

ARTÍCULO CIENTÍFICO

Julio Ricardo Galindo¹ y Jairo Clavijo²

ABSTRACT
Variations of the area of a compound leaf and of the form of phytomers in pea (*Pisum sativum* L.) as a response to different environments of the high Andean tropic

The size of some organs that form the plant vary with growth in a proportional or isometric manner, which facilitates their evaluation and sequential study based on minimal characteristics. Other structures present, under certain circumstances, an unharmonious or non-isometric pattern of growth. These relationships were evaluated in the pea plant using four assays, three in open field and one under greenhouse conditions, in high Andean tropic environments. As a result, the leaves showed isometric proportionality in the size of the constituent parts (leaflets, petioles and stems), whereas the different environmental conditions affected the size relationships among the leaves, the internodes and the pods. Under greenhouse, the internodes were longer than in the open field for the same size leaf. Analogously, the pods of greenhouse plants were smaller than those in an open field for the same length of internodes. These results contributed to partially explain the way the plant distributes its assimilates to form structures and the influence of the environment in such morphological relationships. The isometric leaf growth allowed the establishment of a predictive model of the area of the pea compound leaf based on the area of the first leaflet pair and the total number of leaflets.

Key words: allometry, functional equilibrium, distribution of assimilates, principal component analysis, predictive models of foliar area.

Recibido: abril 17 de 2007
 Aceptado: junio 2 de 2007

¹ Investigador especialista, Centro de Investigación Tibaitatá, Mosquera (Cundinamarca), CORPOICA. e-mail: jgalindo@corpoica.org.co
² Profesor catedrático, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. e-mail: jairocla@yahoo.com

Área de la hoja compuesta y variaciones de forma en los fitómeros de arveja (*Pisum sativum* L.) en respuesta a diferentes ambientes de Trópico Alto Andino

RESUMEN

El tamaño de algunos órganos que conforman la planta varía de manera proporcional o isométrica con el crecimiento, lo cual facilita su evaluación y seguimiento con base en un mínimo de características. Otras estructuras presentan, bajo determinadas circunstancias, un patrón de crecimiento no armónico o anisométrico. Estas relaciones fueron evaluadas en la planta de arveja mediante cuatro ensayos, tres a campo abierto y uno bajo condiciones de invernadero, en ambientes de trópico alto andino. Como resultado, las hojas mostraron proporcionalidad isométrica en el tamaño de sus partes constitutivas (foliolo, pecíolo y raquis), mientras que las diferentes condiciones ambientales afectaron las relaciones de tamaño entre las hojas, los entrenudos y las vainas. Bajo invernadero, los entrenudos fueron más largos que a campo abierto para un mismo tamaño de hoja. Así mismo, las vainas de las plantas bajo invernadero fueron más pequeñas respecto de las plantas a campo abierto para una misma longitud de entrenudos. Estos resultados contribuyen a explicar parcialmente la forma como la planta distribuye los asimilados para formar estructuras y la influencia del ambiente en dichas relaciones morfológicas. El crecimiento isométrico de la hoja permitió establecer un modelo de predicción del área de la hoja compuesta de arveja con base en el área del primer par foliar y el número total de foliolos.

Palabras clave: alometría, equilibrio funcional, distribución de asimilados, análisis de componentes principales, modelos de predicción del área foliar.

INTRODUCCIÓN

EL CULTIVO DE ARVEJA en Colombia ocupó 26.795 ha en el 2005 (Agronet, 2007), con una producción de 34.310 t. Sin embargo, el rendimiento nacional (1,3 t·ha⁻¹) está muy por debajo de su potencial, mientras la investigación en este sentido aún es insuficiente. La identificación de las condiciones favorables para el desarrollo de un cultivo puede hacerse con la evaluación visual del tamaño de sus estructuras y sus relaciones, dado que una alta productividad usualmente requiere que la planta alcance un buen desarrollo antes de pasar a la etapa reproductiva (Piper, 1991).

El tamaño de un órgano en la planta es el resultado de divisiones celulares múltiples y sucesivas reguladas genéticamente mediante hormonas (Hu y Chua, 2003). Las diferencias de tamaño entre diferentes órganos puede explicarse de diversas formas: la tasa de división y expansión celular, la duración del período de crecimiento, y el tamaño de la zona de crecimiento. Fioranim *et al.* (2000) observaron que en cuatro especies de *Poa*

spp. las diferencias en el tamaño de las hojas se explicaban por una mayor tasa de crecimiento en elongación, y no por cambios en la duración del período de crecimiento.

El tamaño final de los órganos vegetales usualmente guarda una proporcionalidad alométrica, mantiene un equilibrio funcional del sistema y responde a procesos de fuente-demanda (Thornley, 1998). El crecimiento de la raíz y la parte aérea está coordinado de acuerdo a la disponibilidad de nitrógeno (Agren y Franklin, 2003) con el fin de optimizar la distribución de asimilados y de maximizar la tasa de crecimiento relativo. El desarrollo de las ramas de un árbol se relaciona con el grosor del tronco, como lo expresa la teoría tubular (Enquist, 2002) y la biomasa de las hojas se relaciona con el diámetro de las ramas que las sostienen (Nygren *et al.*, 1993). Finalmente, una alta producción normalmente se relaciona con un buen desarrollo foliar. En la vid se ha comprobado la forma como la defoliación de la planta reduce el crecimiento y la producción de biomasa en los frutos (Quereix *et al.*, 2003), al igual que la remoción de

frutos conduce a una reducción de la actividad fotosintética de las hojas debido a un efecto de compensación metabólica interna.

