



**COLEGIO DE POSTGRADUADOS**

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

**CAMPUS MONTECILLO**

POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD  
FRUTICULTURA

GRAVITROPISMO EN INFLORESCENCIAS DE PERRITO  
(*Antirrhinum majus* L.)

**GRISELDA MAKI DÍAZ**

**TESIS**

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL PARA  
OBTENER EL GRADO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS**

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

2009

La presente tesis titulada: “**Gravitropismo en inflorescencias de perrito (*Antirrhinum majus* L.)**”, realizada por la alumna **Griselda Maki Díaz**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS

RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD  
FRUTICULTURA

CONSEJO PARTICULAR

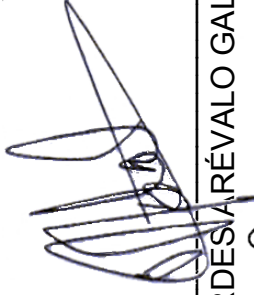
CONSEJERO:



\_\_\_\_\_  
DRA. CECILIA B. PEÑA VALDIVIA

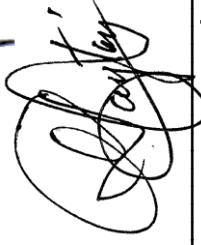
ASESOR:

\_\_\_\_\_  
DR. JORGE ANTONIO GUTIÉRREZ ESPINOSA



ASESOR:

\_\_\_\_\_  
DRA. MARÍA DE LOURDES ARÉVALO GALARZA



ASESOR:

\_\_\_\_\_  
M.C. ARACELY GAYTÁN ACUÑA

Montecillo, Texcoco, México, 17 de noviembre de 2009

## **AGRADECIMIENTOS**

A Dios por permitirme la dicha de alcanzar una meta más y por las bendiciones brindadas en toda mi vida.

Al Colegio de Postgraduados por brindarme la oportunidad de continuar con mi formación profesional.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento para realizar mis estudios de Maestría.

Al Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología (COMECYT) por los recursos brindados para la conclusión de la presente.

A la Dra. Cecilia Peña Valdivia por el empeño y dedicación con que me apoyo en todo momento, por su sincero interés y entrega en la realización de este trabajo, por sus consejos, por su actitud incondicional y siempre gentil, por su paciencia y comprensión infinitas. Por ser una gran persona y una profesora excepcional.

Al Dr. Jorge Antonio Gutiérrez Espinosa por todas las atenciones y el apoyo que me ha brindado, por su muy amable ayuda con todo el manejo del invernadero, por su dedicación y entrega en la planeación y en el desarrollo del proyecto.

A la Dra. Lourdes Areválo Galarza por brindarme siempre su apoyo, por su amable y valiosa ayuda en la realización de los experimentos, por su comprensión y compromiso, por todo el tiempo y esfuerzo dedicado para lograr la culminación de este proyecto.

A la M.C. Araceli Gaytán Acuña por su cordial colaboración en el cuidado de la plantación, por sus amables consejos y aportaciones y por su apoyo incondicional brindado en todo momento.

Al señor Arturo por su valiosa ayuda y facilidades brindadas en el laboratorio y a la M.C. Cecilia por su atento apoyo en la utilización del cromatógrafo.

## **DEDICATORIA**

Con profunda admiración y respeto para mis amados padres Marco Antonio y Alejandra quienes con su cariño siempre han sido el motivo que me inspira para alcanzar mis logros.

A mis hermanos Miriam y Marco, por la compañía, cariño y apoyo que me brindan en todo momento y llevar toda una vida siendo mis mejores amigos.

A Sinuhé con mucho cariño, por su simpatía, su inteligencia y los momentos bellos con que ha alegrado a nuestra familia.

A José Antonio por ser mi compañero, mi amigo y mi apoyo en todo momento, por el inmenso amor que me has brindado tan incondicionalmente durante todos estos años y por lograr juntos una nueva meta.

