

Unidad Temática 7: C R E C I M I E N T O

El presente texto didáctico contiene material original y compilación de varios autores, citados como bibliografía consultada al final del texto, y se ajusta a los contenidos de la unidad temática N° 7 del programa vigente (Plan de estudios 2002).

Oro Verde, Paraná, Febrero de 2004

Ing. Agr. *Victor H. Lallana*, Prof. Titular Ord.
Ing. Agr. *María del C. Lallana*, JTP
Cátedra de FISILOGIA VEGETAL
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Universidad Nacional de Entre Ríos

1. Aspectos generales del fenómeno.

Generalmente, se tiene una idea más o menos correcta de lo que es el crecimiento: sabemos que una planta crece, porque desde que germina la semilla hasta el momento en que la observamos como planta adulta, ha experimentado una serie de cambios que nos llevan a afirmar que la planta ha crecido. Sin embargo, si nos fijamos más detalladamente, observaremos que paralelamente al aumento de tamaño ha habido un cambio en la forma, han aparecido nuevos órganos, en definitiva, podemos afirmar que ha habido un proceso de diferenciación.

En el desarrollo de una planta se producen una infinidad de procesos que están comprendidos en el fenómeno de crecimiento (cambios de tamaño fácilmente detectables y cuantificables) pero ninguno puede señalarse como más importante, ni tampoco como medio para definirlo. Simultáneamente se producen cambios cualitativos que acompañan a nuevas propiedades morfológicas y funcionales y que caerían dentro del ámbito de la diferenciación, que trataría de explicar porqué una célula, de pronto, o a lo largo de una serie de procesos, se transforma en otra u otras con una misión definida y distinta a la primera. Este conjunto de fenómenos que contribuyen a lo que se denomina DESARROLLO de una planta, no son separables, es decir crecimiento y diferenciación son las dos caras de una misma moneda. El crecimiento es un aspecto cuantitativo mientras que el desarrollo considera aspectos cualitativos.

En este apunte vamos a considerar solamente los aspectos que conciernen al crecimiento, dejando para más adelante el estudio de la fisiología del desarrollo (U. Temática 9).

2. Concepto de crecimiento.

Podemos definir el CRECIMIENTO como el aumento irreversible de volumen de una célula, tejido, órgano o individuo, generalmente acompañado de un aumento de masa. Para que exista crecimiento no basta con que se haya producido división celular, dado que la simple división de una célula no constituye aumento de volumen o masa. El proceso de crecimiento incluye tres fases: división celular (mitosis y citocinesis), expansión de las células resultantes y diferenciación ulterior.

El crecimiento se manifiesta pues como *un aumento irreversible de la masa de un organismo vivo, órgano o célula*. El aumento de la masa debe ser permanente, con lo que eliminamos de esta definición la variación de volumen debida a fenómenos osmóticos (ganancia de agua).

Puede darse crecimiento sin que aumente el tamaño, pero sí el número de células. También puede darse crecimiento con aumento de tamaño pero disminución del peso

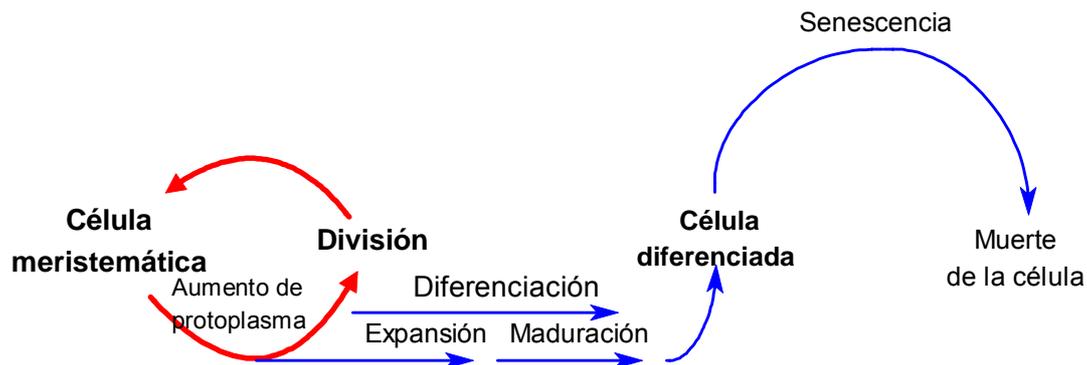
seco, como el caso de una plantita originada a partir de una semilla, en la etapa previa a que la plántula pueda realizar fotosíntesis. Por último, podemos tener aumento de peso seco sin que haya crecimiento visible, como es el caso de una hoja que puede aumentar de peso durante el día al acumular productos de la fotosíntesis.

3. Crecimiento de la célula vegetal.

En principio podemos afirmar que las células de las plantas, incluso de las plantas superiores, pueden crecer, potencialmente, de forma indefinida, incluso pueden aislarse células de órganos y manifestar totipotencia análoga a la del cigoto del que derivan originalmente.

En el caso de cultivos de callos o células aisladas, la capacidad de división indefinida se pone claramente de manifiesto, el crecimiento consiste en un aumento del número de células y del volumen de las mismas sin que haya diferenciación. Un ejemplo aún más claro lo tenemos en la reproducción vegetativa en que un clon puede multiplicarse indefinidamente; sin embargo, cada organismo independientemente acabará envejeciendo y muriendo. Este es el precio que las células somáticas y órganos deben pagar por su papel en la complejidad y división del trabajo dentro del cuerpo de la planta vascular.

Podemos preguntarnos ahora si todas las células de la planta tienen la misma capacidad de crecimiento. La respuesta inmediata es no. En las plantas superiores, solo algunas células, que constituyen los tejidos denominados meristemos, gozan de esta propiedad. Estos meristemos se distribuyen en los ápices de tallos y raíces y en el denominado tejido cambial.



Esquema del ciclo de vida celular.

El crecimiento, entendido como aumento en el número de células, tiene marcadas dos direcciones fundamentales en el espacio. Hablamos entonces de un crecimiento en longitud o crecimiento primario, radicado en los llamados meristemos apicales o primarios y de un crecimiento secundario o en grosor, asentado en los meristemos laterales o secundarios.

Se denomina MERISTEMO a aquel conjunto de células que permanecen indiferenciadas y que retienen capacidad mitótica. Es el tejido que posee todas las potencialidades metabólicas de la especie, capacidades que irá paulatinamente perdiendo o modulando en el proceso de diferenciación tisular, y al mismo tiempo, el único capaz de dividir sus células, entendiéndose entonces que las células maduras pertenecientes a tejidos diferenciados en una planta, han perdido su capacidad de sufrir divisiones salvo en procesos de dediferenciación.

3.1 Crecimiento en longitud.

El meristemo primario radicular está localizado en el ápice de la raíz y sus células aumentan en número según divisiones mitóticas que siguen planos perpendiculares al eje

(división anticlinal) del órgano, de esta manera, darán células hacia arriba y hacia abajo, alguna de las cuales iniciarán su diferenciación a tejidos maduros, perdiendo además su capacidad mitótica, mientras otras permanecerán en condición meristemática.

En el crecimiento de una raíz se pueden distinguir tres zonas:

- **Zona meristemática:** constituida por células isodiamétricas, poco diferenciadas, con abundante citoplasma, con pequeñas vacuolas, dispersas en la masa citoplasmática y con una pared celular muy tenue. Es la única zona donde se detectan permanentes divisiones celulares. Topográficamente está muy cerca del ápice de la raíz.
- **Zona de alargamiento:** se ubica inmediatamente después de la meristemática y allí no se producen divisiones celulares. Las células alcanzan un mayor tamaño, hay crecimiento plástico y presentan pared primaria. Con las sucesivas divisiones (de la zona meristemática) y el posterior alargamiento; el extremo del órgano se proyecta hacia delante y es la manifestación más evidente del crecimiento.
- **Zona de diferenciación:** la diferenciación se produce a cierta distancia del ápice y varía con los tejidos. Hay crecimiento elástico y las células comienzan a formar la pared secundaria (que le da rigidez). En la raíz el xilema y floema se diferencian acrópetamente como continuación de los tejidos más viejos ubicados en las zonas próximas al cuello de la planta. En general el floema se diferencia más cerca del ápice que el xilema. Las células del xilema se diferencian a una distancia por lo menos dos veces mayor que el floema (siempre con respecto al ápice).

Siguiendo la nomenclatura de la escuela francesa de anatomistas, al efectuar un corte longitudinal de una raíz, podemos distinguir tres partes funcionales en el meristemo apical radicular: la zona más apical recibe el nombre de MERISTEMO DE ESPERA o CENTRO QUIESCENTE, vecina a una zona de alta actividad que se denomina ANILLO INICIAL, localizándose bajo ellas (o sobre ellas si se considera la orientación geotrópica de la raíz) una tercera zona denominada MERISTEMO SUBAPICAL. (Fig. 7.1).

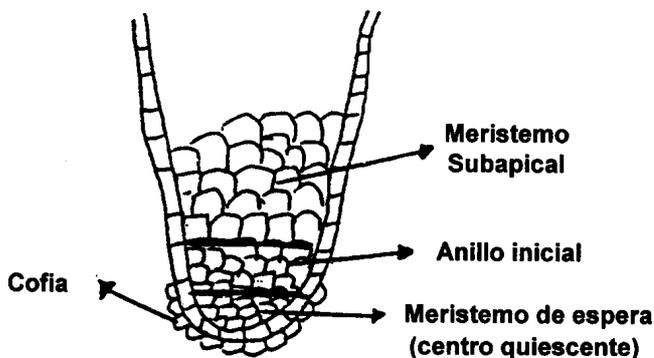


Fig. 7.1. Meristemo apical radicular

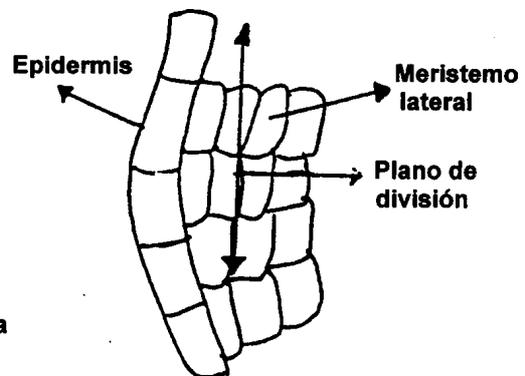


Fig. 7.2. Crecimiento raíz lateral

El análisis citoquímico y citogenético de estas zonas del meristemo apical radicular ha permitido comprobar que las células del centro quiescente tienen retículo endoplásmico poco denso, bajo contenido de RNA citoplasmático y pequeño tamaño nucleolar, lo que demuestra claramente su escasa capacidad de síntesis de proteínas. Estos hechos, por el contrario son inversos a lo que ocurre en las células meristemáticas del anillo inicial: autoduplicación activa de DNA, alto contenido citoplasmático de RNA y denso retículo endoplásmico granular, características todas ellas de auténticas células meristemáticas.

