

ARTÍCULO CIENTÍFICO

Evaluating Physiological Responses to *Hibiscus rosa-sinensis* L. under Conditions of Direct Planting and Nursery

ABSTRACT

Aiming to know and understanding the physiological and productive forages species traits potentially to get involved into silvopastoral systems, this experiment were conducted at nurseries (17°C) and direct sown (22°C) conditions. The experimental station "La Esperanza" is in Fusagasugá, Colombia at 4°16'34"N and 23°11'W, 1750 masl, 20°C average temperature, 1200 mm/year, 81% RH, 1387 light hour/year. The sampling were realized each eight (8) days and assessing variability in growth, cumulative leaf area, aboveground biomass, mean relative growth rate, mean net assimilation rate, and mean leaf area ratio related to forages specie *Hibiscus rosa-sinensis* L. Moreover were evaluated a distribution roots model. Plant species widely differ in their grown potential when they are grown under different conditions. The results shown that *H. rosa-sinensis* rising in nursery conditions had a more elongated, greater radial growth and gravitropic roots than those of direct planting plants. The ratio between roots and shoot is strongly and positive related to the nursery (0.75) and poor in direct sown (0.16) conditions during 105 days after planting (dap). Also another factor as physiology (the net assimilation rate, specific leaf area, leaf area ratio) can explain the difference in RGR (relative growth rate) between species grown in nursery and direct planting conditions. At this stage (105 days) the plants shown the highest values on relative growth and net assimilation rate in nursery conditions. Furthermore the *Hibiscus rosa-sinensis* specie require grown in a nursery phase until 98 days to optimum conditions to planting in open fields. Fees and physiological indices (TAN, RAF, SLA, LAI, RGR) allow us to propose the species *Hibiscus rosa-sinensis* as an optimal plant silvopastoral systems and cultural planning and agricultural work as a forage.

Keywords: Silvopastoral Systems, Agroforestry, *Hibiscus rosa-sinensis*, Physiological Rates, Growth and Developed, Forages, Relative Growth Rate.

Evaluación de respuestas fisiológicas de la planta arbórea *Hibiscus rosa-sinensis* L. (Cayeno) en condiciones de campo y vivero

Cuéllar, N.D.¹; Arrieta Herrera, J.M.²

RESUMEN

Con la finalidad de conocer y entender las características fisiológicas y productivas de especies forrajeras con una alta potencialidad para ser involucradas dentro de los sistemas silvo-pastoriles, se llevó a cabo el presente estudio sobre *Hibiscus rosa-sinensis*. Las plantas se ubicaron bajo condiciones de vivero (17°C) y siembra directa en campo (22°C), en la estación experimental *La Esperanza*, localizada en el municipio de Fusagasugá (Cundinamarca, Colombia) a 4°16'34" N y 23°11' W, 1750 msnm, 20°C de temperatura promedio, 1200 mm/año, el 81% de humedad relativa y 1387 horas de luz/año. Los muestreos se realizaron cada ocho (8) días y se evaluaron los estados de crecimiento y desarrollo de la especie forrajera *Hibiscus* y el modelo de distribución radicular. Cuando la planta de *Hibiscus rosa-sinensis* se desarrolla bajo condiciones de vivero se genera un modelo de raíz gravitropico, fuerte, con dos raíces principales pivotantes, con abundantes y extensas raíces laterales primarias y secundarias (Modelo Tsutsumi *et al*, 2003); por el contrario, en campo el modelo predice que las plantas desarrollan un modelo radicular plagio-gravitropico superficial; a los 105 días la relación raíz:brote (R:B) es muy deficiente (0,16), frente a las de vivero (0,25). Las dos (2) raíces principales y las laterales primarias y secundarias no son muy abundantes. Hasta los 105 días después de la siembra, las plantas bajo las condiciones de vivero son superiores a las establecidas en siembra directa en su índice de área foliar (IAF), área foliar efectiva (AFE), tasa de asimilación neta (TAN) y, por consiguiente, en su tasa de crecimiento relativo (TCR); a partir de este tiempo, las plantas en campo comienzan una fase de crecimiento exponencial, como lo mostró la TCR y la TAN. La especie *Hibiscus rosa-sinensis* necesariamente requiere una fase de vivero de hasta los 98 o 105 días. El sistema de raíz desarrollado por la planta permite conocer que la fertilización temprana no sería viable y que ésta se puede realizar a partir de los 60 días después del trasplante, cuando el desarrollo alométrico de la planta es equilibrado. Las tasas e índices fisiológicos (TAN, RAF, AFE, IAF, TCR) nos permiten proponer la especie *Hibiscus rosa-sinensis* como una planta óptima para los sistemas de silvopastoreo y planificar las labores culturales y agronómicas como especie forrajera.

Palabras claves: *Hibiscus rosa-sinensis*, silvopastoreo, agroforestería, forrajes, tasa de crecimiento relativo.

INTRODUCCIÓN

Los sistemas tradicionales de producción ganaderos en zonas de ladera han sido percibidos como de baja productividad, poco sostenibles y de rápida degradación,

¹ Trabajo de grado. Programa: Ingeniería Agronómica, Universidad de Cundinamarca, Fusagasugá, 2009.

² Docente TCO. Programa: Ingeniería Agronómica, Universidad de Cundinamarca, Fusagasugá, 2009.

por sus limitantes biofísicas (el relieve del terreno y el impacto que puede generar el pisoteo de los animales en las pasturas) y por el poco conocimiento que tienen los productores sobre nuevas especies forrajeras y su utilización dentro de sistemas silvopastoriles, razón por la cual debe buscarse una mayor productividad en estos sistemas agropecuarios (Gómez *et al.*, 1995; Altieri, 1997), debido a que se caracterizan por la alta producción de biomasa forrajera, las elevadas cargas instantáneas bajo métodos de pastoreo rotacional, los largos períodos de descanso y la oferta de agua fresca permanente en cada franja (Murgueitio, 2010).

Además, los sistemas silvopastoriles funcionan a través de múltiples interacciones entre árboles, animales, ambiente y ser humano, generando un sinnúmero de procesos biológicos y productivos relacionados con el ciclaje de nutrientes, el flujo de energía y su nivel de producción, así como efectos derivados de las condiciones ambientales y del entorno social y económico (Beer *et al.*, 1998). Sin embargo, muchos de estos beneficios no son fácilmente medibles o evaluables en el tiempo, por lo cual resulta de gran utilidad aproximarse a su evaluación a través de la utilización de indicadores fisiológicos que permitan tener información numérica y que al tiempo aporten información útil en la descripción de procesos y fenómenos ocurridos dentro del sistema silvopastoril y las especies vegetales, de manera sistemática (Masera *et al.*, 1999).

La especie *Hibiscus rosa-sinensis* se somete a estudios sobre calidad nutricional, para proyectarla como una opción forrajera para animales, en los que ha mostrado resultados con altos porcentajes de proteína cruda. El follaje contiene entre 142 g y 210 g de PC por kg de MS, la digestibilidad *in Vitro* de la materia seca (DIVMS) es superior al 70% y la concentración de las paredes celulares oscila entre 30 y 35% (Benavides, 2000; Sosa *et al.*, 2004).

Según Camero (1995), la producción de biomasa comestible de Cayeno fue de 14 toneladas de MS/ha/año. La importancia de conocer el desarrollo fisiológico de especies forrajeras se ha fundamentado en la capacidad que éstas han adquirido para tener un crecimiento permanente y así responder a la defoliación causada por otras especies (rumiantes), es decir, es una respuesta fisiológica a la interacción con el ambiente, promoviendo la aparición de características que le permiten a la planta forrajera desarrollar fortalezas frente a otras especies, por ello es importante conocer las repuestas fisiológicas de cada especie (Lemus y Lemus, 2004).

Teniendo en cuenta lo anterior, esta investigación se propuso conocer y evaluar las respuestas fisiológicas de la planta arbórea *Hibiscus rosa-sinensis* (Cayeno) bajo

condiciones de siembra directa y en vivero, determinando su modelo radicular, la relación raíz/brote y las tasas fisiológicas TAN, RAF, TCR, IAF.

MATERIALES Y MÉTODOS

Esta investigación se llevó a cabo en la granja experimental *La Esperanza*, municipio de Fusagasugá (Cundinamarca, Colombia), ubicado a los 4°16'34" N y 74°23'11" W, a una altura de 1500 msnm, evapotranspiración de 1350,5 mm.año⁻¹, precipitación mm.mes⁻¹ de 115,78 mm, temperatura régimen isohipertérmico con 22°C a 27°C, precipitación total anual de 1389,4 mm/año, brillo solar promedio mes de 130 horas y una evaporación media de 645,3 mm.día⁻¹.

