

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON  
FACULTAD DE AGRONOMIA



ASPECTOS GENERALES DEL CRECIMIENTO  
Y DESARROLLO DE LAS PLANTAS

SEMINARIO  
(OPCION II-A)

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
INGENIERO AGRONOMO FITOTECNISTA

PRESENTA  
GUSTAVO ADOLFO QUIROGA COSTILLA

MARIN, N. L.

JUNIO DE 1991

1

T

QK731

Q5

c.1



1080063476

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON  
FACULTAD DE AGRONOMIA



ASPECTOS GENERALES DEL CRECIMIENTO  
Y DESARROLLO DE LAS PLANTAS

SEMINARIO  
(OPCION III-A)

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
INGENIERO AGRONOMO FITOTECNISTA.

PRESENTA  
GUSTAVO ADOLEFO QUIROGA COSTILLA

MARIN, N. L.

JUNIO DE 1991

10731 *M*

T  
OK 731  
GS



Biblioteca Central  
Maana Solidaridad



BU Regin Rangel Fines  
UANL  
FONDO  
TESIS LICENCIATURA

F Tesis

40.581  
A1

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON

FACULTAD DE AGRONOMIA

ASPECTOS GENERALES DEL CRECIMIENTO Y DESARROLLO DE LAS PLANTAS

S E M I N A R I O

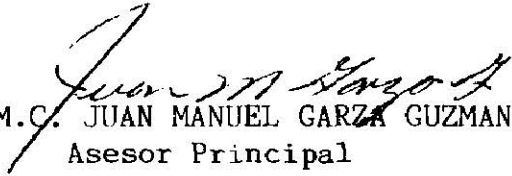
(OPCION II-A)

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:  
INGENIERO AGRONOMO FITOTECNISTA


PRESENTA:

GUSTAVO ADOLFO QUIROGA COSTILLA

COMISION REVISORA

  
ING. M.C. JUAN MANUEL GARZA GUZMAN  
Asesor Principal

  
DRA. ELIZABETH CARDENAS CERDA  
Vocal

  
ING. RAUL P. SALAZAR SAENZ  
Vocal

A MI MADRE: PROFRA. LIC. JOVITA COSTILLA MOLINA

GRACIAS POR TODO SU AMOR Y COMPRESION

A MI PADRE: PROFR. LIC. MANUEL QUIROGA OVALLE

CON AMOR Y RESPETO, MIL GRACIAS

A MIS PADRES Y A DIOS POR TODO LO QUE SOY

A MIS HERMANOS: MANUEL

JOSE LUIS

ARTURO GUADALUPE

EDUARDO

A MIS SOBRINOS: MARY, ANA LAURA Y LUISITO

A MIS CUÑADAS: LOURDES Y MARIA DE JESUS

A LA FACULTAD DE AGRONOMIA DE LA U.A.N.L.

EN ESPECIAL AL ING. M.C. JUAN MANUEL GARZA G.

A LOS QUE ME AYUDARON A REALIZAR ESTE TRABAJO, MIS AMIGOS:

ARQ. LUIS MIGUEL NORIEGA RAMIREZ

ING. LUIS GERARDO GONZALEZ

ING. OMAR GARCIA

C.P. JUAN CASTAÑEDA

DR. ROBERTO MENCHACA MORELL

ARQ. JOSE FERNANDO GAMEZ

Y A TODOS MIS AMIGOS.



## INDICE

INTRODUCCION . . . . .	1
LITERATURA REVISADA . . . . .	2
Crecimiento y Desarrollo . . . . .	2
Crecimiento . . . . .	2
Desarrollo . . . . .	3
Crecimiento a Nivel Celular . . . . .	4
Expansión de la Pared Celular . . . . .	7
Relación Agua-Crecimiento . . . . .	9
Algunas Características del Crecimiento y Desa--	
rollo de las Plantas . . . . .	13
Crecimiento en Raíces . . . . .	16
Crecimiento Lateral de la Raíz . . . . .	19
Crecimiento Radial de la Raíz . . . . .	20
Crecimiento en Tallos . . . . .	21
Crecimiento Radial de los Tallos . . . . .	24
Crecimiento de la Hoja . . . . .	25
Crecimiento y Desarrollo de Flores . . . . .	29
Antesis . . . . .	31
Desarrollo de Frutos y Semillas . . . . .	32
Cambios Químicos en el Crecimiento de Fru--	
tos y Semillas . . . . .	33
La Importancia de las Semillas en el Crecimiento	
de los Frutos . . . . .	35
Crecimiento en Relación al Tiempo . . . . .	37
Crecimiento Cuantitativo . . . . .	40

Tasa de Crecimiento Relativo . . . . .	42
BIBLIOGRAFIA . . . . .	45

## INDICE DE FIGURAS

FIGURA		PAGINA
1	Diagramas que ilustran el crecimiento de la célula vegetal . . . . .	4
2	Movimiento del agua por ósmosis . . . . .	8
3	Formación de la placa celular durante la citocinesis en la punta de la raíz de algodón . . . . .	9
4	Absorción de solutos de una célula . . . . .	11
5	Cambios en la orientación de microfibrillas de celulosa durante la elongación celular . . . . .	12
6	Niveles de diferenciación durante el desarrollo de una planta superior . . . . .	15
7	Diagrama de la zona de crecimiento primario de una raíz vista en sección longitudinal . . . . .	17
8	Sección longitudinal de un ápice de tallo . . . . .	22
9	Relación de divisiones anticlinal y periclinal de un brote apical . . . . .	26
10	Relación de la hoja bandera y la vaina del tallo de una gramínea . . . . .	28
11	Influencia de las semillas y auxinas en el desarrollo de los frutos . . . . .	36
12	Curva sigmoide del crecimiento absoluto . . . . .	38
13	Curva normal de la vel. del crecimiento . . . . .	42

14

Logaritmo del crecimiento en función del  
tiempo . . . . .

42

## INTRODUCCION

La Fisiología Vegetal, incluye al Crecimiento y Desarrollo de las Plantas, muy importante para el estudio de las mismas. El entender los hábitos fisiológicos de las especies es punto básico para observar posibles alternativas de mejoramiento genético. De hecho toda selección o cruce genética requiere de un estudio detallado (lo mejor posible) de los hábitos de crecimiento de las plantas en cuestión. Luego que para determinar la productividad de algún cultivo, necesita de comprender el tipo de crecimiento y desarrollo. Pues el entender su ciclo de cultivo, requerimientos de agua, tipo de suelo y clima para establecerlo, etc. obliga el saber que tipo de planta es (anual, bianual, perenne), sus características de tallo, raíz y hojas. También de conocer sus ventajas y desventajas fisiológicas, y sus necesidades óptimas en las diferentes etapas del cultivo para de ésta manera procurar la máxima productividad.

## LITERATURA REVISADA

### Crecimiento y Desarrollo

#### Crecimiento.

En sentido estricto el crecimiento solo involucra fenómenos cuantitativos en el ciclo biológico de un vegetal, órgano o célula, tales como el aumento de substancia, tamaño o número de órganos.

Intrínsecamente tales aumentos están en función del tiempo (Guzmán y Kohashi, sin editar).

Para el biólogo es un aumento en talla y volumen aunque unas personas definen el crecimiento como un incremento en el protoplasma, pero esta definición es muy difícil de aplicar (Salisbury y Parke, 1968).

Wareing y Phillips (1978) y Sivori (1980), definen crecimiento como un aumento irreversible de volumen, de una célula, tejido, órgano o individuo, generalmente acompañado de un aumento de masa.

El crecimiento de las células es un incremento irreversible en tamaño y ocurre tanto en las zonas de división celular como en aquellas de elongación de las células. La división celular es un proceso adicional que acompaña al crecimiento en la primera zona mencionada pero no en la última

(Ray, 1979).

### Desarrollo.

Puede definirse como cambio ordenado o progreso, a menudo (aunque no siempre) hacia un estado superior mas ordenado o mas complejo (Bidwell, 1979).

El desarrollo es la serie de cambios cualitativos por los cuales pasa un organismo durante su ciclo ontogénico. Si bien el desarrollo de un organismo se inicia con la célula huevo fecundada (cigoto) su manifestación mas visible se observa cuando ese mismo individuo pasa del estado vegetativo al reproductivo (Sivori, 1980).

El proceso por el cual las células vuelven a especializarse es llamado diferenciación y el proceso de crecimiento y diferenciación de células individuales dentro o en los tejidos u órganos es llamado frecuentemente desarrollo (Salisbury y Ross, 1978; Wareing y Phillips, 1978).

Otro término usado para el proceso de desarrollo es el de morfogénesis (morfo-forma; génesis-origen, comienzo, principio) (Salisbury y Ross, 1978).

La morfogénesis son todos los cambios de forma que experimenta el individuo a nivel de célula, tejido u órgano desde la formación del cigoto hasta la muerte. Es un mecanismo que regula el cómo, cuándo y dónde del crecimiento de una célula hasta un vegetal en respuesta a las condiciones de su entorno

(Guzmán y Kohashi, sin editar; Ray, 1979).

Ray (1979), define dos procesos muy importantes de desarrollo que acompañan al crecimiento: la morfogénesis y la diferenciación. Sin embargo la diferenciación según Ray consiste en la adquisición gradual de características estructurales y de funciones diferentes por las células que en su origen formaban parte de una población celular relativamente uniforme y no especializada del meristemo.

#### Crecimiento a Nivel Celular.

En un sentido fundamental, todo el crecimiento de la planta es crecimiento celular, y hay tres aspectos en este proceso que a veces pueden ser separados en espacio y tiempo: división celular, agrandamiento celular y diferenciación celular (fig. 1). Cualquier crecimiento biológico sostenido necesita por lo menos de los dos primeros (Salisbury y Parke, 1968; Bidwell, 1979).

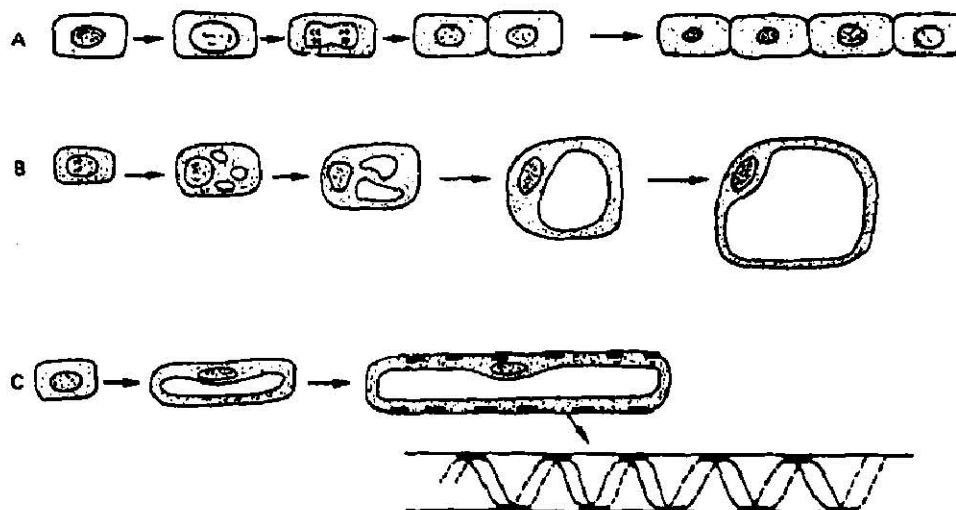


FIGURA 1. Diagramas que ilustran el crecimiento de la célula vegetal.  
A. Por división celular.  
B. Por agrandamiento celular.  
C. Por diferenciación celular.  
Tomado de Bidwell, 1979.