El objetivo de la presente investigación fue determinar las relaciones de tamaño entre algunas estructuras de la planta de arveja y evaluar el comportamiento de tales relaciones en dos ambientes: campo abierto e invernadero. Entre las estructuras evaluadas se incluyeron los folíolos que constituyen la hoja compuesta de la planta arveja, los entrenudos del tallo, las estípulas y las vainas. Con los diferentes ambientes se quiso determinar cuáles relaciones de tamaño variaban alométricamente y, en caso positivo, extraer modelos representativos útiles para evaluar el crecimiento de las plantas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los ensayos experimentales se realizaron en dos centros de investigación: el Centro Agropecuario Marengo (CAM) de la Universidad Nacional de Colombia y el Centro de Investigaciones Tibaitatá de CORPOICA. Ambos se ubican en el km 14 de la carretera Occidente vía Mosquera, latitud norte 4°42', longitud oeste 74°12', a 2.543 m.s.n.m., formación ecológica bosque seco montano bajo. En el CAM se hicieron tres ensayos a campo abierto en lotes de 2 ha, cada uno en diferentes semestres. En Tibaitatá se utilizó un invernadero tipo túnel que, por estar rodeado de otras edificaciones, recibía luz directa del sol entre las 8:30 a.m. y las 4:00 p.m., en el cual se estableció una parcela de 20 m². Bajo la condición de campo abierto la temperatura fue de 14 ± 1,07 °C y la H.R. del 75%, mientras que bajo invernadero fue de 21 ± 2,53 °C y la H.R. del 80%. El agua para el cultivo en el campo provino de las lluvias y del riego por aspersión que se aplicó en épocas secas; para el ensayo bajo invernadero se usó riego por goteo. En todos los casos se utilizó semilla de arveja v. 'Santa Isabel' proveniente de FENALCE (Federación Nacional de Cultivadores de Cereales y Leguminosas). La densidad de siembra en el campo abierto fue de 8 plantas/m², mientras que bajo invernadero, la densidad fue de 12,5 plantas/m².

Los suelos del CAM fueron de textura franco arcillosa y tuvieron en prome-

dio un pH bajo de 5,06 y un contenido de carbono orgánico bajo de 2,89%; en general, se presentaron altos contenidos de elementos, así: contenido de P disponible de 120,14 mg·kg⁻¹ según Bray II, contenido de K disponible de 0,66 cmol(+)-kg⁻¹, contenido de Ca disponible de 10,19 cmol(+)-kg⁻¹, contenido de Mg disponible de cmol(+)-kg⁻¹, contenido de Na disponible de 0,99 cmol(+)-kg⁻¹. El suelo del invernadero de Tibaitatá fue de textura franca y tuvo un pH de 5,80, adecuado para el cultivo de arveja, carbono orgánico de 6,96%, P disponible de 13 mg·kg⁻¹, K disponible de 0,38 cmol(+)-kg⁻¹, Ca disponible de 1,2 cmol(+)-kg⁻¹, Mg disponible de cmol(+)-kg⁻¹, Na disponible de 0,10 cmol(+)-kg⁻¹.

Para el análisis de las relaciones de tamaño se parte de la concepción de la planta como un sistema constituido por unidades simples o fitómeros compuestos por un entrenudo, un nudo, un par de estípulas, la hoja compuesta por un número variable de folíolos y una yema (Bucciarelli *et al.*, 2006). A este nivel se pueden evaluar las relaciones de tamaño entre las partes constituyentes del fitómero. En cada fitómero se tomó la longitud (*L*; cm) de las siguientes estructuras: entrenudo, estípulas por la vena central, peciolo de la hoja, folíolos por la vena central, según su posición en la hoja, raquis de la hoja compuesta, y vainas si estuvieron presentes. A tal fin, al terminar el ciclo de cultivo en todos los ensayos se cosecharon las plantas marcadas sobrevivientes de un total de 64 plantas marcadas por ensayo a campo abierto y 20 plantas del invernadero de Tibaitatá, para evaluar en el tallo principal la longitud de las partes seleccionadas de los fitómeros (hoja, estípula, entrenudo y vaina, si era el caso), descontando los nudos bajos cuyas hojas se perdieron por marchitez.

Para determinar el área foliar y el tamaño relativo de los folíolos en la hoja compuesta, y considerando que el número de folíolos por hoja se modifica con el desarrollo de la planta, se hicieron muestreos destructivos de hojas del último nudo vegetativo en el tallo principal de arveja. En este nudo se encuentran usualmente las hojas de mayor tamaño porque en los nudos siguientes el desarrollo de las vainas compite con el crecimiento de las hojas. Con este fin, en los lotes expe-

rimentales a campo abierto se aplicó un muestreo tipo retícula de 25 x 25 m para un total de 32 puntos de intersección. Se tomaron 20 hojas, una por planta, para cada uno de los puntos en la red de muestreo en las cuales se evaluó el área de cada uno de los folíolos según su posición en la hoja con el escaneo y el análisis de imágenes (Igathinathane *et al.*, 2006).

Para la evaluación final del ciclo del cultivo de los ensayos se realizaron pruebas de correlación entre las variables para el conjunto de datos de todos los ensayos y se aplicó el análisis de componentes principales. Se analizó primero el crecimiento vegetativo en hojas y tallo principal y, posteriormente, se estimó el crecimiento reproductivo de las vainas en relación con hojas y tallos. En cada caso, con los dos primeros componentes se hizo una gráfica de puntos para visualizar el efecto del ambiente en los diferentes ensayos. El análisis de componentes principales en investigación agrícola no sólo permite resumir los efectos multivariados de variables altamente correlacionadas (Hofmann *et al.*, 2001), sino también explorar el comportamiento de la planta con base en nuevas variables independientes que combinan las variables originales y reflejan de alguna manera la forma como la planta expresa sus propiedades. Algunos ensayos no concluyeron exitosamente con datos de producción a causa de condiciones climáticas adversas, el número de ambientes para los datos del desarrollo de fitómeros reproductivos se redujo a la fase vegetativa.

Para la predicción del área foliar de las hojas con base en el tamaño de una de las partes del fitómero, se aplicaron modelos de regresión y ajuste por mínimos cuadrados. Aunque se probaron diferentes modelos, sólo se presentan aquellos que arrojaron mejor resultado en cuanto a precisión y sencillez. En general, todos los análisis estadísticos se aplicaron utilizando el paquete SAS®, versión 9.1.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A continuación se presentan los resultados del análisis del tamaño de las partes constitutivas de los fitómeros, según se trate de fitómeros vegetativos (cuyo

nudo sólo puede formar una rama) o reproductivos (cuyo nudo posee una yema que se desarrolla para formar una o dos vainas).