En un área de 152 m² se establecieron bajo condiciones de vivero un total de 400 plantas, con el objeto de adelantar los estudios de crecimiento de la especie *H. rosa-sinensis*. Mediante muestreos destructivos realizados al azar cada ocho (8) días, se tomaron 30 plantas en las cuales se evaluaron los siguientes parámetros: altura de la planta, longitud de la raíz, área foliar, peso fresco y peso seco de la biomasa aérea y radicular. De igual manera, en esas muestras se determinó la relación raíz/brote, para establecer la distribución y asignación de biomasa relativa. En campo o siembra directa se tomaron 400 plantas, en las cuales se procedió con la evaluación de las variables fisiológicas anteriormente mencionadas, cada 15 días. Se tomaron los datos de modelo radicular a los 30 y 90 días del establecimiento de las plantas bajo las dos condiciones de siembra (directa y vivero). Para darle respuesta a las diferentes fases de crecimiento y desarrolló fenológico de la especie, se utilizaron las ecuaciones matemáticas que figuran en la Tabla 1.

La información fue analizada estadísticamente a través del *Statistical Analysis System* (SAS v 9.1). Se utilizó como prueba de comparación de medias, la diferencia mínima significativa (DMS) a niveles de 5% y 1%. Las interacciones que resultaron significativas o altamente significativas se descompusieron gráfica y numéricamente a través de un Anova con el estadístico F significativo al 1%.

Tipo de sistema de raíz y ramificación

Para la construcción del modelo radicular se tuvo en cuenta el modelo desarrollado por Pages *et al.* (1989) y ajustado por Tsutsumi *et al.* (2003) (Figura 1a), por ser el que más se ajustó a las condiciones bajo las cuales se realizó el presente trabajo. Cuando se considera el sistema principal de raíz, lo podemos clasificar en raíces laterales de primer orden, derivadas de la raíz principal, y raíces laterales de segundo orden, derivadas de las raíces de primer orden y así sucesivamente. Aquí se introduce la zona no ramificada L_b (cm) y la zona apical no ramificada L_a (cm).

Tabla 1. Ecuaciones para el cálculo de los valores de los índices de crecimiento

Índice de Crecimiento	Descripción	Ecuación	Unidades
Área Foliar Específica (AFE)	Mide el grosor de la hoja y representa la superficie foliar por gramo de hoja	$1/(Af) \bullet [(P_2 - P_1)/(t_2 - t_1)]$	$g \bullet m^2 \bullet día^{-1}$
Tasa de Asimilación Neta (TAN)	Es un estimador de la eficiencia fotosintética de la planta	$[(P_2 - P_1)/(t_2 - t_1)] \bullet [(\ln Af_2 - \ln Af_1)/(Af_2 - Af_1)]$	$g \bullet cm^2 \bullet día^{-1}$
Tasa Relativa de Crecimiento (TCR)	Expresa el crecimiento en materia seca a partir de un gramo de materia seca de la planta en un intervalo de tiempo, con relación a un tiempo inicial	$(\ln P_2 - \ln P_1)/t_2 - t_1$	$g \bullet g^{-1} \bullet día^{-1}$
Índice de Área Foliar (IAF)	Es el área foliar por unidad de superficie de suelo	$[(Af_2 - Af_1)/2] \bullet (1/AS)$	Sin unidades
Relación de Área Foliar (RAF)	Estima la magnitud del aparato fotosintético de la planta y, es la relación entre el área foliar y el peso seco total de la planta	AFT/MST	$cm^2 \bullet g^{-1}$

Fuente: Gardner *et al.*, 1990

Los intervalos regulares en que aparecen las raíces son I (cm). Además, se asume ϕ como el ángulo de inserción de cada raíz lateral a ambos lados de la raíz principal. Las tasas de elongación de raíces (Figura 1b) fueron obtenidas mediante la fórmula: $ER = ER(P_1) + ER(P_2)/2$, donde $ER(P_1)$ es la tasa de elongación en el punto 1 y $ER(P_2)$ es la tasa de elongación en el punto 2 de la raíz (Ishikawa *et al.*, 1991; Takahashi, 1994; Takano *et al.*, 1995).

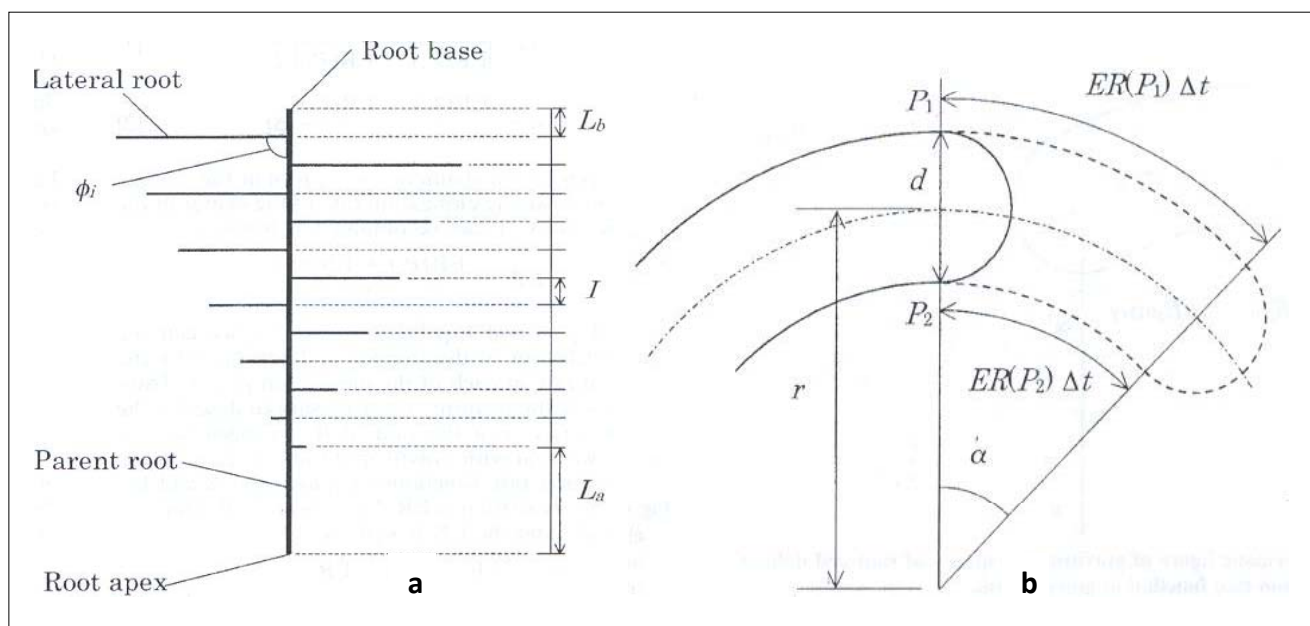
RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Desarrollo de las fases de crecimiento

El estudio de las fases de crecimiento explica lo necesario que es para las plantas de *Hibiscus rosa-sinensis* pasar por una fase de vivero en sus primeros 90 días, época en la

cual la planta muestra un mejor acondicionamiento morfológico en altura ($41,3 \pm 0,68$) y vigor (Figura 2), producto de una mayor distribución de asimilados hacia los brotes y un debil crecimiento radicular. Por el contrario, el crecimiento bajo el sistema en siembra directa es demasiado lento hasta los 98 días ($28,0 \pm 0,89$), sin embargo, a partir de los 112 días y hasta los 174 días, su altura es de aproximadamente $70,0 \pm 1,36$ m. Esa distribución de materia seca está determinada, principalmente, por la ontogenia de la especie, la presencia y cantidad de sumideros y la distancia entre el sumidero y la fuente (Shiles, 1987; Azofeifa and Moreira, 2004).

Estos resultados indican que la época de trasplante debe realizarse entre los 90 y 98 días, además, la siembra directa no es un sistema de siembra aconsejable para este tipo de

**Figura 1. (a)** Esquema del Modelo de Pages, ajustado de Tsutsumi *et al.* 2003 y **(b)** modelo para establecer las tasas de elongación

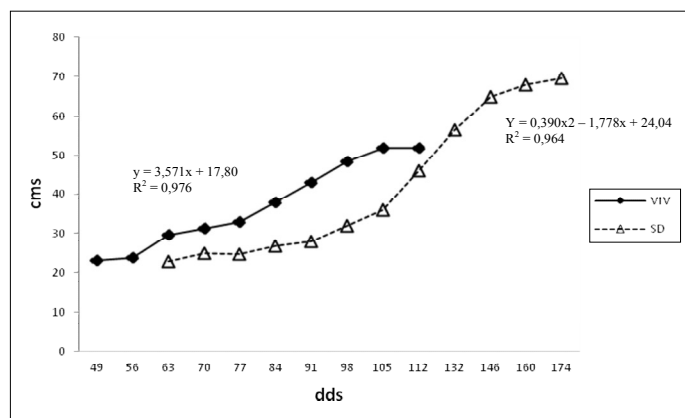


Figura 2. Altura del brote en plantas de *Hibiscus rosa-sinensis*, en condiciones de vivero (VIV) y siembra directa (SD).

especies forrajeras. Del Pozo *et al.* (1999) muestran resultados muy parecidos en la especie *L. leucocephala*. Las tasas de crecimiento deberían correlacionarse positivamente con incrementos en el rRNA y P, así como asignaciones relativas a la ganancia de proteína y N. Esta predicción es particularmente relevante en tres relaciones alométricas para las plantas (Niklas y Enquist, 2001, 2002). Primero, tasas de crecimiento anual en todo el conjunto de la planta; segundo, tasas de crecimiento lineal con capacidad para interceptar la luz; tercero, el N total foliar parece alcanzar las tres cuartas partes del fósforo foliar total dentro de algunas especies (Niklas y Cobb, 2005; Niklas *et al.*, 2005).