Las células tienen un volumen máximo (probablemente gobernado por la relación volumen-superficie: a medida que aumenta el volumen, disminuye la superficie por unidad de volumen) y por lo tanto la división celular es una necesidad. No obstante la división celular por sí misma daría como resultado solamente células más y más pequeñas. Como una regla durante la división celular en sí, hay poca diferenciación si acaso; se presenta solamente después que el agrandamiento celular está en camino o casi completo (Salisbury y Parke, 1968).

Antes de cada mitosis, el crecimiento meristemático requiere que se efectúe la replicación del ADN de la célula materna lo cual duplica toda la información genética que posee la célula. Por otra parte, el crecimiento durante la fase de agrandamiento de la célula no requiere de la replicación del ADN (Bidwell, 1978).

El crecimiento de una célula en la zona de elongación implica no solo el agrandamiento de la célula hasta que llegue al tamaño de su madurez sino también modificaciones en su protoplasto, del tipo que tiene en el meristemo al tipo que es característico de las células maduras. En el meristemo, las células están llenas de protoplasma y el núcleo ocupa una parte considerable del volumen de ellas. Las vacuolas son pequeñas y pueden no ser visibles. Cuando la célula entra en fase de elongación estas vacuolas se agrandan por absorción de agua y se vuelven conspicuas. Al seguir creciendo se fusionan, dejando al núcleo en el centro de la célula suspendido de filamentos de protoplasma. Finalmente el núcleo se mueve a una

posición periférica, por lo común dejando una vacuola central ininterrumpida para cuando la célula a terminado su crecimiento.

Acompañando a este crecimiento protoplasmático se efectúa la diferenciación de las células para funciones especializadas. En realidad la diferenciación celular comienza dentro del meristemo (Ray, 1979).

Durante el crecimiento, en la fase de agrandamiento de la célula, es normal que continúe la síntesis de proteínas y de ARN, pero se retrasa mucho respecto al incremento en volumen de la célula, el cual se debe de manera principal al aumento en volumen de la vacuola mas bien que al del citoplasma.

En algunos de estos casos como en el crecimiento de los pétalos de las flores, la cantidad de ARN y de proteínas por célula disminuyen durante la fase de agrandamiento de la célula. Este distanciamiento relativo del incremento en volumen de la biosíntesis, puede explicar porque el aumento en tamaño puede producirse con mucha mayor rapidez en la fase de agrandamiento de la célula que en los meristemas, sin embargo el crecimiento de la célula en la fase de agrandamiento celular aparentemente requiere de la síntesis de ARN y de alguna clase de proteínas debido a que este crecimiento puede ser bloqueado por antibióticos que inhiben la transcripción o traducción (Ray, 1979).

La célula puede crecer opcionalmente con o sin división celular de una manera altamente especializada. La fig. 1c. representa el crecimiento de un elemento de vaso. Aquí el creci-

miento es en una sola dirección e involucra la modificación y diferenciación de la célula en una entidad morfológica enteramente distinta. Los procesos básicos son similares: estiramiento de la pared celular, depósito de numerosas capas de microfibrillas de celulosa orientadas, pérdida de gran parte de la complejidad subcelular, y el desarrollo de una gran vacuola.

Todas las células tienen inicialmente una ilimitada capacidad de crecimiento y diferenciación. No obstante sus distintas posiciones en la planta y su común origen genético, las células usan esta información de diferentes maneras. Evidentemente se diferencian como resultado de su posición en la planta (Bidwell, 1978).

Expansión de la Pared Celular. A fin de que pueda efectuarse cualquier crecimiento en tamaño ya sea en una región meristemática o de agrandamiento celular, es esencial que la pared celular, a pesar de su capacidad para contener las fuerzas de turgencia, tenga una extensión o expansión en su área superficial. La capacidad de poder tener expansión celular es una característica de la pared primaria en contraste con la pared celular secundaria. La expansión de la pared que se requiere para el crecimiento en tamaño depende de la presión de turgencia. Así pues la expansión de la pared durante el crecimiento puede considerarse como un estiramiento físico de la pared celular sometida a las fuerzas ejercidas por la presión de turgencia. A su vez éste estiramiento reduce la presión de turgencia de la célula y su potencial hídrico, para generar -

una fuerza impulsora para la absorción de agua por la célula, lo cual aumenta su volumen (fig. 2). Para mantener una presión de turgencia suficiente para extender la pared celular y así producir un crecimiento continuo en volumen, es necesario que se mantenga la concentración de solutos de las células, - contra la dilución causada por la absorción de agua durante el crecimiento, ya sea por la absorción de solutos por la célula en crecimiento o por la producción de solutos en la fotosíntesis.

La extensión y crecimiento del tamaño de la pared cesan en unos cuantos minutos si se produce alguna interferencia -- con la energía metabólica de la respiración (Ray, 1979).

Después que la mitosis está completa, los núcleos hijos normalmente son separados por la formación de una nueva pared celular.

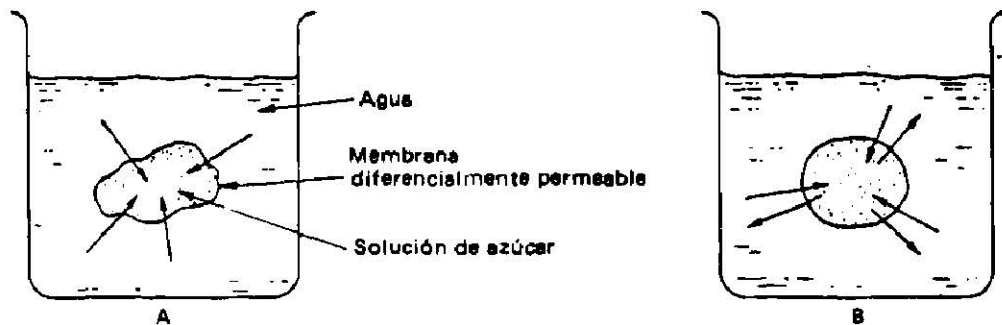


FIGURA 2. El agua se mueve por ósmosis hacia el interior de una "célula" artificial que contiene solución de azúcar (A) hasta que la célula se hincha de manera que sus paredes ejerzan presión sobre sus contenidos, expulsando el agua hacia afuera. En equilibrio (B) la presión del agua que ingresa por ósmosis es igual a la presión del agua que sale. Tomado de Bidwell, 1979.

Este proceso empieza con la producción de una placa celular que surge por la fusión de centenares de pequeñas vesículas. La mayoría de estas pequeñas vesículas son lanzadas de -

los extremos de las vesículas del dictiosoma que contienen polisacáridos no celulósicos como por ejemplo las pectinas. En cuanto las vesículas se fusionan se forma la laminilla media rica en pectinas (fig. 3). Está limitada por membranas que anteriormente formaron parte de las vesículas de dictiosoma para que ahora se conviertan en las membranas plasmáticas de cada célula hija que se está dividiendo. La formación subsecuente de la nueva pared primaria de cada célula hija también se lleva a cabo, en parte a través de la fusión de las vesículas de dictiosoma (Salisbury y Ross, 1978; Bidwell, 1979).



FIGURA 3. Formación de la placa celular durante la citocinesis en la punta de la raíz de algodón. Las vesículas ricas en pectina apretadas fuera de los dictiosomas se funden en el ecuador para formar la nueva laminilla media y las dos membranas plasmáticas que están juntas. Subsecuente la formación de la pared primaria, incluyendo los polisacáridos no celulósicos secretados por cada célula desde adentro y hacia la lámina media en adición a las vesículas de dictiosoma. Tomado de Salisbury y Ross, 1978.

Relación Agua-Crecimiento. Después de la citocinesis las células hijas que no permanecen meristemáticas crecen extensivamente, este crecimiento en primer lugar es causado por una absorción de agua que implica la síntesis de una nueva pared celular y una nueva membrana. Estos cambios de volumen reversibles que acompañan la plasmólisis y desplasmólisis, son acompañados por la contracción y el alargamiento de estas mem-

branas y en una menor medida de la pared celular, pero estos cambios en volumen son pequeños comparados con los cambios de crecimiento (Salisbury y Ross, 1978).

¿Qué causa que una célula se agrande? La presión del agua origina el crecimiento forzando la pared y las membranas a expandirse. El ritmo del movimiento del agua de afuera hacia dentro está gobernada por dos factores: primero por el gradiente de potencial hídrico, y segundo por la permeabilidad de la membrana al agua. El potencial hídrico de la célula consiste en su potencial osmótico ( $\Psi_{\pi}$ ) más su potencial de presión ( $\Psi_p$ ), esto es  $= \Psi_{\pi} + \Psi_p$  : el ( $\Psi_{H_2O}$ ) de la célula muchas veces es diferente de la solución que está afuera. Aunque debe existir un gradiente por el que el agua va pasando hacia dentro asumiendo que la permeabilidad de la membrana está sin cambio, el ritmo de movimiento del agua de afuera hacia adentro de la célula puede ser aumentado, bajando ( $\Psi_{\pi}$ ) o bajando ( $\Psi_p$ ) o bajando los dos. El ( $\Psi_{\pi}$ ) se hace mas negativo por la absorción de solutos o por el fraccionamiento de macromoléculas en subunidades constituyentes. Este fraccionamiento involucra hidrólisis de almidón a glucosa además de fructosanas a fructosas y de proteínas hacia aminoácidos, además de sacarosa, rafinosa y estaquiosa a hexosas, y la conversión de grasas a azúcares. Algunos factores ambientales e internos afectan al ( $\Psi_{\pi}$ ) cambiando el ritmo de absorción de solutos, mientras que otros factores cambian el ritmo del fraccionamiento de macromoléculas (fig. 4) (Salisbury y Ross, 1978).

Las células jóvenes normalmente pueden crecer bajo valo-

res menores de un ( $\Psi_p^+$ ), algo que no pueden hacer las células mas maduras aparentemente porque sus paredes son menos rígidas. Esto puede deberse a que se forman paredes secundarias; es difícil de imaginar que la célula no puede generar suficiente presión para empujar las paredes como en las células que contienen paredes relativamente delgadas.