Resumiendo, la función estrictamente meristemática permanece en su totalidad ligada al anillo inicial. Si éste se daña, o es extraído por técnicas de micromanipulación, el centro quiescente, después de un período de latencia, comienza a dividirse activamente y sólo cuando el anillo inicial ha sido regenerado, en los casos en que esto ocurre, el centro quiescente vuelve a su estado de reposo. Estos hechos explican fácilmente el descriptivo

nombre de "meristemo de espera". En condiciones de crecimiento normal de la raíz las células del centro quiescente no se dividen.

Conservando entonces la disposición geotrópica positiva de una raíz en crecimiento activo, las mitosis de las células del anillo inicial, según un plano perpendicular al eje del órgano proporcionarán células apicales (hacia abajo) que persistirán en su condición meristemática y células basales (hacia arriba) que, acumulándose en el meristemo subapical, irán perdiendo progresivamente su capacidad de dividirse e iniciarán desde allí el proceso de diferenciación. Estas células ya no sufrirán ninguna división durante toda la vida de la planta.

Las raíces laterales se originan a partir de la raíz principal por división activa de las células del periciclo, pero en este caso, el eje de división es periclinal, esto es, paralelo al eje del órgano. Una división de este tipo proporciona células que emergen lateralmente formando un primordio que se constituye en auténtico meristemo primario por inversión del eje de división que pasa a ser anticlinal con respecto al propio primordio (Fig. 7.2).

En la mayoría de los casos estos tejidos meristemáticos, se hallan recubiertos por un acúmulo de células (3 o 4 capas) que poseen sus paredes celulares moderadamente endurecidas y que reciben el nombre de cofia (Fig. 7.1). Esta tiene funciones de protección y es un tejido que se regenera permanentemente. En el caso de algunas plantas acuáticas que la poseen alcanzan un desarrollo visible a simple vista (ej. *Pistia stratiotes* "repollito de agua" y *Eichhornia crassipes* "camalote").

3.2. Crecimiento caular

Es fundamentalmente similar al crecimiento de la raíz pero algo más complejo por los órganos que produce. El meristema caular tiene algunos cientos de micras de longitud y de su actividad depende el crecimiento longitudinal del tallo. Al igual que en la raíz se pueden distinguir un meristemo de espera y un anillo inicial en el que reposa el mayor porcentaje de actividad mitótica. El meristemo de espera en este caso posee cierto índice mitótico, así como capacidad neta de síntesis de DNA, pero de igual forma su actividad es muy escasa.

Como en el caso de la raíz, el meristemo apical del tallo sufre divisiones anticlinales para dar dos poblaciones celulares, persistiendo una en su condición meristemática y otra iniciando la diferenciación.

Una inversión en el plano de división conduce a la formación de los primordios foliares de naturaleza también meristemática. En Monocotiledóneas, la división periclinal de las células meristemáticas más externas, conduce a la formación de una yema que, por elongación y división dará lugar a una hoja. En Dicotiledóneas, la monocapa más externa conserva el plano anticlinal de división, siendo las capas celulares más internas las que se dividen periclinalmente, formando un primordio foliar recubierto por células que se diferenciarán posteriormente en epidérmicas. El establecimiento de un nuevo tejido meristemático de este tipo va acompañado de los cambios citológicos habituales, conducentes todos ellos a la síntesis de nuevas proteínas citoplasmáticas. Una característica específica es el tiempo que media entre la iniciación de un primordio foliar y la iniciación del segundo primordio, tiempo que se denomina como plastocrono.

La actividad del meristemo apical (del órgano en formación: la hoja), es de corta vida media para la mayor parte de las dicotiledóneas. En monocotiledóneas, sin embargo, el crecimiento de la hoja puede continuar incluso cuando el meristemo apical ha cesado en su actividad. Se establece para este tipo de plantas un crecimiento intercalar, localizado en la base del primordio. Se habla entonces de la presencia de un meristemo intercalar cuyas divisiones anticlinales contribuyen el crecimiento longitudinal de la hoja.

El crecimiento primario de una hoja es más complejo aún, por su naturaleza laminar. Existen meristemas marginales que dividen sus células periclinalmente dando células hacia adentro y hacia afuera, aunque una vez iniciada la expansión, el plano de división puede ser considerado como anticlinal con respecto a la zona expandida (Fig. 7.3).

Aunque la actividad meristemática está localizada en el ápice de la expansión, el conjunto de capas de células mesofilicas, establecidas por ese meristemo, constituye el

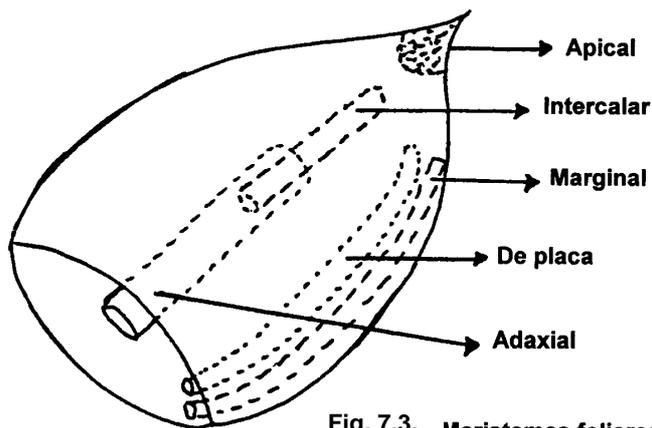


Fig. 7.3. Meristemos foliares

meristemo de placa, que comprendería todas aquellas capas del mesófilo formadas a partir de las células estrictamente marginales.

Las hojas también poseen un meristemo adaxial, responsable del crecimiento en grosor y se localiza en el centro de la hoja, dividiéndose según planos periclinales, dando células hacia el haz y el envés y contribuyendo al crecimiento en grosor del pecíolo y la zona del nervio medio.

3.3. Crecimiento en grosor o secundario

Este crecimiento se observa en las gimnospermas y en la mayor parte de las dicotiledóneas. Se produce por la existencia de dos tipos de meristemos laterales: 1) meristemo libero leñoso (o cambium vascular) y 2) meristemo subero-felodérmico. El primero se origina de células promeristemáticas indiferenciadas, situadas entre los haces del xilema y floema primarios y contribuye mediante su actividad meristemática al engrosamiento de los haces vasculares.

Ambos meristemas aumentan el número de células por divisiones según planos periclinales, originando células hacia ambos lados (hacia adentro y hacia fuera). En plantas leñosas las divisiones que van a proporcionar elementos xilemáticos son más numerosas que las que proveen de células al floema.

Cuando se divide una célula cambial, una hija conserva su carácter y la otra célula puede crecer y transformarse en elemento del xilema o del floema, o puede dividirse varias veces radialmente, peri o anticlinalmente produciendo traqueidas, fibras, vasos, parénquimas y radios vasculares. En muchos casos la división es más frecuente en el floema.

Estas nuevas capas de células (xilema secundario hacia el interior y floema secundario hacia el exterior) producen un aumento en diámetro. Al efectuar un corte transversal de un tallo, el tejido xilemático puede presentar distintos aspectos, debido a la producción de madera de primavera o de verano. Los vasos y traqueidas de mayor tamaño y de paredes más delgadas, y en general más abundantes, son los producidos en primavera. El cambium continúa desarrollando nuevos tejidos, que en algunos casos puede extenderse por cientos de años (en algunas especies). El floema secundario no persiste, sino que se desprende periódicamente.

El meristemo subero-felodérmico sufre divisiones periclinales de sus células para proporcionar felema o corcho hacia el exterior y felodermo hacia el interior. En general es menor la producción de felodermo que de felema o corcho.

4. Cuantificación del crecimiento.

En principio, cualquier variable es válida para expresar la tasa de crecimiento, ya se trate de un órgano, un individuo o una población. Se puede expresar por el aumento de volumen, de peso húmedo o de peso seco, o variaciones de longitud o diámetro, si queremos medir el crecimiento del tronco de un árbol o de un fruto.

Quizás, entre las variables utilizables, la más significativa es el peso seco, ya que el agua es eliminada al realizar las medidas, y ya vimos (punto 2) que la presencia de agua puede falsear los resultados, sobre todo en estudios de germinación de semillas o durante las primeras etapas del crecimiento de la plántula. Sin embargo la determinación del crecimiento a través del peso seco, tiene el inconveniente de ser un método destructivo del tejido u órgano en estudio.

En el caso de mediciones de crecimiento de un cultivo de células en suspensión, habrá que recurrir a variables utilizadas en microbiología como son: volumen del empaquetamiento

(volumen de células en un volumen determinado de suspensión), tasa de respiración, que estará en función del número de células; o cantidad de nitrógeno proteico, que nos dará una idea de la cantidad de protoplasma existente.

Mediante cualquiera de los procedimientos citados tendremos una medida de la variación (Δw), que podemos expresarla por unidad de tiempo, con lo que tendremos la velocidad de crecimiento ($\Delta w/ t$). Podemos también expresarlo como crecimiento relativo, si el crecimiento absoluto lo comparamos con la cantidad inicial que se considera en el tiempo cero o tiempo en que comienza el experimento ($\Delta w/ w$).

Si se representa en un sistema de coordenadas, el tamaño de un individuo o de una población en función del tiempo, se obtiene una curva denominada SIGMOIDE (Fig. 7.4). Si tratamos de representar el aumento del peso seco de una planta originada a partir de la semilla, el aspecto de la curva sería levemente diferente (Fig. 7.5).

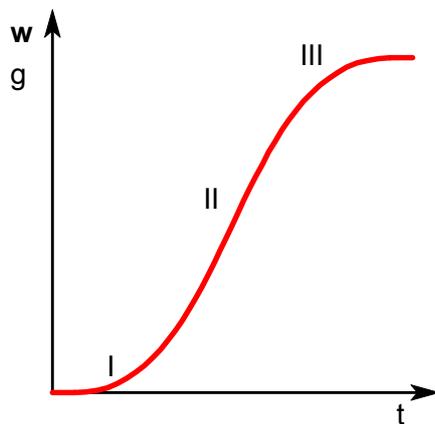


Figura 7.4. Curva sigmoide de crecimiento (ideal).