Análisis del crecimiento de fitómeros vegetativos

El resultado de la aplicación del análisis de componentes principales sobre la matriz de correlación entre las variables de crecimiento de las estructuras vegetativas (tallo, estípulas, hojas) muestra un primer componente de crecimiento general en el cual todas las partes vegetativas aumentan de tamaño de manera conjunta y proporcionalmente (Tabla 1). Con este componente se explica un 80% del crecimiento estructural. En un segundo componente se observa la diferencia entre el crecimiento del tallo (o entrenudo) con el de las estructuras foliares y las estípulas. Este componente se denominará aquí 'crecimiento longitudinal relativo del tallo'. Aunque este componente sólo explica un 10% de la variabilidad total, resulta determinante para explicar la respuesta de la planta en diferentes ambientes, como se puede apreciar en la Figura 1 en la que se observa que el crecimiento longitudinal relativo del tallo predomina sobre el desarrollo foliar en el ensayo bajo invernadero. El tercer componente está asociado con la morfología de las estructuras de la planta, y se refiere a la relación entre el crecimiento laminar fotosintético y tubular de las estructuras de soporte de la hoja, con lo cual se explica un 4,9% de la variación total.

Con el segundo componente principal del crecimiento vegetativo se explica cómo el tallo de la planta de arveja bajo el invernadero se alarga en busca de una mejor ubicación de las láminas foliares. En particular, este invernadero recibe sombra por las edificaciones cercanas del Centro de Investigación, por lo cual la luz directa puede llegar sólo desde las 8:30 a.m. hasta las 4 p.m. Además, la densidad de siembra del cultivo fue más alta que a campo abierto. El sombreado de las plantas, ya sea por causas externas o por el mismo autosombreado que ocurre entre las plantas de un cultivo, afecta la relación de rojo-rojo lejano (R-FR) en el espectro de luz y produce el síndrome de 'evitación a la sombra', uno de cuyos síntomas es la elongación del tallo (Libenson *et al.*, 2002).

Tabla 1. Promedios, desviación estándar (SD) y coeficientes de los tres primeros componentes principales para las variables de longitud de estructuras vegetativas de la planta de arveja (n= 365) con sus respectivos valores propios por componente y porcentaje de la variación total explicada para el conjunto de variables analizadas.

Estructura	Longitud promedio (cm)	SD (cm)	Componentes principales		
			1	2	3
Entrenudo	8,2750	2,7155	0,3069	0,9481	0,0050
Estípulas	6,4838	1,5860	0,4284	-0,1068	-0,4086
Pecíolo	6,4029	1,7737	0,4310	-0,1003	0,3713
Primer par foliar	4,3256	1,1800	0,4297	-0,2076	-0,1525
Raquis	4,2513	1,2223	0,4134	-0,1480	0,6730
Segundo par foliar	3,5371	0,9510	0,4255	-0,1214	-0,4681
Valor propio por componente			4,8554	0,6029	0,2932
% de varianza total			80,9200	10,0500	4,8900
% acumulado de varianza total			80,9200	90,9700	95,8600

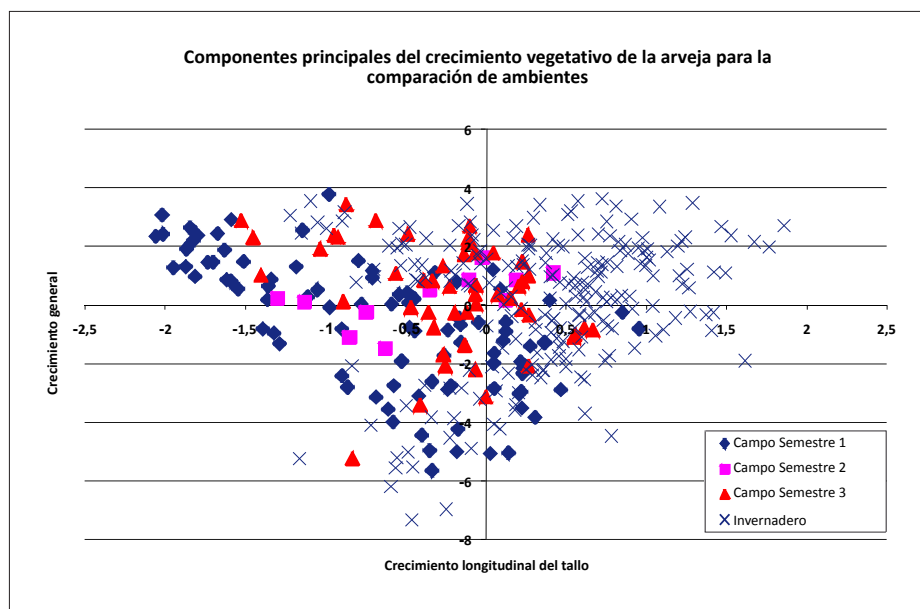


Figura 1. Distribución de valores para los dos primeros componentes principales del crecimiento vegetativo de los fitómeros de la planta de arveja (primer componente en el eje Y) en cuatro ambientes de trópico alto andino diferentes.

En general, la respuesta fisiológica de la planta a la calidad de la luz está mediada por fitocromos y se considera una forma de plasticidad fenotípica adaptativa (Silvertown, 1998). La familia fotorreceptora de los fitocromos permite que la planta perciba la relación R-FR, cuyo valor disminuye cuando la luz pasa a través del dosel de las plantas (Weinig, 2002). La planta puede responder a la calidad de luz en la relación R-FR independientemente del nivel de radiación fotosintéticamente activa (Libenson *et al.*, 2002). Este es un fenómeno fisiológico que afecta diferentes especies de plantas, ya sean leñosas o herbáceas.

