

FISIOLOGÍA DEL DESARROLLO

Capítulo 18: Desarrollo y crecimiento vegetales. Crecimiento: Análisis cuantitativo. Crecimiento a nivel celular. Índice de superficie foliar. Relaciones alométricas. Productividad del nitrógeno. Bibliografía.

Desarrollo y crecimiento vegetales.

Se entiende por desarrollo de un vegetal el conjunto de cambios que experimenta en su organismo a lo largo de su vida. Es un concepto amplio, que incluye numerosos aspectos, tales como el crecimiento en altura, en diámetro, en peso y volumen, los cambios de forma, los cuales comprenden el desarrollo de las formas vegetales, lo que llamamos morfogénesis, etc. El desarrollo, pues, incluye los cambios sufridos tanto en tamaño como en forma, composición, etc. Por consiguiente, podemos decir que el desarrollo abarca tanto el crecimiento como la diferenciación.

Crecimiento es, pues, el aumento cuantitativo en general, bien en peso, volumen o tamaño. En cambio, la diferenciación hace referencia a las variaciones cualitativas durante el desarrollo, y que pueden afectar a células, tejidos u órganos. Es decir, la diferenciación es una especialización a nivel estructural y funcional. En este capítulo nos vamos a centrar en el estudio del crecimiento, el aspecto cuantitativo, mientras que en los siguientes incidiremos en el desarrollo cualitativo, la diferenciación.

Crecimiento: Análisis cuantitativo

Para poder cuantificar el crecimiento de las plantas o de sus comunidades, nos fijaremos en parámetros medibles, tales como la altura, el diámetro del tallo, el volumen, el peso, etc. Para manejar dichos parámetros, necesitamos recurrir a modelos matemáticos simples, que nos permitan interpretarlos adecuadamente. Para ello, es preciso asumir una serie de supuestos y simplificaciones. El crecimiento de una planta durante su desarrollo vegetativo comprendido dentro de un período estacional, puede expresarse como el incremento de la magnitud en estudio durante el período considerado. Si queremos cuantificar el volumen de madera de un árbol, una de las magnitudes más manejadas por los forestales, expresaremos matemáticamente su crecimiento de la siguiente manera:

$$C_v = \Delta V / \Delta t$$

Siendo C_v el crecimiento en volumen del árbol, ΔV el incremento en volumen y Δt el tiempo transcurrido entre la medición inicial del volumen y la final. Si quisiéramos analizar el crecimiento como una variable continua, llevaremos al límite los incrementos finitos, obteniendo el crecimiento en volumen como su derivada respecto al tiempo:

$$C_v = dV/dt$$

Pero este crecimiento depende del tamaño inicial de la planta. No es lo mismo que un pino silvestre de 35 años, con 0,01 m³ de volumen de tronco, tenga el mismo crecimiento absoluto en volumen que otro árbol de 90 años, pues éste último parte de un tamaño inicial mayor, que puede ser de unos 14 m³, con un sistema radical mucho más desarrollado, y por tanto con mayor capacidad de aporte de agua y nutrientes. Por ello, es más adecuado recurrir al concepto de crecimiento relativo, que es el cociente del crecimiento absoluto dividido por el tamaño inicial:

$$Cr(V) = dV/(V*dt)$$

También se usan otras magnitudes para cuantificar el crecimiento. Especialmente en el mundo agrícola, o bien en estudios ecológicos, se utiliza el crecimiento en peso para cuantificar la productividad. Dicha productividad se puede obtener cosechando periódicamente lotes de plantas y determinando el peso de las mismas, así como calculando el crecimiento relativo en peso (R), siendo:

$$R = \frac{1}{P} * \frac{dP}{dt}$$

en la que P es el peso y t el tiempo.