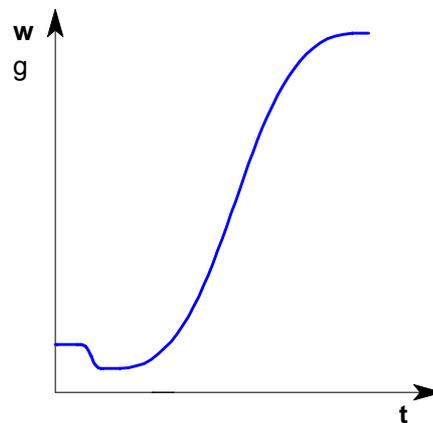


Figura 7.5. Curva sigmoidea de crecimiento (peso seco) a partir de la germinación de la semilla.

La característica sigmoideal del crecimiento es una constante que se mantiene no solo para cualquier tipo de planta, sino también para los otros seres vivos y para cualquier período de medida. Toda curva sigmoidea de crecimiento tiene tres zonas o fases características:

I. Fase inicial: el incremento se produce en forma exponencial, o sea según una progresión geométrica del tipo 1, 2, 4, 8 etc. Durante esta fase el crecimiento ocurre con la

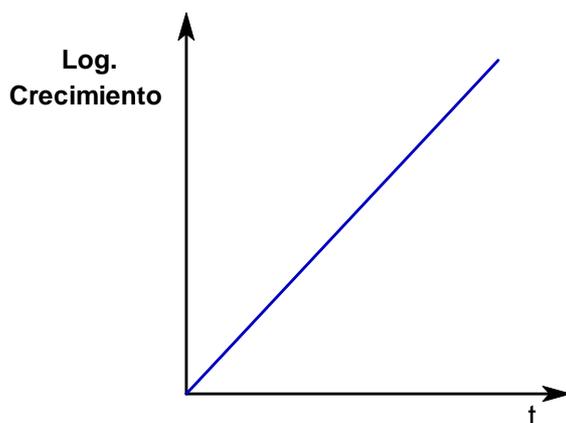


Figura 7.6.

máxima intensidad, no limitado virtualmente por los factores externos. En esta fase predomina la división celular, se la suele designar como zona logarítmica (el crecimiento sigue la tasa del interés compuesto), por el hecho de que si se grafica el logaritmo del crecimiento en función del tiempo, se obtiene una línea recta (Fig. 7.6). En las plantas superiores, esta fase exponencial corresponde al aumento de peso durante las primeras etapas del crecimiento, es decir, cuando la relación entre las áreas meristemáticas y el resto del cuerpo vegetal es alta.

II. Fase lineal o rectilínea : se caracteriza porque a períodos iguales de tiempo corresponden aumentos iguales de crecimiento, sin que importe el tamaño del sistema considerado. Esta fase es característica de los aumentos de longitud, volumen, peso y número de las células de estructura cilíndrica o filamentosa, en las cuales las áreas meristemáticas permanecen constantes en tamaño (ej. crecimiento del tubo polínico, de la raíz principal y de los tallos con entrenudos).

III. Fase envejecimiento o senescencia: es de lento crecimiento o crecimiento desacelerado y en su transcurso el sistema se vuelve cada vez menos efectivo hasta que aquel cesa totalmente.

Esta curva, mediante la cual representamos el crecimiento, es una curva teórica que se da en algunos casos, pero muy poco frecuente, lo normal es que se obtengan aproximaciones a la misma. En muchos casos la fase lineal prácticamente no existe, pasándose de la fase logarítmica a la de senescencia casi sin interrupción

En el caso de frutos de carozo, nos encontramos con una doble curva sigmoide (Fig. 7.7), una primera parte sigmoide con un período de senescencia y a continuación un período de crecimiento logarítmico correspondiente a una segunda sigmoide. En otros casos, y si se mide el crecimiento en forma de peso fresco (húmedo), al final de la curva se observa un ligero descenso (Fig. 7.8), debido a los procesos degradativos de la senescencia y al consumo de reservas o a la excreción de minerales u otras sustancias al suelo.

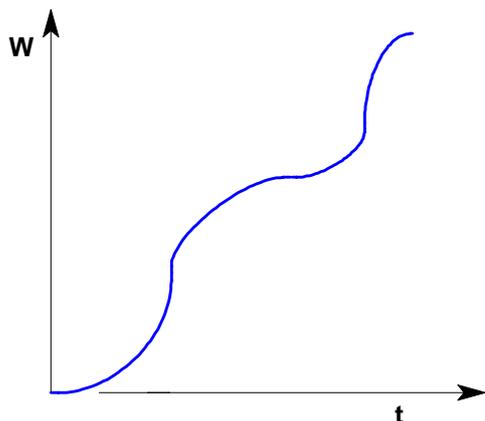


Figura 7.7.

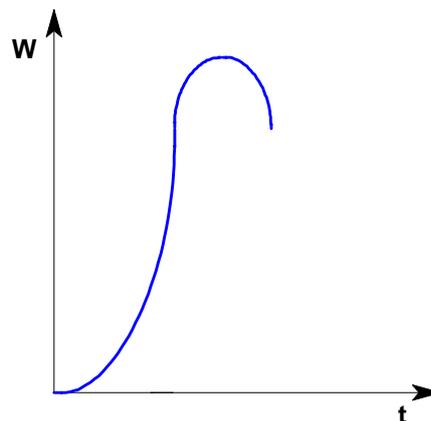


Figura 7.8.

El crecimiento de los vegetales sean inferiores o superiores es INDEFINIDO o INDETERMINADO. El cuerpo del vegetal continúa creciendo durante toda la vida del individuo, o por lo menos, mientras las condiciones ambientales lo permitan. Algunos órganos son de crecimiento definido o determinado como por ej. hojas, flores, frutos etc.

5. Análisis del crecimiento

La medida a intervalos consecutivos de la distribución de recursos en las plantas -energía, materia orgánica, minerales- permite distinguir varios comportamientos que reflejan la adecuación morfofuncional a condiciones ambientales específicas. El desarrollo y crecimiento de una planta muestran relaciones cuantitativas que permiten comprender su capacidad de producción de materia orgánica. Los conceptos y las técnicas de análisis del crecimiento vegetal se deben a Blackman y sus seguidores en Inglaterra, y los han descrito minuciosamente, Evans (1972) y Kvet y colaboradores (1971).

La distribución de recursos (o de fotosintatos) se estudia por lo general, mediante el peso seco o el contenido de energía, y su distribución en las raíces, tallos, hojas, flores, frutos y

semillas. La gráfica de estos valores de biomasa vegetal permite ver la partición de asimilados en función del tiempo en los distintos órganos de la planta. En sentido estricto, el índice más preciso de la economía de asimilados en un ambiente dado, es la distribución de los recursos energéticos. Por lo general, sin embargo, se utiliza el peso seco, pues con excepción de frutos y semillas, el contenido energético de la materia orgánica de las plantas oscila alrededor de las 4 kcal/g (Lieth 1968).

Para el análisis de crecimiento de una especie dada, o de una comunidad se imponen ciertos requerimientos de homogeneidad, pues la medición del incremento en peso o contenido energético requiere la destrucción del individuo. Por ello la técnica del análisis de crecimiento se aplica a plantas cultivadas o unidades de vegetación homogéneas como son, por ejemplo, los pastizales y praderas de zonas templadas.

En los vegetales debemos establecer que variables consideramos para medir el crecimiento; ej.: la altura de planta (cm) o el diámetro (cm) de un fruto, el índice de área foliar (adimensional) o el peso seco (g) aéreo (fitomasa) o total (aéreo + subterráneo). Generalmente se evalúa la fitomasa aérea (canopia de los cultivos o de los forrajes), efectuando cortes al ras del suelo (Fig. 7. 9), en un área determinada (generalmente 1 m² ó 0,5 m²). Este procedimiento se repite en el tiempo (t1, t2, t3tn) y los valores registrados en cada tiempo se grafican para obtener la curva de crecimiento o de producción en función del tiempo. También se la denomina genéricamente como "curva de biomasa" o "curva de fitomasa".

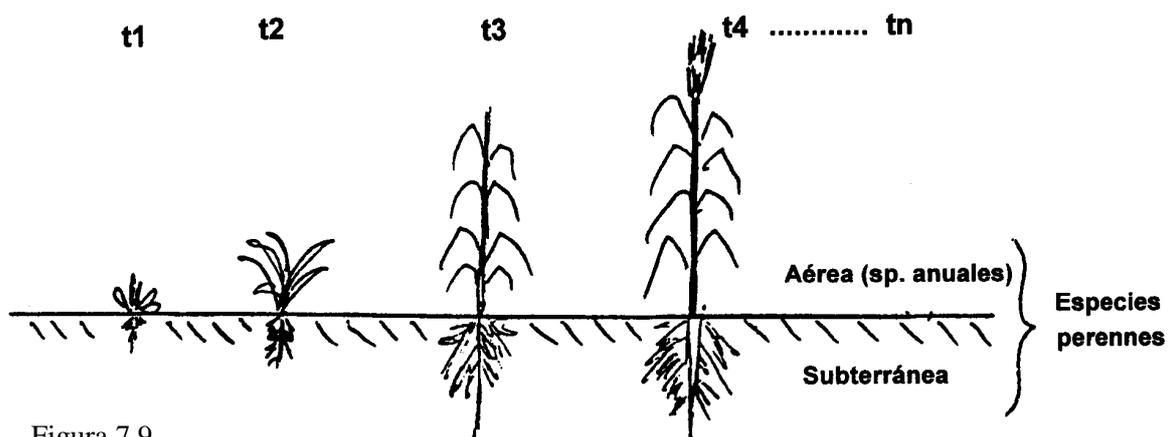


Figura 7.9.

Es importante aclarar que el término biomasa es el peso de todos los organismos vivos (vegetales y animales) en un área determinada. En muchos estudios de crecimiento y productividad de pasturas se emplea el término biomasa o biomasa vegetal para referirse al peso de la parte aérea verde (fitomasa). Cuando se utiliza el término biomasa, lo correcto es aclarar de qué, es decir biomasa vegetal, biomasa aérea seca, biomasa subterránea.