El síndrome de evitación a la sombra se presenta también por autosombreado

cuando los cultivos se siembran a densidades altas. Hansen y Krueger (1973) observaron que las densidades altas de población de alfalfa indujeron tallos más delgados, disminuyeron el peso de la raíz y la corona, y aumentaron la caída de hojas debido al autosombreado. El adelgazamiento del tallo por efecto de la alta densidad poblacional en alfalfa también fue observado por Volenec, Cherney y Johnson (1987), junto con una reducción en el número de nudos por tallo.

Como se deduce, el síndrome de evitación a la sombra obliga a la planta a destinar una mayor proporción de fotosintetizados para el desarrollo del tallo respecto de las ramas y el follaje (Ilomaki *et al.*, 2003). Maliakal *et al.* (1999) observaron en *Impatiens capensis* que el aumento en la elongación del tallo por apiñamiento

afectó negativamente la asignación de asimilados a las hojas y la raíz.

Para entender la plasticidad fenotípica de las estructuras, es importante distinguir las relaciones que están determinadas por el ambiente, de aquellas que permanecen prácticamente constantes a través de un amplio rango de condiciones ambientales (Ilomaki *et al.*, 2003). Mientras que la relación de tamaño entre el tallo y las láminas foliares muestra plasticidad fenotípica, los resultados indican que el tamaño de las láminas foliares (foliolos y las estípulas) se relacionan de manera consistente en un mismo fitómero, tanto entre sí mismas, como con las estructuras de soporte asociadas (peciolo y raquis), lo cual indica baja plasticidad en este sentido.

Las relaciones de tamaño entre las partes de la hoja y la estípula, que muestran poca plasticidad fenotípica, se pueden utilizar en la práctica para hacer estimaciones del área foliar por nudo con base en el tamaño de una de las partes de fitómero. De acuerdo con la Tabla 2, los valores más altos de correlación se presentan entre la longitud del peciolo, primer y segundo par foliar y longitud del raquis correspondiente.

A pesar de las diferencias en elongación de los entrenudos del tallo debidas al ambiente, las relaciones alométricas en las dimensiones de las hojas, especialmente en cuanto a las láminas foliares, se mantienen sin importar la evolución del número de foliolos por hoja a través del desarrollo de la planta, o los diferentes sitios experimentales. Al parecer, existen dos fenómenos fisiológicos diferentes para explicar la elongación de las estructuras de soporte (tallo y peciolo) en la formación de las láminas foliares, como se ha observado en *Arabidopsis thaliana*, en cuanto que la expansión foliar se asocia con la endoreplicación, mientras que la elongación de los peciolo no (Tsukaya, 2005).

En forma similar, incluso en árboles, se ha observado que la corona tiende a conservar sus proporciones alométricas, aún cuando las condiciones de competencia por luz puedan hacer variar la altura de la corona y el grosor del tallo. Ilomaki *et al.* (2003) observaron que una mayor den-

Tabla 2. Estadísticas descriptivas (promedio y desviación estándar, SD) y correlación lineal simple de la longitud de algunas estructuras que componen el fitómero de la planta de arveja.

Longitud de la estructura	Promedio	SD	Entrenudo	Estípula	Peciolo	1er par foliar	Raquis 1	2o par foliar	Raquis 2	3er par foliar
Entrenudo	9,6297	2,4518								
Estípula	6,7062	1,5003	0,7715							
Peciolo	6,5873	1,5980	0,7572	0,8560						
1er par foliar	4,3254	1,0348	0,7677	0,9375	0,8730					
Raquis 1/2	4,1546	0,9886	0,7845	0,8394	0,9582	0,8713				
2o par foliar	3,6735	0,9172	0,7132	0,9015	0,8595	0,9438	0,8733			
Raquis 2/2	4,1978	1,0633	0,6449	0,7281	0,7575	0,7327	0,7466	0,7135		
3er par foliar	3,1978	0,8372	0,5309	0,7782	0,6816	0,7628	0,6335	0,7429	0,8359	
Vaina	5,1876	1,6127	0,2178	0,4947	0,4660	0,5079	0,4721	0,5760	0,3809	0,4449

sidad de plantas de abedul (*Betula pendula* L.) que se asocia con mayor competencia por luz, conduce a una disminución del grosor del tallo en relación con la altura de la planta, lo cual conduce a un aumento en la altura de la base de la corona. A pesar de la elongación del tallo bajo estas circunstancias, la forma de la corona conserva sus relaciones alométricas internas.

Esta característica se puede explotar favorablemente para estimar el área de la hoja. Sin embargo, como el número de foliolos por hoja es una característica variable a lo largo del desarrollo de la planta, se propusieron modelos independientes para cada caso. Como mínimo se puede tomar una única medida a efectos del cálculo del área foliar, se propone que ésta sea la longitud del primer par foliar, lo que permite obtener una mejor aproximación que otras partes del fitómero al mismo costo de evaluación. Con esta longitud se puede estimar directamente el área del primer par foliar e indirectamente el área de los foliolos restantes cuando es el caso. Con la longitud L de un foliolo (cm) se logra una aproximación del área S (cm²) utilizando la relación descrita por Galindo y Clavijo (2007), para plantas de arveja variedad Santa Isabel bajo condiciones de la Sabana de Bogotá, de modo que $S = 0,366 L^2$.

En general, el área del primer par foliar se correlaciona con el área de los demás foliolos de la hoja para cada tamaño de

hoja con diferente número de foliolos (3, 4, 5 ó 6). Esta aproximación mostró resultados favorables cuando se trabajaron los modelos de predicción del área foliar por regresión (Tabla 3, Figura 2). De estos modelos se deduce que si la hoja presenta tres foliolos, el área del tercer foliolo equivale a 40,63% del área del primer par foliar. Si la hoja presenta cuatro foliolos, el segundo par de foliolos representa 71,03% del área del primer par foliar, y así en adelante. A partir del cuarto par, cada nuevo foliolo aporta un 30% adicional de área respecto al primer par foliar (Figura 3).

Según la Tabla 2 la longitud de la estípula se puede predecir a partir de la longitud del peciolo o la longitud del primer par foliar para los fitómeros reproductivos de acuerdo con el alto coeficiente de correlación, aunque una aproximación para todo el ciclo de crecimiento requiere una evaluación por separado de las estípulas y las hojas, especialmente por las diferencias de crecimiento de estas estructuras al comienzo del ciclo vegetativo, tal como lo mencionan Galindo y Clavijo (2007).

