

Aspectos del crecimiento, desarrollo y Fotomorfogénesis en la producción de ornamentales

JOSÉ RÉGULO CARTAGENA V. ¹

INTRODUCCIÓN

El crecimiento y desarrollo son una combinación maravillosa de muchos eventos a diferentes niveles, desde el nivel bioquímico y biofísico hasta el orgánsmico que dan como resultado la producción integral de un organismo. El complejo fenómeno del crecimiento que ha sido descrito en la manera más simple, como un incremento en masa, es usualmente correlacionado con un aumento en volumen.

El **crecimiento**, el cual resulta de la producción de nuevo protoplasma, incluye variaciones en forma, algunas resultado de la herencia y otras resultado de la influencia del ambiente (Stern, 1988). La división celular produce nuevas células, muchas de las cuales además de su mayor tamaño son más complejas, en un proceso conocido como diferenciación; por lo tanto, crecimiento y diferenciación de células para formar tejidos, órganos y organismos se denomina **desarrollo** (Salisbury y Ross, 1994).

El crecimiento entendido como el incremento natural en tamaño de los seres vivos y la diferenciación definida como el cambio o el progreso, generalmente hacia un estado superior, más ordenado o más complejo, son los dos mayores elementos del desarrollo y se presentan de manera simultánea; sin embargo, bajo ciertas condiciones, puede darse el crecimiento sin diferenciación, como sucede en una masa de células que forman un callo (Wareing y Phillips, 1986).

Por otra parte, una pequeña cantidad de sustancias naturales en las plantas controla su crecimiento y desarrollo, pero varios procesos como la iniciación de las raíces, el establecimiento y terminación de los periodos de letargo y reposo, la floración, formación y desarrollo de los frutos, abscisión,

¹ Profesor Asociado. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. A.A. 1779. Medellín

senescencia y ritmo de crecimiento, se encuentran bajo el ámbito de la actividad hormonal. Con frecuencia, en muchas plantas agrícolas pueden modificarse esos procesos para provecho del hombre, mediante la aplicación de sustancias reguladoras del crecimiento vegetal, y es muy posible que, con el tiempo, todos los procesos fisiológicos de las plantas se controlen de esa forma (Davies, 1987).

De otro lado, se sabe que las hormonas vegetales direccionan la actividad genética, a través de su acción, en puntos ubicados a lo largo del proceso de flujo de información, desde el ADN hasta la formación de secuencias de aminoácidos en las cadenas estructurales de enzimas y proteínas. Estos pasos son controlados por enzimas, cuya acción debe estar regulada, regulación en la que participan las hormonas (Salisbury y Ross, 1994). Y en consideración a que el desarrollo es el resultado de la interacción entre el potencial genético del organismo y el ambiente, también se debe hacer un análisis en términos de la actividad de los genes.

Por último, se introducen ecuaciones matemáticas sencillas, que permiten cuantificar el crecimiento a través del tiempo y así poder elaborar gráficas para cada especie o variedad de flor, que permitan establecer de manera precisa los requerimientos de fotoperíodo, con el propósito de hacer una planeación de la producción. Además se incluyen referencias para determinar como es la distribución de asimilados en los órganos de la planta.

Este escrito pretende ampliar los conceptos anteriores, los cuales fueron presentados en la conferencia a la que se refiere el título de éste documento. El objetivo es interesar a los asistentes al Seminario, en el tema de la organización y funcionamiento de los vegetales, ámbito del cual hace parte la horticultura ornamental.

Localización del Crecimiento

El crecimiento es restringido a ciertas regiones embrionarias, conocidas como *meristemos*. Esta restricción de las regiones de crecimiento, esta probablemente relacionada con el hecho de que las células maduras de una planta, están normalmente rodeadas por una pared celular gruesa y rígida, lo cual dificulta la división y elongación celular.

En la planta se pueden reconocer diferentes tipos de meristemos. Las raíces y tallos tienen meristemos apicales, estos usualmente permanecen en forma embrionaria y son capaces de crecer durante largos períodos, por cientos de años en algunos árboles, en este caso son meristemos indeterminados (Esau, 1976; Stern, 1988; Salisbury y Ross, 1994)

Por otro lado, otras partes de la planta como hojas, flores y frutos, muestran diferentes patrones de crecimiento y permanecen en forma embrionaria solo por un tiempo determinado, antes de que el organismo completo alcance su madurez. Por esta razón, las regiones de crecimiento de éstos órganos, son con frecuencia mencionados como meristemos determinados (Wareing y Phillips, 1986).

De manera adicional a la clasificación de los meristemos como determinados e indeterminados, existen otras alternativas de agrupación. Por ejemplo, se pueden distinguir los meristemos apicales de raíces y tallos, de los meristemos laterales, que comprenden el cambium y el felógeno. También en algunas plantas se encuentran los meristemos intercalares que están insertados entre regiones de tejidos diferenciados. Uno de los más conocidos ejemplos de este tipo de meristemos, es el visto en los pastos, donde los entrenudos y las hojas continúan creciendo en la región basal, después de que las partes superiores se han diferenciado (Weir, *et al.*, 1983).

Aspectos Principales del Crecimiento

Los dos aspectos principales del crecimiento de las plantas son: el crecimiento *primario*, esto es el crecimiento en longitud de los brotes y de las raíces y el crecimiento *secundario*, que consiste en el crecimiento en grosor del tallo y de la raíz.

Crecimiento Primario de la Raíz. Para el crecimiento continuo de la raíz primaria de la plántula y de las ramificaciones radicales se necesita la actividad de los meristemos apicales. Las células que se producen por divisiones en el meristemo apical se transforman en epidermis, corteza, endodermis (banda de Caspary), periciclo, floema y xilema. Las raíces laterales o adventicias en general comienzan a desarrollarse a una distancia de entre varios milímetros y algunos centímetros distalmente de la punta de la raíz. Se originan en el periciclo y crecen hacia afuera a través de la corteza y la epidermis.

Crecimiento Secundario de la Raíz. Las raíces de las gimnospermas y la mayoría de las dicotiledóneas desarrollan un cambium vascular a partir de células procambiales ubicadas entre el floema primario y el xilema primario, en la zona de vellos de la raíz o cerca de ellos. Debido a que este cambium produce nuevas células de xilema que se expanden hacia el interior y células de floema que se expanden hacia el exterior, es responsable indirecto de la mayor parte del incremento en anchura de las raíces. La mayoría de las monocotiledóneas que incluye a las gramíneas, las orquídeas, las palmas y las plantas que forman bulbos como los tulipanes lirios y cebollas, no forman cambium vascular, y la ampliación radial se debe principalmente a aumentos en el diámetro de células no meristemáticas. Después de que el cambium vascular inicia el crecimiento secundario, se forma un cambium de corcho (felógeno) en el periciclo. Este se vuelve un cilindro completo que forma corcho (felema) hacia el exterior y, después, algo de corteza secundaria (felodermo) hacia el interior.

