

Guía de Estudio

CRECIMIENTO Y DESARROLLO

Cátedra de Fisiología Vegetal

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y
Agrimensura



-UNNE-

Azul Courtis
2014

Corrección: Ing. Agr. María A. Marasssi
Profesor adjunto A/C Fisiología vegetal

CONCEPTOS DE CRECIMIENTO Y DESARROLLO

Uno de los aspectos más fascinantes de los organismos vivos es su capacidad para crecer y desarrollarse. La síntesis continua de macromoléculas a partir de iones y moléculas pequeñas no sólo conduce a la formación de células más grandes sino también más complejas. Más aún, no todas las células crecen y se desarrollan de igual forma, lo que resulta en una planta madura compuesta por numerosos tipos de células.

Se puede definir al **crecimiento** como el *aumento irreversible de volumen* de una célula, tejido, órgano o individuo, generalmente acompañado de un aumento de masa. Para que exista crecimiento no basta con que se haya producido división celular, dado que la simple división de una célula no constituye un aumento de volumen o masa. 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 es en el caso de las células altamente vacuoladas, producto de la división de células meristemáticas (Fig. 1).

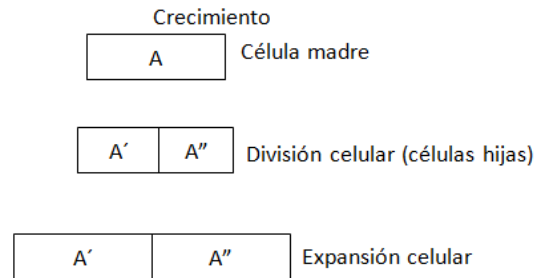


Fig. 1: *Crecimiento celular*. La división celular (mitosis) es seguida por la expansión celular y da como resultado dos células hijas que pueden o no diferenciarse.

Este aumento de volumen y masa es seguido muchas veces por cambios permanentes en la forma y en la organización interna de las células. Este proceso se denomina *diferenciación* y ocurre tanto a nivel celular como tisular. Entonces, el proceso de crecimiento incluye tres fases: *división celular* (mitosis y citocinesis), *expansión* de las células resultantes y *diferenciación* ulterior.

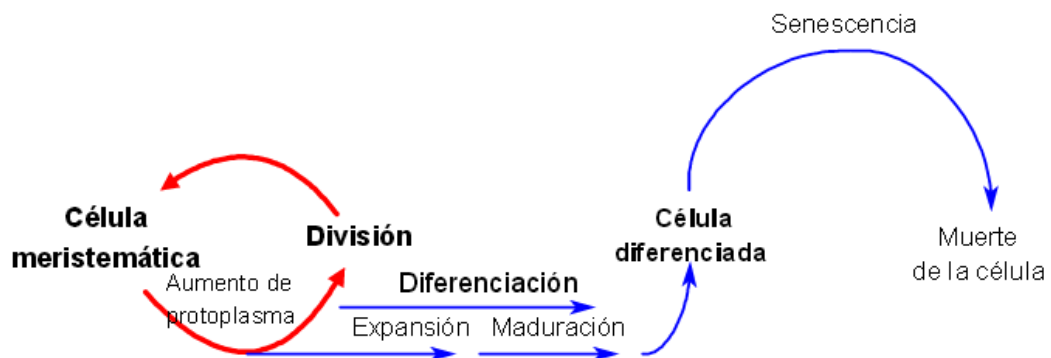


Fig. 2: Esquema del ciclo de vida de una célula vegetal

Durante el crecimiento de una planta ocurren muchos cambios morfogénicos y fisiológicos, sujetos a un control muy complejo de factores internos y externos. Desde la

formación de un cigoto hasta la muerte de un individuo (ciclo ontogénico), ocurren cambios cualitativos y cuantitativos que constituyen su desarrollo.

Así pues, se puede definir al **desarrollo** como la serie de *cambios cualitativos* por los cuales pasa un organismo durante su ciclo ontogénico.

En la mayoría de los casos crecimiento y desarrollo se cumplen de manera armónica y paralela.

CARACTERÍSTICAS DEL CRECIMIENTO VEGETAL COMPARADO CON EL ANIMAL

El crecimiento de las plantas superiores difiere del de los animales superiores en varios aspectos. En el nivel celular se mantienen tres características fundamentales que ejercen notable influencia en el proceso:

a- Las células vegetales se encuentran rodeadas por una pared de forma definida y cierta elasticidad. Ésta impide que las células puedan desplazarse o cambiar de forma una vez que alcanzan la madurez.

b- En las células vegetales maduras, una vacuola relativamente grande ocupa la mayor parte del volumen celular. El aumento del volumen durante el alargamiento celular va acompañado de la entrada de agua en la vacuola.

c- En los tejidos vegetales maduros, las células no se multiplican salvo en los casos de actividad regenerativa o patológica.