Dicho crecimiento relativo puede expresarse, a su vez, en función de la tasa de unidad de hoja o tasa de asimilación neta, An , y de la tasa de área foliar, F . La tasa de asimilación neta, definida como incremento relativo en peso de una planta respecto a su superficie foliar, es la expresión matemática de la eficiencia fotosintética de sus hojas, de modo que si L_A es el valor de la superficie foliar de la planta,

$$An = \frac{1}{L_A} * \frac{dP}{dt}$$

Análogamente, la tasa de área foliar es la relación de superficie foliar a peso de la planta, que expresa la abundancia relativa del aparato fotosintético en la planta:

$$F = \frac{L_A}{P}$$

De ambas expresiones podemos fácilmente deducir que el crecimiento relativo en peso se puede obtener de ambas:

$$R = An * F$$

El valor de la tasa de asimilación neta en peso puede estimarse para un intervalo finito de tiempo, entre t_1 y t_2 , por la siguiente ecuación:

$$An = \frac{P_2 - P_1}{L_{A2} - L_{A1}} * \frac{\ln(L_{A2}) - \ln(L_{A1})}{t_2 - t_1}$$

El valor de F , para dicho período se estima por la media de sus valores inicial y final:

$$F = (F_1 + F_2)/2; \quad F_1 = L_{A1}/P_1; \quad F_2 = L_{A2}/P_2$$

Los parámetros L_{A1} y P_1 , y L_{A2} y P_2 son, respectivamente, los valores de la superficie foliar y del peso en los instantes inicial (t_1) y final (t_2). De este modo, si tenemos una población homogénea de plantas de la que vamos cosechando, a intervalos de tiempo ($t_i - t_{i-1}$), lotes de un determinado número de plantas, en las que determinamos los valores de P y de L_A , podremos calcular An y F para dichos intervalos y, de esta forma obtener las tasas respectivas de crecimiento relativo.

La integración de la ecuación diferencial del crecimiento relativo nos permite hallar el peso de la planta en un determinado instante, a partir de un valor inicial:

$$P_2 = P_1 * e^{R(t_2 - t_1)}$$

Donde e es el número de Euler. Sin embargo, el crecimiento relativo no es constante. En muchas especies tiende a decrecer conforme aumentan de tamaño, principalmente porque la copa tiende a mantener su desarrollo, pero el árbol tiene cada vez un tronco más alto y grueso:

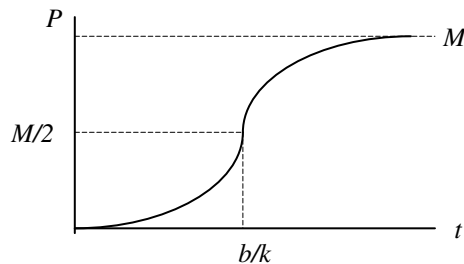
$$R = k(M - P)/M$$

Donde k es una constante de proporcionalidad, y M representa el máximo valor de P . Entonces:

$$R = dP/Pdt = k(M - P)/M \Rightarrow dP/dt = kP - kP^2/M$$

Para valores pequeños del peso, P^2 se puede despreciar. En cambio, cuando el peso se aproxima a su límite superior M , entonces su derivada tiende a anularse, pues el valor M representa una asíntota. La resolución de la ecuación da lugar a la curva logística, de perfil sigmoide:

$$P = M/(1 + e^{b-kt})$$



El significado de esta función se interpreta como un modelo de desarrollo con una fase inicial de crecimiento rápido, seguida de otra fase de senescencia o envejecimiento. También existen otros modelos que permiten representar el crecimiento de las plantas. Un ejemplo es la función de Richards:

$$dP/Pdt = k(M^n - P^n)/nM^n$$

Siendo: $0 < P < M$, para $t = 0$

Su integración da como resultado:

$$P = M(1 + e^{b-kt})^{-1/n}; \quad \text{si } 0 < n < \infty,$$

$$P = M(1 - e^{b-kt})^{-1/n}; \quad \text{si } -1 \leq n < 0$$

Cuando n vale 1, coincide con la curva logística, que se puede considerar un caso particular.