Crecimiento Primario del Tallo. El ápice del vástago es una estructura en forma de domo, *el meristemo*, generalmente rodeado de hojas, escamas 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.

Las células se pueden dividir en distintos planos. Cuando la nueva pared entre las células hijas está en un plano aproximadamente paralelo a la superficie más cercana a la planta, se dice que la

división es **periclinal**. Mientras que si la nueva pared se forma en sentido perpendicular a la superficie más cercana, la división es **anticlinal**. La mayoría de los meristemas apicales contienen dos zonas principales: **la túnica**, con una o varias capas de células organizadas en hileras en la superficie del meristemo y el **cuerpo**, una masa de células dispuestas con menos orden, por abajo de la túnica.

Los tallos de dicotiledóneas y monocotiledóneas poseen en común numerosas estructuras y tipos celulares, pero tienen ciertas diferencias en la disposición de sus tejidos. Ambas tienen una capa externa de epidermis, usualmente cubierta en un lado externo con una cutícula cerosa. Luego vienen las células del cortex que contienen parénquima, usualmente con cloroplastos. En muchas plantas acuáticas angiospermas, el cortex desarrolla un aerénquima con un sistema de grandes espacios intercelulares. Vienen a continuación los haces vasculares (floema y xilema) y hacia el interior se localiza la médula. Cada haz vascular contiene células de xilema hacia el centro y de floema hacia afuera.

La principal diferencia entre tallos dicotiledóneos y monocotiledóneos está en la organización de los haces vasculares y en la existencia de tejido meristemático en los haces de las dicotiledóneas. Las monocotiledóneas poseen haces dispersos por todo el cortex, cada uno de los cuales posee xilema hacia dentro y floema hacia afuera.

Crecimiento Secundario del Tallo. El engrosamiento secundario de los tallos monocotiledóneos es raro y cuando se presenta se forman nuevos haces vasculares. Los tallos de dicotiledóneas son más complejos y son capaces de tener crecimiento secundario. El xilema y el floema están separados por una capa de células capaces de dividirse llamada *cambium*. El crecimiento secundario tiene lugar a causa de este cambium mediante divisiones tangenciales a la circunferencia del tallo, dando origen a células nuevas de floema hacia el exterior y células nuevas de xilema hacia el interior. Toda la sección central del tallo, con todo lo existente en su interior se llama *estela*. El cortex externo y más tarde las capas exteriores del floema dan origen periódicamente a cambium de corcho o felógeno, el cual produce células de corcho (felema) que constituyen principalmente la cáscara.

Las dicotiledóneas perennes (leñosas) pueden continuar engrosando durante largos períodos de tiempo mediante el crecimiento secundario. En climas con estaciones, el xilema secundario se deposita en anillos anuales que contienen madera de primavera con células grandes y claras, esta madera posee a menudo la mayor parte de los vasos en angiospermas leñosas, o especies de madera dura y madera de verano con células pequeñas y más oscuras. Por eso cuando el árbol es cortado, las capas aparecen como anillos que alternan colores claros y oscuros.

Crecimiento Intercalar. Ciertas plantas, de manera notable las gramíneas, tienen en el tallo meristemas intercalados que le permiten que se efectúe crecimiento en longitud en regiones diferentes a la punta del tallo. Por ejemplo, en la base de cada hoja de una gramínea hay un meristemo intercalar que de continuo añade nuevas células a las hojas que permiten su alargamiento. Así, cuando se recorta un césped, el crecimiento nuevo no está formado en su mayor parte por hojas

nuevas, sino por el alargamiento de las hojas viejas que han sido recortadas.

Las Hojas. El primer signo del desarrollo foliar tanto en gimnospermas como en angiospermas consiste en divisiones de una de las tres capas más externas de células cerca de la superficie del ápice del tallo. Las divisiones periclinales, seguidas del crecimiento de las células hijas, producen una protuberancia que es el **primordio foliar**, mientras que las divisiones anticlinales incrementan el área superficial del primordio.

Los primordios foliares no se desarrollan al azar alrededor del ápice del brote, más bien, típicamente cada especie tiene un arreglo característico, o **filotaxia**, que hace que las hojas sean opuestas o alternas. Las hojas que quedan directamente arriba una de otra están en una **ortostiquia** del tallo. La descripción de la filotaxia de una planta se logra mejor siguiendo una línea en espiral a través de los primordios foliares en el orden en que aparecen. La filotaxia se describe por la relación existente entre el número de vueltas de la espiral entre dos hojas en la misma ortostiquia y el número de primordios foliares por los que pasa la línea espiral. Así una planta con hojas alternas en dos ortostiquias tendrá una filitaxia de $\frac{1}{2}$ y en tres ortostiquias de $\frac{1}{3}$. Rara vez se ve un sistema filotáxico de $\frac{1}{4}$; normalmente el orden en la serie es $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$, $\frac{8}{21}$.

Las Flores. Después del establecimiento de raíces, tallos y hojas, se forman las flores y después los frutos y las semillas. La mayoría de angiospermas producen flores bisexuales (perfectas), que contienen partes femeninas y masculinas. Otras especies como la espinaca, palmas datileras, papaya son **diocas**, ya que poseen flores estaminadas (masculinas) y pistiladas (femeninas) en plantas individuales distintas. Las especies **monoicas** como el maíz, el pepino, calabaza y muchos arboles de madera duras forman flores estaminadas y pistiladas en distintos sitios a lo largo de un mismo tallo.

Semillas y Frutos. En la flor, el óvulo en el interior del ovario es fecundado por el polen y da origen a la semilla. Mientras todo esto ocurre, el ovario circundante se desarrolla para dar origen al fruto. La formación de la semilla tiene tres características esenciales: (1) el desarrollo del embrión, (2) el desarrollo de las sustancias de reserva y (3) el desarrollo de la cubierta seminal. En las gramíneas, las sustancias de reserva se acumulan en el endospermo, en tanto que en otras especies, como las leguminosas, la acumulación se produce en los cotiledones. El desarrollo del embrión implica los siguientes eventos: *establecimiento de la polaridad* que conduce a la formación de los ápices caulinar y radicular, *la diferenciación celular* que tiene que ver con la organización de los sistemas de tejidos que aun son meristemáticos pero su posición y características citológicas indican una relación con los tejidos maduros que aparecerán en el subsecuente desarrollo de la plántula, *la desecación y letargo*, y *la germinación*.