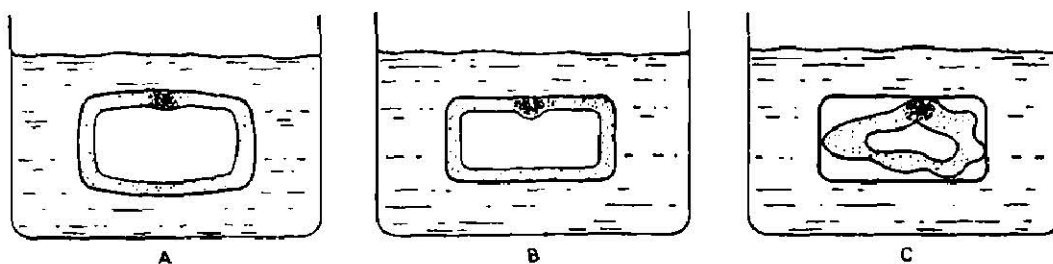


FIGURA 4. A. Célula en solución hipotónica:  $\Psi_{\pi}$  afuera  $>$  dentro; el agua difunde al interior. B. Célula en solución isotónica:  $\Psi_{\pi}$  afuera  $= \Psi_{\pi}$  adentro; no hay movimiento de agua. C. Célula en solución hipertónica; la célula se plasmoliza:  $\Psi_{\pi}$  afuera  $<$  adentro; el agua difunde al exterior. Tomado de Bidwell, 1979.

Aunque los cambios de ( $\Psi_p$ ) y ( $\Psi_{\pi}$ ) en las células controlan el crecimiento de plantas que tienen mucha agua en su crecimiento, alguno de los dos factores son en una parte nulificados por la absorción de agua.

Usualmente el crecimiento se detiene en ausencia de los suministros de solutos, aparentemente porque la pared retiene cualquier soluto debido a su rigidez o porque se vuelve menos plástica. Por lo tanto la planta requiere agua a medida que la fuerza se conduce para el crecimiento, pero el agua continúa ascendiendo, y requiriendo casi siempre de la absorción de sales minerales o azúcares u otros solutos orgánicos (provistos) por la translocación o fotosíntesis.

En células meristemáticas, las microfibrillas celulares

están relativa y aleatoriamente orientadas a la longitud y ancho de la superficie de cada pared, así ( $\Psi_p$ ) (ejercido equitativamente en todas direcciones) puede causar expansión uniforme en tres direcciones dando células isodiamétricas, ¿porqué entonces, no son todas las células isodiamétricas? La respuesta tiene doble fondo. Primero, la orientación microfibrilica no es completamente aleatoria en algunas células muy jóvenes, por lo que el crecimiento comienza rápidamente en una dirección paralela a un eje (fig. 5); segundo, a medida

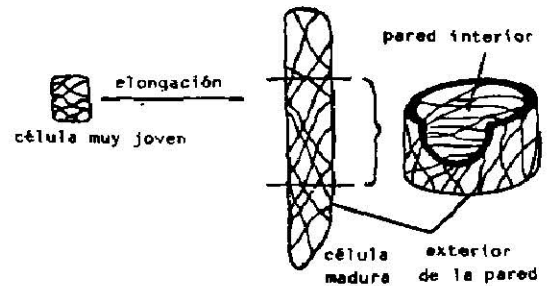
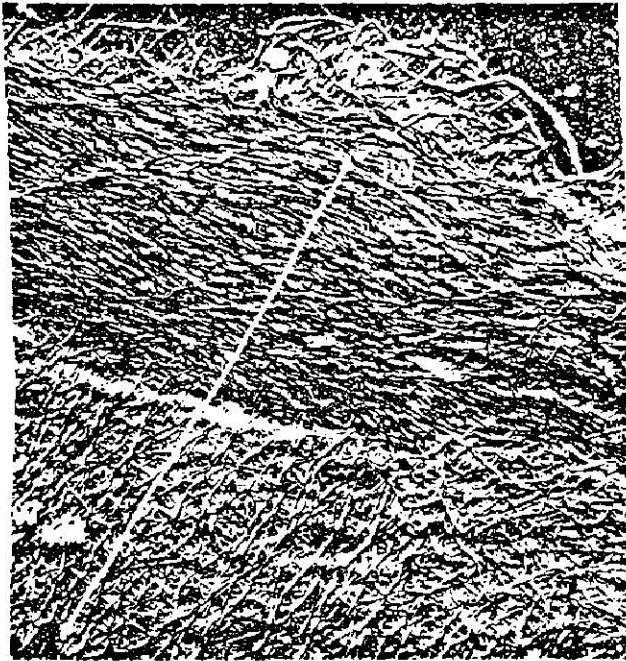


FIGURA 5. (a) Cambios en la orientación de microfibrillas de celulosa durante la elongación celular. En una célula joven las microfibrillas son depositadas nuevamente sobre el interior de la superficie de la pared orientadas perpendicularmente a lo largo del eje de la célula. Las viejas microfibrillas sobre el lado exterior de la pared vuelven a orientarse en la dirección de la elongación durante el crecimiento. (b) - La orientación de las microfibrillas de celulosa en el interior (célula joven) y afuera (célula madura) de la pared primaria. Véase la lámina del pelo celular de *Juncus effusus*, Juncó. Note que las microfibrillas en el interior de la pared (IW) son perpendiculares a lo largo del eje de la célula, éstas mismas en el exterior de la pared (EW) son paralelas a lo largo del eje de la célula. La orientación de la elongación celular está dada por el largo de las flechas. Tomado de Salisbury y Ross, 1978.

que ocurre el crecimiento, nuevas microfibrillas, son depositadas dentro de la pared adyacente a la membrana plasmática en patrones característicos. En esta forma, la pared retiene un grosor mas o menos uniforme durante el crecimiento. Si la orientación de estas nuevas microfibrillas es aleatoria, el



crecimiento es como tridimensional (como en frutos suculentos o las células del mesófilo de la hoja), pero si éstas son depositadas preferentemente alrededor de un eje de las células como anillos en un barril, el crecimiento, comenzará a ser --mas bidimensional y en direcciones perpendiculares al eje longitudinal de las microfibrillas (como en la elongación de raíces, tallos y pecíolos), (Salisbury y Ross, 1978).

#### Algunas Características del Crecimiento y Desarrollo de las Plantas.

Algunas estructuras de las plantas son determinadas y otras son indeterminadas. Una estructura determinada crece hasta cierto tamaño y luego se detiene, eventualmente hasta la senescencia y muerte. Hojas, flores y frutos son excelentes ejemplos de estructuras determinadas. Por otro lado tallos vegetativos y las raíces son estructuras indeterminadas.

(Salisbury y Ross, 1978).

Las estructuras indeterminadas crecen por meristemas que continuamente se renuevan a si mismos permaneciendo juveniles. No obstante los meristemas pueden ser muertos; en un sentido son inmortales; al mismo tiempo son estructuras determinadas porque estan sujetas a la senescencia y muerte (Salisbury y Ross, 1978).

Los meristemas son regiones embrionarias mas o menos perennes de las cuales se producen periodicamente nuevos tejidos y órganos; también se les define como tejidos perpetuamente jóvenes relacionados en primer término con el crecimiento

y como regiones de iniciación mas o menos continua de células y tejidos (Salisbury y Parke, 1968; Wareing, 1978; Sivori, 1980).

En la periferia de las células del meristemo, las células que se derivan de él, crecen algunas veces hasta en muchos tantos de su tamaño original y traen consigo un aumento visible en el tamaño de la planta. A medida que estas células alcanzan su tamaño completo, dejan de crecer y se convierten en parte de los tejidos maduros de la planta que ya no crecen (Ray, 1979).

El crecimiento en la planta no está distribuido uniformemente, pero está restringido a ciertas zonas que contienen células recientemente producidas en los meristemas. Las principales zonas meristemáticas son descubiertas cerca de las raíces y en los ápices de los retoños, en el cambium vascular cerca de los nudos (en monocotiledóneas) y en ciertas partes de hojas jóvenes. La raíz y los nuevos meristemas apicales (retoños) son formados durante el desarrollo del embrión como en la semilla, pero el cambium vascular y las áreas meristemáticas de las hojas no son distinguibles hasta después de la germinación. Las especies monocárpicas florecen una vez y luego mueren. Las policárpicas florecen y retornan a la forma vegetativa de crecimiento y florecen al menos una vez más antes de morir (Salisbury y Ross, 1978).

En todo meristemo coexisten dos tipos de células; pues por un lado agregan nuevas células al cuerpo vegetal y por otro se perpetúan como tejido embrional. Así unas células se

comportan como meristemáticas (iniciales) y otras que se diferencian para transformarse en los distintos elementos de los tejidos y órganos de la planta (derivadas). (fig. 6).

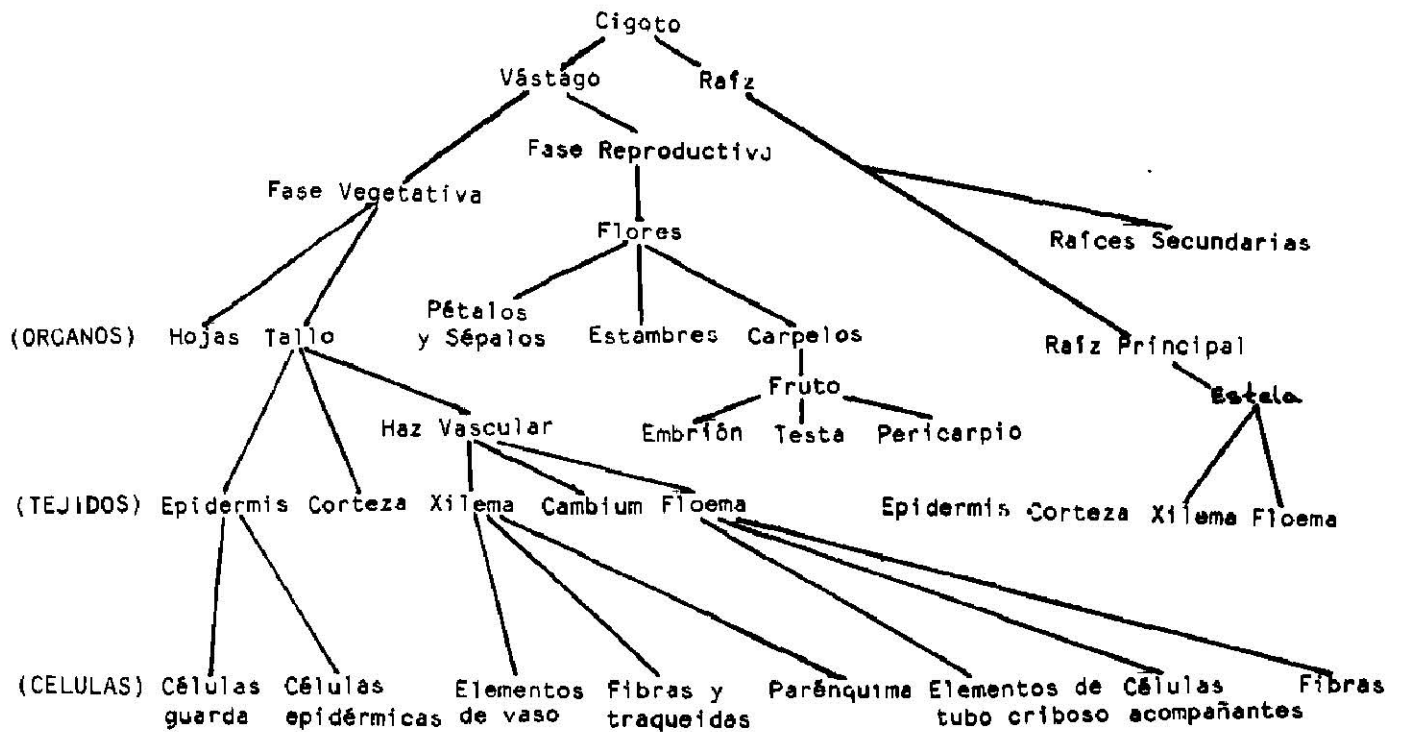


FIGURA 6. Niveles de diferenciación durante el desarrollo de una planta superior. Tomado de Wareing, 1978.