Al iniciar un estudio de crecimiento debemos fijar nuestros objetivos y establecer la escala de trabajo, es decir el nivel de organización para la evaluación: un individuo; una población (conjunto de individuos de una misma especie), o una comunidad vegetal (conjunto de poblaciones estructuradas y organizadas). Para el caso de los cultivos se utiliza normalmente el segundo nivel de organización.

Para medir producción o productividad es necesario separar los compartimentos vegetales: la parte verde (hojas y tallos fotosintéticamente activos), lo seco en pie (material marcescente) y la broza o mantillo (material seco caído en el suelo) y el material descompuesto (Fig. 7.10).

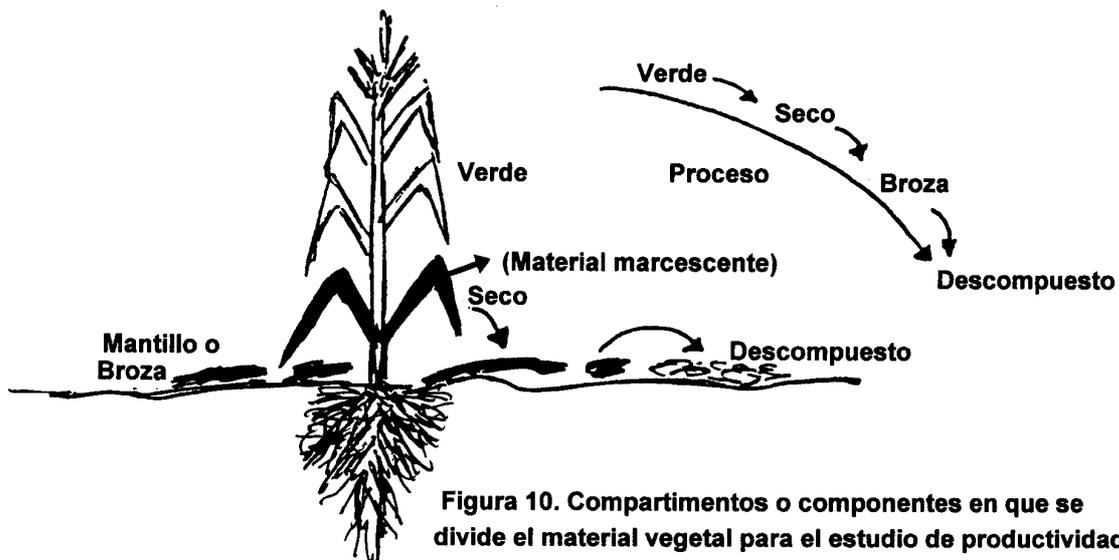


Figura 10. Compartimentos o componentes en que se divide el material vegetal para el estudio de productividad

En las primeras etapas ontogénicas dominará el componente verde mientras que al final del ciclo vegetal el componente seco.

En el material cosechado se determina el peso fresco (P.F.; material seco + agua) y el peso seco (P.S.; libre de humedad) obtenido luego de colocar la muestra vegetal (P.F.) en estufa a 80° C hasta peso constante (48 - 72 h). Este material seco es finalmente molido, con mortero o molinillo mecánico y tamizado (malla 1 x 1mm). Luego se toma una alícuota de aproximadamente un gramo, se coloca en un crisol de cerámica, se pesa y luego se lleva a horno de mufla (500-550° C por 3 a 5 horas). Se deja enfriar y se pesa nuevamente obteniendo el valor de las cenizas. Por diferencia entre la materia seca y las cenizas, se obtiene la materia orgánica (M.O.). Es decir M.O. = M.S. - Cenizas.

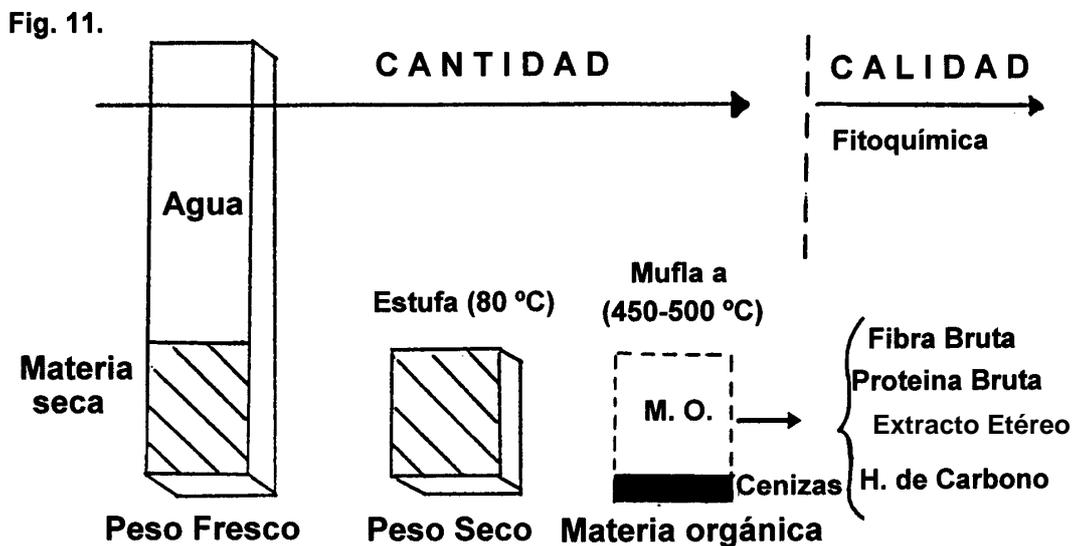


Figura 7.11. Análisis cuanti y cualitativo de una muestra vegetal.

Hasta aquí, tenemos el cálculo de la biomasa vegetal en términos de cantidad, si profundizamos el análisis podemos evaluar la calidad a través de los componentes de la M.O. y conocer la cantidad de fibra bruta (F.B.), extracto etéreo -las grasas- (E.E.) y proteína bruta (P.B.) respectivamente, por medio de análisis fitoquímicos. Por último, los hidratos de carbono solubles (azúcares) se obtienen por diferencia entre la M.O. y la sumatoria de los otros componentes (F.B.+E.E.+P.B.) (Fig. 7.11).

La biomasa vegetal puede expresarse en términos de peso (Kg P.F./m², Kg P.S./m², Kg. M.O./m² o de energía (cal /g de P.S. o Kcal/g de M.O.).

5.1 Formulación matemática del crecimiento.

Las curvas de crecimiento que se obtienen experimentalmente pueden representarse mediante fórmulas matemáticas, es decir, mediante modelos que facilitan la realización de comparaciones entre los diversos materiales que se estudian o las diferentes condiciones experimentales que afectan ese crecimiento.

Para aplicar cualquiera de los índices que desarrollaremos a continuación, es necesario medir en cada intervalo de tiempo (Δt) el material vegetal presente (W) que se expresará en peso seco / unidad de área (m^2) y que normalmente representa toda la biomasa cosechada a nivel del piso o bien cualquier porción de la planta (tallos, hojas, raíces, etc.). En algunos casos también es posible determinar el peso de las raíces con exactitud (por ej. en plantas acuáticas flotantes ó en ensayos de crecimiento en contenedores o macetas).

Otra variable que necesitamos conocer es la magnitud del aparato fotosintético o del sistema asimilatorio representado por la superficie foliar fotosintéticamente activa y que se expresa a través del índice de área foliar (LAI o IAF, número adimensional) que se obtiene por la relación entre el área o superficie fotosintética (m^2) y la unidad de superficie (m^2) en que crece el área fotosintética. Otro dato importante es el peso seco del sistema fotosintetizante. En otros casos puede medirse el contenido de proteínas en hojas, clorofila total, etc.

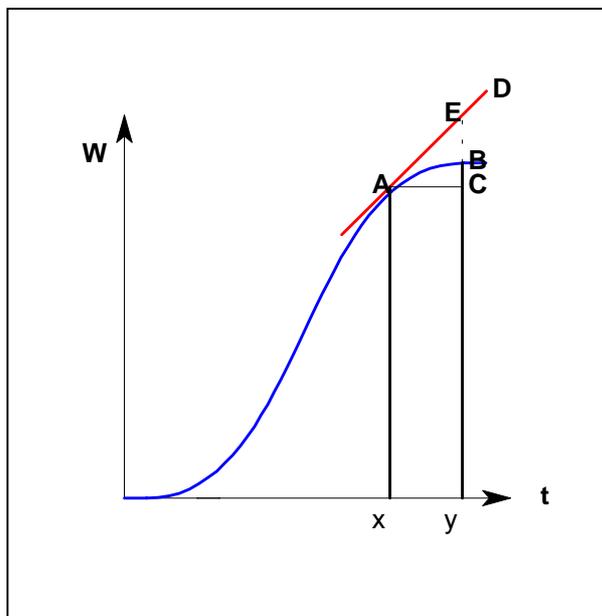
5.1.1. Tasa de crecimiento absoluta.(GR ó r)

Si consideramos el ejemplo de la Fig. 7.4., el aumento de peso en cualquier momento de la curva sigmoidea del crecimiento esta dado por el aumento (dw) en gramos durante un período infinitamente pequeño (dt). Esta relación se denomina tasa absoluta de crecimiento, o sea:

$$[1] \quad r = \frac{dw}{dt} \quad \text{donde; } w = \text{peso seco y } t = \text{tiempo}$$

se la define como el incremento de material vegetal por unidad de tiempo. Para el cálculo debe tomarse la diferencia de peso entre el momento inicial y final, o sea :

$$r = \frac{w_2 - w_1}{t_2 - t_1} \quad \text{Unidades: } g \cdot d^{-1} \text{ ó } g \cdot \text{sem}^{-1}$$



Este valor “r” representa la pendiente de la curva de crecimiento y puede ser determinado empíricamente si se traza la tangente en un punto cualquiera de la curva (Fig. 7.4).

Al tiempo x (Fig. 7.12), el tamaño (peso, altura, área foliar, etc.) está dado por la longitud de la línea Ax, y a un tiempo mayor y, por By. Si AC es paralela al eje del tiempo el incremento de tamaño (Δw) durante el período de tiempo xy se representa por BC, siendo Δt para AC , $\Delta w / \Delta t$ que es evidentemente una medida de la tasa promedio por la cual el peso (w) fue incrementado durante este período. El punto y, cuando está cercano a x se toma como x, esto indica que el tramo AB está muy cerca de la curva de crecimiento.

Figura 7.12.