Desde el punto de vista botánico, un fruto es cualquier ovario que se ha desarrollado y madurado. Usualmente contiene semillas. Así las cosas, productos vegetales considerados hortalizas, como el tomate, el pepino, la habichuela y la calabaza, son realmente frutos. Todos los frutos se forman a partir de flores; por esta razón, son encontrados exclusivamente en plantas con flores. La

fertilización determina si el ovario o los ovarios de una flor, se desarrollarán en un fruto. Al alcanzar la madurez, en el fruto se distinguen tres regiones el exocarpio, el mesocarpio y el endocarpio. Las tres regiones son llamadas colectivamente pericarpio. Algunos frutos están formados solamente por el ovario y las semillas. Otros tienen partes de las flores. Los frutos pueden ser carnosos o secos cuando maduran, exponer o no sus semillas. También pueden ser derivados de un solo ovario o más de uno. Tradicionalmente todas estas características han sido utilizadas para clasificarlos (Esau, 1976; Bidwell, 1983; Weir *et al.*, 1983; Stern, 1988; Salisbury y Ross, 1994)

Fotomorfogénesis

Las plantas para pasar de un estado vegetativo a uno floral necesitan de un estímulo. En algunas es el **fotoperíodo**, un mecanismo que le permite a la planta responder a la longitud del día, de manera que florece en una época del año específica, determinada por las horas de luz a las que esté expuesto el vegetal.

Con respecto al fotoperíodo las plantas se clasifican en:

Plantas de Día Corto

Plantas de Día Largo

Plantas Neutras

Plantas de Día Corto. Son aquellas que son inducidas a florecer cuando la longitud del día es más corta que una longitud máxima crítica que se acepta es de 15.5 horas de luz (8.5 horas de oscuridad). Nunca llega a 0 horas porque no podrían sintetizar. Ej: crisantemo.

Plantas de Día Largo. Son aquellas que son inducidas a florecer cuando la longitud del día es mayor que cierta longitud mínima crítica que se acepta es de 8.5 horas (15.5 horas de oscuridad). Ej. remolacha.

Plantas Neutras. Son aquellas plantas que no son afectadas por la duración del día en lo que tiene que ver con la inducción de la floración. Ej: maíz (Wareing y Phillips, 1986).

El período que induce la floración se llama Fotoperíodo Inductivo. Los fotoperíodos mayores de 15.5 horas en plantas de día corto se llama Fotoperíodo no Inductivo. En plantas de día largo 8.5 horas o más de luz sería el Fotoperíodo Inductivo y menos de 8.5 horas sería el Fotoperíodo no Inductivo.

Estas características se utilizan en floricultura y varían de acuerdo a las especies e incluso dentro de una especie pueden ser diferentes para las variedades (Fides, 1990 citado por Arango, 1999).

Todas estas respuestas son producto de la evolución de las plantas en condiciones naturales.

De acuerdo con Wareing y Phillips (1986), para que haya una respuesta al fotoperiodo se requiere:

1. Que la planta sea capaz de captar el estímulo luminoso
2. Que la planta sea capaz de medir la duración del estímulo
3. Que la planta sea capaz de transmitir el estímulo a los sitios de respuesta (yemas o primordios gemelares).
4. Respuesta

Para que la luz controle la floración y otros procesos de desarrollo de la planta (**Fotomorfogénesis**), ésta primero debe absorber luz. Para ello se necesitan unos fotorreceptores que forman el **Sistema Fitocromo**. Se conocen cuatro tipos de fotorreceptores que influyen en la fotomorfogénesis.

1. **Fitocromo**. Absorbe principalmente luz roja (660 nm) y rojo lejano (730 nm), es el que mejor se conoce. El fitocromo también absorbe luz azul. Se conocen dos grandes tipos de fitocromo, el P_r y P_{fr} .
2. **Criptocromo**. Es un grupo de pigmentos similares y no identificados que absorben longitudes de onda del azul y ultravioleta de onda larga (región UV.A. 320 a 400 nm). Su nombre se debe a su especial importancia en las plantas criptógamas (sin flores).
3. **Fotorreceptor UV-V**. Es uno o más compuestos no identificados (técnicamente no son pigmentos), que absorben radiación ultravioleta con longitudes de onda entre 280 y 320 nm.
4. **Fotoclorofilina a**. Es un pigmento que absorbe luz roja y azul y que, a su vez reducido, produce *clorofila a*.

La molécula de fitocromo es una cromoproteína constituida por dos formas distintas P_r , que absorbe luz de 660 nm de longitud de onda, pasando de un estado metabólicamente inactivo a P_{fr} , que es la forma activa (r = rojo; fr = rojo lejano). P_{fr} absorbe a 730 nm, revirtiendo así a la forma inactiva. El fitocromo tiene una parte proteica que tiene un peso molecular de 120.000 daltons, mientras que la parte no proteica que es la que absorbe la luz (cromóforo), forma un tetrapirrol similar al pigmento fotosintético ficobilina presente en las algas verdes y cianobacterias.

El fitocromo se encuentra en todas las plantas y aparece en casi todos los órganos de las plantas estudiadas, incluso en las raíces. El fitocromo se sintetiza en la oscuridad en la forma P_r ; al parecer ningún P_{fr} puede sintetizarse en la oscuridad. El P_r al ser irradiado con luz roja (660 nm) se convierte P_{fr} (Forma biológicamente activa). Este último puede revertir instantáneamente a P_r si se irradia con luz rojo lejano (730 nm), hacerlo de manera lenta y espontánea en la oscuridad o destruirse.

El P_r existe en dos formas el **tipo 1** y el **tipo 2**; el tipo 1 predomina en plantas etioladas y el tipo 2 en plantas verdes y semillas (al menos en semillas de avena).

Se han demostrado una amplia variedad de respuestas en las plantas en las que interviene el fitocromo, estas incluyen: germinación de esporas y semillas, apertura del gancho del epicotilo, expansión de la hoja, abscisión de las hojas, alargamiento de los entrenudos e iniciación de raíces, sensibilidad al fototropismo y geotropismo. En tanto que a nivel sub-celular y molecular interviene en el movimiento de los cloroplastos (en algas, bryofitas y pteridofitas), síntesis de enzimas y cambios en la permeabilidad de la membrana.

Estudios han indicado que la forma del P_r se encuentra localizada en el citoplasma, la mitocondria y los plastidios, pero no en el núcleo y las vacuolas. Como se dijo antes, el fitocromo afecta la permeabilidad de las membranas; por esta razón, se cree que de manera específica se encuentra ubicado en las membranas de los organelos mencionados. Sin embargo, el P_{ir} resultante de la conversión del P_r como consecuencia de la exposición a luz roja, se localiza en un sitio muy discreto que aun no ha sido definido (Schopfer, 1987; Salisbury y Ross, 1994).