La relación entre el área de las hojas y la longitud de los entrenudos se ilustra en la Figura 4. Mientras que el área de las hojas no arrojó diferencias significativas por efecto del ensayo (24,5 cm² en promedio por hoja, $P=0,0819$), las diferencias en longitud de entrenudo si lo fueron ($P<0,0001$), con un promedio máximo bajo

Tabla 3. Modelos lineales de predicción del área foliar de la hoja de arveja según el número de foliolos en función del área del primer par foliar.

Número de foliolos	n	Modelo A=área de la hoja P=área del primer par foliar	Error del coeficiente b	P> t Ho: b=0	Error del modelo	Coefficiente de determinación
3	52	A = 1,4063 P	0,0077	<,0001	1,0072	0,9985
4	879	A = 1,7103 P	0,0041	<,0001	2,4625	0,9949
5	109	A = 1,9768 P	0,0134	<,0001	2,9172	0,9951
6	240	A = 2,3307 P	0,0152	<,0001	4,7851	0,9899

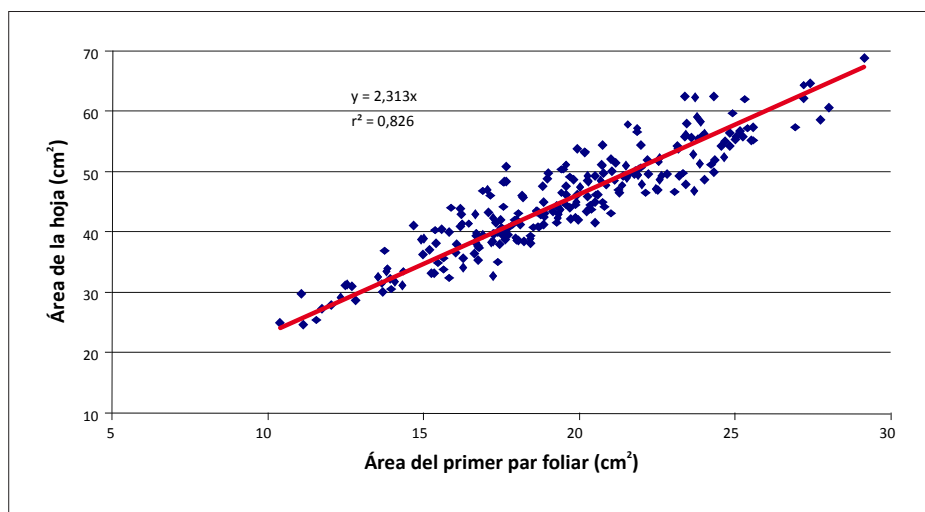


Figura 2. Funciones predictivas del área de la hoja con base en el área del primer par foliar y el número total de foliolos constituyentes: a) tres foliolos, b) cuatro foliolos, c) cinco foliolos, d) seis foliolos.

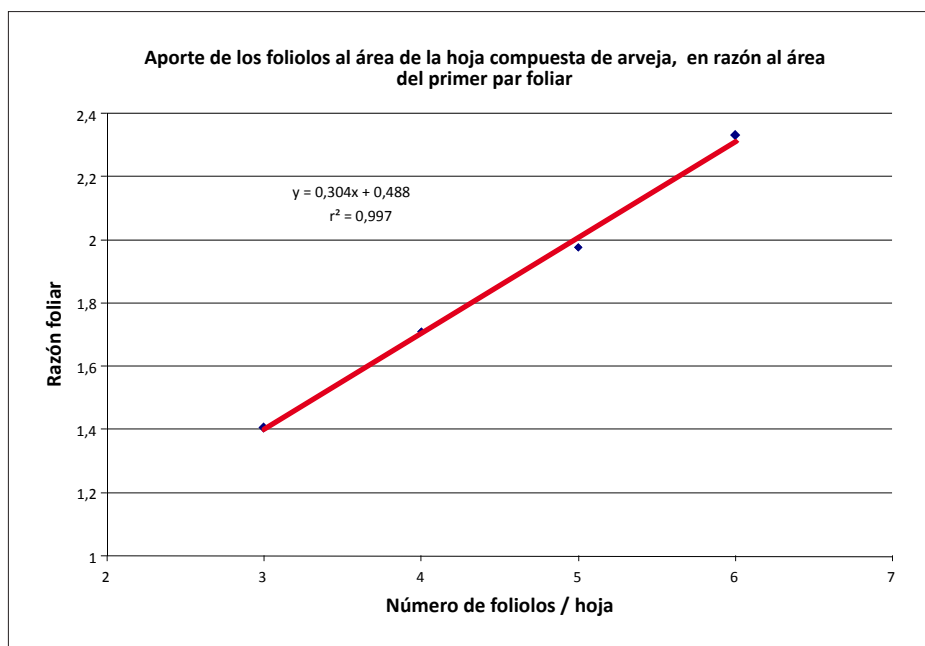


Figura 3. Razón del área foliar total respecto del área del primer par foliar según el número de foliolos totales por hoja. Cada nuevo foliolo aporta un 30,4% de área respecto al área del primer par foliar.

condiciones de invernadero de 9,33 cm, que corresponde a 1,55 veces la longitud observada a campo abierto en el lote 8 (6,03 cm). Dicho de otro modo, se puede apreciar que para una longitud de entrenudo de 6 cm, por ejemplo, el área de las hojas tiende a ser mayor en las plantas del lote 8 respecto a las plantas del invernadero.

Además de las funciones básicas que se le atribuyen al tallo como estructura para el soporte y espaciamento de las

hojas (Li *et al.*, 2006), debe añadirse la de proveer a las hojas la mejor ubicación de acuerdo con la luminosidad del ambiente y los recursos disponibles para el crecimiento, como se deduce del síndrome de evitación de la sombra.