En el límite cuando Δw y Δt son extremadamente pequeños ABC es un triángulo recto y AB, continúa en la misma línea que comienza AD, la tangente para la curva del crecimiento al punto A. El cociente $\Delta w / \Delta t$ se transforma ahora en dw / dt , el cociente diferencial del peso respecto al tiempo, y su medición la TASA ABSOLUTA DE CRECIMIENTO, que es la razón de incremento

de peso (w) al tiempo x , tomado en un período finito. En otros términos, dw/dt es la tangente del ángulo de pendiente de la curva de crecimiento, y puede evaluarse para un tiempo x , ya sea, diferenciando la ecuación que expresa la relación entre w y t , o también de los datos del triángulo ACE sobre el gráfico (Fig. 7.12.).

Se puede graficar la tasa “ r ” en función del tiempo (Fig. 7.13). Vemos que “ r ” crece en forma constante durante la fase exponencial del crecimiento hasta alcanzar un punto máximo que corresponde al punto de inflexión de la curva de crecimiento (C), para luego decaer hasta el valor cero. La relación absoluta de crecimiento es proporcional al tamaño del sistema en crecimiento durante el período de tiempo que se considere.

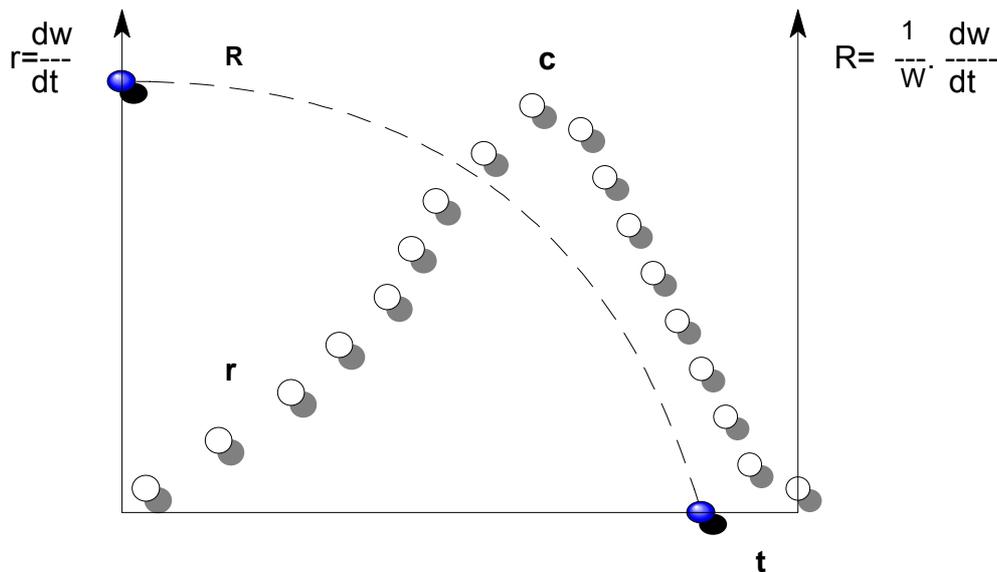


Figura 7.13. Relación ó tasa absoluta y relativa de crecimiento. C marca el período de mayor crecimiento (Sachs).

Sin embargo, esta forma de expresar el crecimiento no es muy adecuada cuando se trata de comparar la eficiencia en la producción de materia seca. Por ejemplo una tasa de 1 g por día se puede considerar como rápido, ahora bien la misma tasa absoluta en una planta de 100 g de peso indicaría un pobre crecimiento. Con el objeto de evitar esta dificultad, y a los fines comparativos es preferible expresar la relación de crecimiento teniendo en cuenta el peso o tamaño ya alcanzado por el sistema considerado. El camino obvio es dividir la tasa absoluta, por el valor particular de W para el cual se aplica, o sea:

$$[2] \quad R = \frac{1}{W} \times \frac{dw}{dt} \quad \text{Unidades: } g \cdot g^{-1} \cdot d^{-1} \text{ o } g \cdot g^{-1} \cdot sem^{-1}$$

Para un determinado tiempo (t) se define como el aumento de masa (w) por unidad de masa presente (W) por unidad de tiempo (t). Para su cálculo se emplea la siguiente fórmula:

$$R = \frac{\ln w_2 - \ln w_1}{t_2 - t_1}$$

5.1.2. TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO (R)

Al igual que r el valor R es de significación momentánea, pues representa la relación de aumento de peso en un momento dado. Este valor resulta comparativo con otros ya que incluye el peso de la masa que crece y se puede expresar como porcentaje de incremento en peso por unidad de tiempo. Ej. Si suponemos un valor de $W = 50 \text{ g}$ y un valor de $r = 10 \text{ g /$

semana, se tendrá que el valor de R para esa semana en particular será igual a un aumento de 0,2 g; lo cual expresado como porcentaje, sería 20 %.

La relación relativa de crecimiento es constante durante la fase exponencial y su declinación puede explicarse si consideramos que, a medida que aumenta la edad de la planta, se irá haciendo cada vez menor la proporción de tejidos meristemáticos con respecto a aquellos otros (vasculares, de protección, de sostén) que dejan de aportar nuevo material una vez que sus células se diferenciaron totalmente (Fig. 7.13).

Durante mucho tiempo los fitofisiólogos de distintos países trataron de encontrar una ley única que permitiese expresar, en forma matemática, el incremento de masa o volumen de un sistema en crecimiento. Si bien hubo intentos anteriores fue el investigador inglés V. H. Blackman (1919) quien propuso que el crecimiento de una planta anual, por lo menos durante las primeras etapas de su ciclo, sigue aproximadamente la ley del interés compuesto. O sea, el peso seco que alcanza una planta al final de un período depende 1) del peso inicial (capital), 2) la forma en que la planta lo usa en la producción de materia nueva (tasa de interés) y 3) la duración de ese período de tiempo. Por lo tanto la ecuación del crecimiento estaría dada por:

$$[3] \quad W_1 = W_0 \times e^{rt} \quad \text{o sea} \quad \log_e \frac{W_1}{W_0} = rt$$

en donde:

W_1 : es el peso alcanzado por la planta al final del período de tiempo t

W_0 : el peso seco al principio de ese período o peso inicial.

r: tasa de incremento o interés.

e: coeficiente exponencial (2,7182) base de los logaritmos neperianos.

Despejando r de la expresión logarítmica;

$$r = \frac{\log_e W_1 - \log_e W_0}{t_1 - t_0}$$

Blackman supuso que dicho valor “r” podía ser usado como un “índice de eficiencia”, característico para cada especie y que serviría para medir la efectividad con que una planta produce materia seca. De la fórmula expuesta resulta claro que la constante r de la fórmula de interés compuesto corresponde a la tasa relativa de crecimiento (R).

Ya expresamos que este valor es constante durante la fase exponencial del crecimiento y luego decae constantemente con la edad de la planta, por ello, esta ley del interés compuesto sólo se puede aplicar en dicha fase, pues no es válida para todo el ciclo vital de una planta. Lo mismo puede decirse acerca del crecimiento de un cultivo de bacterias, algas, etc.

Bock (1969) y Lallana (1981) estudiando el crecimiento de una población de Eichhornia crassipes utilizaron la siguiente fórmula:

$$[4] \quad W = W_0 \times X^t$$

que no es más que una simplificación de la fórmula exponencial descrita por Blackman (3), en donde W es el peso alcanzado al final del período, W_0 es el peso inicial, t es el tiempo transcurrido entre las dos medidas (días) y X es el factor de incremento diario del peso neto (peso seco). A partir de X se puede calcular también la tasa relativa de crecimiento ($R = \ln X$).

La misma fórmula [4] puede utilizarse para estimar el factor por el cual incrementa la población (número de plantas) a partir de una cantidad dada inicialmente, o sea $N_t = N_0 X^t$ donde N_t es el número de plantas que se alcanza al tiempo t y N_0 es el número inicial. Esta fórmula puede usarse para aquellas plantas que se reproducen aceleradamente por vía vegetativa o bien para algas o bacterias.

5.1.3. Tasa foliar unitaria o de asimilación neta (NAR ó E).

$$[5] \quad NAR = \frac{1}{A} \times \frac{dw}{dt} \quad \text{Unidades: g. dm}^{-2} \cdot \text{sem}^{-1}$$

La parte productiva de una planta es la superficie foliar, de modo que resulta lógico expresar el crecimiento en función de dicha superficie (A= área foliar), ya que sería una medida directa de la eficiencia productiva de la planta.

Según la fórmula [5] la tasa de asimilación neta es igual al aumento del peso seco (dw) con respecto al tiempo (dt). La tasa de crecimiento se refiere a la superficie de asimilación (A) a cuya fotosíntesis se debe la producción. La NAR se expresa en g de peso seco o carbono (libre de cenizas) por dm² de superficie foliar por día o por semana. En esta fórmula se supone que la superficie foliar se mantiene constante durante el aumento de peso. Generalmente esto no ocurre, la suma de todas las superficies sigue aumentando. Por lo tanto para integrar la ecuación hay que conocer la relación entre el incremento de peso y áreas.

Si el intervalo entre cosechas es lo bastante corto para que E permanezca constante, resulta:

$$\int_{w1}^{w2} dw = E \int_{t1}^{t2} A \times dt$$

Resolviendo las integrales se puede calcular el valor de E o NAR para un lapso de tiempo "x" transcurrido, empleando la siguiente fórmula:

$$[6] \quad E = NAR = \frac{w2 - w1}{t2 - t1} \times \frac{\ln A2 - \ln A1}{A2 - A1} \quad \text{Unidades: g.m}^{-2} \cdot \text{sem}^{-1}$$

en donde:

w1= peso seco total de la planta en el tiempo t1.

w2= peso seco a un tiempo posterior t2.

w2 - w1= dw= aumento de peso durante el intervalo de tiempo (t2 - t1) entre las determinaciones. En las plantas herbáceas suele escogerse un intervalo de tiempo de 1 a 2 semanas.

t2 - t1 = intervalo de tiempo de medición

A2 - A1= aumento de la superficie foliar en el mismo tiempo.

ln A2 - ln A1= indica el crecimiento exponencial de la superficie foliar en relación con el crecimiento durante el intervalo de tiempo t2 - t1.