En el nivel individual las dos diferencias más importantes son:

a- El crecimiento de los vegetales es indefinido o indeterminado. El cuerpo vegetal continúa creciendo durante toda la vida del individuo. Algunos órganos vegetales (hojas, flores, frutos, etc.) tienen un crecimiento definido o determinado, similar al que se observa en los animales superiores.

b- El crecimiento vegetal de las plantas superiores se cumple en áreas localizadas, los meristemas. Esas áreas con características embrionales se perpetúan durante toda la vida. En los animales superiores, el incremento del número de células generalmente termina una vez que el individuo alcanza su tamaño adulto, y el número y tamaño de sus órganos queda fijado. A partir de ese momento, la producción de nuevas células sirve para reemplazar aquellas que mueren.

CRECIMIENTO DE LA CÉLULA VEGETAL

Las células son la unidad básica de la vida. El desarrollo de una planta entera, tan compleja como pueda parecer, depende del crecimiento y desarrollo de forma coordinada de células y grupos de células individuales. El crecimiento y desarrollo de las células, tanto individual como colectivamente, a su vez está dirigido por una variedad de señales ya sean las hormonas, la luz, la temperatura, la gravedad, depredación de insectos, las enfermedades, e incluso la posición de algunas células con respecto a otras células. Definido el crecimiento como aumento irreversible de la masa de protoplasma, este incremento puede conseguirse mediante dos procesos claramente diferenciados: *división celular* y *elongación celular*. Por división de las células meristemáticas no se consigue aumento del volumen sino del número de células, es la elongación de las células procedentes de la división la responsable del incremento de tamaño vegetal. A lo largo del crecimiento tienen lugar los procesos de diferenciación celular (Fig. 3)

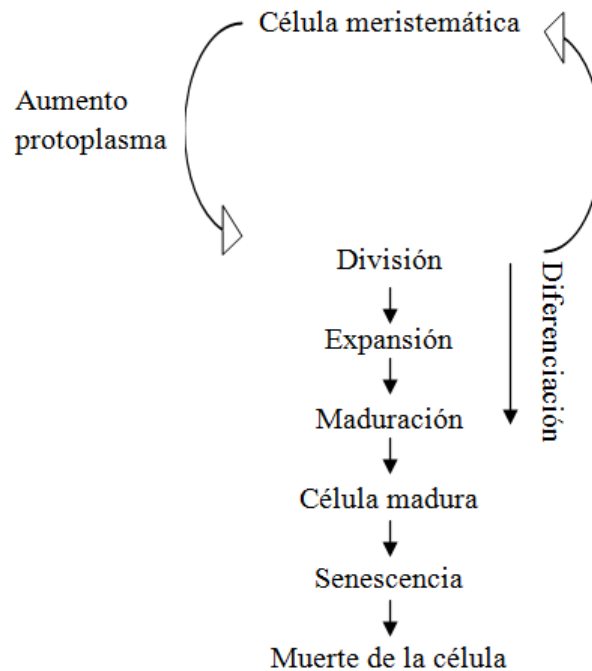


Fig. 3: Secuencia de acontecimientos en la vida una célula.

En el caso de las células vegetales, el crecimiento es complejo debido a la presencia de la pared vegetal. Se reconocen dos tipos de paredes vegetales: *pared primaria* y *pared secundaria*, (Fig. 4) que se desarrollan en una secuencia especial y difieren en la composición de sus matrices y en la disposición de las microfibrillas.

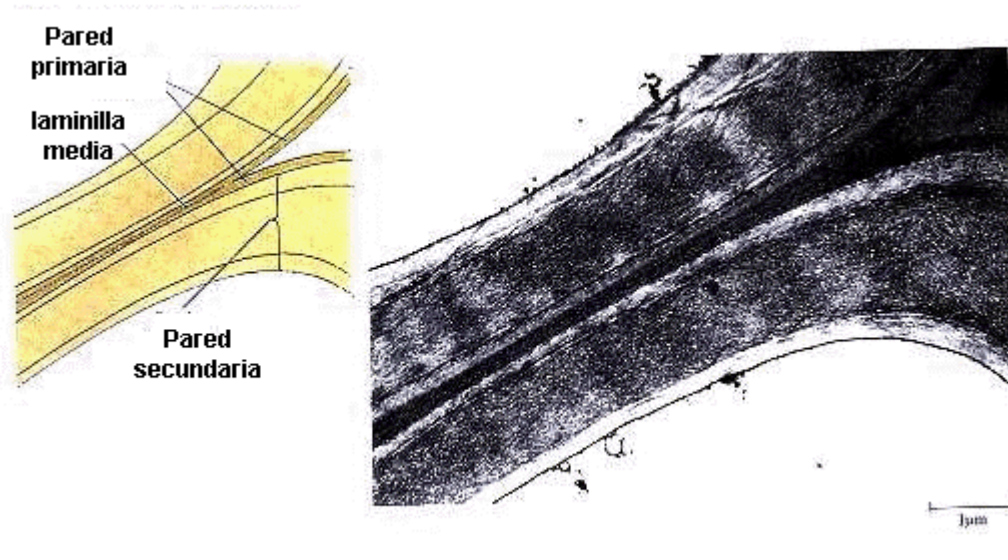


Fig. 4: Pared celular: primaria y secundaria

Durante el crecimiento de la célula vegetal se sintetizan y secretan continuamente nuevos polímeros de la pared al mismo tiempo que la pared preexistente se expande. La expansión de la pared puede estar muy localizada (como es el caso del crecimiento según el eje de elongación) o estar distribuida por toda la superficie (crecimiento difuso) (Fig. 5). Mientras que el crecimiento según el eje de elongación es característico de los pelos radicales y los tubos polínicos, la mayoría de las células vegetales tienen un crecimiento difuso.