Durante el crecimiento, la división celular es seguida - por la expansión celular en forma tal que, muy rápidamente, - las células hijas alcanzan el tamaño de la célula madre y pueden llegar a superarlo. Como en el caso de las células altamente vacuoladas, producto de la división de células meristemáticas. El crecimiento celular es una propiedad del protoplasma dado que la síntesis de nuevo protoplasma es producto de su -

actividad (Sivori, 1980).

#### Crecimiento en Raíces.

La germinación de la semilla comienza con la radícula (raíz embrionaria) antes que el epicótilo (brote) salga de la cubierta de la semilla (Berlyn, citado por Salisbury y Ross, 1978).

En algunas especies, la citocinesis ocurre en la radícula antes de que la germinación se complete. En otras especies pocas y algunas mitosis ocurren antes de que la radícula emerja, pues la elongación es debida al crecimiento de células formadas cuando la semilla está desarrollándose en la planta madre. Continuando el crecimiento de la raíz primaria en la plántula y las ramificaciones de la raíz derivada de la actividad necesaria de los meristemas apicales (Salisbury y Ross, 1978).

Los experimentos de Brumfield sugieren que solamente unas pocas (quizás solo tres) células iniciales son finalmente las responsables de la producción de todas las células de la raíz (Bidwell, 1979).

En la fig. 7 se observa que el meristemo se encuentra bajo la protección de la cofia. Pueden verse hileras de células que parten de éste hacia las partes mas viejas de la raíz. Estas hileras han sido producidas por el crecimiento continuo y la división repetida, en dirección longitudinal, de las célu-

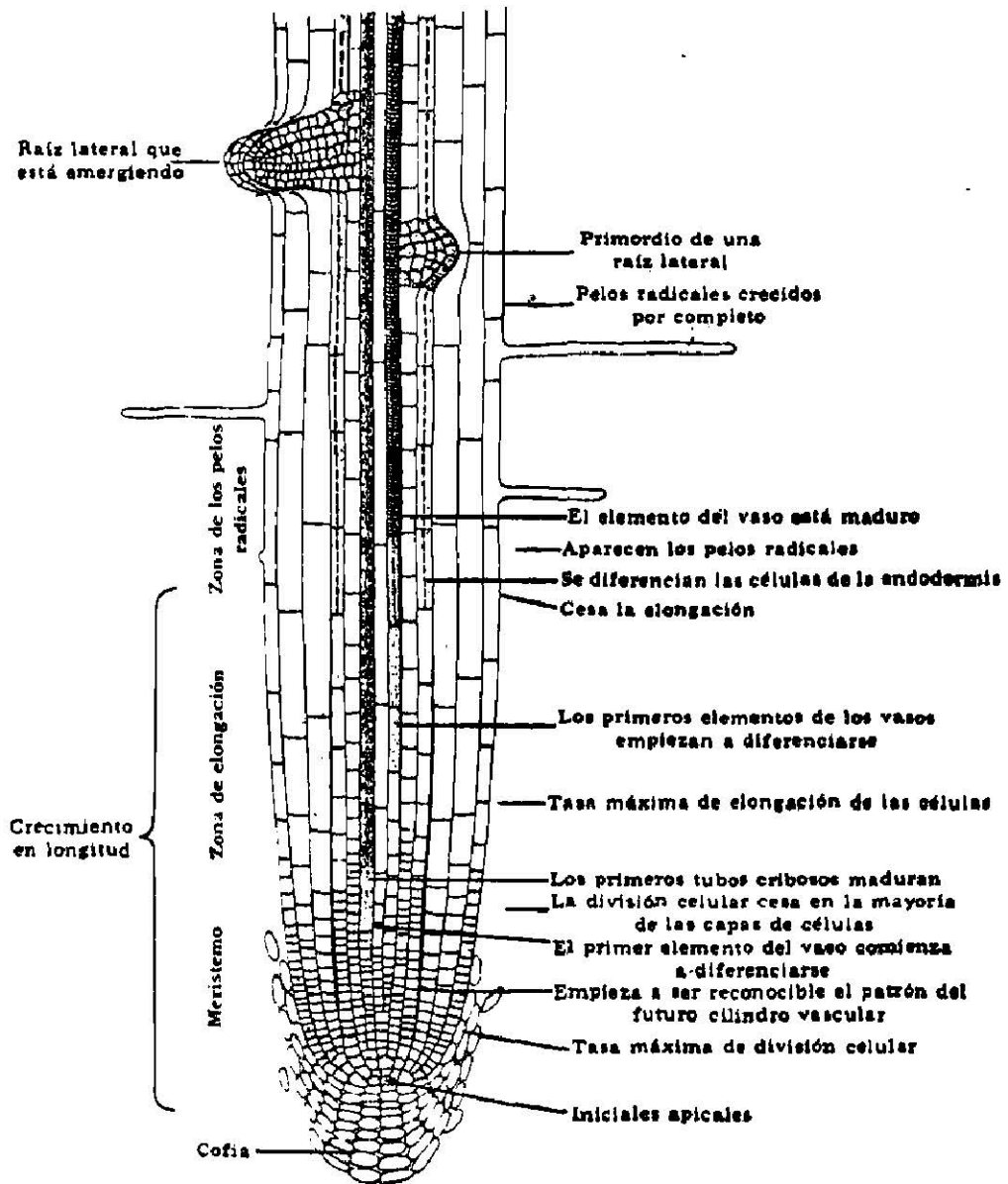


FIGURA 7. Diagrama de la zona de crecimiento primario de una raíz vista en sección longitudinal. En las raíces típicas, el número de células es mucho mayor del que se muestra en el diagrama, el cual se ha simplificado hasta donde es posible. Se muestra la diferenciación de solo los primeros tubos cribosos y vasos formados. Tomado de Ray, 1979.

las del meristemo. Las divisiones celulares en el meristemo agregan nuevas células tanto al cuerpo de la raíz como a la cofia (para reponer en ésta el desgaste que sufre al crecer la raíz a través del suelo) (Ray, 1979).

Aunque las iniciales apicales son en forma indirecta la fuente de todas las células de la raíz, debe de hacerse resaltar que las iniciales apicales no son el sitio principal de la multiplicación de las células. Esta se efectúa en todo el meristemo y de hecho se ha demostrado que la frecuencia de divisiones celulares en la porción media del meristemo es considerablemente mayor que en la cercanía de las iniciales de las apicales (Ray, 1979).

Las células producidas por divisiones en el meristemo apical desarrollan la epidermis, corteza, endodermis, periciclo, floema y xilema. Sólo en la capa próxima de la punta de la raíz hay una pequeña zona donde las divisiones no ocurren, es muy común y es llamado centro quiescente o centro inactivo ó de reposo (Clowes, citado por Salisbury y Ross, 1978). Si el meristemo o la punta de la raíz es dañada, el centro inactivo vuelve a activarse y puede regenerar otra vez esas partes (Salisbury y Ross, 1978).

Sólo unas cuantas células se muestran en la fig. 7 que han crecido mucho a excepción de las células viejas en la punta extrema de la capa o casquillo de la raíz. Normalmente mu-

chas células en los meristemos apicales tienen cerca de  $10\mu\text{m}$  de ancho por cada lado, pero ligeramente mas cercanas a la punta empieza la zona de elongación la cual puede extenderse hasta 5 milímetros de la punta. En esta zona la mayoría de las células se elongan al menos 15 veces y su diámetro al doble o triple. Estas zonas donde las células empiezan a volverse de manera mas progresiva y notablemente mas grandes es la zona de elongación (Salisbury y Ross, 1978).

Crecimiento Lateral de la Raíz. La ramificación en la raíz ocurre por un mecanismo simple. El meristemo no se divide o ramifica, pero a cierta distancia, en una región donde ya está definida la diferenciación vascular aparecen nuevos meristemos a intervalos mas o menos regulares en el periciclo.

El nuevo meristemo se diferencia y crece hacia afuera a través de la corteza y sus elementos vasculares se integran o conectan con el sistema vascular del eje principal por diferenciación de las células adyacentes bajo él (Bidwell, 1979).

Las ramificaciones radiculares generalmente comienzan a pocos centímetros próximos de la punta de la raíz. Estas se originan en el periciclo usualmente opuestas a los puntos de protoxilema creciendo fuera y a través de la corteza y la epidermis como se ilustra en la fig. 7 . Este crecimiento probablemente incluye secreciones de las ramificaciones radiculares de enzimas hidrolíticas que degradan las paredes de la

corteza y la epidermis aunque aparentemente ninguna de las enzimas hidrolíticas halla sido definida.

Aparentemente la hormona citocinina que es sintetizada en o cerca de la raíz retarda la formación de tales raíces cerca de la punta. Si la punta de la raíz es cortada, las raíces laterales se desarrollan desde la superficie cortada (Salisbury y Ross, 1978).

Crecimiento Radial de la Raíz. Las raíces de gimnospermas y muchas dicotiledóneas desarrollan un cambium vascular de células procambiales, localizado entre el primordio del floema y el primordio del xilema cerca o en la zona de pelos radicales. Este cambium es indirectamente responsable de muchos de los incrementos en grosor de estas raíces. Porque se forman expandiendo nuevas células de xilema (de dentro hacia adentro) y células de floema (hacia afuera). La auxina es uno de los importantes agentes causantes de la activación de estas células procambiales dentro del cambium vascular. Esta hormona es sintetizada en hojas jóvenes y se mueve de forma basipétala (hacia la base) descendiendo en dirección del tallo y dentro de la raíz, ahora en forma acropétala (hacia el ápice). Muchas monocotiledóneas no forman cambium vascular y el poco agrandamiento radial es sometido y causado principalmente por los incrementos en diámetro de las células no meristemáticas.