Esta ecuación [6] para calcular E es la más utilizada y es válida para intervalos relativamente cortos entre las cosechas. Algunos ejemplos de los valores del NAR para zonas templadas se presentan en el siguiente cuadro:

	NAR (promedios)	Fuente
Plantas herbáceas	0,05 - 0,1 g.dm ⁻² .d ⁻¹	Larcher, 1977
Plantas leñosas (plantas jóvenes y arbustos)	0,01 - 0,02 g.dm ⁻² .d ⁻¹	"
Plantas herbáceas Explot. Agrícola (Valores máximos medidos en períodos cortos de tiempo)	0,12 - 0,25 g.dm ⁻² .d ⁻¹	"
Planta acuática (<i>Eichhornia crassipes</i> "camalote"). Valor mensual en época de máximo crecimiento.	0,31 g.dm ⁻² .d ⁻¹	Lallana, 1981
Maleza de campos naturales de Entre Ríos (<i>Eryngium horridum</i> "caraguatá")	0,02 - 0,05 g.dm ⁻² .d ⁻¹	Rochi y Lallana, 1996

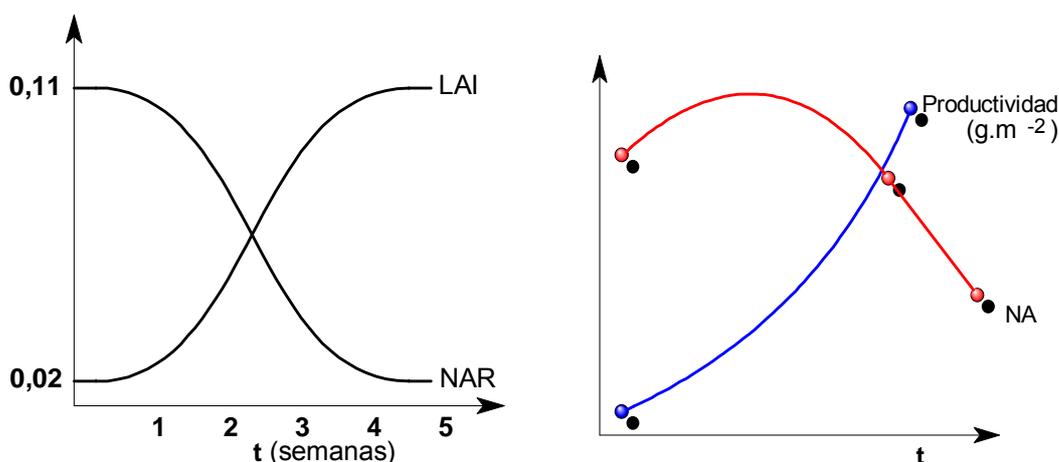


Figura 7.14. Relaciones entre el índice de área foliar (LAI), NAR y productividad. **Figura 7.15.**

Además de las expresiones dadas anteriormente (r , R y NAR), se han elaborado otras muy útiles para emplearlas cuando se quiere analizar y comparar el crecimiento de individuos o de cultivos sometidos a distintas condiciones. En todas ellas para el análisis se establece la diferencia entre las superficies fotosintetizantes y el resto de la planta. Se parte de dos determinaciones básicas, que ya se han comentado, 1) la del material vegetal total (W) y 2) la del sistema fotosintetizante de dicho material (A y LAR).

5.1.4. Índice de área foliar (LAI).

Las hojas de las plantas superiores son los principales órganos encargados de la intercepción luminosa y de la fotosíntesis. Las especies cultivadas en su mayoría invierten la mayor parte de su crecimiento en la expansión del área foliar. El parámetro básico que relaciona la radiación que intercepta un cultivo con la radiación total incidente es el índice de área foliar (LAI, Watson, 1947).

La importancia del área foliar y la intercepción de la luz por un cultivo se ve reflejada en muchas de las prácticas agronómicas que se realizan: determinación de una apropiada densidad y distribución uniforme de plantas, fertilización, riego, entre otras. Otro aspecto importante en la intercepción de la luz es la arquitectura foliar de la planta, es decir como están distribuidas las hojas con relación al tallo y su inclinación respecto a la vertical (Giménez, 1992).

Existen diversos métodos para su medición y una buena revisión al respecto puede hallarse en el trabajo de Ginzo (1968). Actualmente, existen medidores de área foliar electrónicos de lectura digital directa con apreciación de 1 mm^2 . También se ha desarrollado un nuevo procedimiento metodológico para el cálculo del área foliar -método destructivo- mediante el uso de un escáner de mesa y un software para procesamiento de imágenes (Lallana, 1999). Los métodos para determinar el área foliar se clasifican según el tratamiento que se les dé a las muestras (Ginzo, 1968; Fernández *et al.*, 1989; Castillo, 1994) y en general se pueden clasificar en: *Métodos destructivos*, *Métodos de estimación* y *Métodos no destructivos*. Una descripción sucinta de cada método se presenta en el trabajo de Lallana (1999) que se adjunta por separado a la presente ayuda didáctica, junto con el trabajo de Elizalde *et al.*, 2003 que desarrollaron un método de estimación para hojas de *Eryngium horridum* "caraguatá".

El LAI se define como la suma de las superficies de hojas fotosintéticamente activas dividido la superficie de terreno que ocupan dichas hojas.

La medida del área foliar (A) durante un período de tiempo $t_2 - t_1$, se expresa así:

$$A = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} A \times dt$$

Esto no se puede evaluar si la relación A versus t no se conoce.

$$A = \frac{1}{t_2 - t_1} \sum_{i=1}^n A_i$$

La expresión $\sum_{i=1}^n A_i$ o $\int_{t_1}^{t_2} A \times dt$ es conocida como Duración de Área Foliar de la planta o Canopia (LAD).

[7] Fórmula de trabajo
$$LAD = \frac{A_2 - A_1}{\ln A_2 - \ln A_1} \times t_2 - t_1 \quad \text{Unidades} = \text{dm}^2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{sem}^{-1}$$

5.1.5. Tasa de área foliar (LAR).

[8]
$$LAR = \frac{A}{W} \quad \text{Unidades} = \text{dm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$$

LAR se puede descomponer en:

5.1.6. Cociente de peso foliar (LWR).

[9]
$$LWR = \frac{Lw}{W} \quad \begin{array}{l} Lw = \text{peso seco de las hojas} \\ W = \text{peso seco total} \end{array}$$

Unidades = $\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$

5.1.7. Área foliar específica (SLA).

[10]
$$SLA = \frac{A}{Lw} \quad \text{Unidades} = \text{dm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$$

o sea,
$$LAR = LWR \times SLA = \frac{Lw}{W} \times \frac{A}{Lw} = \frac{A}{W}$$

[8] = [9] x [10]

Este concepto proporciona diferencias en la Tasa de Área Foliar (LAR) que pueden ser atribuidas a 1) la distribución diferencial de los productos fotosintéticos entre el crecimiento de la hoja y otras partes en crecimiento y 2) las diferencias en la consistencia de las hojas (área por unidad de peso de hojas).

A los fines ilustrativos, en la Lámina 1, se presentan valores de distintos índices de crecimiento medidos durante más de un año en una población de *Eryngium horridum*.

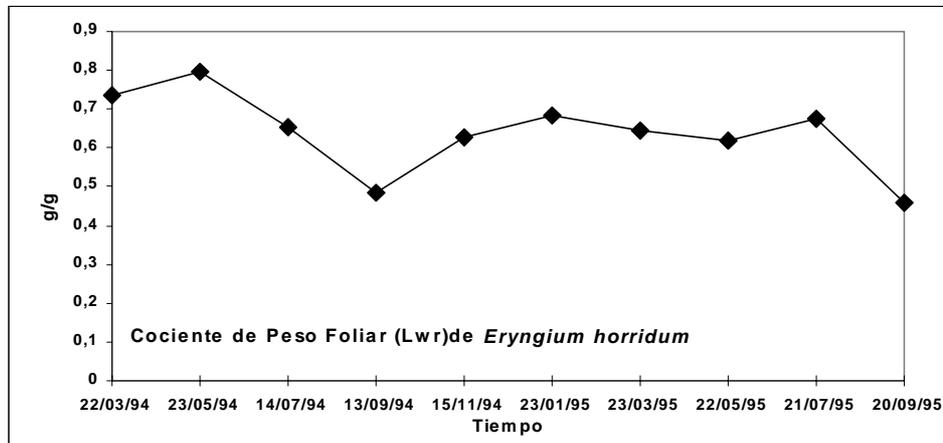
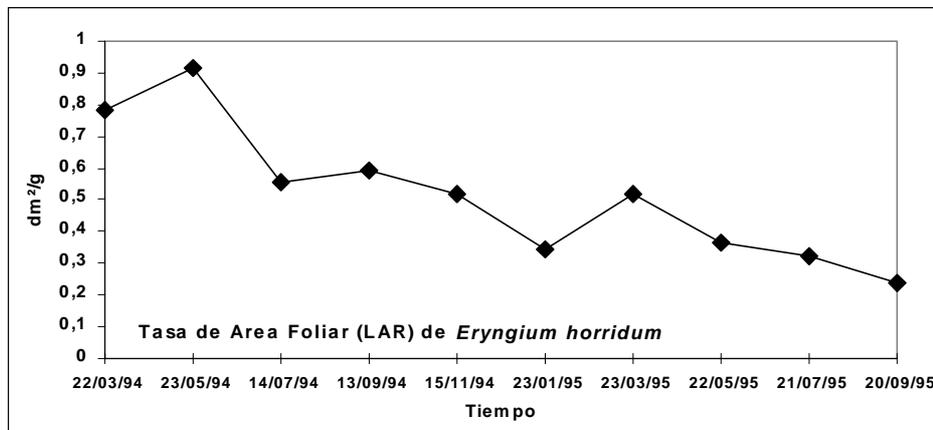
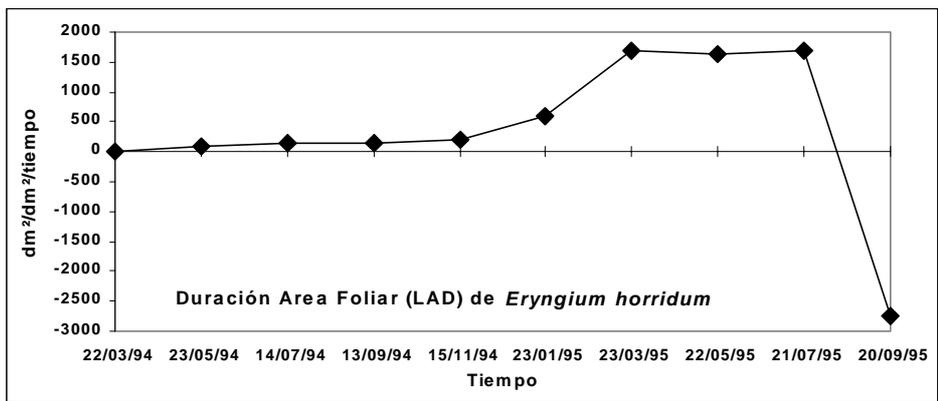
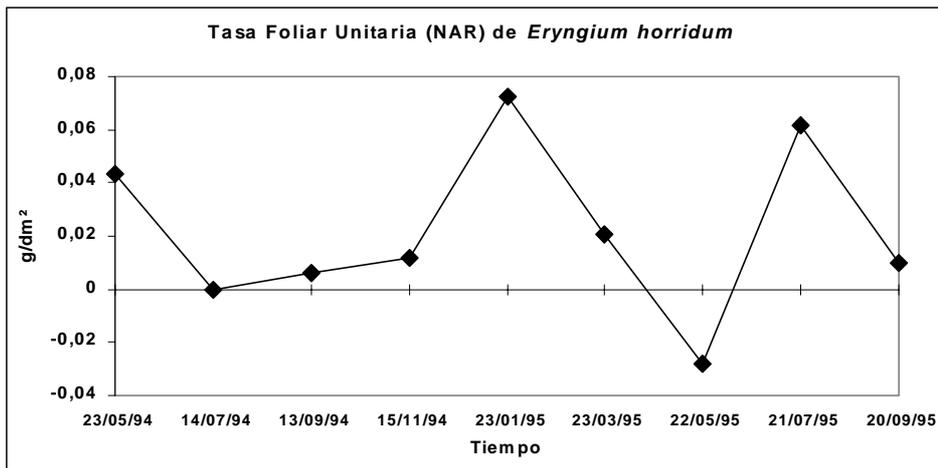