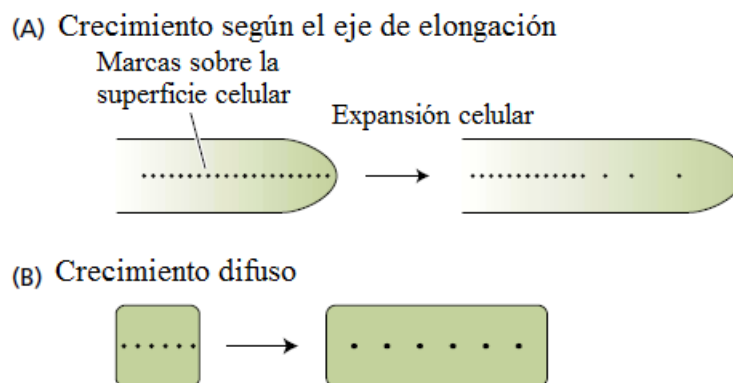


Fig. 5: La superficie celular se expande durante el crecimiento según el eje de elongación y el crecimiento difuso. (A) La expansión de una célula creciendo según el eje de elongación. (B) una célula con crecimiento difuso.

Elongación celular

La pared celular es la principal restricción mecánica que limita la expansión celular. Posee propiedades que son intermedias entre las de una fase sólida y las de una líquida, ya

que se trata de un material polimérico hidratado. A estas propiedades se las denomina *propiedades viscoelásticas o reológicas* (de flujo). Las paredes celulares en crecimiento son generalmente menos rígidas que las de las células que no están creciendo y, en condiciones apropiadas, muestran una extensión irreversible a largo plazo, o deformación plástica, de la que carecen las células que no están creciendo.

Se han propuesto varios términos para explicar la extensión de la pared. Todos constan básicamente de dos componentes: a) modificación bioquímica de la pared; b) extensión viscoelástica de la pared ablandada bioquímicamente y dirigida por el potencial de presión.

Hay muchos factores que influyen en la velocidad de la expansión de la pared celular. La edad y el tipo de célula son factores de desarrollo importantes. También lo son las hormonas como las auxinas y la giberelinas. Las condiciones ambientales como la disponibilidad de luz y de agua pueden asimismo modular la expansión celular. Estos factores internos y externos modifican muy probablemente la expansión celular por pérdida de rigidez de la pared celular, que así se extiende de manera plástica (irreversiblemente). En este contexto se habla de las *propiedades plásticas* de la pared celular.

Para que las células se extiendan del todo se debe debilitar, de algún modo, la rígida pared celular. La pérdida de rigidez implicada en la expansión celular vegetal se denomina *relajación de la tensión*. En este caso, el término tensión se utiliza en sentido mecánico, como fuerza por unidad de área. Las tensiones de la pared llegan a ser una consecuencia inevitable de la *turgencia celular*, (Fig. 6) la cual estira la pared celular y genera una tensión física contrapuesta o tensión de la pared.

Este simple hecho tiene consecuencias importantes para el mecanismo de elongación celular. Las células animales pueden cambiar de forma en respuesta a las fuerzas generadas por el citoesqueleto, pero tales fuerzas son indetectables comparadas con las fuerzas que genera la turgencia y que ha de resistir la pared celular vegetal.

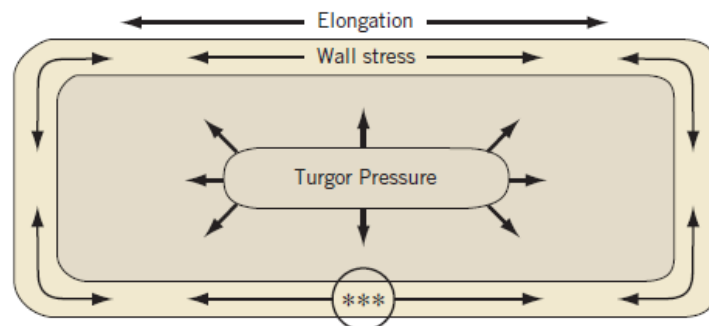
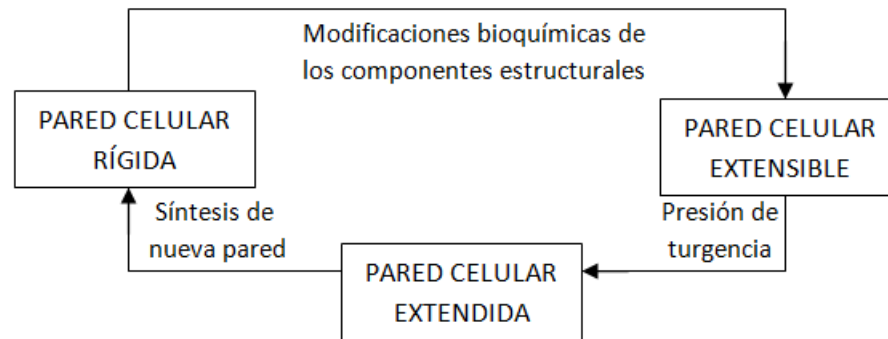


Fig. 6: Presión de turgencia celular la cual permite la elongación celular.