La epidermis, la corteza original y la endodermis, son tejido muerto, así que las raíces maduras tienen xilema en el centro, cambium vascular, floema, corteza secundaria, cambium corchoso y finalmente células de corcho. La suberina (repelente al agua) es depositada en las paredes de las células corchosas. Apparently las raíces suberizadas absorben agua y sales minerales a través de las lenticelas, minúsculas rendijas formadas por penetración de ramificación de raíces, y a través de orificios dejados de cuando las ramificaciones radicales mueren (Salisbury y Ross, 1978).

#### Crecimiento en Tallos.

El meristemo apical de los brotes, se forma en el embrión; es en ese lugar donde las nuevas hojas, las ramas y las partes florales se originan. La estructura del brote es similar en la mayoría de las plantas superiores, angiospermas y gimnospermas.

En el crecimiento de los tallos, la división celular ocurre en regiones muy lejanas de la punta tal como ocurre en la raíz (sachs, citado por Salisbury y Ross, 1978).

A diferencia de lo que ocurre en la raíz, todas las ramas y apéndices se originan en la superficie del meristemo terminal como salientes de éste.

El ápice del vástago es una estructura en forma de domo

(fig. 8), el meristemo generalmente está rodeado de hojas, es camas o ramas. El meristemo apical contiene un número de células relativamente pequeño, que da origen por división a todas las demás células de la porción aérea de la planta. Puede diferenciarse en áreas de mas o menos división celular interna; sin embargo éste tipo de diferenciación es mas pronunciado en las raíces (Bidwell, 1979).

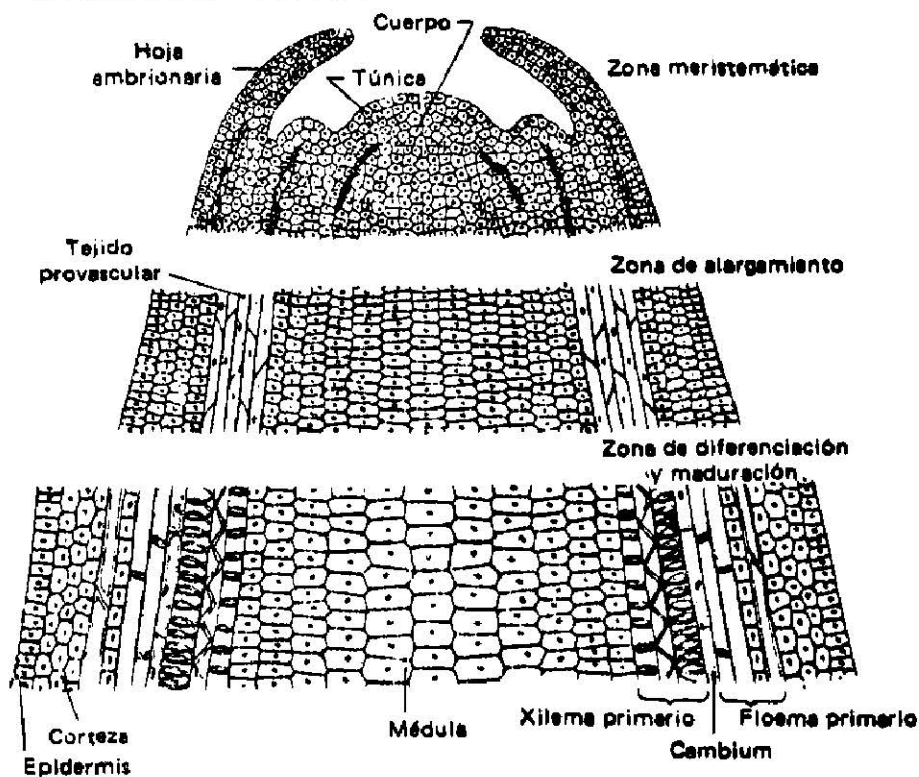


FIGURA 8. Sección longitudinal de un ápice de tallo. Tomado de Bidwell, 1979.

La mayoría de los meristemos apicales contienen dos zonas principales: la túnica, con una o varias capas de células organizadas en hileras normales en la superficie del meristemo, y el cuerpo, una masa de células dispuestas con menos orden por abajo de la superficie del meristemo, mientras que las células del cuerpo lo hacen en muchos planos diferentes.

La túnica por lo regular da origen al tejido epidérmico; y el cuerpo, a la masa de tejido interno de tallos y hojas.

Las zonas de división celular, alargamiento y maduración se encuentran en la punta del tallo pero no están claramente separadas. Ello se debe a que el meristemo produce no solo el tallo, sino también hojas y ramas de vástago mediante excrecencias de tejido del margen del meristemo apical. Estas hojas crecen rápidamente hacia adelante del ápice y lo envuelven. La diferenciación del tejido vascular ocurre primero en las yemas foliares. Por abajo de ellos, en la zona de alargamiento del tallo se forma dentro de él un anillo de cordones provasculares. Los rastros foliares se diferencian hacia abajo; los cordones vasculares hacia arriba y finalmente se establecen conexiones. Conforme el tallo madura, los cordones provasculares se transforman en haces vasculares compuestos de los principales elementos de conducción del tallo (Bidwell, 1979).

El meristemo apical del tallo no está protegido por ninguna capa de células análoga a la cofia de la raíz pero se encuentra protegido por las hojas jóvenes que se encorvan sobre él y con frecuencia por escamas de las yemas, al exterior de las hojas (Ray, 1979).

El alargamiento del tallo cesa completamente a alguna distancia por debajo del ápice y de aquí que el tronco de un

árbol después de cierto crecimiento nunca se alarga sino que solamente crece en grosor. Sin embargo los tallos se alargan a distancias mas alejadas del ápice que las raíces (Salisbury y Parke, 1968).

En pastos el crecimiento también ocurre muy abajo del tallo pero es restringido y específico en ciertas regiones. Cerca de la punta del brote joven en monocotiledóneas el primordio de la hoja esta muy cerrado y junto, y los entrenudos son formados mas tarde por división y crecimiento de células entre éste primordio. Al principio éstas divisiones ocurren en todo y a través de lo largo del entrenudo joven pero mas tarde la actividad meristemática vuelve a restringir la región hacia la base de cada entrenudo y justo antes del nudo mismo. Estas regiones meristemáticas son llamados meristemos intercalares, porque ellos están intercalados (insertados) entre las regiones mas viejas donde no se dividen las células. Cada entrenudo consiste de células viejas hacia la punta y células jóvenes derivadas a la base de los meristemos intercalares.

En tallos, la auxina normalmente promueve la elongación. Moviéndose basipetalmente en el tallo, induciendo la elongación de la células. Las giberelinas, son hormonas que también estimulan el crecimiento en tallos, son abundantes en hojas jóvenes y probablemente se sintetizan ahí, mejoran la división celular en los meristemos apicales y también promueven el crecimiento de las células producidas (Salisbury y Ross, 1978).

Crecimiento Radial de los Tallos. El incremento del diámetro

metro en tallos de gimnospermas y muchas dicotiledóneas resulta de la expansión radial de las células producidas por el cambium vascular, igual como en las raíces. De nuevo las auxinas y giberelinas están aparentemente involucradas. En plantas leñosas se renueva la actividad cambial en la primavera empezando cerca de las puntas del tallo y progresivamente descendiendo hacia las raíces. Si los brotes contienen hojas jóvenes son removidos hacia las ramitas leñosas en invierno tardío o cerca de la primavera, y las ramitas entonces son expuestas al agua y a la temperatura apropiada (Salisbury y Ross, 1978).

Los primordios foliares se alargan en forma notable de tal modo que pronto sobrepasan el meristemo apical y después se extienden lateralmente para formar la lámina de la hoja, el tallo se engrosa y alarga con lentitud.

A medida que las hojas y los entrenudos jóvenes del tallo se agrandan, la división celular cesa de manera gradual y éstos órganos entran a una fase de agrandamiento de sus células (Ray, 1979).

#### Crecimiento de la Hoja.

Las hojas empiezan como primordios en forma de cúpula o de chichón en el meristemo apical del tallo e inicialmente crecen en forma casi cilíndrica. Pasado un corto tiempo se desarrollan meristemas laterales que crecen hacia los lados dando a la hoja su forma laminar. Los meristemas laterales crecen mas o menos rápido en diferentes posiciones a lo largo -

del borde de la hoja dando así la forma característica a cada una (Bidwell, 1979).

La primera señal de desarrollo en las hojas de angiospermas y gimnospermas usualmente consiste de divisiones en una de las tres capas mas extremas de células cerca de la superficie de la punta del brote. En las primeras divisiones la nueva pared celular se encuentra entre las células hijas casi siempre cerca en un plano aproximadamente paralelo a la cerrada superficie del ápice. Esta división es llamada periclinal. Si las nuevas paredes se forman perpendiculares a la superficie cerrada, cada división es anticlinal. Las divisiones periclinales son seguidas por crecimiento de células hijas causando una protuberancia que es el primordio foliar; al mismo tiempo la división anticlinal incrementa el área superficial del primordio. Las dos son buenas divisiones y son importantes para fomentar el desarrollo de hojas y para el crecimiento en otras partes de la planta (Fig. 9) (Salisbury y Ross, 1978).

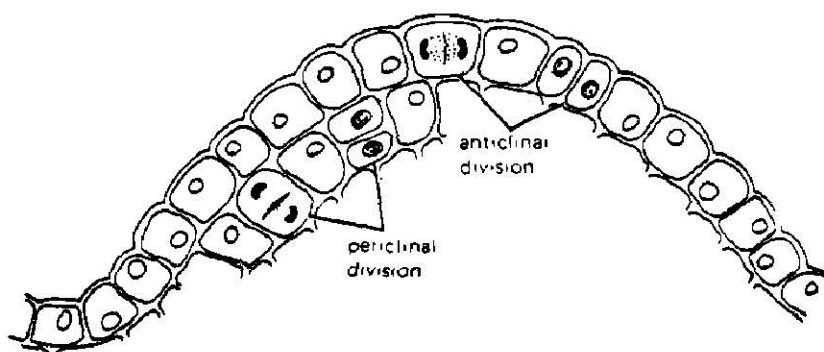


FIGURA 9. Relación de divisiones anticlinal y periclinal de un brote apical. Tomado de Salisbury-Ross, 1978.

El primordio foliar no se desarrolla por casualidad alrededor de la circunferencia del ápice del brote. Mas bien cada especie usualmente tiene una característica de arreglo o filotaxia causando hojas alternas u opuestas (Richards y Schwabe, citado por Salisbury y Ross, 1978).

La forma del primordio foliar es controlada por una gran extensión de planos de división celular. Si muchas de las divisiones tardías son periclinales el primordio puede ser largo y angosto, al mismo tiempo pueden existir mas divisiones anticlinales entonces puede ser un órgano ancho y corto. El plano de división celular es un factor importante que controla la forma de todos los órganos multicelulares y es un principio importante de desarrollo.