Componentes principales para los nudos reproductivos

Cuando se incluye en el análisis de componentes principales los fitómeros con nudos reproductivos de la planta de arveja (Tabla 4), el primer componente de

nuevo refleja el crecimiento longitudinal de los fitómeros en todas sus partes constituyentes armónicamente, lo cual representa un 80% de la variación total observada; no obstante, el segundo componente se centra en la diferencia entre la longitud de la vaina y del entrenudo. Este segundo componente explica un 10% de la variación total y se puede denominar de crecimiento relativo de la vaina respecto al tallo. El tercer componente aporta un 4,7% a la variación total y se refiere a la diferencia del desarrollo del entrenudo y la vaina con respecto al desarrollo de las estructuras foliares.

Con el segundo componente principal se explica como la planta reacciona a diferentes condiciones del medio ambiente, como las que ocurrieron en el lote 8 a campo abierto y en el invernadero. En la Figura 5 se observa que para una misma longitud de entrenudo, ocurrieron diferencias importantes en la longitud de la vaina del mismo fitómero por efecto del ambiente (prueba F del análisis de varianzas con $P < 0,001$). A manera de ejemplo, para un entrenudo de 8 cm de longitud las vainas en plantas a campo abierto fueron 1,79 veces más largas respecto a las plantas bajo invernadero. Aunque bajo la condición de invernadero se aprecia una relación directa entre la longitud del entrenudo y el tamaño de la vaina, el alargamiento de los entrenudos no fue suficiente para alcanzar el potencial de la planta que se observó bajo la condición de campo abierto.

El rango de valores de la longitud de entrenudos también es mucho más amplio bajo la condición de invernadero respecto a la condición de campo abierto, lo cual es también una medida de la plasticidad de la planta para responder a la reducción de la luminosidad.

Estos resultados se pueden explicar a la luz de los modelos de equilibrio funcional, según los cuales la planta desarrolla más los órganos que requiere para obtener el elemento indispensable que más escasea en el ambiente. Li *et al.* (2006) observaron que las plantas de trigo cultivadas en una condición de humedad reducida en el suelo desarrollaron más raíces que las plantas que no sufrieron estrés por agua, proporcionalmente res-

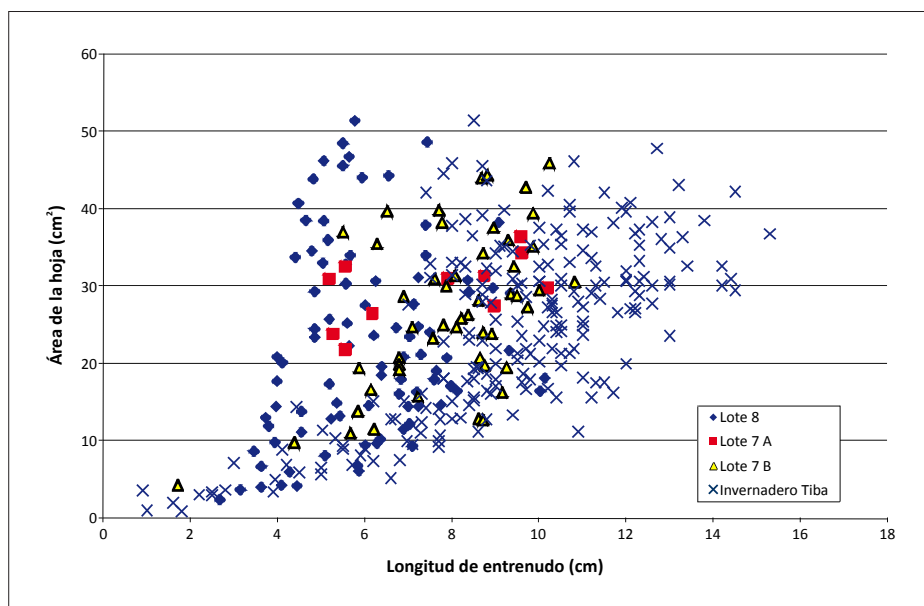


Figura 4. Distribución de valores de área foliar de las hojas en relación con la longitud de los entrenudos del fitómero correspondiente de arveja.

Tabla 4. Coeficientes de los tres primeros componentes principales para las variables de tamaño en longitud de estructuras reproductivas de la planta de arveja (n=274), valores propios por componente y porcentaje de la variación total explicada para el conjunto de variables analizadas.

Estructura	Promedio (cm)	D.E. (cm)	Componentes principales		
			1	2	3
Entrenudo	8,9787	2,6120	0,3435	-0,4420	0,7945
Estípula	6,4372	1,5414	0,3989	-0,0414	-0,0427
Pecíolo	6,3640	1,7332	0,3999	-0,1313	-0,2311
1er par foliar	4,2686	1,1625	0,4040	-0,0332	-0,2391
Raquis	4,2304	1,1709	0,3904	-0,0997	-0,4016
2º par foliar	3,4895	0,9393	0,3999	0,0331	-0,0028
Vaina	5,0513	1,4517	0,2955	0,8795	0,3083
Valor propio	5,6059	0,6054	0,3314		
% de varianza explicada	80,0800	8,6500	4,7300		
% acumulado de varianza explicada	80,0800	88,7300	93,4600		