La relajación de la tensión de la pared es crucial porque permite el crecimiento de las células vegetales al reducir su presión de turgencia y potenciales hídricos, que les permite absorber agua y expandirse. Sin relajación de la tensión, la síntesis de la pared sólo la engrosaría, no la expandiría. Durante la deposición de la pared secundaria en células que no están en crecimiento, la relajación de la tensión no se produce.



Hay dos hipótesis que pueden explicar la pérdida de rigidez de la pared celular: a) mediante cambios en los procesos de síntesis de los materiales de la pared celular, o b) mediante la ruptura por acción de polisacaridasas presentes en la pared, e inducidas por la auxina, de enlaces polisacáridicos. La primera posibilidad parece poco probable pues, si bien las auxinas estimulan la síntesis de los materiales de la pared celular, éstas no se detectan hasta transcurrida una hora de incubación en presencia de auxinas, mientras que la extensión de la pared inducida por auxinas se detecta al cabo de 10-15 minutos de incubación. Sin embargo, es evidente que para mantener una extensión celular prolongada es necesaria la síntesis de nueva pared celular. Con respecto a la segunda hipótesis, la ruptura de enlaces en la matriz polisacáridica o entre la matriz y las fibrillas de celulosa, necesariamente tendrá que alterar las propiedades mecánicas de la pared. Las pruebas a favor de esta hipótesis son muy sugestivas. Las actividades de muchas polisacaridasas presentes en la pared celular como β 1-3 glucanasa, β 1-4 glucanasa (celulasa), β 1-6 glucanasa, α 1-6 glucanasa y exogalactanasas, aumentan en respuesta a tratamientos que estimulan el crecimiento celular, siendo la localización y actividad de estas enzimas máxima en las zonas de mayor elongación.

Se ha propuesto la existencia de un posible mensajero químico entre el citoplasma y la pared celular de naturaleza desconocida. Muchos investigadores sugieren que este factor de ablandamiento está constituido simplemente por iones de hidrogeno. Esta creencia viene del redescubrimiento, en 1970, de un fenómeno descrito por primera vez por Bonner en 1934 que consiste en el hecho de que la incubación de segmentos de coleoptilos de avena en soluciones ácidas produce un crecimiento similar al inducido por auxinas, encontrándose que la tasa máxima de crecimiento se obtiene al incubar el material en solución cuyo pH es próximo a 3, teniendo este efecto un tiempo de respuesta inmediato y una duración cercana dos horas. Trabajos posteriores han demostrado que la epidermis de estos coleptilos actúa como una barrera que dificulta el paso de hidrogeniones, viéndose que cuando se elimina la epidermis el pH óptimo de crecimiento es 5, valor perfectamente compatible con el metabolismo de la pared celular. De esta manera surgió la llamada *teoría del crecimiento inducido por pH ácido*, que en su estado actual podemos resumir como sigue: las células vegetales expuestas a la acción de las auxinas excretan hidrogeniones hacia la pared

celular, acidificándose el pH en esta zona. La pared celular presenta polisacaridasas cuyo pH óptimo es 5, por lo que con la disminución del pH, estas enzimas se activan y pueden hidrolizar una serie de enlaces de la pared. Como consecuencia, la pared pierde su rigidez y puede sufrir una extensión viscoelástica provocada por el potencial de presión.