## CONTENIDO

<b>I. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
<b>II. REVISIÓN DE LITERATURA.....</b>	<b>3</b>
2.1. Importancia de la producción comercial de ornamentales.....	3
2.1.1. Producción de <i>Antirrhinum majus</i> L. como flor de corte.....	6
2.2. Tropismos.....	7
2.2.1. Gravitropismo.....	8
2.2.2. Gravitropismo en <i>Antirrhinum majus</i> .....	10
2.2.3. Gravitropismo y reguladores del crecimiento vegetal.....	12
2.3. Manejo postcosecha.....	13
2.4. Hormonas y reguladores del crecimiento.....	15
2.4.1. Auxinas.....	16
2.4.2. Etileno.....	17
<b>III. MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>18</b>
3.1. Localización experimental.....	18
3.2. Material vegetal.....	18
3.3. Cultivo en invernadero y características de las plantas.....	18
3.4. Siembra y trasplante.....	19
3.5. Manejo y cultivo en el invernadero.....	20
3.6. Cosecha.....	21
3.7. Variables evaluadas.....	21
3.8. Diseño experimental y análisis de resultados.....	31

<b>IV. RESULTADOS</b> .....	33
4.1. Evaluación del geotropismo (reacción gravitrópica) en los tallos con diferente desarrollo cultivar Potomac White Ivory.....	33
4.1.1. Número de botones y flores.....	33
4.1.2. Longitud y diámetro de las inflorescencias.....	34
4.1.3. Magnitud de la reacción gravitrópica negativa (ángulo de flexión) en dependencia de la etapa fenológica.....	36
4.2. Determinación de las dosis de reguladores del crecimiento para mitigar el geotropismo negativo de los tallos en antesis (etapa 4), cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory.....	39
4.2.1. Magnitud del ángulo de flexión.....	39
4.3. Efecto de los reguladores del crecimiento en la mitigación del geotropismo negativo y su relación con el diámetro del tallo, número de flores en antesis por inflorescencia y vida en florero de los cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory.....	42
4.3.1. Diámetro del tallo y flores en antesis.....	42
4.3.2. Efecto de reguladores del crecimiento en la magnitud del ángulo de flexión.....	43
4.3.3. Vida en florero.....	45
4.3.4. Biomasa húmeda en relación con la vida en florero.....	49
4.4. Evaluación de los efectos de los reguladores del crecimiento en la mitigación del geotropismo negativo y vida en florero de los cultivares Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory.....	51
4.4.1. Magnitud del ángulo de flexión.....	51
4.4.2. Vida en florero.....	55
4.4.3. Biomasa húmeda en relación con la vida en florero.....	60

4.4.4. Agua transpirada.....	63
4.4.5. Resistencia al corte (dureza o firmeza de los tallos durante la vida en florero).....	65
4.4.6. Contenido relativo de agua (CRA).....	72
4.5. Evaluación de los efectos de los reguladores del crecimiento en tallos de origen comercial.....	74
4.5.1. Magnitud del ángulo de flexión.....	74
4.5.2. Vida en florero.....	76
4.5.3. Biomasa húmeda en relación con la vida en florero.....	80
4.5.4. Agua transpirada.....	82
4.5.5. Tasa respiratoria.....	84
4.5.6. Etileno.....	88
4.5.7. Daño en las membranas celulares durante la vida en florero.....	89
4.5.8. Índice de daño (en las membranas) durante la vida en florero.....	95
<b>V. DISCUSIÓN.....</b>	<b>97</b>
<b>VI. CONCLUSIONES.....</b>	<b>115</b>
<b>VII. LITERATURA CITADA.....</b>	<b>116</b>

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1.	Clasificación comercial de cultivares de perrito ( <i>Antirrhinum majus</i> L.) en dependencia del fotoperiodo y su respuesta a luz y temperatura.....	6
Cuadro 2.	Estándares de calidad señalados por la Asociación de Floristas Americanos para la comercialización de tallos de perrito ( <i>Antirrhinum majus</i> L.).....	7
Cuadro 3.	Experimentos realizados y variables utilizadas para evaluar el geotropismo negativo natural y su inhibición por reguladores del crecimiento en tallos de perrito <i>Antirrhinum majus</i> L.....	22
Cuadro 4.	Tasa de flexión de los tallos en etapa reproductiva de los cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory, en un período de 8 horas, con y sin aplicación de AOA y TIBA.....	41



## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Tallo con inflorescencia de perrito ( <i>Antirrhinum majus</i> L.).....	5
Figura 2.	Representación del gravitropismo negativo de una estructura vegetal.....	15
Figura 3.	Cultivares de <i>Antirrhinum majus</i> L. utilizados para la evaluación de gravitropismo, multiplicados en invernadero en verano y otoño de 2007 y otoño de 2008.....	18
Figura 4.	Emergencia de plántulas de <i>Antirrhinum majus</i> L. a partir de semillas en semilleros con sustrato comercial.....	19
Figura 5.	Plántulas de <i>Antirrhinum majus</i> L. trasplantadas a macetas.....	20
Figura 6.	Evaluación de la magnitud del ángulo de flexión.....	26
Figura 7.	Cromatograma del estándar de CO <sub>2</sub> .....	28
Figura 8.	Cromatograma del estándar de etileno.....	29
Figura 9.	Número de botones florales y flores abiertas de <i>Antirrhinum majus</i> L. cv. Potomac White Ivory, en cuatro etapas del desarrollo.....	34
Figura 10.	Longitud y diámetro de las inflorescencias de <i>Antirrhinum majus</i> L. cv. Potomac White Ivory, en cuatro etapas del desarrollo.....	35
Figura 11.	Biomasa seca promedio de los tallos de <i>Antirrhinum majus</i> L. cv. Potomac White Ivory en cuatro etapas del desarrollo y diámetro de los mismos tallos en su base, zona central y apical.....	36
Figura 12.	Reacción gravitropica negativa (ángulo de flexión) del ápice de tallos de <i>Antirrhinum majus</i> L. cv. Potomac White Ivory, después de ser colocados en posición horizontal, en cuatro etapas fenológicas.....	38
Figura 13.	Efecto de los ácidos aminoociacético (AOA) y 2, 3, 5-triiodobenzoico (TIBA) en el gravitropismo negativo de las inflorescencias de <i>Antirrhinum majus</i> L. Cultivares Potomac Royal y	

Potomac White Ivory.....	40
Figura 14. Diámetro de tres zonas de los tallos de dos cultivares de <i>Antirrhinum majus</i> L. con 75 % de flores en antesis en la inflorescencia.....	42
Figura 15. Flores en antesis en la inflorescencia de cultivares de <i>Antirrhinum majus</i> L. al momento de la cosecha.....	43
Figura 16. Efecto de los ácidos aminoacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en el gravitropismo negativo de las inflorescencias de <i>Antirrhinum majus</i> L. Cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory.....	44
Figura 17. Efecto de los ácidos aminoacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en el marchitamiento de las flores, durante la vida en florero, de <i>Antirrhinum majus</i> L. Cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory.....	47
Figura 18. Vida en florero de dos cultivares (Potomac Royal y Potomac White Ivory) de <i>Antirrhinum majus</i> L. tratados con AOA 1 mM, TIBA 400 µM y sus testigos.....	48
Figura 19. Efecto de los ácidos aminoacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en la biomasa húmeda de tallos de <i>Antirrhinum majus</i> L. Cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory.....	50
Figura 20. Efecto de los ácidos aminoacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en el gravitropismo negativo de inflorescencias de <i>Antirrhinum majus</i> L. cultivar Potomac Rose.....	52
Figura 21. Efecto de los ácidos aminoacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en el gravitropismo negativo de inflorescencias de <i>Antirrhinum majus</i> L. cultivar Potomac Royal.....	53
Figura 22. Efecto de los ácidos aminoacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en el gravitropismo negativo de inflorescencias de <i>Antirrhinum majus</i> L. cultivar Potomac White	