Control hormonal del crecimiento

Gran parte del desarrollo de las plantas son el resultado de la organización que han alcanzado sus órganos o de estímulos generados en el interior de esos mismos órganos. Estos últimos son controlados por hormonas o fitohormonas

Las fitohormonas son reguladores producidos por las plantas que en bajas concentraciones, regulan sus procesos fisiológicos. La síntesis de las hormonas puede ser localizada (como sucede en las hormonas animales) o puede ocurrir en un amplio rango de tejidos o células dentro de los tejidos. Las fitohormonas pueden actuar en el tejido donde fueron sintetizadas o aún dentro de la misma célula. Pero también ser elaboradas en un sitio y actuar en otro. Ejemplos son el etileno y las citocininas, respectivamente (Davies, 1987).

En la actualidad se conocen cuatro tipos generales de fitohormonas: *auxinas*, *giberelinas*, *citocininas* e *inhibidores* y también se aceptan las propiedades hormonales del *etileno*. Otras sustancias que regulan el crecimiento de las plantas son las vitaminas del complejo B, necesarias en la formación de raíces; además, las fitohormonas de la floración, si existen, las cuales participan en la iniciación de primordios florales, o al menos, fomentan su desarrollo. Otra generación de compuestos orgánicos que recientemente han sido considerados como fitohormonas, son los *brasinosteroides* (Clouse y Sasse, 1998) y las *oligosacarinas* (Curtis y Barnes, 1989) En tanto que hay controversia para aceptar otras biomoléculas conocidas como *poliaminas* (Davies, 1987).

Auxinas

Es un término aplicado al grupo de compuestos que se caracterizan por su capacidad para inducir la extensión de las células de los brotes. La auxina natural y quizás la única más conocida, es el ácido indolacético (AIA). Su síntesis se da a partir de un precursor conocido como triptófano y ocurre en los tejidos de activo crecimiento, como son las zonas meristemáticas, por ejemplo, en el

ápice de los tallos y en los tejidos jóvenes como los primordios foliares.

El movimiento de las auxinas endógenas en brotes es predominantemente basipétalo: es decir, desde el ápice morfológico a la base morfológica y lo hacen por el floema; en árboles hay evidencias de que el movimiento también es basipétalo a través del cambium. El movimiento basipetallo disminuye en partes viejas de tallo, coleótilos y peciolos. El transporte acropétalo: es decir, desde la base morfológica hacia el extremo morfológico, observado en coleótilos de avena y peciolos de frijol, aparentemente no es metabólico y ocurre por difusión. El movimiento en las raíces es menos entendido, pero parece que es acropétalo, o sea hacia los ápices.

Hay muchos productos sintéticos que pueden llamarse correctamente auxinas, ya que exhiben una acción fisiológica similar al AIA, pero técnicamente no se pueden considerar fitohormonas, ya que no son producidos por las plantas. Estos corresponden a otra categoría conocida como reguladores del crecimiento en la que se agrupan todas aquellas sustancias elaboradas por el hombre que tienen una acción similar a la de una fitohormona, sea cualquiera de los tipos generales antes mencionados.

Las auxinas sintéticas son químicamente diversas pero por conveniencia se han categorizado en cinco grupos: ácido indolacético, ácido naftalenacético (ANA), ácido clorofenoxiacético, ácido benzoico y los derivados del ácido picolínico. Ejemplos del primer grupo son el ácido indolpropiónico y el ácido indolbutírico (en inglés IBA). Sin embargo, estos dos compuestos aparentemente no son exclusivamente sintéticos ya que se ha reportado que se encuentran de forma natural en algunas pocas especies. Al segundo grupo pertenecen el ácido naftaleneacético y el β -naftoxiacético, auxinas sintéticas de amplio uso. Entre las del grupo del ácido clorofenoxiacético, los más conocidos son el 2,4-D, el 2,4,5-T y el MCPA. Estas auxinas promueven crecimiento cuando son utilizadas como AIA en concentraciones fisiológicas, pero actúan como herbicidas cuando se emplean en concentraciones altas. Al grupo de ácido benzoico pertenece el Dicamba, un poderoso herbicida que es efectivo para controlar algunas malezas perennes de enraizamiento profundo, que no son controladas por el 2,4-D. Un representante del grupo del ácido picolínico es el picloram o Tordon, el cual es uno de los herbicidas selectivos más conocidos.

Debido a esa selectividad se les utiliza para eliminar malezas dicotiledóneas de hoja ancha en cultivos de cereales y prados. Esta característica selectiva de las auxinas aún no se ha entendido del todo. Algunos dicen que "la planta crece hasta morir", lo cierto es que el efecto observable es el crecimiento desigual de tallos, laminas foliares y peciolos. Gran parte de esto es el resultado de efectos epinásticos, debido a la propiedad que tienen las auxinas de estimular la síntesis de etileno, el cual puede causar epinastia. Una hipótesis más elaborada indica que estos compuestos con característica herbicida, alteran de tal manera la transcripción del DNA y la traducción del RNA que las enzimas necesarias para coordinar el crecimiento no se producen de la manera debida.

Efectos biológicos de las auxinas

Las auxinas desempeñan una función importante en la expansión de las células de los tallos y coleoptilos. También estimulan la división celular; por ejemplo, fomentan el desarrollo de callos, de los que se desprenden crecimientos similares a raíces. Las auxinas son muy efectivas para iniciar la formación de raíces en estacas, lo que constituyó la base de la primera aplicación práctica en la agricultura. Regula la morfogénesis en tejidos de callo. Estimula la diferenciación del floema. Además promueven el inicio de la floración en piña, e inducen el amarre de frutos y su desarrollo en algunas especies, y con frecuencia hacen aumentar el amarre de frutos, sobre todo en especies con frutos de muchas semillas, como las cucurbitáceas. Permite el desarrollo de frutos partenocárpicos. Demora la maduración.

El hecho de que las auxinas promuevan el crecimiento de secciones de tallo y coleoptilo, se explica por la hipótesis del crecimiento por acidez, la que establece que la auxina hace que células receptoras situadas en secciones de tallo o de coleoptilo secreten iones H^+ en las paredes primarias circundantes, y que estos iones H^+ reducen el pH de tal forma que puede darse el aflojamiento de la pared y un crecimiento rápido. Esto debido a la naturaleza plástica de la pared. Se supone que el efecto del pH bajo es permitir el funcionamiento de ciertas enzimas degradadoras de la pared celular que son inactivas a valores superiores de pH. Sin embargo, otros estudios presentan argumentos que cuestionan esta hipótesis (Bandurski y Nonhebel, 1984; Reinecke y Bandurski, 1989; Bandurski, Slovín y Cohen, 1993; Salisbury y Ross, 1994)

Giberelinas

Las giberelinas poseen la capacidad única entre las hormonas vegetales reconocidas de estimular el crecimiento generalizado de plantas intactas de muchas especies en especial enanas. Por lo general estimulan la elongación de tallos intactos mucho más que el de secciones excindidas de tallo por lo que sus efectos son opuestos a los de las auxinas en este aspecto.