Lámina 1. Variación del NAR, LAD, LAR y Lwr en un ensayo de crecimiento en *Eryngium horridum* realizado en el Dpto. Paraná.

5.1.8. Cociente radical (RR)

$$[11] \quad RR = \frac{Rw}{W} \quad \text{Rw= peso seco del sistema radical}$$

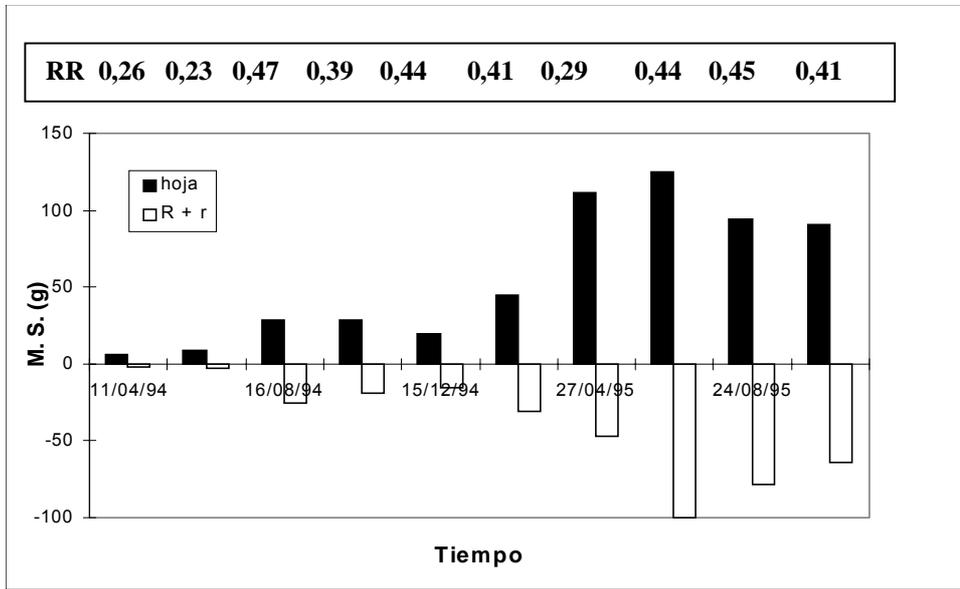


Figura 7.16. Biomasa aérea y radical (raíz + rizomas) de *Eryngium horridum* expresada en g de materia seca (M.S.) por planta y valores del cociente radical (RR). Modificado de Rochi y Lallana 1996.

5.2 Relaciones entre los índices y sus componentes.

Briggs y colaboradores analizando el crecimiento del maíz encontraron que si el coeficiente de crecimiento relativo, o sea, el aumento porcentual de peso seco semanal, se correlacionaba con el tiempo, aquel llegaba a un máximo después del cual declinaba presentando dos picos subsidiarios (Fig. 7.16.) correspondientes a la aparición de las inflorescencias masculina y femenina. De igual forma representaron el valor de LAR a través del tiempo, encontrando una similitud entre las curvas; llegando a la conclusión de que, teóricamente hablando, la curva del aumento del peso seco por unidad de área foliar a través del ciclo vital de la planta debería ser paralela al eje del tiempo (Ver 3er. figura de la lámina 1, página anterior).

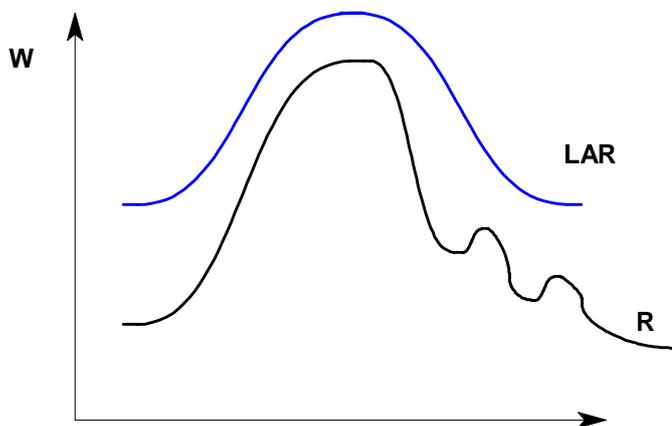


Figura 7.17.

De esta forma lograron dividir R en dos componentes: $R = NAR \times LAR$; relacionando [2], [5] y [8] tenemos que:

$$\frac{1}{W} \times \frac{w}{dt} = \frac{1}{A} \times \frac{dw}{dt} \times \frac{A}{W}$$

Por lo tanto el coeficiente de crecimiento relativo (R), da el aumento porcentual de peso seco y el coeficiente de asimilación neta (NAR), el aumento de peso seco por unidad de área foliar (o área fotosintetizante). El conjunto de índices aquí desarrollado nos permite desglosar el crecimiento en sus componentes y correlacionarlo con sus causales. Por ejemplo:

$$R = NAR \times SLA \times LWR = (\text{Actividad fotosintética media} \times SLA \times LWR \times \text{total de horas de luz}) - (\text{actividad respiratoria media} \times \text{total de horas de luz y oscuridad}).$$

El coeficiente de crecimiento relativo puede considerarse como una medida de crecimiento absoluto y sus componentes las causales del crecimiento.

NAR: nos da idea del balance entre fotosíntesis y respiración.

SLA: da idea del grado de expansión del sistema fotosintetizante.

LAR: da idea de la magnitud del aparato fotosintetizante.

Esto nos permite analizar el crecimiento de las plantas bajo distintas condiciones del medio. El valor E (o NAR) es casi constante, siempre y cuando no varíen mucho las condiciones ambientales. Si aumenta la intensidad luminosa, aumenta el NAR. Al aumentar la temperatura también aumenta el NAR, dentro de ciertos límites.

El efecto combinado de la temperatura e intensidad luminosa, va a incrementar el NAR en mayor medida que si se les aumenta cada uno de esos factores sobre el SLA y LWR.

Nutrientes: si aumenta el nivel de N también disminuye E, y por encima de cierto nivel aumenta. Con niveles bajos de N aumenta el área foliar específica y disminuye el cociente de peso foliar (LWR). Cuando las hojas se vuelven cloróticas (Senescencia), el aumento de área foliar no compensa la disminución del LWR y decrece el crecimiento.

TASA DE CRECIMIENTO RELATIVO DEL CULTIVO (C)

$$[12] \quad C = LAI \times NAR$$

La productividad de materia seca de un cultivo por unidad de tiempo varía según la magnitud o el tamaño del sistema fotosintetizante y la eficiencia fotosintética de ese cultivo.

Considerando el LAI y el NAR, Watson describió la tasa de crecimiento relativo del cultivo (C).

En los cultivos el primer término (LAI) es mucho más variable que el segundo, lo mismo es válido para distintas especies y en las diferentes etapas de su desarrollo. (Fig. 7.18).

