |
| 90 | 152.00 | |
| 95 | 152.5 | |
| 100 | 152.5 | |

Peso seco de una planta de trigo

| DIAS | PESO SECO (g) | INCREMENTO DIARIO |
|------|---------------|-------------------|
| 0 | 0.20 | |
| 5 | 0.30 | |
| 10 | 0.50 | |
| 15 | 0.80 | |
| 20 | 1.40 | |
| 25 | 2.10 | |
| 30 | 3.20 | |
| 35 | 4.80 | |
| 40 | 6.40 | |
| 45 | 8.00 | |
| 50 | 9.00 | |
| 55 | 9.20 | |
| 60 | 9.20 | |

Area foliar de *Cucumis sativus*

| DIAS | AREA FOLIAR (cm ²) | INCREMENTO DIARIO |
|------|--------------------------------|-------------------|
| 0 | 0 | |
| 2 | 5 | |
| 4 | 20 | |
| 6 | 50 | |
| 8 | 90 | |
| 10 | 130 | |
| 12 | 170 | |
| 14 | 200 | |
| 16 | 210 | |
| 18 | 215 | |
| 20 | 215 | |

Número de células de una colonia de bacterias

| DIAS | Nº DE CELULAS | INCREMENTO DIARIO |
|------|---------------|-------------------|
| 0 | 1 | |
| 1 | 2 | |
| 2 | 4 | |
| 3 | 8 | |
| 4 | 16 | |
| 5 | 32 | |
| 6 | 48 | |
| 7 | 60 | |
| 8 | 68 | |
| 9 | 70 | |
| 10 | 70 | |
| 11 | 60 | |

Altura de un *Pinus sp.*

| AÑOS | ALTURA (m) | INCREMENTO ANUAL |
|------|------------|------------------|
| 0 | 0.00 | |
| 2 | 1.00 | |
| 4 | 2.50 | |
| 6 | 4.50 | |
| 8 | 8.00 | |
| 10 | 12.50 | |
| 12 | 17.00 | |
| 14 | 21.50 | |
| 16 | 26.00 | |
| 18 | 30.00 | |
| 20 | 33.50 | |
| 22 | 36.50 | |
| 24 | 39.00 | |
| 26 | 41.00 | |
| 28 | 42.00 | |
| 30 | 42.00 | |

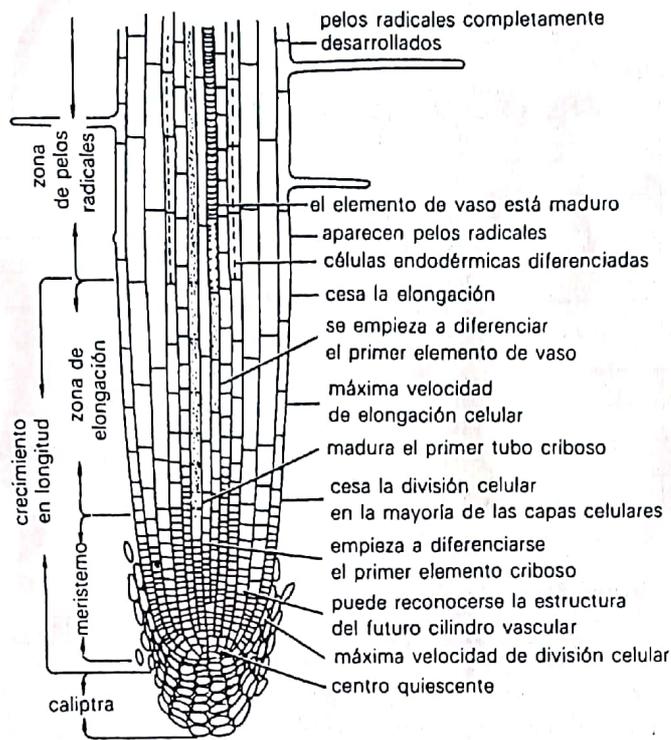


Figura 1 Diagrama simplificado de la zona de crecimiento de una raíz en sección longitudinal. El número de células en una raíz viva suele ser mucho mayor del que se muestra en este diagrama