Un considerable número de giberelinas se ha aislado en las plantas superiores, éste supera las 50 y se designan como AG_1, \dots, AG_n . El criterio para clasificarla como giberelina es que produzca efectos similares a los promovidos por el ácido giberélico, que se considera la más representativa. La síntesis de las giberelinas se inicia a partir del ácido mevalónico y su inmediato precursor es el ácido kaurenico.

A diferencia de las auxinas, las giberelinas parecen moverse libremente por toda la planta y su patrón de transporte y de distribución no es polar como el de la auxina. Aparentemente se mueven pasivamente en la corriente de transporte del floema y el xilema. Se sintetizan en muchos órganos de activo crecimiento como embriones, meristemos o tejidos en desarrollo.

Efectos biológicos de las giberelinas

El efecto más sorprendente de asperjar plantas con giberelinas es el estímulo del crecimiento. Los tallos se vuelven mucho más largos de lo normal, se estimula el crecimiento de los entrenudos jóvenes y la longitud de los entrenudos individuales, mientras que el número de entrenudos permanece sin cambios. Pueden provocar la floración en muchas especies que requieren temperaturas frías como la zanahoria, la col y el nabo; pero también, pueden inhibir la floración en algunas especies perennes. Además pueden sustituir el requerimiento de luz en especies de día largo, con lo que se demuestra una interacción con la luz. En algunas semillas como en cebada estimulan la germinación al favorecer la síntesis de α -amilasa, una enzima que hidroliza el almidón presente en el endospermo.

Las giberelinas pueden provocar la expansión celular mediante la inducción de enzimas que debilitan las paredes. Las giberelinas provocan la formación de enzimas proteolíticas que, quizá liberen triptófano, el precursor de las auxinas. Otra teoría sostiene que las giberelinas promueven la síntesis de ácidos que inhiben la oxidasa IAA, conocida por ser un antiauxina, con lo que ayuda a la disponibilidad de la auxina.

De manera comercial se utilizan para incrementar el tamaño de uvas sin semilla de la variedad "Tompson", promover la formación de frutos partenocárpicos, incrementar el crecimiento de la caña de azúcar y la producción neta de azúcar. En las cervecerías se utiliza para incrementar la velocidad de formación de malta, aprovechando su efecto en incrementar la digestión de los almidones. En cítricos son útiles para prevenir daños en almacenamiento (Jones y MacMillan, 1987; Sponsel, 1987; Talón, 1993; Salisbury y Ross, 1994).

Citocininas

Son sustancias promotoras del crecimiento que favorecen la división celular. Muchas citocininas exógenas y todas las endógenas se derivan probablemente de la adenina, una base nitrogenada de purina. En general los niveles de citocininas son máximos en órganos jóvenes (semillas, frutos y hojas) y en las puntas de las raíces. Diversos experimentos han conducido a afirmar que es en las puntas de las raíces donde se sintetizan las citocininas y de allí transportadas a todas las partes de la planta vía xilema. Sin embargo, partes aéreas también pueden sintetizar algunas de las citocininas que necesitan. También se han encontrado citocininas en los tubos cribosos de algunas especies dicotiledóneas, aunque se reconoce que es en este conducto no se mueve con facilidad.

Efectos biológicos de las citocininas

Además de estimular la división celular median en un amplio rango de respuestas. En presencia de auxinas, diversas concentraciones de citocininas promueven el crecimiento de raicillas. Las citocininas causan incremento en el tamaño de la hoja, por un proceso que involucra solo elongación celular. En combinación con giberelinas, modifican de manera notable la forma de las hojas. Esto

permite considerar que el desarrollo normal de una hoja esta controlado por la relación giberelina:citocinina. Un marcado efecto de las citocininas es demorar la tasa de desaparición de clorofila y la degradación de las proteínas lo cual usualmente acompaña los procesos de senescencia. Las citocininas pueden sustituir la luz o interactuar con la luz en numerosos procesos. Estos incluyen la germinación de semillas, síntesis de pigmentos y desarrollo de los cloroplastos. En manzanas se utilizan para mejorar la presentación del fruto, al promover el ensanchamiento y desarrollo de los lóbulos del cáliz. Las citocininas pueden sustituir los requerimientos de luz roja para la germinación (Khan, 1971; Horgan, 1987; Burch y McGaw, 1993; Salisbury y Ross, 1994).

Otros promotores del crecimiento son los brasinoesteroides que aumentan la sensibilidad de las plantas a las auxinas. Promueven la expansión y división celular, como también, la diferenciación vascular. Estudios sugieren que intervienen en la reproducción al favorecer la elongación del tubo polínico. Pero a diferencia de las citocininas, estimulan la senescencia; aunque, proveen tolerancia al estrés por frío y exceso de sales, al inducir procesos que estabilizan la membrana celular (Clouse y Sasse, 1998).

Un grupo adicional lo forman las poliaminas que a diferencia de las hormonas, se encuentran en cantidades milimolares (las hormonas, se encuentran en cantidades micromolares). Entre las más conocidas están la putrecina, la cadaverina la espermidina y la espermina. Sus efectos fisiológicos están relacionados con la promoción de la división celular, la estabilización de las membranas y protoplastos aislados, control de la síntesis de las proteínas y de la actividad enzimática. Por otra parte, se ha encontrado que están relacionadas con el desarrollo de algunos frutos. También contribuyen a minimizar los efectos adversos del estrés hídrico en diversos tipos de células y a demorar el envejecimiento de las hojas desprendidas. Su forma de acción es través del aumento de traducción del DNA y transcripción del RNA (Galston y Kaur-Sawhney, 1987 Salisbury y Ross, 1994).

Inhibidores

Actualmente hay un gran número de sustancias que tienen propiedades inhibitorias. Sin embargo, el ácido abscísico (ABA), es el único inhibidor reconocido como hormona. El ABA es sintetizado en forma parcial en cloroplastos y otros plastidios por la ruta del ácido mevalónico. De esta manera las primeras reacciones de síntesis del ABA son similares a las de las giberelinas. La biosíntesis del ABA en la mayoría de las plantas, se realiza por degradación de algunos carotenoides presentes en los plastidios de las hojas. En raíces, frutos, embriones de semilla y otras partes vegetales, los carotenoides necesarios están en los cromoplastos, leucoplastos y proplastidios. Se considera que el carotenoide violaxantina, es el que rápidamente se metaboliza a ABA (Wareing y Phillips 1986).