El desarrollo subsecuente de la hoja es altamente variable como se muestra por la extensa variedad de formas de hoja. La extensión continua externa ocurre por las divisiones anticlinal y periclinal; en la punta del primordio apical. Mas tarde es muy común cuando la hoja es sólo unos milímetros de largo, la actividad meristemática empieza a todo lo largo de la misma. En hojas de pasto y coníferas aciculares, ésta actividad cesa primero en la punta distante y finalmente llega a la hoja basal. Un incremento de ancho en la hoja bandera en angiospermas proviene de meristemas a lo largo de cada margen u orilla del eje de la hoja, pero ésta cesa mucho antes de que la hoja madure (Fig. 10). En pastos el meristemo basal es del tipo intercalar que permanece potencialmente activo por largos períodos, aún después de que la hoja madura. Esta última

ma puede ser estimulada por causas de defoliación; por animales o máquinas.

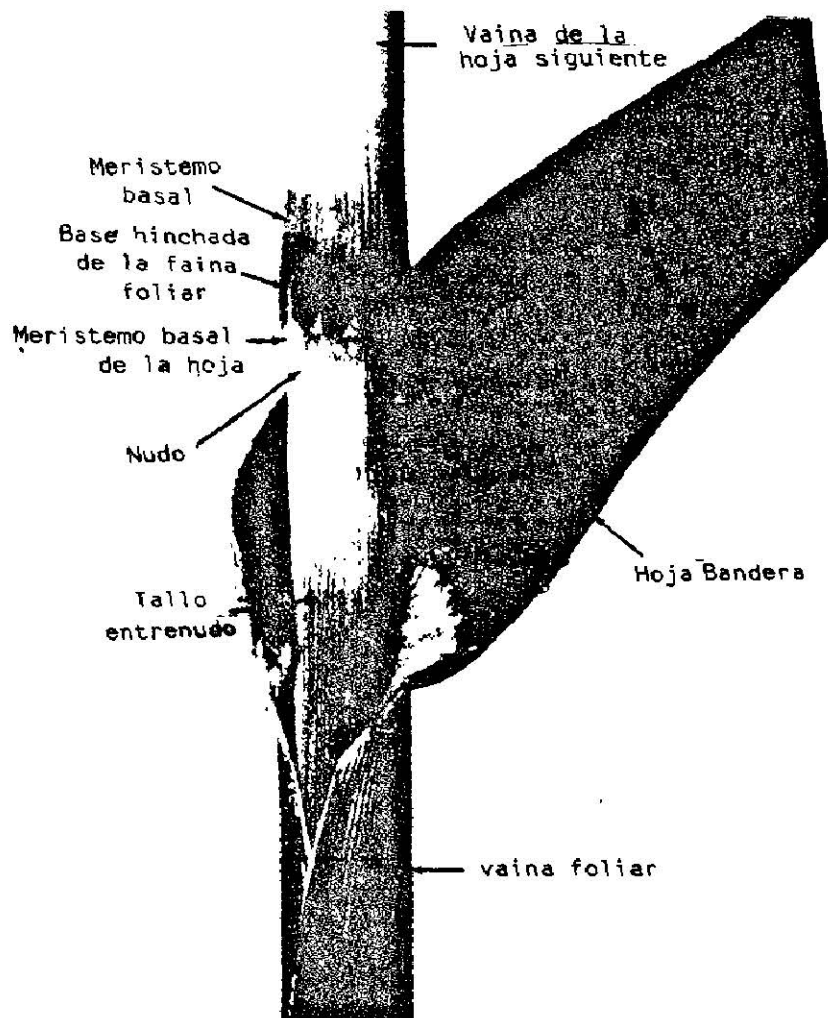


FIGURA 10. Relación de la Hoja Bandera y la vaina del tallo de una gramínea. La vaina foliar cilíndrica, en parte reemplaza al tallo proporcionando soporte. Tomado de Salisbury y Ross, 1978.

En las hojas de dicotiledóneas, muchas divisiones celulares se definen convenientemente antes de que la hoja llegue a su crecimiento total, frecuentemente cuando es la mitad o menos del tamaño final. En el frijol en la hoja primaria, su división celular se completa cuando se ha alargado ligeramente menos que una quinta parte de su área final, así el último 80 % de la expansión de la hoja es causado únicamente por el cre



cimiento de la células ya formadas. Este crecimiento ocurre en el área central de la hoja, aunque no uniformemente; de igual forma para muchas dicotiledóneas, las células en la hoja joven son relativamente compactas. Como ocurre en la expansión de la hoja, las células del mesófilo detienen el crecimiento antes de que lo hagan las células de la epidermis, así la expansión de la epidermis estira a las células del mesófilo y causa desarrollo y extensión del sistema de espacio intercelular.

A veces algunos primordios foliares y algunos florales -- son normalmente encontrados cerca del brote apical del embrión en la semilla, pero muchos primordios (especialmente en perennes) son formados después de la germinación.

En coníferas y árboles caducifolios, el rápido y temprano crecimiento de la primavera normalmente incluye expansión de los primordios foliares formados durante la estación previa y de extensión de los entrenudos. Entre éstos primordios, al mismo tiempo, en el final del verano son formados nuevos primordios. Estos nuevos primordios son de parte de el brote que está normalmente latente durante el invierno o durante un largo período seco (Salisbury y Ross, 1978).

#### Crecimiento y Desarrollo de Flores.

El tiempo de inducción del desarrollo de flores varía --- grandemente entre las diferentes especies. Algunas especies monocárpicas lo hacen unas semanas después de su germinación, al mismo tiempo otras como el Bambú pueden vivir por décadas antes de florecer y luego mueren. Las especies policárpicas, ---

generalmente viven varios años antes de formar flores.

En la calabaza que es una planta monoica, solo flores mas culinas son formadas al principio, luego ambas y finalmente so lo las femeninas (Salisbury y Ross, 1978).

La iniciación floral es un evento que incluye un cambio total en las características y el patrón de desarrollo del meristemo. Los estímulos que inducen a la floración son muchos y variados y pueden ser internos o externos (edad o estadio de desarrollo de la planta así como la periodicidad de la luz, temperatura, etc.).

En realidad todos los pasos del proceso de floración es-- tán programados en la totipotencialidad de las células meriste máticas. Lo único que se necesita es un disparador o un desre- presor que ponga a desarrollar en las células el programa de floración. Una vez que han empezado a cumplirlo como la mayo-- ría de los otros programas del desarrollo el proceso es irre-- versible y automático.

Parece existir la posibilidad de que ciertas células dur- mientes ó latentes en el meristemo que son "arrastradas" hacia el ápice (parecidas a las del centro inactivo de la raíz) se activen y participen en la floración. L. F. Randolph expuso granos de maíz a fuertes radiaciones ionizantes y luego las hi zo germinar y desarrolló las plantas. En las flores se encon-- traron anomalías, lo que sugiere que algunas células inicial--

mente presentes en las semillas, no tomaron parte en el crecimiento del tallo donde mas tarde se activaron para formar parte en la floración (Bidwell, 1979).

Wetmore (citado por Bidwell, 1979) observó que la porción central del meristemo en ciertas plantas contiene grandes células latentes, que hacia el final de la inducción floral se activan y empiezan a dividirse dando células pequeñas. Por lo tanto unas células que están latentes en el estado de crecimiento vegetativo del tallo se activan después de la inducción floral.

Antesis. Se les describe como el momento de abrirse el capullo floral, en este caso de florescencia, precisando que no se trata de todo el tiempo que permanece abierta la flor, sino unicamente del momento de abrirse. También se hace singular de floración, y se expresa como el conjunto de todo el desarrollo floral, desde el instante de abrirse el capullo hasta la marchitez de la flor (FontQuer, 1977).

La apertura de flores con sus partes dispuestas para la polinización es algunas veces un fenómeno espectacular, normalmente asociado con el desarrollo total de color y olor. Al mismo tiempo muchas flores permanecen abiertas hasta la abscisión, otros como los tulipanes abren y cierran varias veces al día durante varios días. La apertura es causada normalmente por la falta de crecimiento interior comparado con las partes externas como los pétalos, pero continúan abriendo y cerrando probablemente en respuesta a los cambios temporales en la presión de turgencia a través de ambos lados (Salisbury y Ross, 1978).

Después de la antesis y la polinización, los pétalos eventualmente se secan o marchitan, mueren y caen. En algunas especies la marchitez sigue inmediatamente después de la antesis. Cada marchitamiento es comúnmente asociado con un transporte extensivo de solutos desde las flores hacia otras partes de la planta, frecuentemente al ovario y con una rápida pérdida de agua. Esto es una acelerada descomposición de proteína y ARN en los pétalos y sépalos durante el marchitamiento, también de enzimas hidrolíticas como las proteasas y ribonucleasas que son aparentemente activadas por cambios hormonales causados por la descomposición. Los productos nitrogenados como los aminoácidos y las amidas son entonces transportadas a las semillas y a otras partes donde el crecimiento esté ocurriendo, así los nutrientes son conservados. No obstante, ciertas rosas y dalias, pierden los pétalos que aún están turgentes y que contienen muchas de sus proteínas originales (Salisbury y Ross, 1978).

#### Desarrollo de Frutos y Semillas.

El primer estadio en el desarrollo del fruto y de la semilla es una rápida división celular sin mucho alargamiento. El factor principal parece ser la citocinina que puede ser producida en gran parte por el endospermo triploide que en este estadio se encuentra en crecimiento. Varios tejidos de la planta progenitora, el ovario, el receptáculo floral y a veces parte del escapo floral pueden tomar parte en la formación del fruto.

Después de la división celular viene una fase de crecimiento principalmente por alargamiento celular. La evidencia de numerosos experimentos sugiere que es causada por las auxinas producidas por la semilla (Bidwell, 1979).

**Cambios Químicos en el Crecimiento de Frutos y Semillas.**  
El cigoto, el saco embrionario y el óvulo, dan origen a la semilla, mientras que el ovario desarrolla el fruto. Normalmente la sacarosa, glucosa y fructosa se acumulan en los ovulos hasta que el endospermo nucléico vuelve a rodearse de paredes celulares, entonces las concentraciones de estos azúcares decrecen y son usados en la formación de paredes celulares, y en la síntesis de grasas y almidones. Estos azúcares provienen principalmente de la sacarosa, estaquiosa, o sorbitol - transportados a través del floema hasta las semillas jóvenes y frutos. Mucho del nitrógeno de semillas inmaduras y frutos, está presente como proteínas, aminoácidos, amidas glutamina y aspargina. Los aminoácidos y las amidas decrecen en su concentración como proteínas almacenadas y son usadas en formar estructuras proteicas.

La función de las enzimas y ácidos nucléicos en el desarrollo de las semillas es importante para su longevidad. Para madurar la semilla y permanecer viva por largos períodos antes de la germinación, muchas otras tienen todas las enzimas necesarias para la germinación, brotación y establecimiento, o tienen la información genética suficiente aprovechable para su síntesis.