De igual manera, en estos resultados se evidencia la condición de luz bajo la cual se encontraban las plantas. La cubierta con malla promueve el elongamiento, generando plantas muy suculentas y muy poco lignificadas (Oren-Shamir *et al.*, 2001). La luz puede afectar el crecimiento y desarrollo de las plantas como fuente de energía (fotosíntesis) y fuente de calor, promoviendo cambios morfológicos y fisiológicos (Wassink *et al.*, 2009). Entre los

parámetros morfológicos de las plantas, que experimentan variación ante cambios en el ambiente lumínico, se pueden mencionar el largo de los entrenudos y el incremento del ángulo de las hojas (Figueroa y Vásquez, 2002).

Pesos de raíz y brote para vivero y siembra directa

Los cambios en los niveles de radiación, del fotoperíodo, del suplemento de CO_2 , agua y nutrientes inorgánicos, pueden afectar la distribución de materia seca entre el brote y la raíz (Andrews *et al.*, 2001; Raven *et al.*, 2005). Los resultados para los pesos de raíz y brote mostraron que bajo condiciones de vivero (Figura 3a), las plantas mantienen un equilibrio alométrico en la acumulación de peso hasta los 84 días ($0,86 \pm 0,31$ para raíz y $2,71 \pm 0,22$ para el brote), presentándose diferencias estadísticas a partir de los 91 días ($p < 0,05$), donde la acumulación de materia seca en el brote aumenta sustancialmente hasta $13,87 \pm 0,21$. Es importante tener en cuenta que la curva de acumulación de MS en la raíz mantiene la misma tendencia que el crecimiento del brote.

Al establecer la *correlación de Person* para los valores de raíz y brote se encontraron valores de 0,93, lo cual corrobora una excelente alometría en el crecimiento de la especie. Por el contrario, en la siembra directa (Figura 3b) se presenta una diferencia amplia en el peso de la relación raíz:brote, con valores promedios de 34,42 g para el brote y 7,37 g para la raíz.

Por otra parte, la productividad de biomasa de una comunidad de plantas puede estimarse como una función lineal de la cantidad de radiación interceptada por el canopy. En especies como *H. rosa-sinensis*, la productividad es más dependiente de las variaciones en la cantidad de radiación solar incidente acumulada en cierto período (Jarvis y Leverenz, 1983), que del coeficiente de la radiación utilizada.

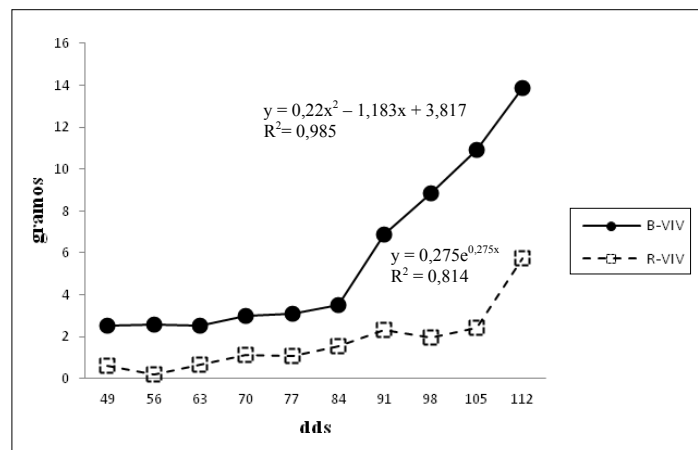


Figura 3a. Peso seco de la parte aérea (B) y del sistema de raíz (R) en condiciones de vivero.

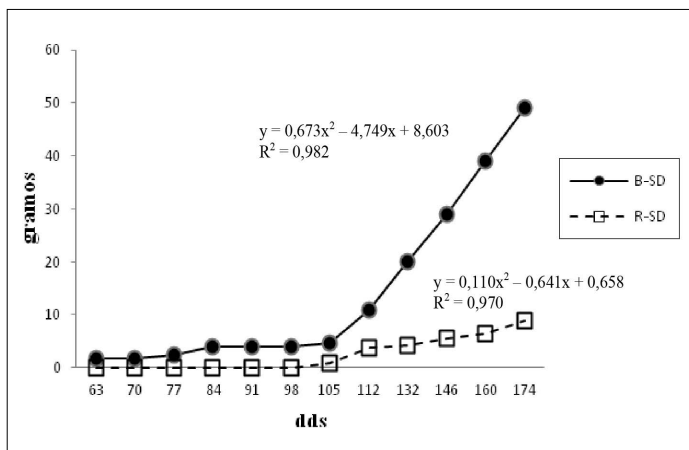


Figura 3b. Peso seco de la parte aérea (B) y del sistema de raíz (R) en condiciones de siembra directa.

De manera consistente, el peso seco en la relación raíz:brote se aumenta con los incrementos en el suplemento de NO_3 en un rango parecido al que se encuentra en suelos agrícolas, lo cual se corrobora con recientes publicaciones acerca de que el nitrato actúa como una señal que regula la distribución de la materia orgánica entre el brote y la raíz (Forde, 2002; Kruse *et al.*, 2002; Scheible *et al.*, 2004). La respuesta de la relación raíz:brote al NO_3 es vista por algunos como efectos específicos que contribuyen con la relación del metabolismo de las plantas y su arquitectura (Stitt and Scheible, 1999; Forde, 2002; Scheible *et al.*, 2004). Este incremento de N en el brote contribuye con una mayor tasa de fotosíntesis y un aumento de carbono y materia seca en el área foliar de la planta (Schulze and Caldwell, 1995), como se muestra en los resultados sobre el área foliar específica (Figura 5).

Índices y tasas de crecimiento

El análisis del crecimiento de las plantas se ha desarrollado durante las últimas décadas como una disciplina relacionada con la ecofisiología y la agronomía, con sus propios conceptos, términos y herramientas de cálculo (Reffye *et al.*, 2008; Gil y Miranda, 2004; Amaro *et al.*, 2004; Lamberts y Pooter, 1992; Hunt, 2002). Durante los primeros estadios, el crecimiento suele tener una dinámica exponencial y reflejar diferencias significativas entre especies.

El entender la naturaleza del proceso de crecimiento es una pieza clave para conocer el potencial y las limitaciones de plantas forrajeras en cualquier situación de manejo. En este proceso existen parámetros vegetales como la biomasa foliar y el área foliar específica (AFE $\text{m}^2\cdot\text{g}^{-1}$), los cuales son fáciles de medir y están muy correlacionados con la tasa del crecimiento del cultivo (Korner, 1991; Corneliessen, 1996).

Índice de área foliar

La determinación del área foliar de las plantas tiene gran importancia en los estudios relacionados con su crecimiento y desarrollo, dado que en las hojas se sintetizan los carbohidratos que van a repartirse entre los diferentes órganos. La capacidad de fotosíntesis de las plantas está directamente relacionada con la superficie foliar expresada como índice de área foliar (Kozlowsky *et al.*, 1991; Amaro *et al.*, 2004).

En este sentido, la curva del índice de área foliar obtenida, bajo condiciones de vivero o siembra directa (Figura 4), mostró un comportamiento de curva sigmoideal en ambos casos. La curva bajo condiciones de vivero alcanza sus máximos valores ($1,2 \pm 0,43$) a los 90 días; por el

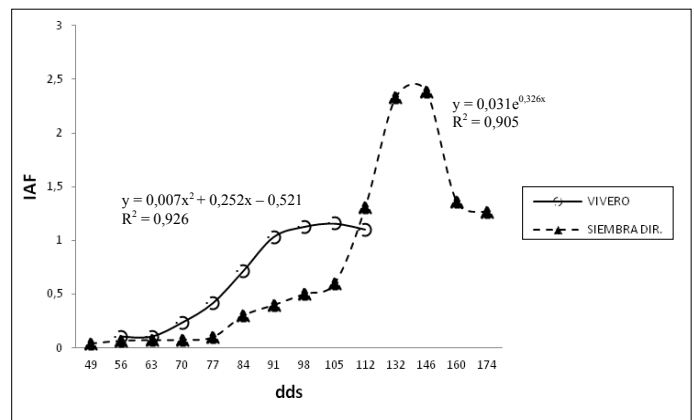


Figura 4. Índice de área foliar en condiciones de vivero y en siembra directa.

contrario, bajo condiciones de campo se sucede un cambio significativo en el crecimiento del IAF, sólo hasta los 146 días ($2,4 \pm 0,67$). Esto se puede explicar por la producción de biomasa y la distribución de asimilados que de manera equilibrada se sucede en vivero, como se ha demostrado en muchos cultivos (Monteith, 1977; Hirose *et al.*, 1997); este índice varía, dependiendo de una serie de factores, que incluyen el clima, el agua y la disponibilidad de nitrógeno (Drake *et al.*, 1997; Ewert y Pleijel, 1999; Hartz-Rubin y DeLucila, 2001; Kimball *et al.*, 2002; Cowling y Field, 2003).