Ivory.....	54
Figura 23. Efecto de los ácidos aminoociacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en la velocidad de marchitamiento de las flores en la inflorescencia de <i>Antirrhinum majus</i> L. cultivar Potomac Rose.....	56
Figura 24. Efecto de los ácidos aminoociacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en la velocidad de marchitamiento de las flores en la inflorescencia de <i>Antirrhinum majus</i> L. cultivar Potomac Royal.....	57
Figura 25. Efecto de los ácidos aminoociacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en la velocidad de marchitamiento de las flores en la inflorescencia de <i>Antirrhinum majus</i> L. cultivar Potomac White Ivory.....	58
Figura 26. Vida en florero de los cultivares Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory de <i>Antirrhinum majus</i> L. tratados con AOA 1 mM, TIBA 400 $\mu$ M y sus testigos.....	60
Figura 27. Efecto de los ácidos aminoociacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en la pérdida de peso de tallos de <i>Antirrhinum majus</i> L. Cultivares Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory.....	61
Figura 28. Efecto de los ácidos aminoociacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en la transpiración acumulada de tallos con inflorescencia de <i>Antirrhinum majus</i> L. Cultivares Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory, durante la vida en florero.....	64
Figura 29. Dureza de los tallos (o resistencia a la penetración en tres zonas: 2, 4 y 6 cm sobre la base) con inflorescencia de <i>Antirrhinum majus</i> L. en el momento del corte. Cultivares Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory.....	67
Figura 30. Efecto de los ácidos aminoociacético (AOA) 1 mM y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) 400 $\mu$ M en la dureza (o resistencia a la	

penetración) a 2, 4 y 6 cm sobre la base de los tallos con inflorescencia de <i>Antirrhinum majus</i> L. del cultivar Potomac Rose al final de la vida en florero.....	68
Figura 31. Efecto de los ácidos aminoociacético (AOA) 1 mM y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) 400 $\mu$ M en la dureza (o resistencia a la penetración) a 2, 4 y 6 cm sobre la base de los tallos con inflorescencia de <i>Antirrhinum majus</i> L. del cultivar Potomac Royal al final de la vida en florero.....	69
Figura 32. Efecto de los ácidos aminoociacético (AOA) 1 mM y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) 400 $\mu$ M en la dureza (o resistencia a la penetración) a 2, 4 y 6 cm sobre la base de los tallos con inflorescencia de <i>Antirrhinum majus</i> L. del cultivar Potomac White Ivory al final de la vida en florero.....	70
Figura 33. Contenido relativo de agua de tallos con inflorescencia de <i>Antirrhinum majus</i> L. al final de la vida en florero, sin reguladores del crecimiento, o con ácido aminoociacético 1 mM y 2, 3, 5-triyodobenzoico 400 $\mu$ M. Cultivares Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory.....	73
Figura 34. Efecto de los ácidos aminoociacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA), solos y combinados, en el gravitropismo negativo de inflorescencias de <i>Antirrhinum majus</i> L. Cultivar Potomac White Ivory.....	75
Figura 35. Número de flores y botones florales en las inflorescencias de tallos de origen comercial de <i>Antirrhinum majus</i> L. del cultivar Potomac White Ivory, utilizados para evaluar el efecto del AOA 1 mM, TIBA 80 $\mu$ M, la mezcla de AOA 1 mM + TIBA 80 $\mu$ M y el testigo.....	76
Figura 36. Efecto de los ácidos aminoociacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA), solos y combinados en la cantidad de flores por inflorescencia, durante la vida en florero, de <i>Antirrhinum majus</i> L. cv. Potomac White Ivory.....	78