En las diferentes semillas la producción y control de en

zimas tiene varios caminos, y éstos pueden ser diferentes aún en semillas iguales controladas por enzimas específicas. La pérdida de agua durante la maduración de la semilla es crítica, muy importante pero poco entendida junto a los cambios en las propiedades físicas y químicas en el citoplasma. Como resultado las semillas secas respiran muy lentamente y permanecen vivas a través de largos períodos de frío o sequía, - - - (Salisbury y Ross, 1978).

La composición química de los frutos comestibles y la transformación a carbohidratos durante la maduración han sido estudiadas pero poco se conoce acerca del desarrollo de los no suculentos, frutos menos importantes económicamente (Hulme y Coombe, citados por Salisbury y Ross, 1978). En manzanas la concentración de almidón se incrementa al máximo y luego disminuye hasta que se cosecha y son convertidos en azúcares, al mismo tiempo cantidades muy pequeñas de sacarosa, glucosa y azúcares alcoholes que también están presentes. Las uvas y cerezas contienen una cantidad mas o menos igual de glucosa y de fructosa, pero la sacarosa normalmente no es detectable. La concentración de hexosa en uvas puede alcanzar altos valores mientras que las concentraciones de glucosa y de fructosa en algunas variedades alcanza 0.6 M. , dando frutos en la madurez con un alto potencial osmótico y un sabor dulce. Durante la madurez en almacén de piñas y fresas, los ácidos orgánicos (principalmente el málico, cítrico y el isocítrico) disminuyen y los azúcares aumentan, así los frutos se vuelven dulces. En limones sin embargo los ácidos continúan incrementán-

dose durante la madurez, así que el pH decrece y la fruta permanece ácida o agria. El fruto del limón no contiene virtualmente nada de almidón en ningún momento de su desarrollo - - - (Salisbury y Ross, 1978).

En la parte final de la maduración de los frutos, la concentración de azúcares y ácidos orgánicos empieza a aumentar y el descenso resultante en el potencial osmótico se relaciona probablemente con el aumento en la absorción de agua y el crecimiento de las células por alargamiento.

El proceso de maduración involucra la conversión de ácidos y almidones en azúcares libres, la síntesis de pectinasas que ablandan y finalmente rompen las paredes celulares y frecuentemente la síntesis de varios pigmentos, por lo general cianocianinas y la pérdida de clorofila. Muchos de estos cambios son inducidos o causados por el etileno que es producido por el propio fruto. Se cree que el etileno incide en la maduración, incluyendo el climaterio respiratorio de dos maneras, - tiene un gran efecto en la permeabilidad celular, aumenta mucho durante la maduración. Esto permite el ablandamiento del fruto y que los metabolitos y las enzimas que normalmente se mantienen separados se entremezclen acelerando en gran medida el metabolismo respiratorio (Bidwell, 1979).

#### La Importancia de las Semillas en el Crecimiento de los Frutos.

El desarrollo de los frutos usualmente depende de la germinación de los granos de polen en el estigma y de su subsecuente fertilización. No obstante el extracto de granos de po-

len adherido a ciertas flores pueden simular una natural polinización y fertilización causando el crecimiento del ovario y la marchitez y abscisión de los pétalos.

El desarrollo de las semillas es normalmente esencial para el crecimiento normal del fruto. Si las semillas están presentes solo en un lado o parte de una joven manzana, sólo ese lado del fruto podrá desarrollarse. En fresas normales las semillas son esenciales (Fig. 11) (Salisbury y Ross, 1978).

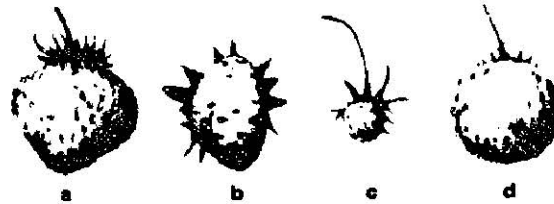


FIGURA 11-1. Influencia de las semillas y auxinas sobre el desarrollo de la porción comestible de la fresa (tejido derivado del receptáculo). (a) fruto normal; (b) fruto en forma de disco resultante de la remoción de las semillas en dos lados tempranos del desarrollo; (c) fruto del cual todas las semillas fueron removidas; (d) fruto del cual todas las semillas fueron removidas, pero que después se trató con pasta lanolina conteniendo auxina. Tomado de --- Salisbury y Ross, 1978.



FIGURA 11-2. La producción de frutos sin semillas para la remoción de anteras y la aplicación de auxina a los ovarios en plantas de tomate. Tomado de ---- Salisbury y Ross, 1978.



Esta es una buena evidencia de que el desarrollo del fruto requiere de la auxina normalmente producida por la semillas: primero, las semillas jóvenes son una rica fuente de auxinas, como son los granos de polen en germinación; segundo, la auxina está contenida en varios tejidos del pistilo que a veces se incrementa progresivamente a medida que el tubo de polen crece a través de él; y tercero el efecto retardado de la ausencia de la semilla una vez que el crecimiento de algunos frutos puede ser sostenido debido a la adición de la auxina a los ovarios (Salisbury y Ross, 1978).

#### Crecimiento en Relación al Tiempo.

Si nosotros estimamos periódicamente, en forma acumulativa o absoluta, el crecimiento de una planta o de un órgano de la misma (numerosas plantas anuales y partes individuales de anuales y perennes) midiendo cualquier parámetro (peso fresco, peso seco, energía, volumen, altura, área, número de hojas, nudos, ramas), y representamos en los ejes cartesianos la relación del crecimiento en el tiempo, nos resultará una función sigmoide llamada "curva sigmoide del crecimiento".

La función de la curva sigmoide sugiere que el crecimiento absoluto se da en tres fases en secuencia que usualmente se detectan como: fase logarítmica, fase lineal y fase de senescencia (Fig. 12).

En la fase logarítmica la proporción o grado de crecimiento (incremento en tamaño por unidad de tiempo) es lento aparentemente porque la germinación de la semilla tiene pocas célu--

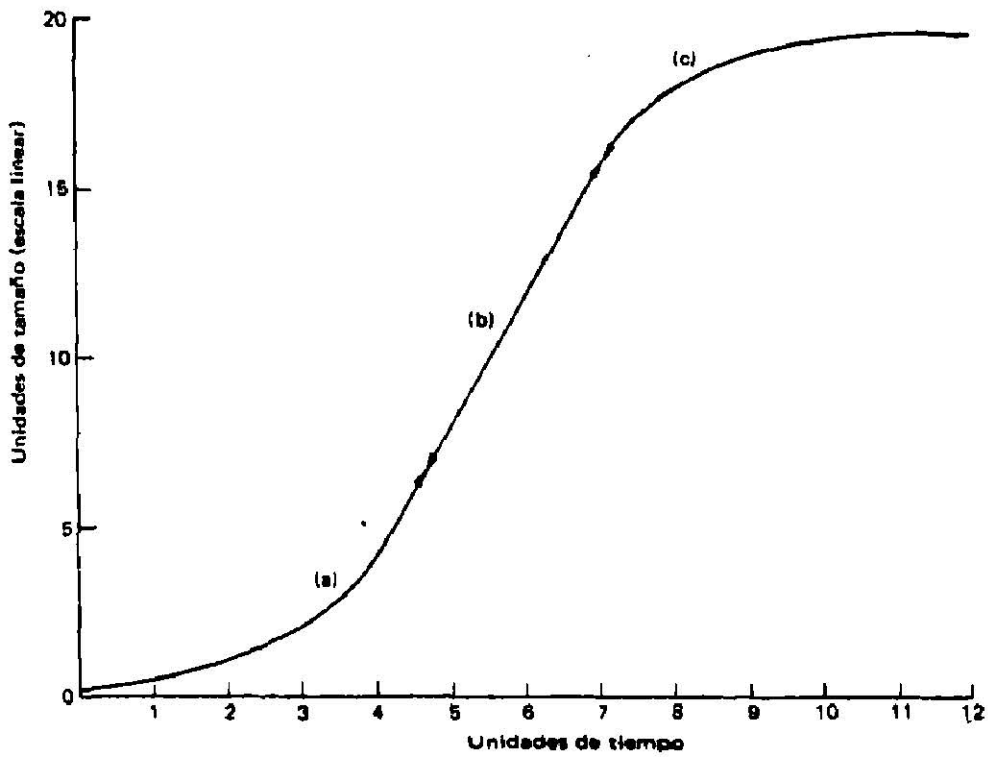


FIGURA 12.1. Curva ideal del crecimiento. (a) Fase logarítmica, (b) fase lineal, (c) fase de senescencia. Tomado de Bidwell, 1979.

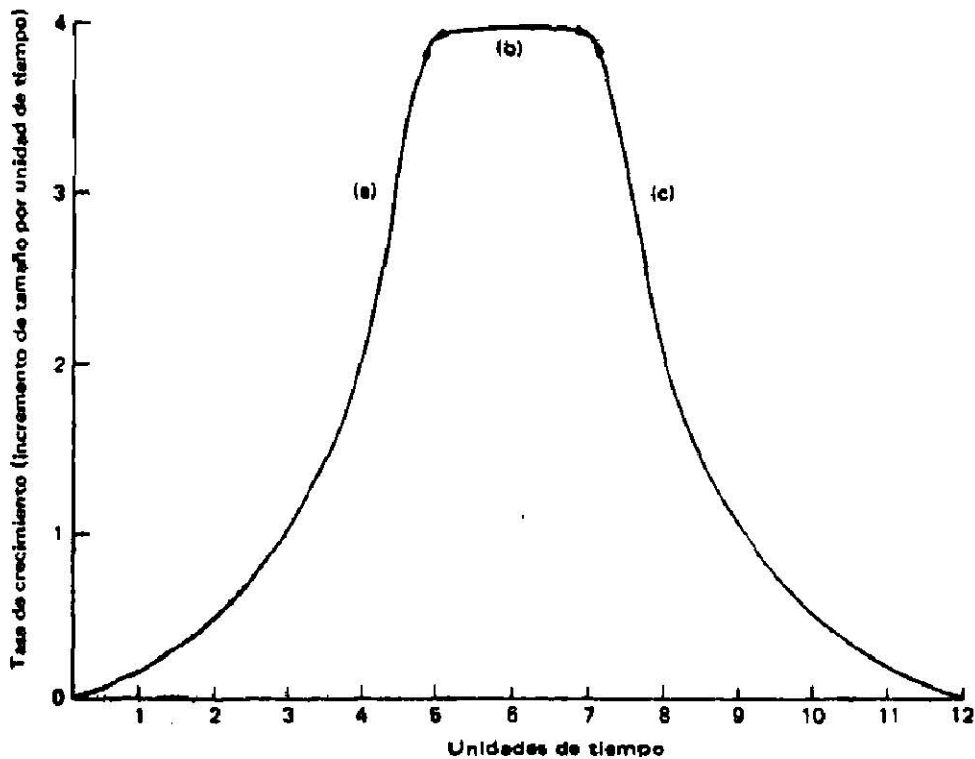


FIGURA 12.2. Curva de la tasa del crecimiento derivada de la figura 12-1. (a) fase logarítmica, (b) fase lineal y (c) fase de senescencia. Tomado de Bidwell, 1979.

las de capacidad de crecimiento pero la proporción se incrementa continuamente hacia mas células de crecimiento. Esto se representa como un aumento en forma exponencial o progresión geométrica (1,2,4,8,16, etc.), así que el crecimiento ocurre en su máxima intensidad, predominando la división celular. Se le llama fase logarítmica porque se obtiene una línea recta.