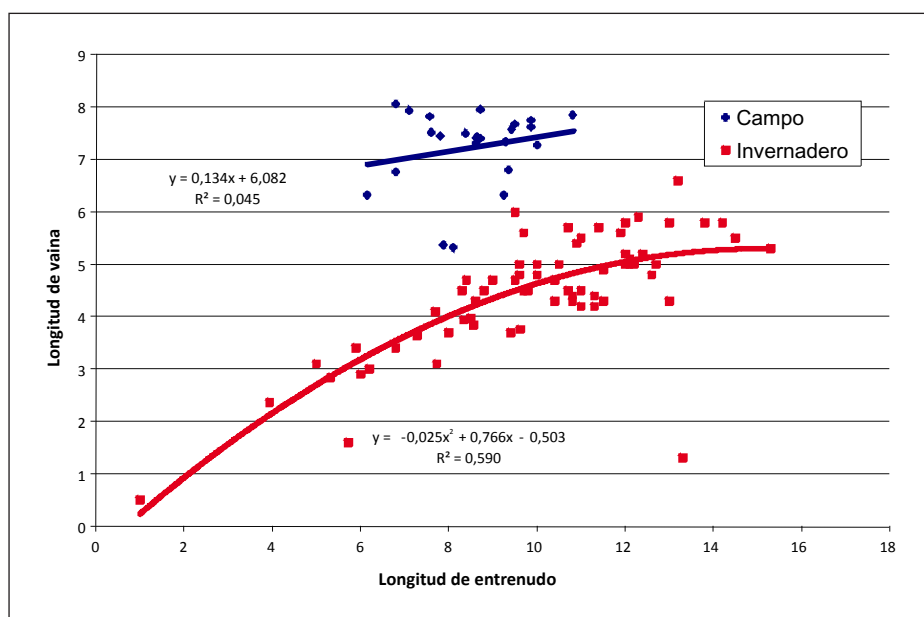


Figura 5. Relación entre el crecimiento en longitud de la vaina y el largo de los entrenudos de los fitómeros de la planta de arveja, en dos condiciones ambientales: campo abierto e invernadero.

pecto a la biomasa de la parte aérea. Sin embargo, el crecimiento total en biomasa de las plantas sin estrés fue superior al de las plantas con déficit hídrico. Esto significa que la estrategia de la planta no resolvió completamente la limitante existente con el cambio en la distribución de asimilados para el crecimiento de los distintos órganos, aunque hizo un aporte importante a su solución.

Relación de la longitud de la vaina y la formación de granos

La longitud de la vaina presentó diferencias significativas entre los diferentes ciclos del cultivo, lo cual se debe a la variabilidad de las condiciones ambientales. Los ensayos a campo abierto en el lote 7 muestran que la condición ambiental fue la más favorable, comparada con la que se presentó en el lote 8 o bajo invernadero en Tibaitatá.

La condición desfavorable del lote 8 se debió al exceso de humedad del suelo en la etapa temprana del desarrollo del cultivo. En cambio, la condición desfavorable en el invernadero de Tibaitatá ocurrió por la reducción de la luminosidad respecto al campo abierto (por lo menos 3 horas menos de luz directa) y a la aparición de daños severos por *Ascochyta* sp. al final del ciclo de cultivo, con una severidad alrededor del 30% del área foliar afectada.

De acuerdo con la longitud de la vaina la planta desarrolla un número de óvulos guardando un espaciamiento necesario para el desarrollo posterior de los granos. Este espaciamiento se define según el crecimiento potencial de los granos, aunque posteriormente algunos óvulos pueden abortar. El tamaño promedio de los granos sobre una muestra de 80 unidades fue de $1,0700 \pm 0,0088$ cm de diámetro.

En la Figura 6 se observa que la longitud de la vaina y el número de óvulos por vaina guarda exactamente la misma relación de distanciamiento de acuerdo con el tamaño final del grano, aunque el coeficiente de determinación es bajo, pero el coeficiente de correlación es significativamente diferente de cero ($r=0,40$, $P<0,05$). El número de granos abortados correspondió al 32,7% del total de óvulos, pero el tamaño de la vaina con el distanciamiento entre óvulos ya estaba definido con anterioridad.

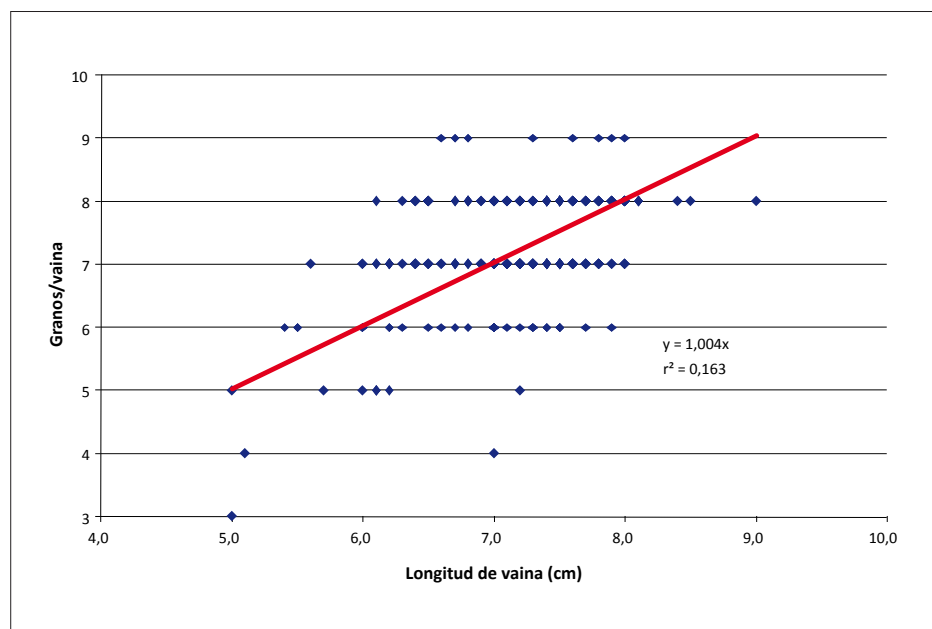


Figura 6. Función de predicción del número de óvulos totales en función de la longitud de la vaina de arveja.

Ney *et al.* (1993) definen tres eventos clave en el desarrollo del grano de arveja: la fertilización, la terminación de la fase abortiva de la semilla, la cual corresponde tanto al final de la división celular como al comienzo de la acumulación de reservas en el grano, y la madurez fisiológica. Durante la fase susceptible al aborto, la vaina se elonga para dejar el espacio necesario para el futuro desarrollo de los posibles granos.

CONCLUSIONES

El análisis de componentes principales permite separar el crecimiento general de los fitómeros de la planta de arveja, de algunas relaciones de tamaño entre las partes constitutivas del fitómero que reflejan la plasticidad fenotípica de la planta para responder a condiciones diferentes del ambiente que afectan el desarrollo vegetal.