Recientes investigaciones sugieren que la fotosíntesis del canopy se incrementa con el IAF (Rochette *et al.*, 1995, 1996; Campbell *et al.*, 2001; Rodríguez *et al.*, 2001) y que los efectos de elevadas concentraciones de CO_2 sobre la fotosíntesis del canopy disminuyen cuando se incrementa el IAF (Brooks *et al.*, 2000), lo cual conduce a observar muy bien aquellos parámetros que permiten explicar de mejor manera estas aseveraciones.

En condiciones de vivero, para la especie *Hibiscus* se presenta la situación de aquellos cultivos eficientes que tienden a invertir la mayor parte de su crecimiento temprano en expandir su área foliar, lo que resulta en un mejor aprovechamiento de la radiación solar. La intercepción de la radiación solar incidente que asegura las máximas tasas de crecimiento del cultivo, se encuentra cuando el índice de área foliar (IAF) aumenta hasta el IAF crítico, que permite captar el 95% de la radiación incidente (Andrade *et al.*, 1993; Gardner *et al.*, 1985).

Esta intercepción es una función de la densidad de las plantas y del arreglo espacial de éstas y de sus hojas en el terreno (Larcher, 2005). Es el caso de las plantas bajo condiciones de vivero, lo cual permitiría que las plantas tengan una mayor intercepción cuando se hace el trasplante a campo. Algunas prácticas agronómicas, tales

como la fertilización de arranque, las altas densidades de siembra y un mejor arreglo espacial de las plantas (por ejemplo, hileras estrechas), son usadas para acelerar la cobertura del suelo e incrementar la intercepción de luz (Gardner *et al.*, 1985).

Área foliar específica

El área foliar específica tiene mucho que ver con la distribución y asignación de asimilados dentro del proceso de fotosíntesis y el movimiento del nitrógeno (Schulze y Caldwell, 1995). La AFE es una de las variables que afectan el crecimiento de las plantas, favoreciendo cambios en la razón del área foliar y en la eficiencia fotosintética en el uso del N (Bultynck *et al.*, 1999).

En la Figura 5 se muestra que fue mayor el área foliar específica bajo condiciones de vivero ($17,32 \text{ cm}^2.\text{g}^{-1}$) que en condiciones de campo o siembra directa ($12,89 \text{ cm}^2.\text{g}^{-1}$), debido, muy posiblemente, a que en algunas especies (caso del Cayeno) la temperatura de aclimatación para la fotosíntesis es mayor bajo condiciones de baja o media intensidad de luz, y la cantidad de rubisco no tiene diferencias entre los diversos estratos del canopy (Murchie *et al.*, 2002; Hikosaka *et al.*, 2006).

Esto es contrario a lo que encontró Meza (1999) trabajando con plantas de níspero (*Manilkara achras* (Miller) Fosberg) bajo condiciones de techo transparente y en umbráculos, y que son debidas a las diferencias en temperaturas y en tasas fotosintéticas. Así mismo, como la AFE varía con la intensidad lumínica (Lee, 2003), las especies más demandantes de luz presentan una elevada área foliar específica, además de elevadas concentraciones de N en hojas. Una elevada AFE incrementa la apetencia y la fragilidad de las hojas (Lusk, 2002), mientras que las hojas

más densas y con menor AFE tienen correlaciones altas con una mayor lignificación, menor tamaño celular, bajo contenido de humedad y baja concentración de N (Castro *et al.*, 2000).

De igual manera, la situación presentada bajo vivero puede estar relacionada con la fase juvenil de la planta, por cuanto en plantas herbáceas o leñosas, salvo pocas excepciones (Borchert, 1976), existe una fase juvenil. Esta fase se caracteriza por la incapacidad de dichas plantas para producir flores, incluso bajo condiciones favorables (Humanes *et al.*, 1967). En muchas plantas leñosas existen diferencias entre las fases juvenil y adulta en diversos aspectos morfológicos. Cuando estas diferencias tienen lugar en las hojas, se trata de una expresión de desarrollo heteroblástico. Además, la luz tiene un efecto en el tamaño de las plantas, principalmente en aquellas especies tolerantes a la sombra, como puede ser el caso de *Hibiscus* (Lusk *et al.*, 2008).

Tasa de asimilación neta (TAN) y Relación de área foliar (RAF)

El componente morfológico del crecimiento, Relación de área foliar (RAF – Figura 7), se puede diseccionar en dos componentes: el **área específica foliar** y la **proporción de masa foliar (PMF)**. Ésta última es la fracción del total de biomasa que la planta distribuye a las hojas, es decir, una medida de su inversión en órganos fotosintéticos. La razón del área foliar (RAF), por tanto, equivale al producto de AFE por PMF.

Por su parte, el componente fisiológico del crecimiento (TAN) es el resultado del balance neto entre las ganancias por la tasa de fotosíntesis y las pérdidas por las tasas de respiración de hojas, tallos y raíces. No obstante, también intervienen otros factores en TAN, como la distribución de la biomasa a diferentes órganos, la composición química y la formación de área foliar (Poorter, 1989b).

Teniendo en cuenta lo anterior, la Figura 6 muestra que bajo las condiciones de vivero los procesos metabólicos y la eficiencia fotosintética fueron mayores ($0,0114 \text{ g ms.m}^2.\text{día}^{-1}$) que bajo las condiciones de siembra directa ($0,0018 \text{ g ms.m}^2.\text{día}^{-1}$). Igualmente, en los procesos de translocación de los asimilados, fueron mayores y más tempranos en vivero, a los 56 días, que en campo (91 días), lo cual indica que bajo condiciones de vivero es más rápida la proporción de masa foliar (Barraza *et al.*, 2004).

Cuando la intensidad de radiación es baja, la inversión en enzimas fotosintéticas no se maximiza (Lambers *et al.*, 1998) y las diferencias intrínsecas entre especies, respecto a su capacidad fotosintética, no se expresan. Por tanto, en estas condiciones de baja iluminación cobran mayor

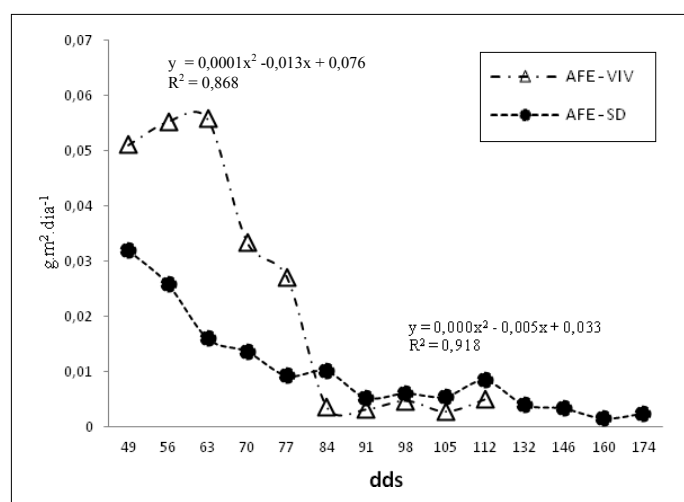


Figura 5. Área foliar específica obtenida bajo condiciones de vivero (VIV) y siembra directa (SD).

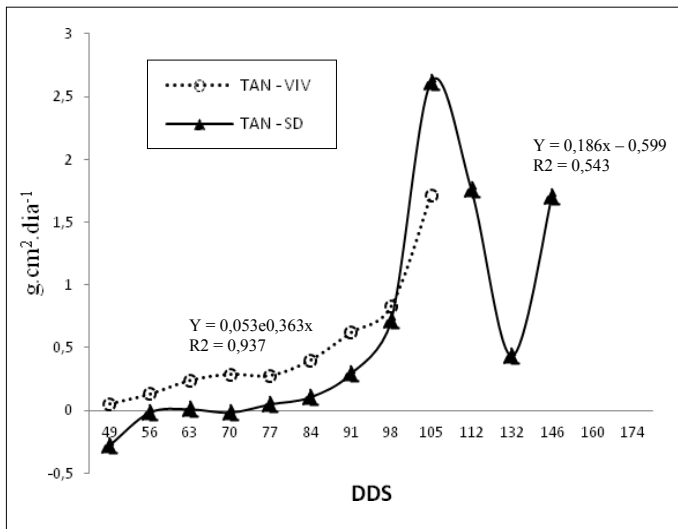


Figura 6. Tasa de asimilación neta de *H. rosa-sinensis* bajo siembra directa y vivero.

importancia relativa la morfología y la arquitectura de la copa. Iguales resultados se encontraron en híbridos precoces de algodón (Palomo Gil, 2004) cuando se compararon con variedades tardías.