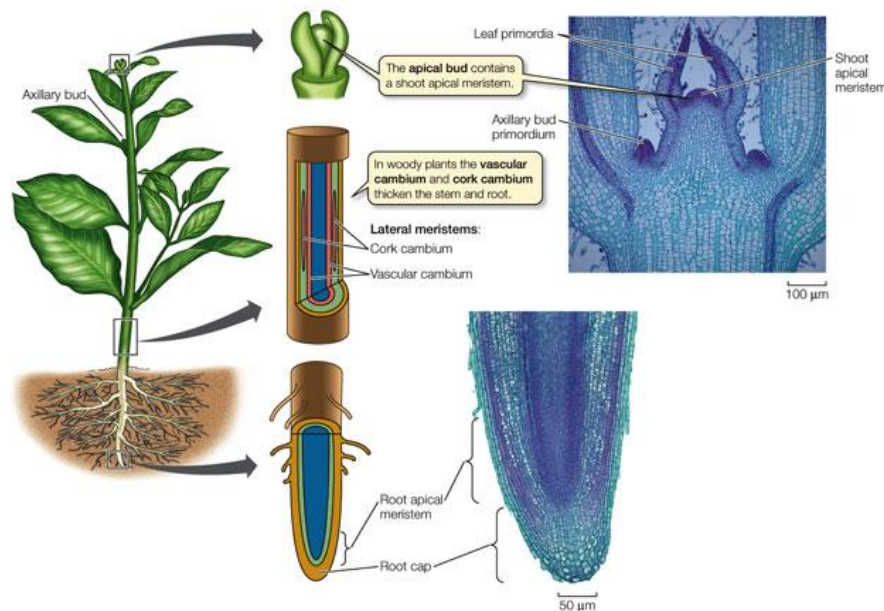
TEJIDO MERISTEMÁTICO

A partir de la división de la célula huevo o cigoto, la planta vascular generalmente produce nuevos elementos y órganos hasta que muere. Si bien en un comienzo la producción de nuevas células está distribuida a través de todo el joven organismo, es decir, el embrión, a medida que éste crece y se transforma en una planta independiente, la multiplicación celular queda localizada en los *meristemas*. Estos meristemas se distribuyen en los ápices de tallos y raíces y en el denominado tejido cambial (Fig. 7).

Los meristemas son grupos de pequeñas células isodiamétricas (que tienen las mismas dimensiones en todos los lados) con características embrionarias. Las células meristemáticas se caracterizan por poseer paredes celulares delgadas, núcleos relativamente grandes, vacuolas pequeñas o ausentes y una gran capacidad de división.

Los meristemas vegetativos se autoperpetúan. No sólo producen los tejidos que formarán el cuerpo de raíz o tallo, sino que se autoregeneran continuamente. Un meristemo puede retener su carácter embrionario indefinidamente, probablemente durante miles de años en el caso de arboles. Esta capacidad es debida a que algunas células meristemáticas no quedan determinadas a diferenciarse, y retienen su capacidad para la división celular, en cuanto los meristemas permanecen vegetativos.

Por ello en todo meristema activo coexisten dos tipos de células: unas que se comportan como meristemáticas (*células iniciales*) y otras que se diferencian y se transforman en los distintos elementos de los tejidos (*células derivadas*).



LIFE 8e, Figure 34.11

LIFE: THE SCIENCE OF BIOLOGY, Eighth Edition © 2007 Sinauer Associates, Inc. and W. H. Freeman & Co.

Fig. 7: Localización de meristemas.

El crecimiento primario que se produce en los meristemas apicales aumenta el cuerpo vegetal, incrementa su superficie y su área de contacto con el aire y el suelo, y puede eventualmente llegar a producir órganos reproductores. Los otros dos meristemas denominados meristemas laterales, son los responsables del crecimiento en volumen del sistema vascular y de las células que forman los tejidos de protección y soporte.

Tipos de meristemas

La más común de las clasificaciones de los meristemas se basa en la posición de éstos en los cuerpos vegetales. Según ella los meristemas se dividen en *apicales* y *laterales*. Apicales son los que están localizados en los ápices de los tallos y raíces, mientras que los meristemas laterales son los que están situados en forma paralela a los lados del órgano en el cual se encuentran.

En los meristemas terminales del vástago, la actividad mitótica de las células derivadas determina el crecimiento en longitud de la parte aérea de la planta. El meristemo apical de la raíz ocupa una posición subterminal y da origen a tejidos, tanto hacia afuera (la piloriza) como hacia el interior de ella (Fig. 8).

Por la actividad de los meristemas laterales se produce en el crecimiento en grosor de las raíces y los tallos. Son ellos el *cámbium* vascular y el *felógeno*, a los que, por actuar durante el crecimiento secundario de éstos órganos, se los denomina también meristemas secundarios.

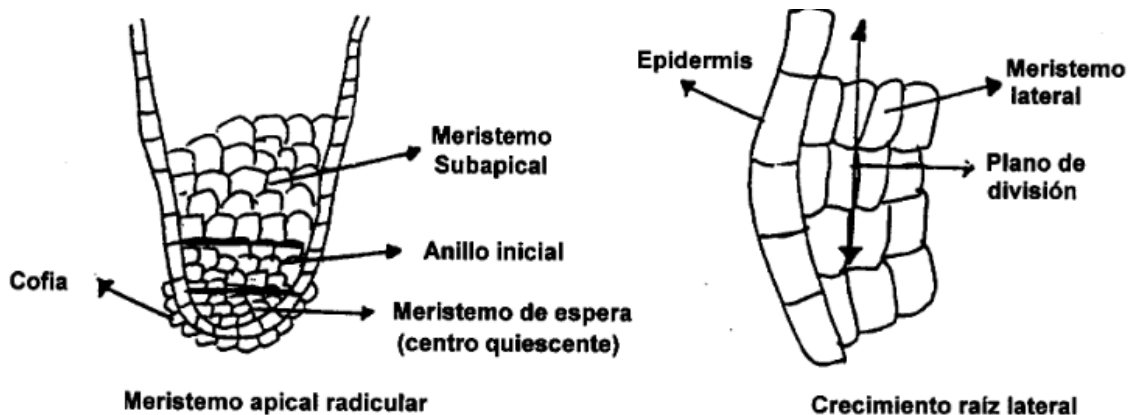


Fig. 8: Meristemo apical y lateral de raíz.