Entre las partes de una misma hoja se observaron relaciones de isometría, con lo cual se pudieron establecer modelos predictivos del área foliar con base en dos variables: el área del primer par foliar y el número total de foliolos.

Bajo la condición de invernadero, con limitaciones de luz directa y mayor densidad de cultivo, la elongación de los entrenudos fue más que proporcional a la esperada de acuerdo con el tamaño de

las hojas respectivas, comparada con la observada a campo abierto.

Bajo la condición de campo abierto, las plantas desarrollaron vainas de mayor longitud respecto a las plantas bajo invernadero. Bajo la condición de invernadero, la longitud de las vainas fue mayor cuando el fitómero correspondiente presentó una mayor elongación del entrenudo, pero no alcanzó el tamaño logrado por las plantas a condición de campo abierto.

En general, para cualquier condición, la longitud de la vaina se correlacionó positivamente con el número de granos, que es un componente del rendimiento de los cultivos.

Estos resultados son útiles para justificar el análisis por separado de las estructuras como las hojas, tallos, estípulas y vainas, como las partes constitutivas de la parte aérea de las plantas de arveja, y explicar la forma como la planta distribuye los asimilados frente a condiciones limitadas de luz para favorecer un mayor desarrollo de los entrenudos del tallo a costa de un menor tamaño de hojas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo brindado por el profesor Fabio R. Leyva B. para el desarrollo de esta investigación dentro de

sus proyectos con la Universidad Nacional de Colombia y COLCIENCIAS. También la colaboración de la ingeniera agrónoma Jeannette Amparo Español para la evaluación de los ensayos de campo.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Agren, G. y O. Franklin, 2003. Root:shoot ratios, optimization and nitrogen productivity. *Ann. Bot.* 92: 795-800.
- Agronet, 2007. Producción nacional por producto: Arveja. En: <http://www.agronet.gov.co/>; consulta: julio de 2007.
- Bucciarelli, B., J. Hanan, D. Palmquist y C.P. Vance, 2006. A standardized method for analysis of *Medicago truncatula* phenotypic development. *Plant Phys.* 142: 207-219.
- Enquist, B., 2002. Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Phys.* 2: 1045-1064.
- Fioranim, F., G. Beemster, L. Bultynck y H. Lambers. 2000. Can meristematic activity determine variation in leaf size and elongation rate among four *Poa* species? A kinematic study. *Plant Phys.* 124: 845-855.
- Galindo, R. y J. Clavijo. 2007. Modelos alométricos para estimar el área de los foliolos de arveja. *Revista Corpoica* 8(1). *En prensa*.
- Hansen, L.H. y C.R. Krueger. 1973. Effect of establishment method, variety, and seeding rate on the production and quality of alfalfa under dryland and irrigation. *Agron. J.* 65: 755-759.
- Hofmann, R.W., B.D. Campbell, D.W. Fountain, B.R. Jordan, D.H. Greer, D.Y. Hunt & C.L. Hunt. 2001. Multivariate analysis of intraspecific responses to UV-B radiation in white clover (*Trifolium repens* L.). *Plant, Cell Environ.* 24: 917-927.
- Hu, Y. y N.H. Chua, 2003. The Arabidopsis auxin-inducible gene *ARGOS* controls lateral organ size. *Plant Cell* 15: 1951-1961.
- Igathinathane, C., V.S. Prakash, U. Padma, G. Ravi y A.R. Womac. 2006. Interactive computer software development for leaf area measurement. *Comp. Elec. Agric.* 51: 1-16.
- Ilomaki, S., E. Nikinmaa y A. Makela, 2003. Crown rise due to competition drives biomass allocation in silver birch. *Can. J. For. Res.* 33: 2395.
- Li, L., Q. Yu, Y. Zheng, J. Wang, Q. Fang. 2006. Simulation the response of photosynthetic partitioning during vegetative growth in winter wheat to environmental factors. *Field Crops Research* 96: 133-141.
- Libenson, S., V. Rodríguez, M. López, R. Sánchez y J. Casal, 2002. Low red to far-red ra-

- tios reaching the stem reduce grain yield in sunflower. *Crop Science* 42: 1180-1185.
- Maliakal, S.K., K. McDonnell, S.A. Dudley y J. Schmitt, 1999. Effects of red to far-red ratio and plant density on biomass allocation and gas exchange in *Impatiens capensis*. *Int. J. Plant Sci.* 160: 723-733.
- Ney B., C. Duthion y E. Fontaine. 1993. Timing of reproductive abortions in relation to cell division, water content, and growth of pea seeds. *Crop Science* 33: 267-70.
- Nygren, P., S. Rebottaro y R. Chavarría, 1993. Application of the pipe model theory to non-destructive estimation of leaf biomass and leaf area of pruned agroforestry trees. *Agroforestry Systems* 23: 63 - 77. En : <http://www.mm.helsinki.fi/tropic/Text/CNdynpru.html>; consulta: mayo de 2007.
- Piper, J.K. 1992. Size structure and seed yield over 4 years in an experimental *Cassia marilandica* (Leguminosae) population. *Can. J. Bot.* 70:1324-1330.
- Quereix, A., R.C. Dewar, J.P. Gaudillere, S. Dayau y C. Valancogne. 2001. Sink feedback regulation of photosynthesis in vines: measurement and a model. *J. Exp. Bot.* 52: 2313-2322.
- Silvertown, J. 1998. Plant phenotypic plasticity and non-cognitive behaviour. *Trends Ecol. Evol.* 13: 255-256.
- Thornley, J.H., 1998. Modelling shoot:root relations: the only way forward?. *Ann. Bot.* 81:165-171.
- Tsukaya, H. 2005. Leaf shape: genetic controls and environmental factors. *Int. J. Devel. Biol.* 49: 547-555.
- Volenc, J.J., J.H. Cherney y K.D. Johnson, 1987. Yield components, plant morphology, and forage quality of alfalfa as influenced by plant population. *Crop Science* 27: 321-326.
- Weinig, C. 2002. Phytochrome photoreceptors mediate plasticity to light quality in flowers of the Brassicaceae. *Am. J. Bot.* 89: 230-235.