Otros modelos utilizados son los polinomiales y los log-polinomiales:

$$P = a_0 + a_1 t + a_2 t^2 + \dots + a_n t^n$$

$$\ln P = a_0 + a_1 t + a_2 t^2 + \dots + a_n t^n$$

Crecimiento a nivel celular

Para que tenga lugar el crecimiento celular, la pared debe ceder a la presión de turgencia. La tasa de absorción de agua depende del gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi$), de la superficie (S) y de la conductividad hidráulica específica de la membrana (Lp ; en $\text{cm s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$). Así pues, el incremento volumétrico absoluto será:

$$dV/dt = S * Lp * \Delta\Psi$$

El crecimiento relativo correspondiente será, pues:

$$dV/Vdt = S * Lp * \Delta\Psi/V = L(\Delta\Pi - P)$$

Siendo L la conductancia hidráulica relativa celular, la cual representa la facilidad con que el agua entra en la célula, expresada en $\text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$.

En las células en crecimiento, la pared se ablanda y se relaja dilatándose de modo irreversible, lo que causa pérdida de turgencia. A continuación, esa pérdida de turgencia permite la entrada de más agua, con aumento del volumen celular, hasta que se recupera la tensión de turgencia con el nuevo tamaño. En cambio, si la pared fuera completamente rígida, la mayor presión de turgencia que se produciría al absorber agua impediría la dilatación y se frenaría el crecimiento.

Empíricamente se ha comprobado que la relajación de la pared depende de la presión de turgencia. La expansión celular disminuye al disminuir dicha presión, deteniéndose totalmente el crecimiento para un valor de la presión por encima de cero. Dicho valor se denomina umbral crítico. Por lo tanto, la tasa de crecimiento celular (TCC) se puede expresar de la siguiente manera:

$$TCC = m(P - Y)$$

Siendo m el coeficiente de extensibilidad irreversible o extensibilidad de la pared, e Y la presión umbral para iniciar el crecimiento. Como la tasa de crecimiento celular es el crecimiento relativo expresado en volumen, podemos igualar ambas expresiones:

$$TCC = dV/Vdt;$$

$$L(\Delta\Pi - P) = m(P - Y); P = (L\Pi + mY)/(L + m); TCC = (\Pi - Y) L * m / (L + m)$$

Es decir, el crecimiento puede ser controlado por parámetros de absorción de agua (la conductancia hidráulica relativa celular L y el potencial osmótico) o por parámetros de extensión de la pared (coeficiente de extensibilidad irreversible de la pared m y presión umbral). Los estímulos externos que afectan al crecimiento, tales como la luz o las hormonas, lo hacen a través de estos factores. La pared puede ceder en una parte, por ejemplo en las células apicales, o en toda su superficie.

Índice de superficie foliar

El índice de superficie foliar (ISF) representa la superficie de órganos fotosintéticos de la planta, las hojas fundamentalmente, por unidad de superficie de suelo ocupada por la misma. También se usa la notación LAI, del inglés “leaf area index”. Dicho concepto también se aplica a la superficie foliar total de una formación vegetal dividida por la superficie total de suelo cubierto por dicha formación, y es un dato relevante para la producción de una biogeocenosis. Su valor se obtiene calculándolo de acuerdo con la fórmula:

$$ISF = \frac{L_A}{S}$$

Siendo S la superficie de suelo determinada por la proyección vertical de la copa de la planta. Su relación con la producción bruta de materia vegetal se puede observar en la siguiente tabla de datos orientativos (Walter, 1977, y elaboración propia):

<i>Bosque</i>	ISF	Producción bruta	Respiración	Producción neta
Pluvisilva tailandesa	12,3	124 t/ha	94 t/ha	30 t/ha
Bosque mixto templado	8	23,5 t/ha	10 t/ha	13,5 t/ha
Pino silvestre nórdico	9-10			
Pino silvestre (Guadarrama)	4-7			

No obstante, el índice de superficie foliar no puede superar un límite máximo, pues en caso contrario las hojas inferiores no recibirían luz suficiente para alcanzar una asimilación neta positiva.

El índice de superficie foliar es laborioso de obtener, especialmente cuando se trata de plantas grandes, como los árboles, que poseen una enorme cantidad de hojas. En tales casos se recurre a la estimación del *ISF* mediante métodos indirectos. Estos se basan a grandes rasgos en estimar la frecuencia de hojas en el volumen de la copa, por interceptación de los rayos de luz provenientes de la bóveda celeste. Para ello se utilizan diversas técnicas, como el medidor LAI 2000, ceptómetros, o la fotografía de gran angular.