El transporte del ABA se asemeja al de las giberelinas y se realiza fácilmente tanto en el xilema como en el floema y también en las células de parénquima, fuera de los haces vasculares.

Efectos biológicos del ABA

El ABA provoca el cierre de los estomas como respuesta a un estrés hídrico. El ABA, aparentemente, actúa como inductor de la floración en plantas de día corto. Acelera la abscisión de las hojas en plantas intactas, como los cítricos así como la abscisión de flores y frutos en plantas como la vid. El ABA inhibe el crecimiento de muchas plantas y partes vegetales, según se ha demostrado en coleóptilos, plántulas, discos de hojas, secciones de raíces hipocótilos y raicillas. Prolonga la dormancia de algunas semillas como lechuga. Inhibe la germinación de semillas maduras en los frutos húmedos de la planta madre (viviparidad). Induce el transporte de fotosintatos hacia las semillas en desarrollo y la toma posterior por el embrión en crecimiento. Protege contra el estrés salino al promover la síntesis de una proteína llamada osmotina. Endurece las plantas contra el daño de heladas. Se considera la hormona antiestrés (Davies, 1987; Salisbury y Ross, 1994).

Otros compuestos inhibidores son el ácido lunularico que inhibe el crecimiento de tallos. Las betasinas que provocan la latencia de los bulbillos del ñame. El ácido jasmónico y su éster el jasmonato de metilo que inhiben el crecimiento de ciertas partes vegetales y promueven la senescencia de las hojas. La fruta del aguacate contiene un inhibidor de la elongación del coleóptilo de trigo y del crecimiento del callo de soya. Extractos de hojas maduras de eucalipto, contienen una serie de compuestos que inhiben el crecimiento y en particular evitan la formación de raíces en estacas (Wareing y Phillips 1986).

Etileno

Según su estructura química, el etileno, es la hormona más simple encontrada en las plantas; sin embargo, no parece ser esencial para el crecimiento normal de los vegetales; aunque es, el único entre el grupo de compuestos volátiles producido en cantidades apreciables en los tejidos vegetales (Davies, 1987). El ácido 1-amino-ciclopropano-1-carboxílico (ACC), se considera el precursor del etileno.

Efectos biológicos del etileno

Todas las partes de las plantas de semilla producen etileno. En las plántulas, el ápice del tallo produce etileno. Los nudos de los tallos de plántulas en las dicotiledóneas, producen mucho más etileno que los entrenudos cuando se comparan pesos iguales de tejido. Los tallos producen más etileno cuando se dejan en posición horizontal. En las hojas se aumenta su producción a medida que envejecen y se desprenden. Las flores sintetizan etileno antes de marchitarse. En muchos frutos se produce poco etileno hasta antes del cuimaterio respiratorio que marca el inicio de la maduración.

El oxígeno es indispensable para que se produzca etileno; sin embargo, en plantas establecidas en suelos inundados se observan síntomas de toxicidad por etileno, que se reconoce por clorosis de las hojas, menor elongación del tallo y al mismo tiempo mayor grosor de este, marchitamiento, epinastia

y abscisión de las hojas. Esto ocurre porque en las condiciones de apoxia del suelo, se forma aerenquima en el cortex de la raíz, lo cual facilita el movimiento del oxígeno desde las partes aéreas a las raíces. Otro efecto del etileno es promover la formación de raíces adventicias, efecto que también causan las auxinas. Influye sobre la expresión del sexo en flores, al favorecer la formación de flores femeninas de especies monoicas, como melón, calabaza y otras cucurbitáceas. También interrumpe la dormancia de algunas semillas (McKeon y Yang, 1983; Wareing y Phillips 1986; Salisbury y Ross, 1994).

Sustancias Hipotéticas del Crecimiento

Muchos experimentos indican la existencia de sustancias que tienen efectos similares a las hormonas, pero que no ha sido posible identificarlas en su estructura química. Entre las más conocidas está el *florigeno*, que se sintetiza en las hojas bajo condiciones favorables de longitud del día y se transmite a los puntos de crecimiento. Otra es la *vernalina*, que parece sintetizarse en las plantas que requieren de un estímulo por frío para florecer. Los intentos para aislarla, han mostrado una asombrosa similitud con la giberelina. La *antesina* que se cree es necesaria para que junto con la giberelina promueva la floración en plantas de días cortos (Wareing y Phillips 1986; Stern, 1988; Salisbury y Ross, 1994).

Control genético del crecimiento

Hasta ahora en la discusión sobre los aspectos que tienen que ver con el crecimiento y desarrollo, poca atención se le ha dado a la participación de los genes; sin embargo, cada organismo es por definición, el producto de la interacción entre su potencial genético y el ambiente. Por lo que el análisis final del desarrollo tiene que ser descrito en términos de la actividad de los genes.

Es evidente que los procesos que ocurren durante el desarrollo son básicamente controlados genéticamente. El control genético afecta casi todos los aspectos del desarrollo, desde las manifestaciones morfológicas (forma del fruto y la hoja, forma y color de la flor, etc.), hasta lo que tiene que ver con la anatomía y caracteres fisiológicos como la tasa de crecimiento, la época de floración y la longitud del período de dormancia. Son evidencias que indican que el patrón de desarrollo de cualquier individuo es primariamente determinado por el "programa" que está grabado en su código genético (Curtis y Barnes, 1989).

Durante el desarrollo hay una progresiva diferenciación de órganos y tejidos, que promueven el surgimiento de un amplio rango de diferentes tipos de células.

No todos los genes que hacen parte de la población total de genes, se expresan todo el tiempo en todas las partes de la planta. Por esta razón, los genes que controlan el desarrollo de la flor normalmente no están expresados en el embrión, ni durante la fase puramente vegetativa del desarrollo de la planta. No obstante, se sabe que las células de un órgano vegetativo; por ejemplo, la hoja contiene los genes requeridos para el desarrollo de la flor, ya que una planta completa que

tenga flores puede ser regenerada a partir de células de hoja en ciertas especies. Debido a esto la diferenciación en plantas no detalla en diferencias genéticas entre el núcleo de varios tipos de células y tejidos, más bien involucra diferencias en la expresión de esos genes en diferentes partes y en diferentes estados del ciclo de vida (Wareing y Phillips 1986).

Ya que el desarrollo es un proceso ordenado se requiere que los genes precisos, sean expresados en las células precisas en el tiempo preciso. Esto quiere decir que el desarrollo, es un proceso que involucra una expresión selectiva de los genes. De ahí que en desarrollo el concepto que involucra la actividad de grupos específicos de genes, los cuales a su vez controlan la síntesis de enzimas y otras proteínas características de células especializadas, es llamada la *teoría de la expresión variable de los genes en la diferenciación* (Wareing y Phillips 1986).