Ante cambios en la temperatura de crecimiento, muchas plantas muestran una considerable plasticidad fenotípica en sus características fotosintéticas. En general, las plantas que crecen a temperaturas más altas tienen una temperatura óptima más alta para su tasa de fotosíntesis (Berry y Bjorkman, 1980). Cambios en la temperatura de la fotosíntesis se pueden adscribir a cambios en la actividad y cantidad de componentes de la fotosíntesis y/o concentración de CO_2 en el sitio de Carboxylación. Sin embargo, las respuestas de cada factor a la temperatura parecen diferir entre especies (Berry y Bjorkman, 1980; Badger *et al.*, 1982; Ferraret *et al.*, 1989; Makino *et al.*, 1994; Hikosaka *et al.*, 1999; Yamasaki *et al.*, 2002).

Cuando se disecciona la TCR en sus componentes, el morfológico, y en particular la relación de área foliar (RAF), es el más importante tanto para las plantas herbáceas (Poorter, 1989b; Poorter y Remkes, 1990; Garnier, 1992; Lambers y Poorter, 1992; Marañón y Grubb, 1993; Garnier y Laurent, 1994), como para las leñosas (Reich *et al.*, 1992; Huante *et al.*, 1995; Cornelissen *et al.*, 1996; Antúnez *et al.*, 2001). La morfología funcional y, en particular, la asignación de biomasa a los diferentes órganos de la planta, varía mucho con su desarrollo ontogenético. Así, las plántulas de las especies leñosas tienen una gran proporción de biomasa foliar (40% del peso total), comparable con las plantas herbáceas, mientras que en los árboles y arbustos adultos la mayor parte de la biomasa (70% y 80%) está en forma de tallos, en el tronco y en las ramas (Poorter y Nagel, 2000).

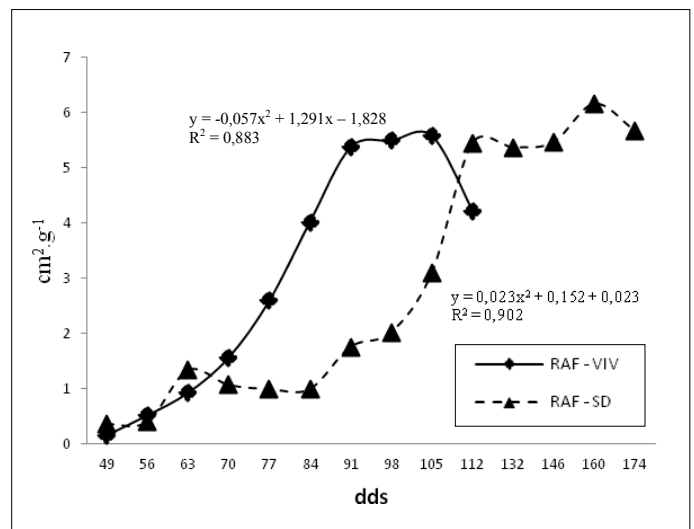


Figura 7. Relación de área foliar bajo condiciones de vivero y siembra directa.

Al diseccionar las tasas de crecimiento (TCR) entre sus componentes, podemos asegurar, en este estudio, que la contribución relativa de los aspectos fisiológicos (TAN) fue mayor que los morfológicos (RAF y PMF), en la variedad interespecífica de TCR.

Tasa de Crecimiento Relativo

El análisis de crecimiento de las plantas se ha desarrollado durante las últimas décadas como una disciplina, relacionada con la ecofisiología y la agronomía (Evans, 1972; Hunt, 1990; Lambers y Poorter, 1992). El concepto central es la tasa de crecimiento relativo, que se define como el incremento de biomasa por unidad de biomasa y tiempo. Durante sus primeros estadios, el crecimiento suele tener una dinámica exponencial y suele reflejar diferencias significativas entre especies.

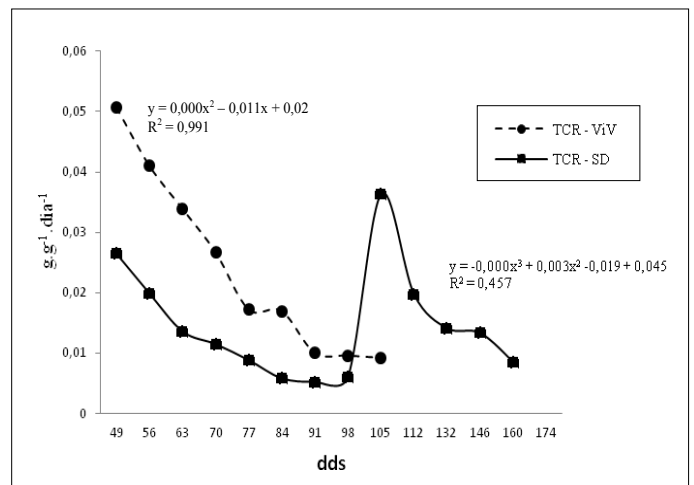


Figura 8. Tasa de crecimiento relativo de *Hibiscus*, en condiciones de vivero y siembra directa.

Al establecer una correlación entre los valores obtenidos en la TCR y TAN, a nivel de vivero se presenta un valor de 0,78 y la correlación entre TCR y RAF es de 0,16. Por el contrario, bajo condiciones de siembra directa, los valores son de 0,99 para la correlación TAN vs. TCR y de -0,18 para TCR Vs. RAF. Esto corrobora que los factores fisiológicos en *Hibiscus* son más significativos que los factores morfológicos; esto se debe reflejar en mejores contenidos de carbohidratos no estructurales, lo cual es importante para los fines de esta especie forrajera.

Por otro lado, algunos estudios han demostrado que el componente fisiológico (TAN) es importante a la hora de explicar las diferencias de TCR entre especies (Veneklaas y Poorter, 1998; Antúnez *et al.*, 2001; Shipley, 2003; Villar *et al.*, 2004). También en algunos trabajos (Pereira, 1994), la tasa de fotosíntesis está relacionada positivamente con el crecimiento. Una investigación realizada con 24 especies leñosas (Villar *et al.*, 2004), encontró que la TAN explica una parte significativa (36%) de la variación en la TCR. Para resolver esta aparente contradicción, se ha propuesto (Shipley, 2003) que la importancia de la TAN sobre la TCR puede ser efectivamente muy alta si las condiciones de radiación son intensas, el caso de la siembra directa. Se podría pensar que una planta que invierte más en tejido foliar tendrá un crecimiento más rápido. En efecto, estudios con especies leñosas han encontrado una correlación positiva entre la TCR y la proporción de las hojas (Cornelissen *et al.*, 1996; Wrigth y Westoby, 2000; Antúnez *et al.*, 2001).

Como consecuencia indirecta, también se ha encontrado que la TCR está correlacionada con la proporción de biomasa asignada a la raíz (Antúnez *et al.*, 2001). En muchas especies, el caso de *Hibiscus rosa-sinensis*, la temperatura óptima que maximiza la tasa fotosintética se incrementa con aumentos en la temperatura de crecimiento, razón por la cual el mejor comportamiento en producción de biomasa y crecimiento se presentó a nivel de vivero, en los primeros 98 días.

Generación de un modelo radicular

El conocimiento y entendimiento del desarrollo y composición de las raíces laterales ha sido importante para determinar los mecanismos en la toma de nutrientes específicos, como ha sucedido con el Silicio (Si) en gramíneas y otras especies como tomate y trigo (Currie y Perry, 2007). De igual manera, se puede determinar el volumen de suelo que las raíces pueden explorar para el proceso de absorción.

En la Tabla 4 aparecen las características del modelo de raíz obtenido en condiciones de vivero, donde se observa

la distancia a la cual crecieron unas de otras ($L_b = 0,5cm$) y el ángulo con el que se insertan al eje principal de la raíz ($\phi = 12$). Estos resultados destacan un eje central compuesto por dos raíces principales que alcanzaron 28 cm a los 90 días después de la siembra (dds), con sentido gravitrópico (gravitropismo positivo). Además, se forman dos sistemas de raíces laterales poco profundos ($I = 0,5$), pero abundantes, que presentan el mismo sentido de la raíz principal.

Tabla 2. Parámetros para el modelo de simulación para el sistema proveniente de vivero

Unidades del parámetro	Valores		
	Principal	Lateral 1	Lateral 2
Parámetros comunes			
Lb (cm)	0,5	0,8	0,5
La (cm)	2,3	3,3	4,6
I (cm)	0,5	0,5	0,5
Tasa de elongación ER cm.d-1	0,15	0,20	0,18
Δ ER/ER	0,023	0,018	0,020
Angulo de inserción (ϕ)	12	15	15

Según la Figura 9, podemos concluir que cuando las plantas de *H. rosa-sinensis* provienen de vivero, generan un sistema de raíz fuerte y bien definido, excelente para sistemas silvopastoriles, por brindar buen anclaje de la planta (dos (2) raíces pivotantes fuertes que soportan el ramoneo) y raíces laterales extensas y abundantes, eficientes para la captura de nutrientes bajo diferentes sistemas de fertilización (localizada o al voleo) y de agua superficial.

A nivel de cultivos, muchos estudios experimentales indican que la variación en las condiciones de agua del suelo, afectan la arquitectura del sistema de raíz, lo cual afecta la eficiencia en la absorción (Tsutsumi, D. *et al.*, 2003; Dubrovsky, J. *et al.*, 2006; Doussan, C. *et al.*, 1998). El modelamiento del desarrollo de la raíz y la extracción de agua y nutrientes por las plantas, es muy útil para entender la interacción entre el sistema raíz-planta y el suelo. La exploración incompleta del suelo por las raíces es una posible causa de la reducida toma de agua y la ocurrencia de fuertes gradientes en el potencial hídrico, entre los conglomerados de raíces y la masa del suelo.