Además de los meristemas apicales y laterales, existe en algunas plantas meristemo denominado *meristemo intercalar*, situado entre las regiones diferenciadas (Fig. 9). La actividad de este meristemo es de duración limitada, por lo cual es determinado o definido. Los mejores ejemplos de los meristemas intercalares son los que se encuentran en los entrenudos, láminas y vainas de las gramíneas. Por crecimiento intercalar, las áreas de inserción de las hojas o nudos, que estaban superpuestas, se separan unas de otras. Estos meristemas intercalares se encuentran en todos los tallos de estructura primaria que están articulados en nudos y entrenudos y que se alargan de la manera descrita.

Los meristemos apicales de tallo y de raíz se forman durante el desarrollo embrionario, mientras se origina la semilla, y se llaman *meristemos primarios*. El cambium vascular y los meristemos intercalares no pueden diferenciarse sino hasta después de la germinación, y se los llama *meristemos secundarios*.

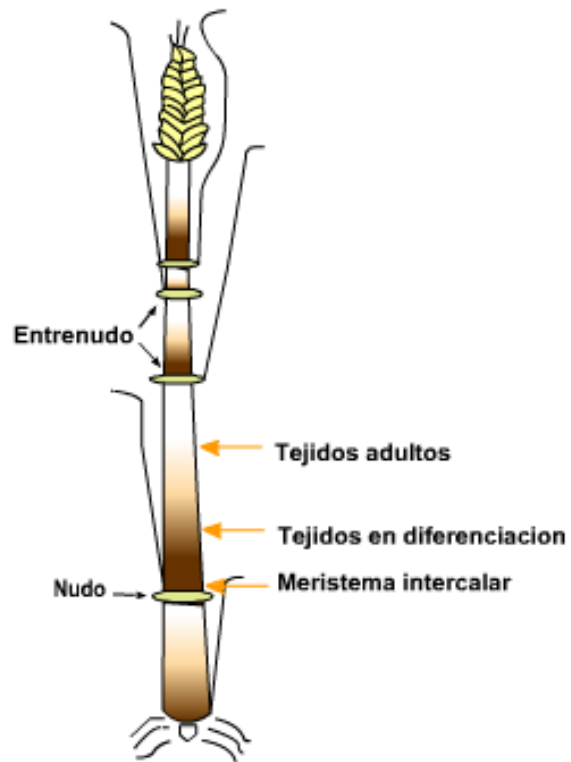


Fig. 9: Meristema intercalar en gramíneas

ASPECTOS CUANTITATIVOS DEL CRECIMIENTO

En principio, cualquier parámetro permite expresar la tasa de crecimiento: variación de longitud, si se trata de medir el crecimiento de una plántula, o medir la variación de diámetro si de lo que se trata es de medir el crecimiento de un tronco de un árbol. Lo correcto sería medir el incremento de protoplasma, cosa difícil de realizar y además con el añadido de ser un método destructivo. Por tanto, hay que recurrir a métodos más manejables y que resulten más o menos proporcionales a la formación de nuevo protoplasma.

Muchos investigadores han medido el tamaño de individuos, o de órganos de los mismos, y han expresado los datos en función del tiempo. Sachs fue uno de los pioneros en estos estudios. Al representar el crecimiento en función del tiempo, se curva sigmoidea denominada “gran curva del crecimiento” (Fig. 10).

La curva es análoga a la curva de crecimiento de una población, por lo que coincide tanto con el crecimiento de un individuo como con el crecimiento de un conjunto de individuos. La planta es un conjunto de células y no es extraño que la ecuación básica a la que obedece su crecimiento sea la misma que la estudiada para una célula aislada.

En esta curva se pueden diferenciar tres fases con diferentes velocidades de crecimiento: *fase exponencial*, *fase lineal* y *fase de senescencia*.

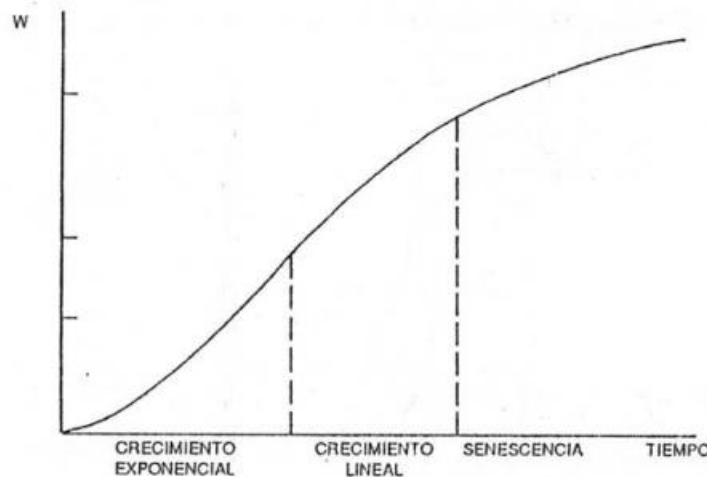


Fig. 10: Curva sigmoidea de crecimiento (ideal)