La expresión genética involucra (1) transcripción de las secuencias de DNA a la forma nuclear RNA (2) procesamiento del RNA nuclear a la forma RNA mensajero (3) traducción de la información contenida en el RNAm en secuencias de aminoácidos en las cadenas de polipéptidos de enzimas y proteínas estructurales (4) actividad de las enzimas en varias reacciones para elaborar los productos finales de la expresión genética (Fenoll *et al.*, 1993). Las características esenciales de estos procesos son bien conocidos y entrar en detalles no es el propósito de esta conferencia.

Se ha logrado un considerable progreso en el conocimiento del control genético del crecimiento en eucariotes. Este avance ha sido muy útil para entender los aspectos generales y específicos del desarrollo, pero aún falta mucho por saber acerca del problema central del desarrollo que es responder a la pregunta ¿Cómo los genes precisos, se expresan en las células precisas en el momento preciso?

La secuencia regular de cambios vistos en el desarrollo de un órgano como puede ser una hoja o una flor, sugiere que una vez este particular camino ha sido elegido en la diferenciación, todos los estados subsecuentes siguen inexorablemente una reacción en cadena en la cual un estado dispara el siguiente y así sucesivamente. Un mecanismo de este tipo ha sido propuesto en el desarrollo de la flor. Se postula que una vez la transición al estado de flor ha comenzado, un complejo de genes A es activado en el primer primordio formado y estos genes producen un inductor X, el cual se mueve al primordio próximo y allí activa un complejo de genes B y así sucesivamente a través de las diferentes partes de la flor. Esta hipótesis demanda la existencia de unos mensajeros intercelulares u hormonas, pero la presencia de esas sustancias no ha sido demostrada (Wareing y Phillips 1986).

Las manifestaciones visibles de la diferenciación incluyen variaciones en el desarrollo de la pared celular y en ciertos organelos contenidos en el citoplasma: por ejemplo, los plastidios. Es claro que la diferenciación se debe extender a ciertos aspectos del metabolismo, si se tiene en cuenta, que algunos tejidos están especialmente adaptados para unas funciones muy particulares, como fotosíntesis, secreción y almacenamiento de materiales de reserva. Esta diferenciación involucra casi siempre, diferencias en la producción de enzimas, lo cual a su vez implica el mantenimiento

de diferencias en la expresión genética entre varias células, aún en estado maduro.

Muchas rutas metabólicas son probablemente operativas en todas las células vivas de la planta. Esto se aplica a las rutas involucradas en la respiración, por ejemplo. Pero también hay evidencias de que varios tejidos difieren en sus habilidades biosintéticas. Un caso es el de muchas raíces de muchas especies, que requieren el suministro de vitaminas, como tiamina, piridoxina y ácido nicotínico, cuando se desarrollan en cultivo *in vitro*. Parece que en plantas intactas estas vitaminas son sintetizadas en el tallo y suministradas a las raíces.

De igual manera en cultivos de tejidos de ciertas plantas, como el tabaco, se requiere suministrar auxinas y citocininas con el fin de mantener la división celular en el tejido. Evidentemente el callo de tabaco no tiene la habilidad para sintetizar auxinas y citocininas y por lo tanto, se requiere suministrarlos exógenamente. La inhabilidad de raíces para sintetizar ciertas vitaminas y en el caso del tejido de tabaco, para sintetizar auxinas y citocininas, proveen una fuerte evidencia para asegurar que la diferenciación celular, está controlada por la activación de ciertos genes y la represión de otros (Wareing y Phillips 1986; Stern, 1988; Salisbury y Ross, 1994).

Cinética del crecimiento

Se han hecho varios ensayos para describir el crecimiento en términos matemáticos. Un modelo simple de los aspectos que tienen que ver con el crecimiento, tomando como referencia una planta anual indica que este tiene un comportamiento sigmoidal. Una curva de estas características tiene tres fases: a) fase logarítmica o exponencial; b) fase lineal y c) fase de declinación de la tasa de crecimiento, (envejecimiento o senescencia). En la **fase logarítmica**, el tamaño aumenta en forma exponencial con el tiempo. Esto significa que la rapidez del crecimiento es baja al principio pero aumenta en forma continua. La rapidez es proporcional al tamaño del organismo: cuanto mayor sea éste, tanto más rápido crece. En la **fase lineal**, el aumento de tamaño continúa a una velocidad constante y usualmente máxima, por algún tiempo. La **fase de senescencia** se caracteriza por una velocidad decreciente a medida que la planta alcanza su madurez y comienza a envejecer (Wareing y Phillips 1986; Salisbury y Ross, 1994).

Las especies de plantas pueden presentar una curva de crecimiento bastante diferente. Una fase u otra puede intensificarse, o aún suprimirse y la tasa de crecimiento puede fluctuar notablemente al paso del tiempo, presentando inflexiones, mesetas y pronunciadas pendientes, pero estas variaciones se deben generalmente, a los eventos del desarrollo (Salisbury y Ross, 1994). En flores se han hecho avances en este aspecto, disponiéndose a nivel local de gráficas que expresan el aumento en altura, como la elaborada por Arango (1999), para Crisantemo, variedad 'Vero'.

Análisis del crecimiento

Se puede definir el crecimiento de una planta como el incremento en el tiempo de ciertos parámetros característicos, como tamaño o peso. La distribución de recursos 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.

Las medidas más utilizadas son Tasa Absoluta de Crecimiento (TAC), Tasa de Asimilación Neta (TAN), Tasa de Crecimiento Relativo (TCR) y Relación de Área Foliar (RAF). La TAC, es el incremento en peso que tiene una planta o un conjunto de ellas en un intervalo reducido de tiempo. La TAN, representa el incremento de peso por área foliar, en un periodo de tiempo. La TCR, indica el incremento en peso de la planta en función del peso alcanzado en un tiempo dado y la RAF, refleja el tamaño de la superficie en capacidad de fotosintetizar en relación con la masa que respira (Medina, 1977; Hunt, 1978). En el anexo 1, se detallan las fórmulas empleadas para el cálculo de las variables mencionadas.

La estimación de los parámetros inherentes al análisis del crecimiento, permite seguir la dinámica de la producción fotosintética neta y por ello es una técnica adecuada para medir el éxito de una especie dentro de un cierto hábitat, así como el grado de competencia intraespecífica en cultivos de diferente densidad midiendo el rendimiento por planta, o el grado de competencia interespecífica, cuando se hacen cultivos mezclados en diferentes proporciones. Por otra parte, sirven para evaluar diferencias genéticas por medio del rendimiento de variedades agrícolas o especies silvestres o el efecto de prácticas agrícolas, como irrigación, distancias de siembra, poda o fertilización (Hunt, 1978; McDonald *et al.*, 1991; Stuart Chapin y van Cleve, 1996).