Por otro lado, en la Tabla 3 aparecen los parámetros obtenidos en las tasas de elongación (ER), de la ramificación de la raíz principal y de cada uno de los sistemas laterales de raíces con sus valores en L_p , L_a , I , así como el ángulo de inserción (ϕ) y la relación Δ ER/ER, determinadas del modelo de Pages *et al.* (1989) en plantas provenientes de siembra directa. Al observar detalladamente esta tabla notamos que las plantas provenientes del sistema de siembra directa forman un sistema de raíz lateral

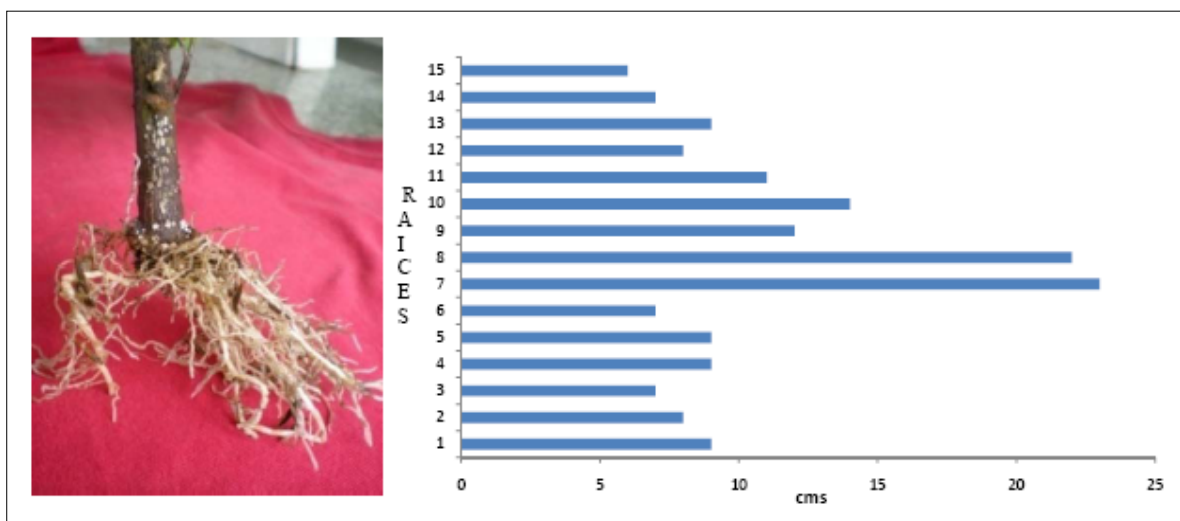


Figura 9. (a) Modelo del sistema raíz en plantas de *Hibiscus rosa-sinensis* provenientes de vivero y **(b)** longitud de los sistemas centrales y laterales de raíces

abundante hacia un lado del eje central, con una raíz pivotante que alcanza unos 30 cm, pero débil. Esto se evidencia al mirar que el factor L_b tiene distancias muy cortas (0,3 cm), con un L_a muy distante (6,0 cm), es decir, una raíz pivotante con poca raíz secundaria y terciaria.

Tabla 3. Parámetros para el modelo de simulación para el sistema proveniente de siembra directa

Unidades del parámetro	Valores		
	Principal	Lateral 1	Lateral 2
Parámetros comunes			
Lb (cm)	0,3	0,4	0,3
La (cm)	1,6	6,3	5,6
l (cm)	1,3	1,1	1,9
Tasa de elongación ER cm.d-1	0,25	0,34	0,22
Δ ER/ER	0,011	0,021	0,016
Angulo de inserción (ϕ)	15	11	8,0

Este modelo (Figura 10) nos permite predecir que las plantas provenientes de siembra directa tienen un escaso sistema radicular en los primeros 60 días, por lo cual la absorción de agua o nutrientes en esta época es muy limitada. Además, su orientación es plagio-gravitrópica superficial. Esta respuesta puede deberse a: 1) la fragilidad del sistema radicular, 2) textura del suelo, y 3) gradientes de humedad muy altos a nivel superficial del suelo (Amato, M. y Ritchie, J.T., 2002).

El crecimiento y desarrollo de un sistema radicular es altamente sensible a una modificación por factores intrínsecos y extrínsecos (Forde y Lorenzo, 2001; Bloom *et al.*, 2002; Porterfield, 2002). Los factores intrínsecos que influyen el crecimiento y desarrollo de la raíz, incluyen el suplemento de fotoasimilados desde el brote y el estado de nutrición de la planta; los factores extrínsecos incluyen

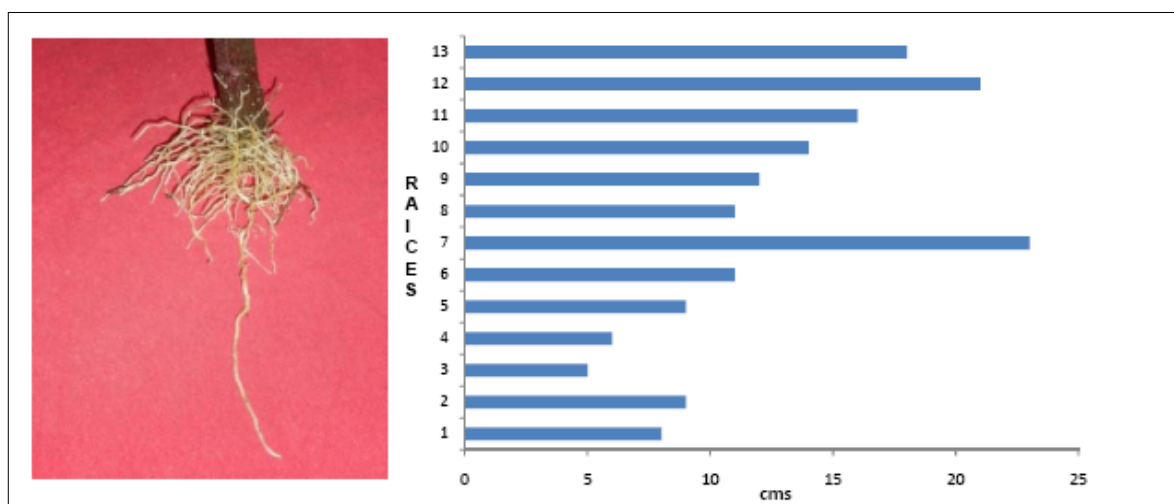


Figura 10. (a) Modelo del sistema raíz en plantas de *Hibiscus rosa-sinensis* provenientes de siembra directa y **(b)** longitud de los sistemas centrales y laterales de raíces

el suplemento y distribución de los nutrientes en el suelo, compactación del suelo y gradientes del potencial hídrico. Además, las evidencias soportan el posible rol de las auxinas en la regulación de la inhibición sistemática del desarrollo temprano de raíces laterales, por altas tasas de suplemento de nitratos. Finalmente, se han visto recientes evidencias de que el aminoácido L-glutamato puede actuar como una señal externa de que eliciten cambios complejos en el crecimiento y desarrollo de raíces (Walch-Liu *et al.*, 2006).

CONCLUSIONES

Los índices y tasas fisiológicas fueron más eficientes y positivamente correlacionados con el crecimiento bajo condiciones de vivero, hasta los 98 días después de la siembra, época en la cual se debe realizar el trasplante de las plántulas de *Hibiscus rosa-sinensis*.

Al diseccionar las tasas relativas de crecimiento (TCR) de *Hibiscus* en sus componentes, podemos asegurar que

la contribución relativa de los aspectos fisiológicos fue mayor que la de los factores morfológicos, razón por la cual se requiere de un manejo agronómico eficiente para que la especie tenga una oferta suficiente de biomasa, con bajos niveles de lignificación y altas tasas de digestibilidad y nutrientes.

Todos los resultados encontrados nos llevan a concluir que la especie *Hibiscus rosa-sinensis* presenta un modelo de raíz bien definido cuando las plantas provienen de vivero, con un eje de dos raíces principales de buena longitud y diámetro que permiten buen anclaje y absorción de agua, ayudado por un sistema lateral de primer orden abundante y de buen peso, como lo muestran los datos sobre materia seca en raíces ($10,8 \pm 0.2g$).