Figura 37. Vida en florero de tallos de origen comercial de <i>Antirrhinum majus</i> L. del cultivar Potomac White Ivory, tratados con AOA 1 mM, TIBA 80 $\mu$ M, y AOA 1 mM + TIBA 80 $\mu$ M y el testigo.....	79
Figura 38. Efecto de los ácidos aminoacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA), solos o combinados en la pérdida de peso de tallos de <i>Antirrhinum majus</i> L. cv. Potomac White Ivory.....	81
Figura 39. Efecto de los ácidos aminoacético (AOA), 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) y su combinación en la transpiración de tallos con inflorescencia de <i>Antirrhinum majus</i> L. cv. Potomac White Ivory, durante la vida en florero.....	83
Figura 40. Cromatograma utilizado para calcular la intensidad respiratoria de tallos de <i>Antirrhinum majus</i> L. durante el primer día de ensayo.....	84
Figura 41. Cromatograma utilizado para calcular la intensidad respiratoria de tallos de <i>Antirrhinum majus</i> L. después de nueve días de iniciado el ensayo.....	85
Figura 42. Efecto de los ácidos aminoacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA), solos y combinados, en la tasa respiratoria de tallos con inflorescencia, durante la vida en florero, de <i>Antirrhinum majus</i> L. cv. Potomac White Ivory.....	87
Figura 43. Cromatograma que muestra la ausencia de etileno liberado por las inflorescencias de <i>Antirrhinum majus</i> L. durante el primer día de ensayo.....	88
Figura 44. Cromatograma que muestra la ausencia de etileno liberado por las inflorescencias de <i>Antirrhinum majus</i> L. después de siete días de ensayo.....	89
Figura 45. Liberación de electrolitos (conductividad eléctrica del medio acuoso de suspensión) de segmentos de tallos, pétalos y flores completas de <i>Antirrhinum majus</i> L. cv. Potomac White Ivory. Tejidos frescos y tejidos congelados de plantas sin estimulación gravitropica.....	91

- Figura 46. Efecto de los ácidos aminoociacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA), solos y combinados en la liberación de electrolitos (conductividad eléctrica del medio acuoso de suspensión) de flores del ápice y la base de la inflorescencia de *Antirrhinum majus* L. cv. Potomac White Ivory al final de la vida en florero..... 94
- Figura 47. Índice de daño de las flores de *Antirrhinum majus* L. cv. Potomac White Ivory localizadas en la zona apical de la inflorescencia, de los tallos tratados con ácido aminoociacético (AOA) 1 mM, ácido 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) 80  $\mu$ M, la mezcla de ambos ácidos y el testigo al final de la vida en florero..... 95
- Figura 48. Índice de daño de las flores de *Antirrhinum majus* L. cv. Potomac White Ivory localizadas en la base de la inflorescencia, de los tallos tratados con ácido aminoociacético (AOA) 1 mM, ácido 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) 80  $\mu$ M, la mezcla de ambos ácidos y el testigo al final de la vida en florero..... 96

## GRAVITROPISMO EN INFLORESCENCIAS DE PERRITO (*Antirrhinum majus* L.)

Griselda Maki Díaz, M.C.

Colegio de Postgraduados, 2009

El objetivo de este estudio fue determinar si los inhibidores de la biosíntesis de etileno (AOA) y de la acción de auxinas (TIBA) eliminan o disminuyen la reacción gravitropica negativa de los tallos de *Antirrhinum majus* L. (“perrito”). Se utilizaron tallos de perrito de tres cultivares de la serie Potomac (Rose, Royal, y White Ivory) cultivados en los invernaderos del Colegio de Postgraduados, y un bloque adicional fue adquirido comercialmente. Los tallos estuvieron sumergidos durante 12 horas en las soluciones con AOA 1 mM, TIBA 400  $\mu$ M y un grupo testigo en agua destilada, luego fueron colocados en posición horizontal durante ocho horas. Durante ese periodo se midió el ángulo de flexión de las inflorescencias con un transportador y en intervalos de una hora. Se encontraron diferencias significativas ( $P \geq 0.05$ ) entre tratamientos y entre cultivares. Así, los cultivares Potomac Rose y Potomac Royal fueron más sensibles a la aplicación de AOA, con lo que disminuyó significativamente la flexión de sus inflorescencias (hasta 38 %); aunque, el TIBA logró la disminución significativa de la flexión de las inflorescencias del cultivar Potomac White Ivory (hasta 38 %). Sin embargo, la aplicación de estos compuestos, especialmente del TIBA, tuvo efectos secundarios en la duración postcosecha de los tallos, pues en algunos ensayos produjo disminución hasta del 50 %. Con el análisis de la tasa de deshidratación, resistencia mecánica, contenido relativo de agua, tasa respiratoria y liberación de etileno de los tallos e inflorescencias, es posible indicar que la aplicación de TIBA acelera el daño en las membranas celulares de las inflorescencias, por lo que la vida en florero es disminuida significativamente. En el estudio destacó el efecto heterogéneo de los dos reguladores del crecimiento entre los cultivares, ciclo y sitio de cultivo. Se concluyó que los inhibidores de la biosíntesis de etileno (AOA) y de la acción de auxinas (TIBA) sí disminuyen la reacción gravitropica negativa de los tallos de *Antirrhinum majus* L., pero el efecto es dependiente de otros factores, como el cultivar, sitio y época de cultivo, entre otros. Por lo que se recomienda continuar los estudios para definir y controlar los factores que se contraponen al efecto de esos dos compuestos.