1- Fase exponencial

En esta fase, la velocidad de crecimiento (aumento de tamaño por unidad de tiempo) es lenta al comienzo, aparentemente debido a la existencia de un número bajo de células en división. El número de células con capacidad de crecimiento va aumentando en forma exponencial, esto es según una progresión geométrica (del tipo 1, 2, 4, 8, 16, etc.). Durante esta fase predomina la división celular. Este tipo exponencial de crecimiento se encuentra

también en cultivos bacterianos en donde cada producto de la división es a su vez capaz de crecer y dividirse nuevamente. En las plantas superiores, esta fase exponencial se presenta para el aumento en peso durante las primeras etapas del crecimiento, es decir, cuando la relación entre las áreas meristemáticas y el resto del cuerpo del vegetal es alta.

2- Fase lineal

La segunda fase se caracteriza porque a períodos iguales de tiempo corresponden aumentos iguales de crecimiento, en forma independiente del tamaño del sistema considerado. Es característica de los aumentos en longitud, volumen, peso, etc., de estructuras cilíndricas en las que las áreas meristemáticas permanecen constantes en tamaño (ej. crecimiento del tubo polínico, de la raíz principal y de los tallos con entrenudos).

3- Fase de Senescencia

La última fase es la de crecimiento desacelerado y en su transcurso el sistema se vuelve cada vez menos efectivo hasta que cesa totalmente. En los órganos de crecimiento determinado, como las hojas, puede prolongarse durante mucho tiempo, iniciándose mucho antes que se noten los primeros síntomas visuales de la real senescencia del órgano.

A pesar de que las curvas presentadas son representativas de numerosas especies, existen variaciones de acuerdo a la especie considerada. Algunas veces la fase lineal no se detecta, en cuyo caso las fases exponencial y de senescencia son casi continuas. En contraposición, es muy frecuente observar curvas de crecimiento con la fase lineal más amplia debido a un extenso intervalo de tiempo.

ÍNDICES DE CRECIMIENTO

FORMULACIÓN MATEMÁTICA DEL CRECIMIENTO

Las formas en que se puede expresar el crecimiento en las plantas es muy variado, existen diferentes métodos que pueden ser aplicados de acuerdo al objetivo que se persigue. A continuación se presentan algunos índices de crecimiento, resumidos en la siguiente tabla:

Tabla: Índices de crecimiento empleados en fisiología vegetal y de cultivos, adaptado de Gardner et ál. (2003)

Índice de crecimiento	Símbolo	Valor instantáneo	Valor promedio en un intervalo de tiempo (T ₂ , T ₁)	Unidades
Tasa de crecimiento relativo	TCR	$\frac{1}{w} \frac{dw}{dt}$	$TCR = \frac{(\ln W_2 - \ln W_1)}{(T_2 - T_1)}$	g/(g día)
Tasa de asimilación neta	TAN	$\frac{1}{AF} \frac{dw}{dt}$	$TAN = \frac{\frac{(W_2 - W_1)}{(T_2 - T_1)}}{\frac{(\ln AF_2 - \ln AF_1)}{(AF_2 - AF_1)}}$	g/(cm ² día)
Índice de área foliar	IAF	$\frac{AF}{As}$	$IAF = \frac{\frac{(AF_2 + AF_1)}{2}}{\frac{1}{As}}$	Dimensional según las unidades
Tasa de crecimiento del cultivo	TCC	$\frac{1}{As} \frac{dw}{dt}$	$TCC = \frac{1}{As} \times \frac{(W_2 - W_1)}{(T_2 - T_1)}$	g/(cm ² día)
Tasa absoluta de crecimiento	TAC	$\frac{dw}{dt}$	$TAC = \frac{W_2 - W_1}{T_2 - T_1}$	g/día
Duración de área foliar	DAF	-	$DAF = \frac{(AF_2 + AF_1) \times (T_2 - T_1)}{2}$	cm/día
Área foliar específica	AFE	$\frac{AF}{MF}$	$AFE = \frac{\frac{AF_2}{W_2} + \frac{AF_1}{W_1}}{2}$	cm ² /g

$\frac{dw}{dt}$ = derivada de la función, AF=área foliar, AS= área del suelo, MF=masa seca foliar, W=masa seca T=tiempo,

RELACIÓN ÁREA FOLIAR (RAF)

Se define como el cociente existente entre el área foliar (A) y el peso seco total de la planta (P), es decir:

$$RAF = \frac{A}{P}$$

TASA FOLIAR UNITARIA O DE ASIMILACIÓN NETA (NAR Ó E)

$$NAR = \frac{1}{A} \times \frac{dw}{dt}$$

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

Según la fórmula, la tasa de asimilación neta es igual al aumento del peso seco (dw) con respecto al tiempo (dt). La tasa de crecimiento se refiere a la superficie de asimilación (A) a cuya fotosíntesis se debe la producción. La NAR se expresa en g de peso seco o carbono libre de cenizas) por dm^2 de superficie foliar por día o por semana. En esta fórmula se supone que la superficie foliar se mantiene constante durante el aumento de peso. Generalmente esto no ocurre, la suma de todas las superficies sigue aumentando. Por lo tanto para integrar la ecuación hay que conocer la relación entre el incremento de peso y áreas.

ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR (IAF)

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

RELACIONES ABSOLUTA Y RELATIVA

El aumento en peso en cualquier punto de la curva sigmoide de crecimiento está dado por el aumento en tamaño (dW) durante un período infinitamente breve de tiempo (dt). Esto recibe el nombre de **relación absoluta de crecimiento** (R).

$$R = dW / dt$$

También expresada como:

$$R = (W_f - W_i) / (t_f - t_i)$$

donde:

W_f : valor del parámetro en el tiempo final

W_i : valor del parámetro en el tiempo inicial

t_f : tiempo final

t_i : tiempo inicial

Se define a R como la pendiente de la curva de crecimiento y se expresa en $g.día^{-1}$, $cm.semána^{-1}$, $cm.día^{-1}$, etc.

En la figura 11 se observan gráficos correspondientes a esta tasa, donde se ve que R crece en forma constante durante la fase exponencial hasta un punto máximo y luego disminuye hasta cero.

A – Curva sigmoidea sin fase lineal

B – Curva sigmoidea con fase lineal

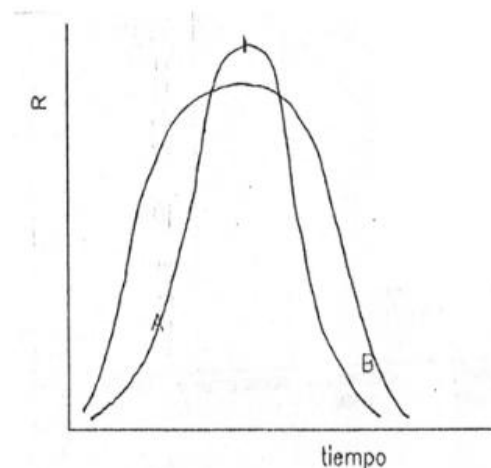


Fig. 11: Tasa absoluta de crecimiento (R)

No es adecuado hablar de tasa absoluta cuando se intenta comparar la eficiencia en la producción de materia seca. Por ejemplo: 1 g por día es un crecimiento adecuado para una planta de 5 a 10 g pero resulta bajo para una de 100 g o más de peso seco total. Es por ello que se expresa el crecimiento teniendo en cuenta el peso o tamaño ya alcanzado: **tasa relativa de crecimiento (r)**.

$$r = (1/W) \cdot (dW/dt)$$

donde:

W: parámetro de crecimiento estudiado

$dW = W_f - W_i$

$dt = t_f - t_i$

Se define a r como un aumento de masa por unidad de masa presente por unidad de tiempo y se expresa en $g \ g^{-1} \text{día}^{-1}$ o también $g \ g^{-1} \text{semana}^{-1}$, etc.

En la figura 12 se observa que la r resulta constante en la fase exponencial y declina a medida que aumenta la edad de la planta. Esto sucede porque es menor la proporción de tejido meristemático con respecto a los otros y no hay aporte de nuevo material a medida que sus células se diferencian totalmente.

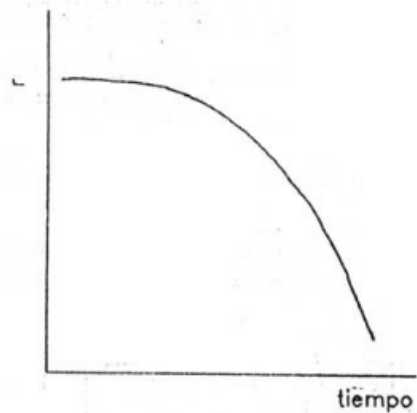


Fig. 12: Tasa relativa de crecimiento (r)

BIBLIOGRAFÍA

- BARCELLO COLL, J.; G. NICOLAS RODRIGO; B. SABATER GARCIA y R. SANCHEZ TAMES. (1992). Fisiología Vegetal. Editorial Pirámide. Madrid.
- HOPKINS, W. G. y N. P. A. HÜNER. (2008) Introduction to plant physiology. 4th Edition. John Wiley & Sons, Inc. United States.
- KRAMER, P. J. (1974). Relaciones Hídricas de Suelos y Plantas. Una Síntesis Moderna. Editorial EDUTEX. México.
- SALISBURY, F. B. y C. W. ROSS (1992). Fisiología Vegetal. Grupo editorial Iberoamérica, S. A. de C. V. Mexico.
- TAIZ, L. y E. ZEIGER. (2006). Fisiología Vegetal. Volumen II. Universitat Jaume. Castelló de la Plana, Castellón, España.
- http://www.fca.uner.edu.ar/academicas/deptos/catedras/WEBFV_2010/mat_did/UT7.pdf
- <http://www.biologia.edu.ar/botanica/print/Tema10.pdf>