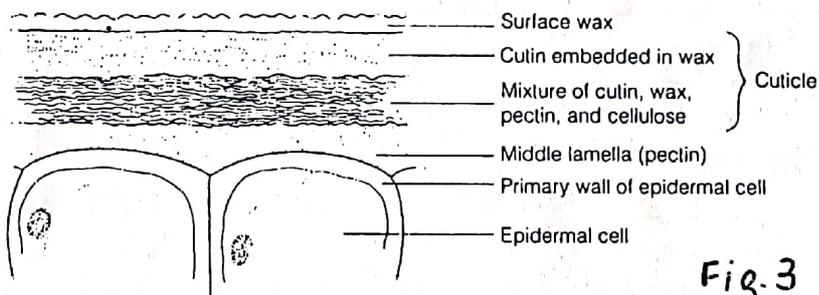


Fig. 3

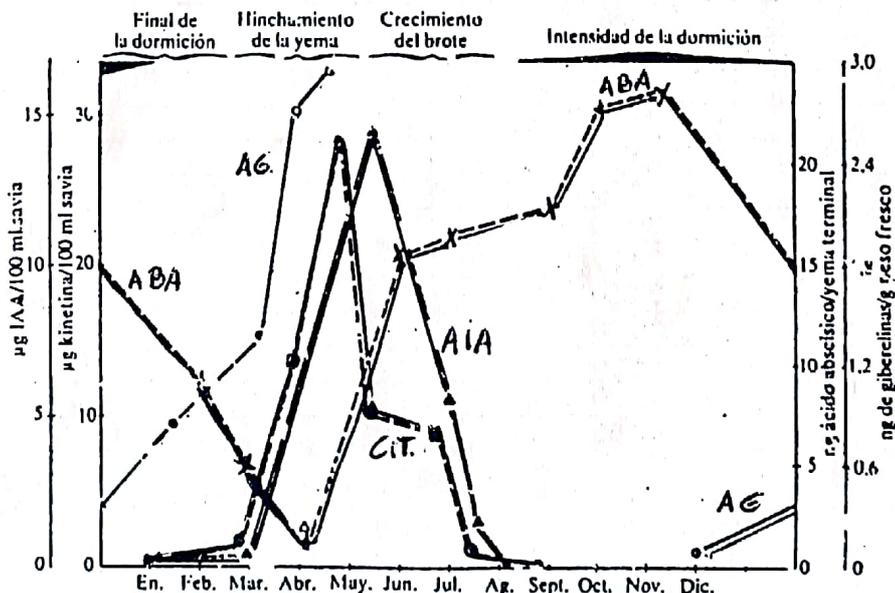


Figura 4 -Variaciones en el contenido de giberelinas (G), ácido indolacético (AIA), citoquininas (CIT) y ácido abscísico (ABA) durante el ciclo anual de crecimiento de varios árboles frutales (tomado de F. B. Salisbury y C. W. Ross, *Plant Physiology*, Wadsworth Publishing Co., Belmont, 1978).