En la fase lineal los incrementos en tamaño continúan -- constantes, usualmente hasta su máxima proporción. Esto significa que a iguales períodos de tiempo corresponden iguales períodos de crecimiento. No se entiende exactamente porque la proporción de crecimiento puede ser constante en esta fase pero una razón puede ser que tallos y raíces crecen por meristemas que producen células principalmente solo a lo largo.

La fase de senescencia al final es caracterizada por una disminución en el grado de crecimiento, en su transcurso el sistema se vuelve menos efectivo, hasta que cesa totalmente (Salisbury y Parke, 1968; Wareing, 1978; Salisbury y Ross, 1978; Ray, 1979; Bidwell, 1979; Sivori, 1980; Guzmán y Kohashi, sin editar).

A veces la fase lineal es difícilmente detectable y entonces las otras dos fases son mas continuas (Salisbury y Ross, 1978).

En las plantas perennes el patrón de crecimiento es similar al inicio de su ciclo biológico pero posteriormente el crecimiento, al menos del peso seco continúa en una serie de pasos, los cuales alternan con períodos de nulo crecimiento que corresponden a las estaciones desfavorables para éste, --

las cuales podrían ser el invierno en las regiones templadas y la época seca en las desérticas (Guzmán y Kohashi, sin editar).

En cuanto al crecimiento en frutos hay poca información pero sin embargo en frutos como manzana, pera, tomate, plátano, fresa, dátil, calabaza, naranja, melón y piña, son frutos que presentan curvas sigmoides. En tanto que en los frutos de hueso y algunas otras, muestran interesantes curvas doble sigmoide de crecimiento donde la primera fase de senescencia es seguida por otra logarítmica principiando así la segunda parte sigmoide de la curva (Salisbury y Ross, 1978).

#### Crecimiento Cuantitativo.

En teoría nosotros deberíamos de medir cualquier área del crecimiento, pero los dos métodos principales de medición implican la determinación de cualquiera de alguno de los incrementos en volumen y peso. El incremento de volumen (tamaño) es frecuentemente aproximado por mediciones de expansión en alguna de las direcciones como es largo, ancho, peso, diámetro y área. Los incrementos en peso pueden ser determinados simplemente cosechando la planta entera o las partes que queremos para medir y pesar, pero rápidamente antes que la evaporación de agua sea excesiva. Esto nos da el peso fresco lo cual es una variable cuantitativa dependiente del estatus de agua en la planta. Una hoja por ejemplo puede tener un gran peso fresco en la mañana comparado al atardecer cuando ya ha ocurrido una mayor transpiración. Debido a este problema, mucha gente, par-

ticularmente aquellos interesados en la productividad del cultivo prefieren usar el incremento en peso seco como medida de crecimiento. El peso seco es obtenido comúnmente por el secado de material fresco cosechado de la planta por un tiempo de 24 a 48 horas a 70 C u 80 C. La hoja que se encuentra con bajo peso fresco por la tarde puede tener probablemente un mayor peso seco debido a que fotosintetizó y absorbió las sales minerales del suelo durante la mañana anterior inmediata. --- Aquí el peso seco puede ser un valor estimado mas válido que las muestras tomadas de crecimiento del peso fresco. - - - - (Salisbury y Ross, 1978).

Guzmán y Kohashi (sin editar) grafican la velocidad del crecimiento (W) obtenida en intervalos de tiempo sucesivos de una misma duración (l). La función resultante será la llamada "curva normal" (o de campana) de la velocidad de crecimiento (Fig. 13). Esta nos indica que el individuo u órgano tiene una velocidad máxima de crecimiento absoluto, antes y después de la cual dicha velocidad es ascendente y descendente respectivamente.

$$AW = \frac{W_{n+1} - W_n}{t_{n+1} - t_n} \quad ( 1 )$$

en donde:

AW = velocidad (tasa) de crecimiento absoluto.

Wn = magnitud del parámetro en tn.

Wn+1 = magnitud del parámetro en tn+1.

tn = instante de cuantificación de Wn.

tn+1 = instante de cuantificación de Wn+1.

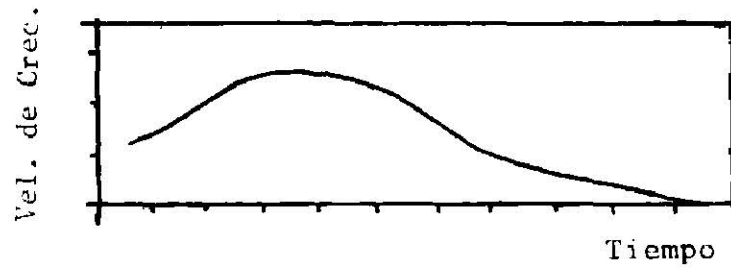


Fig. 13 "Curva normal (o de "campana") de la velocidad de Crecimiento".

Tasa de Crecimiento Relativo (TCR). Durante la 1a. y 2a. fase de la función sigmoideal, el crecimiento es exponencial o logarítmico, es decir el incremento es geométrico. En estas fases, si se representa la función del logaritmo del crecimiento en relación al tiempo, el resultado será una línea recta -- (Fig. 14).

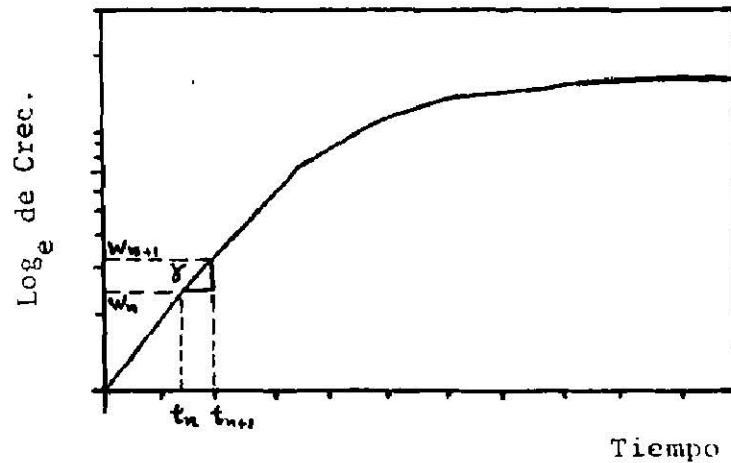


Fig. 14 Logaritmo del crecimiento en función del tiempo. Se ilustra el "índice de eficiencia" ( o TCR).

En la escala logarítmica, la parte de la curva sigmoide correspondiente a la tercera fase mostrará un proceso de desaceleración y detención total del crecimiento. Esto normalmente corresponde a las etapas en que el individuo entra a la madurez y posterior senectud.

La función anterior está representada por la siguiente ecuación:  $W_1 = W_0 e^{rt}$  ( 2 ).

Si el parámetro estudiado es el peso seco, entonces  $W_0$  es el peso seco de la planta u órgano al inicio del período de crecimiento, "t" es el tiempo transcurrido de  $W_0$  a  $W_1$ , "e" es la base de los logaritmos naturales y "r" es la tasa de incremento. Es necesario recordar que W podría ser cualquier estimador del crecimiento como altura, área, volumen, etc.

La ecuación fué propuesta en 1919 por el fisiólogo inglés V.H. Blackman para expresar matemáticamente el hecho de que el crecimiento al final de cada período sucesivo es producto no solo de la cantidad original del principio sino además del crecimiento que se va acumulando. Para explicar esto, utilizó como analogía la acumulación de dinero en un banco por interés compuesto. Ahí el incremento del dinero al final de cada período sucesivo es computado no sobre la cantidad original depositada, sino sobre esta más el interés acumulado. En ambos casos la acumulación dependerá de la tasa de incremento ( $r$ ), cuyo cálculo a partir de la ecuación (2) sera:

$$\begin{aligned} W_1 &= W_0 e^{rt} \\ \log e W_1 &= \log e W_0 + t \log e^e \\ r &= \frac{\log W_1 - \log W_0}{t} \quad ( 3 ) \end{aligned}$$

Refiriéndose a las plantas Blackman llamó a  $\gamma$  "índice de eficiencia", siendo reconocido éste como una constante biológica importante, y representa la eficiencia de una planta para la producción de material nuevo. Actualmente se le conoce como la tasa de crecimiento relativo (TCR), cuya definición sería: el incremento de material vegetal por unidad de material vegetal presente por unidad de tiempo.

La variable TCR en comparación a W, nos dá una estimación mas clara de la eficiencia del vegetal para producir material nuevo. Además nos permite hacer comparaciones entre las eficiencias de diferentes individuos (Guzmán y Kohashi, -- sin editar).



## BIBLIOGRAFIA CITADA

- Bidwell, R.G.S. 1979. Fisiología Vegetal. AGT EDITOR. México, D.F. p. 63-73; 78-80; 83, 85, 86, 91; 409-418; 451-453; 463, 465, 467, 468 y 479.
- FontQuer, P. 1977. Diccionario de Botánica. Editorial Labor, S.A. Barcelona, España. p. 67.
- Guzmán, F.C., y J. Kohashi Sivata. 1991. Fascículo Sobre Crecimiento y Desarrollo. F.A.U.A.N.L., Marín, N.L. México, Sin publicar. p. 5-10; 13-16.
- Ray, P.M. 1979. La Planta Viviente. CECSA. 4ta. Impresión, México, D.F. p. 169-183; 195-197.
- Salisbury, F.B., y R.V. Parke. 1968. Las Plantas Vasculares: Forma y Función. Herrero Hnos. Sucesores, S.A. México, D.F. p. 34-40; 42-48.
- Salisbury, F.B., and C.W. Ross. 1978. Plant Physiology. Wadsworth Publishing Company, Inc. Belmont, California, U.S.A. p. 234-239.
- Sivori, E.M., E.R. Montaldi., y O.H. Caso. 1980. Fisiología -- Vegetal. Editorial Emisferio Sur, S.A. Buenos Aires, -- Argentina. p. 391-400.
- Wareing, P.F., and I.D.J. Phillips. 1978. The Control Of ----- Growth And Differentiation in Plants. Second Edition. PERGAMON PRESS. Great Britain, London. p. 1-12; 21-46.

**Encuadernación EL MODELO**  
Diego de Montemeyer 904 Nta. y Artaga  
Teléfono 74-62-37