Además, posee un sistema lateral de segundo orden poco profundo, con sentido gravitrópico poco abundante. Esto quizás hace que *Hibiscus* sea una planta muy exigente en la búsqueda de agua y que en épocas de escasa lluvia tenga problemas de plasmólisis generalizada.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Antúñez, I.; Retamosa, E.C.; Villar, R. (2001). *Relative Growth Rate in Phylogenetically Related Deciduous and Evergreen Woody Species*. *Oecologia* 128: 172-180.
- Altieri, M.A. (1997). *Agroecología: bases científicas para una agricultura sustentables*. Clades. La Habana, Cuba. 249 p.
- Amaro, J.A.; García, E.; Henríquez, J.F. (2004). *Análisis del crecimiento, área foliar específica y concentración de nitrógeno en hojas del pasto "mulato" (Brachiaria híbrido, cv.)*. *Tecnología Pecuaria Mexicana* 42 (3): 447-458.
- Amato, M.; Ritchie, J.T. (2002). *Spatial Distribution of Roots and Water Uptake of Maize (Zea mays L.) as Affected by Soil Structure*. *Crop Sci.* 42: 773-780.
- Andrade, F.; Uhart, S.A. y Frugone, M.I. (1993). *Intercepted Radiation at Flowering and Kernel Number in Maize: Shade vs. Plant Density Effects*. *Crop Science*, 33: 482-485.
- Andrews, M.; Raven, J.A.; Sprent, J.I. (2001). *Environmental Effects on Dry Matter Partitioning Between Shoot and Root of Crop Plants: Relations with Growth and Shoot Protein Concentration*. *Annals of Applied Biology* 138: 57-68.
- Azofeifa, A.; Moreira, M. (1998). *Análisis del crecimiento del chile dulce (Capsicum annuum L.) cultivar UCR 589 en Alajuela, Costa Rica*. Boletín Técnico Estación Experimental Fabio Baudrit M. 31(1): 1-12.
- Badger, M.R.; Bjorkman, O.; Armond, P.A. (1982). *An Analysis of Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher Plants: Temperature Acclimation in the Desert Evergreen Nerium Oleander L.* *Plant Cell and Environment* 5: 85-99.
- Barraza, F.; Fischer, G.; Cardona, C.E. (2004). *Estudio del proceso de crecimiento del cultivo del tomate (Lycopersicon esculentum Mill.) en el Valle del Sinú medio, Colombia*. *Agronomía Colombiana*, 22 (1): 81-90.
- Beer, J.; Muschler, R.; Kass, D.; Somarriba, E. (1998). *Shade Management Coffee and Cacao Plantations*. *Agroforestry Systems* 38: 139-164.
- Berry, J.; Bjorkman, O. (1980). *Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher Plants*. *Annual Review of Plant Physiology* 31: 491-543.
- Bloom, A.J.; Meyerhoff, P.A.; Taylor, A.R.; Rost, T.L. (2002). *Root Development and Absorption of Ammonium and Nitrate From the Rhizosphere*. *Journal of Plant Growth Regulation* 21: 416-431.
- Bolio, R.E.; Lara, P.E.; Magaña, M.A. (2006). *Producción forrajera del tulipán (Hibiscus rosa-sinensis) según intervalo de corte y densidad de siembra*. *Tec. Pecu. Mex* 44(3): 379-388.
- Brooks, T.J.; Wall, G.W.; Pinter, P.J. Jr.; Kimball, B.A.; La Morte, R.L.; Leavitt, S.W. (2000). *Acclimation Response of Spring Wheat in a Free-air CO₂ Enrichment (FACE) Atmosphere with Variable Soil Nitrogen Regimes*. *Canopy Architecture and Gas Exchange*, *Photosynthesis Research* 66: 97-108.
- Campbell, C.S.; Heilman, J.L.; McInnes, K.J.; Wilson, L.T.; Medley, J.C.; Wu, G.; Cobos, D.R. (2001). *Seasonal Variation in Radiation Use Efficiency of Irrigated Rice*. *Agricultural and Forest Meteorology* 110: 45-54.
- Canham, C.D.; Kobe, R.K.; Latty, E.F.; Chazdon, R.L. (1999). *Interspecific and Intraspecific Variation in Tree Seedling Survival: Effects of Allocation to Roots Versus Carbohydrate Reserves*. *Oecologia* 121: 1-11.
- Castro-Díez, P.; Puyravaud, J.P.; Cornelissen, J.H. (2000). *Leaf Structure and Anatomy as Related to Leaf Mass per Area Variation in Seedling of a Wide Range of Woody Plant Species and Types*. *Oecologia* 124: 476-486.
- Cock, J.H.; El-Sharkawy, M.A. (1988). *Physiological Characteristics for Cassava Selection*. *Experimental Agriculture* 24(4): 443-448.
- Cornelissen, J.H.; Castro-Díez, P.; Hunt, R. (1996). *Seedling Growth, Allocation and Leaf Attributes in a Wide Range of Woody Plant Species and Types*. *Journal of Ecology* 84: 755-765.
- Cowling, S.A.; Field, C.B. (2003). *Environmental Control of Leaf Area Production: Implications for Vegetation and Land-surface Modeling*. *Global Biogeochemical Cycles* 17: 1-14.
- Currie, H.; Perry, C. (2007). *Silica in Plants: Biological, Biochemical and Chemical Studies*. *Annals of Botany* 100: 1383-1389.
- Del Pozo, P.P.; Jérez, I.; Mesa, B.; Padilla, P.; Ginoria, J. (1999). *Comportamiento productivo de un agroecosistema silvopastoril asociado con Leucaena leucocephala y Cynodon nlemfuensis*. En: *Primer Congreso Latino Americano de Agroforestería para la Producción Animal Sostenible*. Fundación Cipav, Cali, Colombia. 47 p.
- Drake, B.G.; González-Meler, M.A.; Long, S.P. (1997). *More Efficient Plants: a Consequence of Rising Atmospheric CO₂?* *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48: 609-639.
- Dubrovsky, J.; Gambetta, G.A.; Hernández-Barrera, A.; Shishkova, S.; González, L. (2006). *Lateral Root Initiation in Arabidopsis: Developmental Window, Spatial Patterning, Density and Predictability*. *Annals of Botany* 97: 903-915.
- Ewert, F.; Pleijel, H. (1999). *Phenological Development, Leaf Emergence, Tillering and Leaf Area Index, and Duration of Spring Wheat Across Europe in Response to CO₂ and Ozone*. *European Journal of Agronomy* 10: 171-184.
- Farquhar, G.D.; von Caemmerer, S.; Berry, J.A. (1980). *A Biochemical Model of Photosynthetic CO₂ Assimilation in Leaves of C₃ Plants*. *Planta* 149: 78-90.
- Ferrar, P.J.; Slatyer, R.O.; Vranjic, J.A. (1989). *Photosynthetic Temperature Acclimation in Eucalyptus Species From Diverse Habitats and a Comparison with Nerium Oleander*. *Australian Journal of Plant Physiology* 16: 199-217.
- Forde, B.G.; Lorenzo, H. (2001). *The Nutritional Control of Root Development*. *Plant and Soil* 232: 51-68.
- Forde, B.G. (2002). *Local and Long-range Signaling Pathways Regulating Plant Responses to Nitrate*. *Annual Review of Plant Biology* 53: 203-204.
- Gardner, F.P.; Pearce, R.B.; Mitchell, R.L. (1990). *Physiology of Crop Plants*. Second edition. Iowa State Press, Ames. 327 p.
- Gardner, B.R.; Pearce, R.B. y Michell, R.L. (1985). *Physiology of Crops Plants*. Iowa State University Press. USA. S.P.
- Garnier, E. (1992). *Growth Analysis of Congeneric Annual and Perennial Grass Species*. *Journal of Ecology* 80: 665-675.
- Garnier, E.; Laurent, G. (1994). *Leaf Anatomy, Specific Mass and Water Content in Congeneric Annual and Perennial Grass Species*. *New Phytologist* 128: 725-736.
- Gil, A.I. y Miranda, D. (2007). *Efecto de cinco sustratos sobre índices de crecimiento de plantas de papaya (Carica papaya L.) bajo invernadero*. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*. Vol. 1. N° 2: 142-153.
- Gómez, M.H.; Murgueito, E.; Molina, C.H. (1995). *Matarratón (Gliricidia sepium)*. En: *Árboles y arbustos forrajeros utilizados en la alimentación animal como fuente proteica*. Centro para la investigación de sistemas sostenibles de producción. Cali, Colombia, 13 p.
- Gray, W.M.; Muskett, P.R.; Chuang, H.W.; Parker, J.E. (2003). *Arabidopsis SGT1b is Required for Scftr1 Mediated Auxin Response*. *Plant Cell* 15: 1310-1319.
- Hartz-Rubin, J.S.; De Lucia, E.H. (2001). *Canopy Development of a Mode Herbaceous Community Exposed to Elevated Atmospheric CO₂ and Soil Nutrients*. *Physiologia Plantarum* 113: 258-266.
- Hikosaka, K.; Murakami, A.; Hirose, T. (1999). *Balancing Carboxylation and Regeneration of Ribulose-1,5 Bisphosphate in Leaf Photosynthesis in Temperature Acclimation of an Evergreen Tree, Quercus myrsinaefolia*. *Plant Cell and Environment* 22: 841-849.
- Hikosaka, K.; Ishikawa, K.; Borjigidai, A.; Muller, O.; Onoda, Y. (2006). *Temperature Acclimation of Photosynthesis: Mechanisms Involved in the Changes in Temperature Dependence of Photosynthetic Rate*. *Journal of Experimental Botany*. Vol. 57. N° 2: 291-302.
- Hirose, T.; Ackerly, D.D.; Traw, M.B.; Ramseier, D.; Bazzaz, F.A. (1997). *CO₂ Elevation, Canopy Photosynthesis, and Optimal Leaf Area Index*. *Ecology* 78: 2339-2350.