Resumen

El crecimiento es definido como un incremento en volumen debido a la división y elongación celular y en la medida que las células maduran, se diferencian en formas que se adaptan a funciones específicas. El fotoperíodo es una respuesta de las plantas a la duración del día o de la noche. Plantas de día corto no florecen al menos que la longitud del día sea más corta que una longitud máxima crítica. Plantas de día largo, no florecerán al menos que la longitud del día sea mayor que cierta longitud mínima crítica. Plantas neutras son aquellas que la floración no depende de la longitud del día. El fitocromo es un pigmento que está presente en todas las plantas superiores y juega un papel importante en muchas respuestas de los vegetales. Se presenta en dos formas P_1 y P_{1r} , cada una de las cuales se puede convertir en la otra, al absorber luz. Muchos fenómenos son influenciados por hormonas que son mensajes o señales químicas, empleados por las células para modular el desarrollo y adaptarlo a las condiciones medioambientales. De otra parte, el desarrollo involucra la actividad de un grupo de genes específicos, los cuales controlan la síntesis de enzimas y proteínas presentes en las células especializadas. Por último en los vegetales el crecimiento puede ser estudiado a través de los cambios en altura, área foliar y peso seco, los cuales reflejan la cantidad de nuevo material orgánico sintetizado por la planta en un período de tiempo.

BIBLIOGRAFIA

- ARANGO, M. Manual sobre el cultivo del crisantemo. Medellín: Universidad Nacional de Colombia, 1999. p. 32-35.
- BANDURSKI R. S. and NONHEBEL, H.M. Auxins. In: WILKINS, M.B. (ed.). Advanced plant physiology. New York: Longman & Scientific Technical. John Willey and Sons, 1984. p.1-20.
- BANDURSKI R.S.; SLOVIN, J. and COHEN, J.D. Auxinas. En: Fisiología y Bioquímica Vegetal. J. Azcon-Bieto y M. Talon, Coordinadores. Madrid: Interamericana - McGraw-Hill, 1993. p.285-300.
- BIDWELL, R. G. S. Fisiología vegetal. México: AGT Editor, 1983. 784 p.
- BURCH, L. R. and McGAW, B.A. Citoquininas. En: Fisiología y Bioquímica Vegetal. J. Azcon-Bieto y M. Talon, Coordinadores. Madrid: Interamericana - McGraw-Hill, 1993. p.319-326.
- CLOUSE, S. D. and SASSE, J.M. Brassinoesteroids: Essential regulators of plant growth and development. En: Annual Review of Plant Physiology. Plant Mol. Biol. Vol. 49 (1998); p.427-451.
- CURTIS, H. and BARNES, N.S. Biology. New York: Worth Publishers, 1989. p.40.
- DAVIES, P.J. Plant hormones and their role in plant growth and development. Dordrecht, The Netherlands: Martinus Nijhoff Publishers, 1987. p.1-11.
- ESAU, K. Anatomy of seed plants. New York: John Wiley and Sons, 1976. p. 215-318.
- FENOLL, C.; SANZ-ALFEREZ, S. y Del CAMPO, S.S. Genética molecular de plantas. En: Fisiología y Bioquímica Vegetal. J. Azcon-Bieto y M. Talon, Coordinadores. Madrid: Interamericana - McGraw-Hill, 1993. p.493 -519.
- GALSTON, A. W. and KAUR-SAWHNEY, R.K. Polyamines as endogenous growth regulators. In: WILKINS, M.B. (ed.). Advanced plant physiology. New York: Longman & Scientific Technical. John Willey and Sons, 1987. p.80-295.
- HORGAN, R. Cytokinins. In: WILKINS, M.B. (ed.). Advanced plant physiology. New York: Longman & Scientific Technical. John Willey and Sons, 1984. p.53-75.
- HUNT, R. Plant growth analysis. Southamton Camelot Press, 1978. 67 p.
- JONES, R. and MacMILLAN. Gibberellins. In: WILKINS, M.B. (ed.). Advanced plant physiology. New York: Longman & Scientific Technical. John Willey and Sons, 1987. p.21-52.
- KHAN, A. A. Cytokinins: Permissive role in seed germination. En: Science. Vol. 171 (1971); p.853-859.
- McDONALD, A. J. S.; ERICSON, T. and INGESTAD, T. Growth and nutrition of tree seedlings. In: RAGHAVENDRA, A.S. (ed.). Physiology of trees. A Wiley Interscience Publication. New York: John Wiley and Sons, 1991. p.199-200.

McKEON, T. and YANG, S.F. Biosynthesis and metabolism of ethylene. In: DAVIES, P.J. (ed.), Plant hormones and their role in plant growth and development. Dordrecht, The Netherlands: Martinus Nijhoff Publishers, 1987. p. 94-112.

MEDINA, E. Introducción a la ecofisiología vegetal. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Departamento de Asuntos Científicos. Washington, D.C.: Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. 1977. p. 61-86.

REINECKE, D.M and BANDURSKI, R.S. Auxin biosynthesis and metabolism. . In: DAVIES, P.J. (ed.), Plant hormones and their role in plant growth and development. Dordrecht, The Netherlands: Martinus Nijhoff Publishers, 1987. p. 24-42.

STERN, K. Introductory plant biology. Dubuque, USA: Wm. C. Brown Publishers, 1988. 498 p.

SALISBURY, F. y ROSS, C. Fisiología vegetal. México: Grupo Editorial Iberoamérica, 1994. 759 p.

SCHOPFER, P. Photomorphogenesis. In: WILKINS, M.B. (ed.). Advanced plant physiology. New York: Longman & Scientific Technical. John Willey and Sons, 1983. p. 380-407 .

SPONSEL, M.V. Gibberellin biosynthesis and metabolism. In: DAVIES, P.J. (ed.), Plant hormones and their role in plant growth and development. Dordrecht, The Netherlands: Martinus Nijhoff Publishers, 1987. p. 43-75.

STUART CHAPIN, F. and VAN CLEVE, K. Approaches to studying nutrient uptake, use and loss in plants. In: PEARCY, R.W.; J. EHLERINGER; H.A. (eds.), Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation. London: Mooney and P.W. Rundel, Chapman & Hall, 1996. p.185-207.

TALON, M. Giberelinas. En: J. Azcon-Bieto y M. Talón, Coordinadores. Fisiología y Bioquímica Vegetal. Madrid: Interamericana - McGraw-Hill, 1993. p. 301-318.

WAREING, P.F. and PHILLIPS, I.D.J. Growth and differentiation in plants. 3ed . New York: Pergamon Press, 1986. 343 p.

WEIR, T. E.; STOCKING, G. R. and BARBOUR, M.C. Botánica. México: Limusa, 1983 741 p.