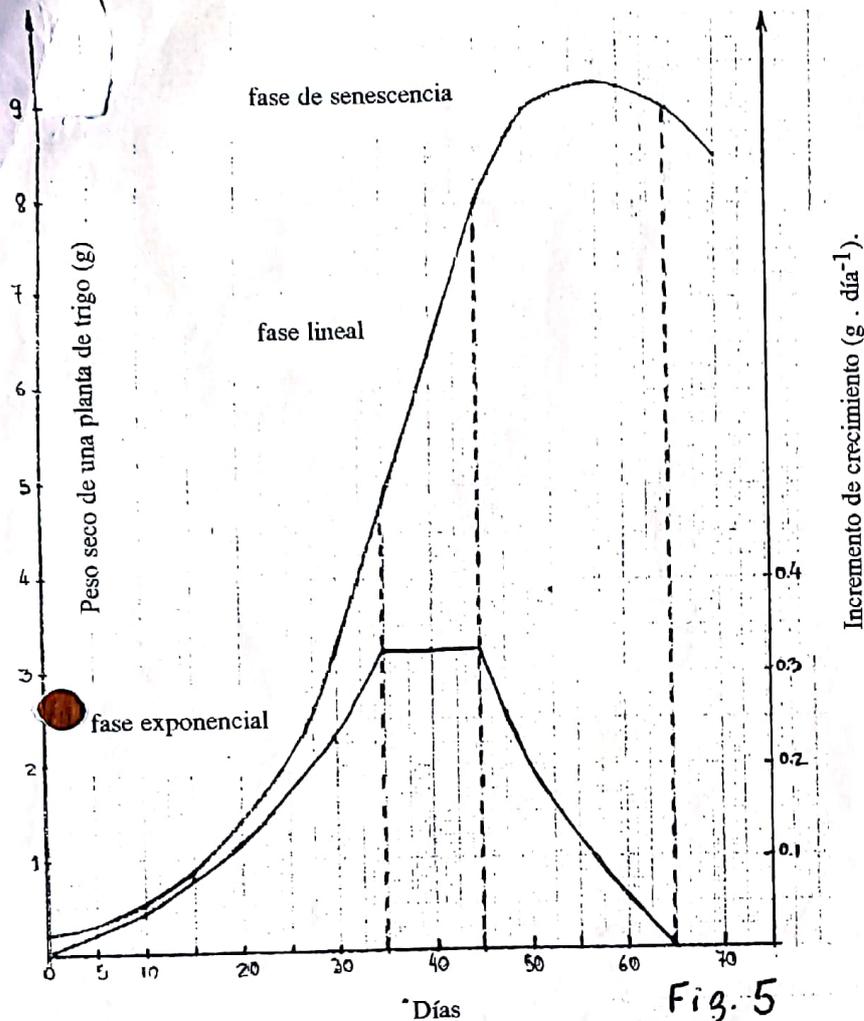


Fig. 5

Fig. 5

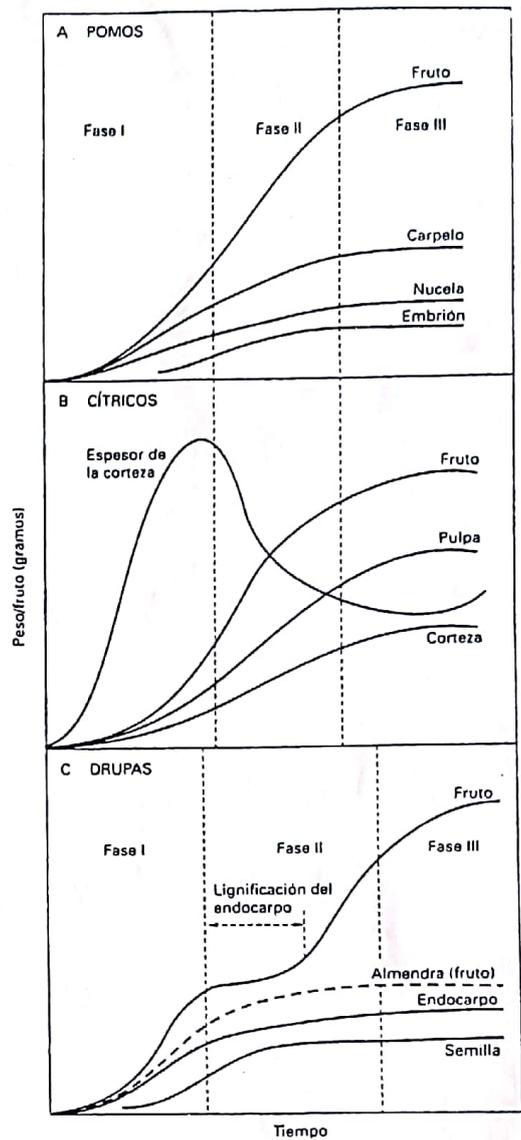


Figura 6. Esquema de la evolución del desarrollo de los frutos de pepita (A), cítricos (B) y de hueso (C).