- Hunt, R.; Causton, D.R.; Shipley, B.; Askew, A.P. (2002). *A Modern Tool for Classical Growth Analysis*. Annals of Botany 90: 485-488.
- Jarvis, P.; Leverenz, J.W. (1983). *Productivity of Temperate, Deciduous and Evergreen Forests*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 1-40.
- Kimball, B.A.; Kobayashi, K.; Bindi, M. (2002). *Responses of Agricultural Crops to Free-air CO₂ Enrichment*. Advances in Agronomy 77: 293-368.
- Korner, C. (1991). *Some Often Overlooked Plant Characteristics as Determinants of Plant Growth: a Considerations*. Funct Ecol (5): 162-173.
- Kozlowski, T.; Kramer, P.; Pallardy, S. (1991). *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press. New York. S.P.
- Kruse, J.; Hetzger, L.; Hansch, R.; Mendel, R.R.; Walch-Liu, P.; Engels, C. (2002). *Elevated CO₂ Favours Nitrate Reduction in the Roots of Wild-type Tobacco (Nicotiana tabacum cv. Gat.) and Significantly Alters N-metabolism in Transformants Lacking Functional Nitrate Reductase in the Roots*. Journal of Experimental Botany 53: 2351-2367.
- Lambers, H.; Poorter, H. (1992). *Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences*. Advances in Ecological Research 23: 187-261.
- Larcher, W. (2005). *Physiological Plant Ecology*. Pringer-Verlag. S.P.
- Lemus, L.H.; Lemus, V.E. (2004). *Plantas de uso forrajero en el trópico cálido y templado de Colombia*. Tercera edición, Unillanos: 344-346.
- Lusk, C.H.; Contreras, O.; Figueroa, J. (1997). *Growth, Biomass Allocation and Plant Nitrogen Concentration in Chilean Temperate Rainforest Tree Seedlings: Effects of Nutrient Availability*. Oecologia 109: 49-58.
- Makino, A.; Nakano, H.; Mae, T. (1994). *Effects of Growth Temperature on the Responses of Ribulose-1,5 Bisphosphate Carboxyase, Electron Transport Components, and Sucrose Synthesis Enzymes to Leaf Nitrogen in Rice, and Their Relationships to Photosynthesis*. Plant Physiology 105: 1231-1238.
- Marañón, T.; Grubb, P.J. (1993). *Physiological Basis and Ecological Significance of the Seed Size and Relative Growth Rate Relationship in Mediterranean Annuals*. Functional Ecology 7: 591-599.
- Monteith, J.L. 1977. *Climate and the Efficiency of Crop Production in Britain*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B 281: 277-294.
- Murchie, E.H.; Hubbart, S.; Chen, Y.; Peng, S.; Horton, P. (2002). *Acclimation of Rice Photosynthesis to Irradiance under Field Conditions*. Plant Physiology Vol. 130: 1999-2010.
- Nygren, P.; Kiema, P.; Rebottaro, A. (1996). *Canopy Development, CO₂ Exchange and Carbon Balance of a Modeled Agroforestry Tree*. Tree Physiology 16: 733.
- Pereira, J.S. (1994). *Gas Exchange and Growth*. In: Schulze, E.D.; Caldwell, M.M. (editors). *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin, Alemania: 147-181.
- Poorter, H. (1989a). *Growth Analysis: Towards a Synthesis of the Classical and the Functional Approach*. Physiologic Plantarum 75: 237-244.
- Poorter, H. (1989b). *Interspecific Variation in Relative Growth Rate: On Ecological Causes and Physiological Consequences*. In: Lambers, H.; Cambridge, M.L.; Konings, H.: 45-68.
- Poorter, H.; Remkes, C.; Lambers, H. (1990). *Carbon and Nitrogen Economy of 24 Wild Species Differing in Relative Growth Rate*. Plant Physiology 94: 621-627.
- Porter, H. (2002). *Environmental Sensing and Directional Growth of Plant Roots*. In: Waisel, Y.; Eshel, A.; Kafkafi, U. eds. *Plant Roots: the Hidden Half*. New York: Marcel Dekker: 471-487.
- Raven, J.A.; Andrews, M.; Quigg, A. (2005). *The Evolution of Oligotrophy: Implications for the Breeding of Crop Plants for Low Input Agricultural Systems*. Annals of Applied Biology 146: 261-280.
- Reich, P.B.; Walters, M.E.; Ellsworth, D.S.; Uhi, C. (1994). *Photosynthesis-nitrogen Relations in Amazonian Tree Species: 1. Patterns Among Species and Communities*. Oecologia 97: 62-72.
- Rochette, P.; Desjardins, R.L.; Pattey, E.; Lessard, R. (1995). *Crop Net Carbon Dioxide Exchange Rate and Radiation Use Efficiency in Soybean*. Agronomy Journal 87: 22-28.
- Rochette, P.; Desjardins, R.L.; Pattey, E.; Lessard, R. (1996). *Instantaneous Measurement of Radiation and Water Use Efficiencies of a Maize Crop*. Agronomy Journal 88: 627-635.
- Rodriguez, D.; Ewert, F.; Goudriaan, J.; Manderscheid, R.; Burkart, S.; Weigel, H.J. (2001). *Modeling the Response of Wheat Canopy Assimilation to Atmospheric CO₂ Concentrations*. New Phytologist 150: 337-346.
- Reffye, P.; Heuvelink, E.; Barthelemy, D. (2008). *Plant Growth Models*. Encyclopedia of Ecology. 2837 p.
- Scheible, W.R.; Morcuende, R.; Czechowski, T.; Fritz, C.; Osuna, D.; Palacios-Rojas, N. (2004). *Genome-wide Reprogramming of Primary and Secondary Metabolism, Protein Synthesis, Cellular Growth Processes, and the Regulatory Infrastructure of Arabidopsis in Response to Nitrogen*. Plant Physiology 136: 2483-2499.
- Shibles, R. (1987). *Crop Physiology*. Iowa, USA, Iowa State University. 214 p.
- Shipley, B. (2002). *Trade-offs Between Net Assimilation Rate and Specific Leaf Area in Determining Relative Growth Rate: Relationship with Daily Irradiance*. Functional Ecology 16: 682-689.
- Schulze, E.D.; Caldwell, M.M. (1995). *Ecophysiology of Photosynthesis*. Editorial Springer. 576 p. New York, USA.
- Stitt, M.; Scheible, W.R. (1999). *Nitrate Acts as a Signal to Control Gene Expression, Metabolism and Biomass Allocation*. In: Kruger, N.; Hill, S.A.; Ratcliffe, R.G. eds. *Regulation of Metabolism* Dordrecht. Kluwer Academic Publisher: 275-306.
- Tardieu, F. (1987). *Etat Structural, Enracinement et Alimentation Hydrique du Mais*. II. Disponibilité des Reserves en Eau du Sol. Agronomie 7(4): 279-288.
- Tardieu, F. (1988b). *Analysis of the Spatial Variability in Maize Root Density. Effect of a Wheel Compaction on Water Extraction*. Plant Soil. V. 109: 257-262.
- Tardieu, F.; Manichon, F. (1986). *Caractérisation en Tant que Capteur d'eau de l'enracinement du Mais en Parcelle Cultivée*. Discussion des Critères d'étude. Agronomie 6(4): 345-354.
- Tardieu, F.; Bruckler, L.; Lafolie, F. (1992). *Root Clumping May Affect the Root Water Potential and the Resistance to Soil-root Water Transport*. Plant Soil 140: 291-301.
- Tsutsumi, D.; Kosugi, K.; Mizuyama, T. (2003). *Root-System Development and Water-Extraction Model Considering Hydrotropism* Soil. Sci. Am. J. 67: 387-401.
- Veneklaas, E.J.; Poorter, L. (1998). *Growth and Carbon Partitioning of Tropical Tree Seedlings in Contrasting Light Environments*. In: Lambers, H.; Poorter, H.; van Vuuren, I. (editors). *Inherent Variation in Plant Growth*. Backhuys Publishers, Leiden, Países Bajos: 337-361.
- Villar, R.; Marañón, T.; Quero, J.L.; Panadero, P.; Arenas, F.; Lambers, M. (2004). *Variation in Growth Rate of 20 Aegilops Species (Poaceae) in the Field: The Importance of Net Assimilation Rate or Specific Leaf Area Depends on the Time Scale*. Plant and Soil 8: 1-17.
- Wright, I.J.; Westoby, M. (2000). *Cross-species Relationships Between Seedling Relative Growth Rate, Nitrogen Productivity and Root vs. Leaf Function in 28 Australian Woody Species*. Functional Ecology 14: 97-107.
- Yamasaki, T.; Yamakawa, T.; Yamane, Y.; Koike, H.; Satoh, K.; Katoh, S. (2002). *Temperature Acclimation of Photosynthesis and Related Changes in Photosystem II Electron Transport in Winter Wheat*. Plant Physiology 128: 1087-1097.