Otro dato de interés ecológico que se puede deducir es la tasa instantánea de producción de materia seca por unidad de superficie de suelo, que expresa el incremento en peso por unidad de tiempo y de superficie de suelo:

$$C = dP/Sdt$$

Dicha tasa puede estimarse a partir de la tasa de asimilación neta y del índice de superficie foliar. En efecto:

$$An = dP/L_A dt$$

$$ISF = L_A/S \Rightarrow An * ISF = (dP/L_A dt) * (L_A/S) = dP/Sdt = C$$

Efectivamente, se ha comprobado que la Producción Primaria Bruta, que es precisamente el valor de biomasa en peso seco por unidad de superficie y de tiempo (C), aumenta proporcionalmente con el valor del índice de superficie foliar (*ISF*) durante los primeros años del desarrollo de un rodal, y alcanza su máximo con el cierre de copas. Factores limitantes, como la escasez de nutrientes, parecen afectar negativamente a la tasa fotosintética, que disminuye junto con el valor de *ISF*, lo que provoca una disminución en la producción primaria bruta, por descenso en la tasa de captación de luz (Landsberg y Gower, 1997).

Relaciones alométricas

La alometría es el estudio del crecimiento de una parte de la planta en relación con otros órganos o partes de la misma. En el mundo forestal tiene enormes aplicaciones, pues muchos de los parámetros morfológicos de un árbol son difíciles de medir en la práctica, pero se pueden obtener buenas aproximaciones mediante estimaciones a partir de otros parámetros más fáciles de medir, como por ejemplo el diámetro normal, que es la medida del diámetro del tronco en pie, a la altura de 1,3 m sobre el suelo. Se pueden encontrar buenas relaciones alométricas en la mayoría de las especies forestales, con modelos potenciales del tipo:

$$B = k * Dn^c$$

Donde B es la biomasa de un órgano determinado del árbol, D_n es el diámetro normal, y k y c son parámetros que se deben ajustar para cada caso concreto (Landsberg y Gower, 1997). En el caso de muchas especies forestales, el valor del exponente c es próximo a 2, lo que indica que existe una buena relación entre la biomasa de órganos como el fuste, el sistema radical, la biomasa aérea total o incluso la biomasa foliar y el cuadrado del diámetro normal, del que a su vez depende la sección del tallo.

Otras relaciones alométricas usadas se basan en la relación tallo/raíz, o las relaciones entre área foliar y área basimétrica (término forestal que expresa el área de la sección del tronco medida a 1,3 m de altura), ISF y sección de la albura, etc.:

$$L_A = k * A_b ; \quad \text{o bien:}$$

$$L_A = k_1 * A_b - k_2 * A_b^2$$

Donde L_A es el área foliar, y A_b el área basimétrica.

En el caso de arbustos, se ha usado su volumen aparente (V_{ap}) para estimar su biomasa aérea (B) mediante una regresión exponencial (Usó y colaboradores, 1997):

$$B = c + a * e^{bV_{ap}}$$

Donde a , b y c son constantes.

Productividad del nitrógeno

También se puede relacionar el crecimiento con algunos nutrientes, en particular con el nitrógeno. Se llama productividad del nitrógeno (P_N) a la relación:

$$P_N = R/[N]$$

Donde R es la tasa de crecimiento relativo, y $[N]$ la concentración de nitrógeno en la planta, expresada en cantidad de N por unidad de peso seco. La productividad del nitrógeno expresa la eficiencia del uso del nutriente por la planta, para su crecimiento.

La productividad del nitrógeno también se ha relacionado con la tasa de asimilación, y que fácilmente se deduce de la anterior:

$$A_n = P_N[N]/F = P_N[N] * P/L_A$$

Bibliografía

Landsberg, JJ, Gower, ST, 1997. Applications of Physiological Ecology to Forest Management. Academic Press, 1997. 354 pp.

Usó JL, Mateu J, Karjalainen T, Salvador P. 1997. Allometric regression to determine aerial biomasses of Mediterranean shrubs. Plant Ecology 132: 59-69.

Walter H. Zonas de vegetación y clima. Ed. Omega, Barcelona. 1977. 245 pp.