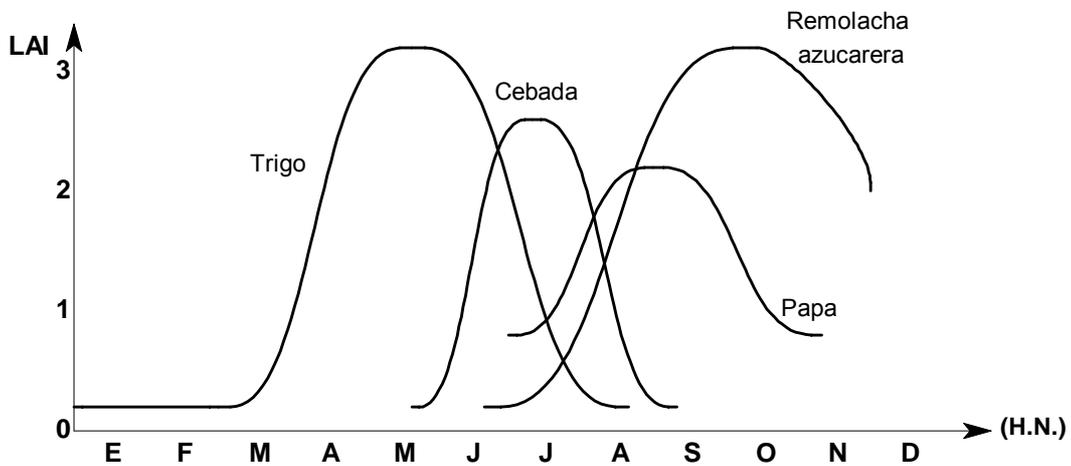
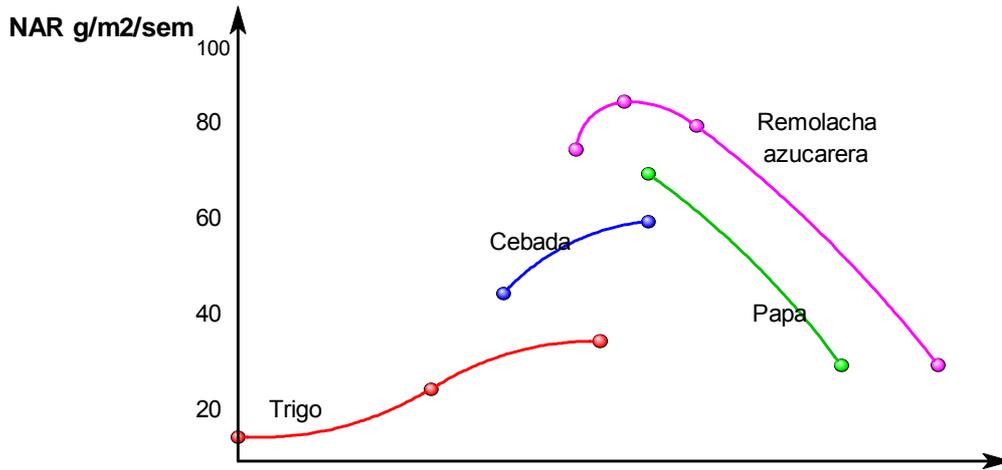
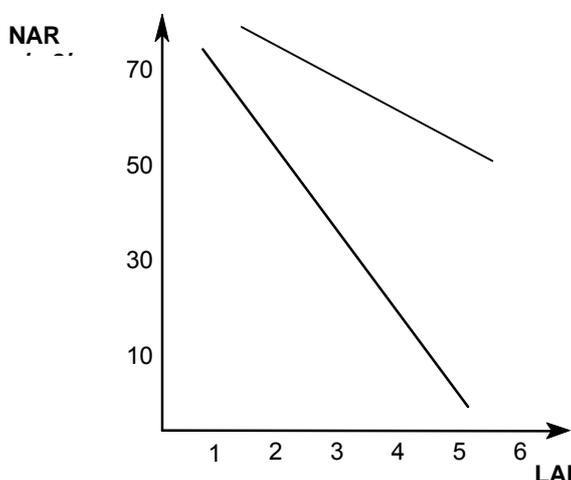


Figura 7.18. Curvas ajustadas que representan las variaciones promedio con respecto al tiempo de E y LAI de diferentes especies (Watson 1947). Tomado de Lewis y Ginzo 1966.

Watson, emplea la siguiente relación entre el NAR y el LAI: $E = NAR = a + b \times LAI$ siendo a y b constantes.



La representación gráfica de esta relación (Fig. 7.19), muestra que es decreciente lo que puede adjudicarse al hecho de que un aumento del LAI resulta en una mayor superficie foliar que se encuentra en condiciones de sombra; por lo tanto una mayor proporción de cada planta estará por debajo del punto de compensación.

Aparentemente a mayor E y mayor LAI, mayor tendría que ser la productividad (compárese Fig. 7.14, 7.15 y 7.19).

Figura 7.19. Relación entre el NAR y el LAI para nabo y remolacha azucarera.

Al aumentar E (NAR), disminuye el índice de área foliar (LAI); pero para un mismo LAI el valor de E se modifica de acuerdo a la arquitectura foliar que posea la planta, en otros términos, de acuerdo a su eficiencia en la captación de luz. Con el ejemplo gráfico de la Fig. 7.20. y 7.21. se puede visualizar mejor esta última conclusión. Debemos tener en cuenta que el elemento más manejable es el LAI y puede modificarse en un cultivo, disminuyendo o aumentando la densidad de siembra, o bien modificando la disponibilidad de nutrientes, o el riego, lo cual provocará modificaciones positivas en el área foliar.

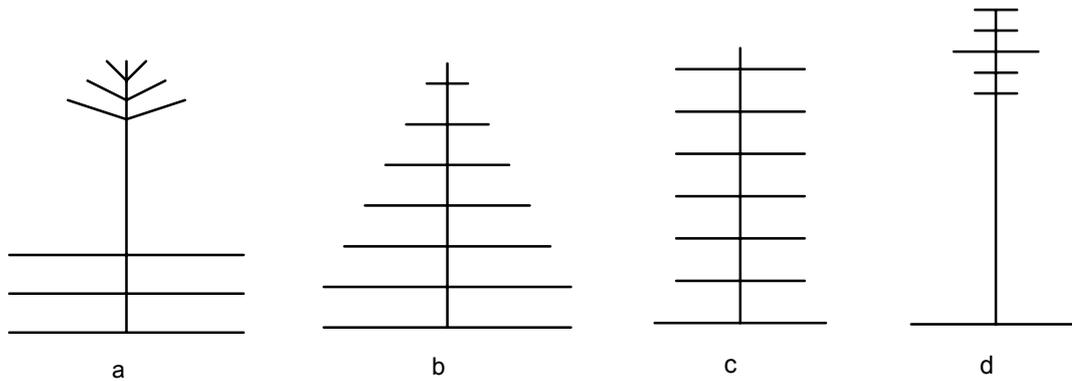


Figura 7.20. Modelos de plantas con distinta arquitectura foliar.

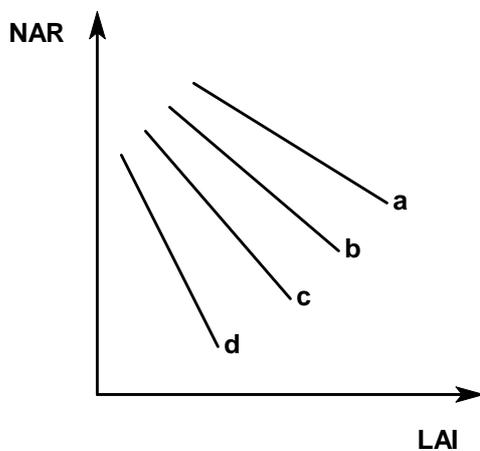


Figura 7.21. Relación entre E y LAI para los modelos de plantas de la Fig. 7.20.

BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA

- Blackman, V.H. 1919. The compound interested law and plant growth. *Ann. Bot.* 33:353-360.
- Bock, J.H. 1969. Productivity of the waterhyacinth *Eichornia crassipes* (Mart.) Solms. *Ecology* 50 (3): 460-464.
- Castillo Lozano, Ma. J. 1994. Estudio del área foliar en tres variedades de remolacha de mesa (*Beta vulgaris* L., variedad cuenta Alef.) cultivadas bajo invernadero en Albacete. Trabajo de fin de carrera. 159 p. Universidad de Castilla-La Mancha, España.
- Coll, J.V.; Rodrigo, G.N.; García, B.S. y Tamés R.S.. 1980. *Fisiología Vegetal*. Ed. Pirámide. Madrid.750 p.(Cap. 21: 411-423)
- Córdoba, C. V. 1979. *Fisiología Vegetal*. Blume. España. 439 p. (94-97 p.)

- (**)Elizalde, José; Lallana, Víctor; Lallana, María del C.; Billard, Cristina. 2003. Determinación del área foliar en *Eryngium horridum* Malme ("caraguatá) por mediciones lineales. RCA. Rev. cient. agropecu. 7(1): 25-28.
- Evans, G. C. 1972. The quantitative analysis of plant growth. Blackwell Scientific Publications.
- Fernández, E.M.; Asnal, W.E.; Giayetto, O.; Cholaky, L. 1989. Estimación del área foliar del lino oleaginoso. Rev. Fac. Agronomía - UNLPam. 4(1): 47-58.
- Giménez, C. 1992. Bases fisiológicas de la producción hortícola. pp. 57-74. En: Nueva Horticultura, Ramos, E. y Rallo L. (Eds.), Ed. Mundi Prensa, Madrid, 183 p.
- Ginzo, H.D. 1968. Revisión de métodos para medir el área foliar. Ciencia e Investigación 24: 83-87.
- Hunt, R. 1981. Plants growth analysis. Edwards Arnol. Studies in Biology. N° 96:1-67.
- Kiefer, L.; Lallana, V.H. 1989. Nuevo método para determinación del área foliar en *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae). Rev. Asoc. Cs. Nat. Lit. 20 (1-2):69-79
- Kvet, J.; Ondok, J.; Necas, J.; Jarvis, D. 1971. Methods of growth analysis. (p. 343-391). En: Plant Photosynthetic production: Manual of methods. Ed. Z. Sestak, J.; Catsky y P. G. Jarrys; Dr.W. Junk, The Hague.
- Lallana, V.H. 1981. Productividad de *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) en una laguna isleña de la cuenca del río Paraná medio I. Análisis del crecimiento. Bol. Soc. Arg. Bot., 20(1-2):99-107.
- (**)Lallana, V.H. 1999. Medición del área foliar mediante escáner y software Idrisi. Revista FAVE 13(2):27-33.
- Larcher, W. 1977. Ecofisiología Vegetal. Omega. 73-75.
- Leopold, A.C. 1964. Plant growth and development, Mc. Graw Hill, 466 p.
- Lewis, J.P.; Ginzo, H.D. 1966. Bases para el análisis del crecimiento vegetal. Ciencia e Investigación, 22(11):495-507.
- Lieth, H. 1968. The measurement of calorific values of biological material and the determination of ecological efficiency. En: Funtioning of terrestrial ecosystems at the primary production level, Procc. Copenhagen symp. UNESCO. París, 273 p.
- Medina, E. 1977. Introducción a la Ecofisiología Vegetal. OEA, 102 p.
- Radfords, F.J. 1967. Growth analysis formulae. Their use and abuse. Crop Sci. 7(3):171-175.
- Richards, F.J. 1969. The quantitative analysis of growth. En: Plant Physiology, a Treatise (Ed. F.C. Steward) Ac. Press. 1-435.
- Rochi, G. R.; Lallana, V.H. 1996. Análisis del crecimiento aéreo y radical de plantas de "caraguatá" (*Eryngium paniculatum* Cav. et Domb). Rev. Ciencia Docencia y Tecnología, 7(12): 137-151.
- Sívori, E.M.; Montaldi, E.R.; Caso, O.H. 1980. Fisiología Vegetal. Hemisferio Sur, Bs. As. 690 p.
- Watson, D. J. 1947. Comparative physiological studies on the growth of field crops. I. Variation in net assimilation rate and leaf areas between species, and within the between years". Ann. Bot. 11: 41-76.
- Watson, D.J. 1952. The physiological basis of variation in yield. Adv. Agron. 4:101-145.



ANEXO: Se adjuntan copias de los trabajos marcados con (**)