Palabras clave: Ángulo de flexión, AOA, Fitohormonas, TIBA.

# GRAVITROPISM IN INFLORESCENCES OF SNAPDRAGON (*Antirrhinum majus* L.)

Griselda Maki Díaz, M.C.

Colegio de Postgraduados, 2009

The purpose of this study was to determinate the action of the ethylene biosynthesis inhibitors (AOA) and auxin action inhibitors (TIBA) in the suppression of gravitropic shoot bending of snapdragon (*Antirrhinum majus* L.). Three cultivars (Potomac Rose, Potomac Royal and Potomac White Ivory) were grown in the Colegio de Postgraduados's greenhouses. One additional bunch was obtained from local commercial growers. Spikes were pulsed with solutions of ethylene inhibitors AOA (1 mM) and auxin inhibitors TIBA (400  $\mu$ M) and one control group in distilled water for 12 hours, then were placed horizontally for 8 hours. The change of stem bending was estimated by monitoring the angle of curvature at hourly intervals using a protractor. Significant differences between treatments and cultivars were found ( $P \geq 0.05$ ). Two cultivars, Potomac Rose and Potomac Royal, were more sensitive to the application of AOA, which significantly decreased bending of the inflorescences (up to 38 %), although the TIBA achieved significant reduction in bending of the inflorescences of the cultivar Potomac Ivory White (up to 38 %). However, the application of these compounds, especially of TIBA had side effects on postharvest life of the stems, since in some trials was reduced to 50 %. With the analysis of the rate of dehydration, mechanical strength, relative water content, respiratory rate and ethylene release and inflorescence stems, it may indicate that the application of TIBA accelerated damage to cell membranes of the inflorescence, so that the vase life is diminished significantly. The study highlighted the heterogeneous effect of the two regulators of growth among cultivars, crop cycle and site. It was concluded that ethylene biosynthesis inhibitors (AOA) and auxin action inhibitors (TIBA) it decreases the negative gravitropic response of the stems of *Antirrhinum majus* L., but the effect is dependent on other factors such as cultivar, site and growing season, among others. As recommended further studies to define and control the factors that counterbalance the effect of these two compounds.

Key words: Bending angle, AOA, phytohormones, TIBA



## I. INTRODUCCIÓN

El cultivo de *Antirrhinum* está en el grupo de las especies con alto potencial para la industria nacional de flor de corte. En Canadá y los Estados Unidos Americanos, su cultivo ha mostrado incrementos constantes y paulatinos en superficie y volumen de producción (Gutiérrez, 2003). A pesar de esto, el manejo postcosecha enfrenta una gran problemática debido a la respuesta gravitropica negativa de los tallos, cobrando gran importancia tras la cosecha, durante el manejo, transporte y comercialización (Philosoph-Hadas *et al.*, 1995), escenarios donde es común que los tallos sean dispuestos en posición horizontal por algunos minutos hasta varias horas. Bajo estas condiciones, las inflorescencias de *Antirrhinum* sufren de crecimiento diferencial estimulado por la fuerza de gravedad y se refleja en el doblamiento de los tallos (Salisbury y Ross, 1994). Esta deformación demerita la calidad y disminuye la comercialización y la aceptación por el consumidor. Lo anterior ha causado problemas en el transporte eficiente a largas distancias, por lo que su exportación es limitada; y, su mercado principal está localizado en las cercanías de las regiones de producción, hacia las que es necesario transportarlos en posición vertical para evitar el estímulo gravitropico.