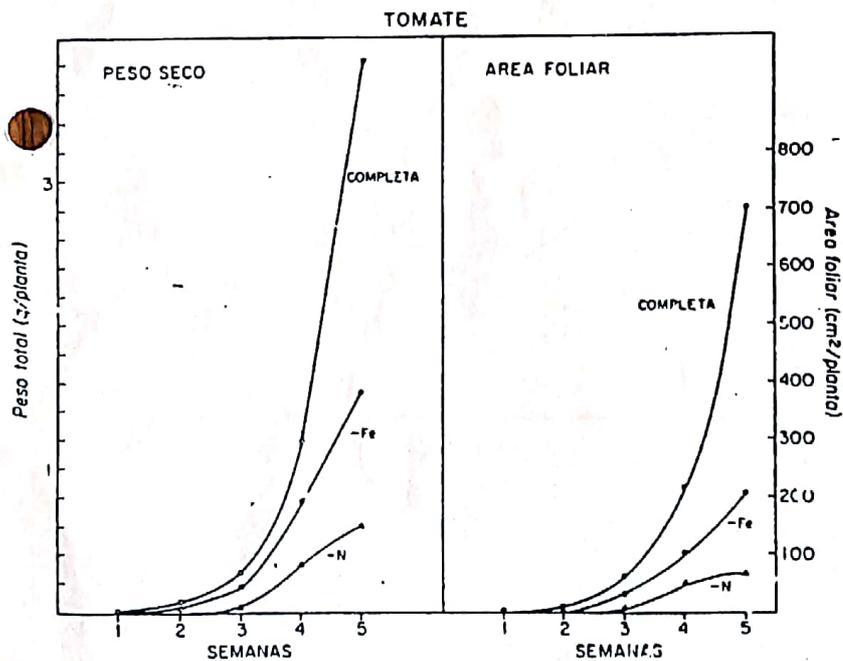
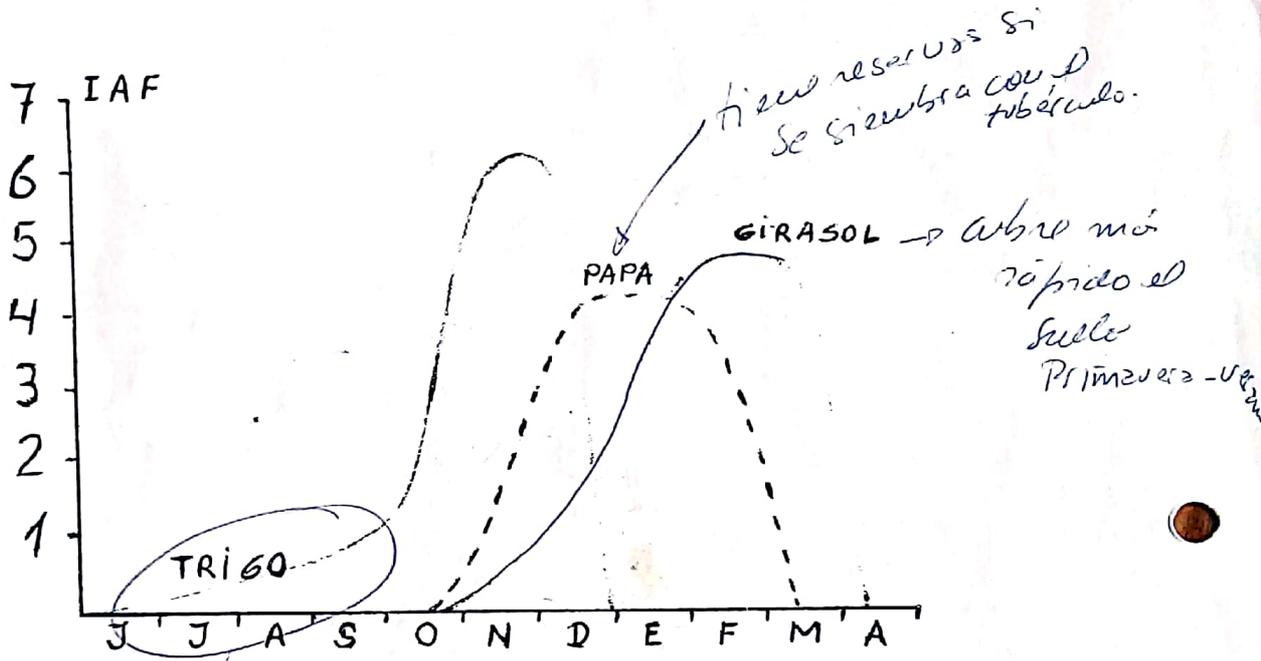


Fig. 7. Curvas exponenciales de crecimiento en peso y área de plantas de tomate en disoluciones Hoagland normal y deficientes en N y Fe. (Tomada de H. Motta, Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología, U.C.V., 1975.)



→ cuando frío que la siembra se valga en una época de frío y baja irradiación

Fig. 8

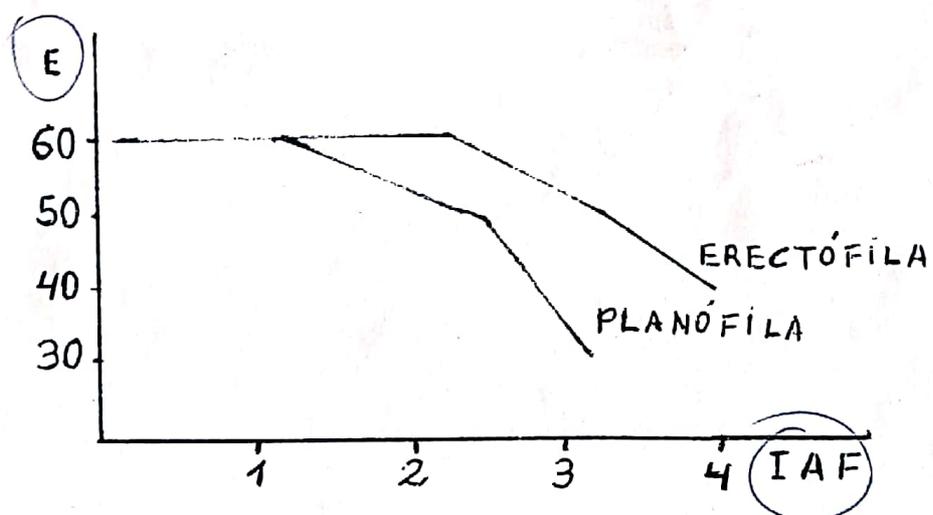


Fig. 9