Recientemente, se han realizado investigaciones para generar alternativas encaminadas a disminuir o eliminar la respuesta gravitropica de los tallos (Friedman, *et al.* 1998, 2003, 2005; Kim, *et al.* 1997; Philosoph-Hadas *et al.* 1995, 1996, 1999, 2001). En relación con esto, durante varios años se ha estudiado e investigado la participación de auxinas, etileno y otras fitohormonas en el fenómeno del gravitropismo negativo (Clifford *et al.*, 1983; Kauffman *et al.*, 1985; Harrison y Pickard, 1989; Woltering, 1991; Zobel, 1973; Kang and Burg, 1974; Wheeler y Salisbury, 1980, 1981; Clifford y Oxlade, 1989; Philosoph-Hadas *et al.*, 1996); sin embargo, la información generada es contradictoria y la magnitud de los efectos de cada fitohormona en este proceso aún no está establecida (Harrison, 2006). Así, la hipótesis del presente estudio fue que, aplicaciones exógenas de inhibidores de auxinas y etileno disminuyen la respuesta gravitropica y la longitud de la zona de doblamiento en inflorescencias de “perrito” (*Antirrhinum majus* L.).

Para probar esta hipótesis, en la presente investigación se planteó como objetivo evaluar los efectos de la aplicación de AOA y TIBA, después del corte de los tallos, en la curvatura gravitropica de tres cultivares de la serie Potomac, *i.e.* Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory, de perrito (*Antirrhinum majus* L.). Además, para complementar la información del efecto de estos compuestos se planteo como objetivo complementario evaluar su efecto en la vida en florero y sus parámetros, como la tasa de pérdida de peso, marchitamiento de las flores, respiratoria, de liberación de etileno y daño en las membranas celulares.

## II. REVISIÓN DE LITERATURA

### 2.1. Importancia de la producción comercial de ornamentales

Entre los sectores productivos más rentables de la industria hortícola en México, se encuentra la producción de ornamentales (Olascoaga, 2000). Según datos de SAGARPA (2007), se dedican 12,884 ha para su cultivo, mientras que el valor de la producción total de ornamentales supera los 3,560 millones de pesos promedio anualmente. Las principales entidades productoras son: Baja California, Coahuila, Colima, Chiapas, Distrito Federal, Guanajuato, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Puebla, Querétaro, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Estado de México. Este último, ocupa el primer lugar en producción, con una extensión de más de 5,500 ha de cultivo (INEGI, 1998; SAGARPA, 2007). El Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera, al igual que la Secretaría de Desarrollo Agropecuario (2003), señala que, la comercialización de plantas ornamentales representa la cuarta parte de los recursos económicos generados en el Estado de México.

De acuerdo con la Secretaría de Economía (2007) las exportaciones de flores y capullos frescos constituyen para México una perspectiva interesante de negocios con el exterior, ya que en 2006, el volumen total de exportaciones fume de 19,822 ton con un valor de 44.8 millones de dólares; lo anterior representó un incremento de 146% con respecto al valor de las exportaciones del año anterior, siendo los principales destinos de las exportaciones Estados Unidos y Canadá, debido a su cercanía.

La gran diversidad de climas y la riqueza de suelos en México, permiten obtener una amplia gama de flores, cuyo valor total se estima en 3,600 millones de pesos al año, cultivadas en una superficie total de 15000 ha (Secretaría de Economía, 2007; SAGARPA, 2007). De acuerdo con los datos reportados por InfoAserca (2008) y SAGARPA (2007) las especies ornamentales de mayor importancia son alstroemeria, anturio, ave de paraíso, clavel, crisantemo, gerbera, girasol, gladiola, lilium, margarita, orquidea, statice y rosa. El valor de la producción del cultivo de perrito se estima en 1,033,000 pesos (SIAP-SAGARPA, 2009).

El *Antirrhinum majus* L. conocido como “perrito” (Figura 1), a pesar de ser una especie que se cultiva desde hace tiempo, es un cultivo con gran potencial ya que puede ser explotado en la producción de flor de corte, así como en la de paisajismo ornamental. Esta especie tiene una gama amplia de colores en un grupo numeroso de cultivares, lo que permite su cultivo durante todo el año (Gutiérrez, 2003).

El perrito (Figura 1) pertenece a la familia Scrophulariaceae (Dole y Wilkins, 2005), es una planta erecta, herbácea, perenne, con hojas enteras lanceoladas, opuestas en la base, dispuestas en espiral en la parte superior del tallo, la inflorescencia es un racimo terminal con numerosas flores individuales, las cuales son sostenidas en un pedicelo corto a lo largo del tallo, la flor tiene cinco sépalos pequeños y cuatro estambres (Bailey y Bailey, 1976; Cockshull, 1985).

El *Antirrhinum majus* L. es originario de la región mediterránea, donde crecían como plantas perennes que florecían en verano (Rogers, 2004); tienen diversos usos, como flor de corte, paisajismo y flor de maceta (Dole y Wilkins, 2005). Las plantas de *Antirrhinum majus* L. se multiplican con semilla (Dole y Wilkins, 2005, Rogers 2004), la floración comienza aproximadamente entre los 120 y 140 días después de la siembra (Vidalie, 2001); sin embargo, esto puede variar de acuerdo con el cultivar (Gutiérrez, 2005). El desarrollo y respuesta floral del perrito dependen de la interacción de la calidad, cantidad e intensidad de la luz, temperatura, niveles de CO<sub>2</sub>, humedad y tipo de suelo (Hamrick, 2003). Durante su producción, debe evitarse el riego y fertilización excesivos (Dole y Wilkins, 2005).



Modificado de wikimedia.org

**Figura 1.** Tallo con inflorescencia de perrito (*Antirrhinum majus* L.).

### 2.1.1. Producción de *Antirrhinum majus* L. como flor de corte

Pan American Seed Co., Goldsmith Seeds Inc., Gloeckner Inc., y Sakata Seeds Inc., son algunas de las casas comerciales que ofrecen gran diversidad de cultivares de perrito a nivel mundial. Los numerosos cultivares se clasifican comercialmente en cuatro grupos en base a su respuesta floral (Cuadro 1). En la diferenciación floral, las temperaturas nocturnas tienen gran repercusión en el tiempo de floración y la calidad final, las cuales también dependen del cultivar (Dole y Wilkins, 2005; Hamrick, 2003).

**Cuadro 1.** Clasificación comercial de cultivares de perrito (*Antirrhinum majus* L.) en dependencia del fotoperiodo y su respuesta a luz y temperatura

Grupo	Duración del día	Luminosidad	Temperatura nocturna
I	Día corto	Poca luz	7 a 10 °C
II	Días cortos, más largos que los del grupo I	Luz moderada	10 a 13 °C
III	Días medianos a largos	Luz moderada a alta	13 a 16 °C
IV	Días largos	Luz intensa	Mayores a 16 °C

Modificado de Dole y Wilkins, 2005

Los cultivares producidos durante el otoño e invierno (grupos I y II) presentan un mejor desarrollo con temperaturas bajas y días cortos, con lo que la madurez comercial se alcanza temprano y produce menos hojas, esto contrasta con los cultivares de verano (grupos III y IV), que alcanzan la madurez comercial con temperaturas mayores y días más largos respecto a los de los grupos I y II (Gutiérrez y Grodzinski, 2004).

Los estándares de comercialización de *Antirrhinum majus* han sido recopilados por la Asociación de Floristas Americanos (SAF), e incluyen cuatro niveles de calidad, basados en la longitud y peso del tallo, y número de floretes abiertos por espiga, por tanto el valor comercial de los tallos de perrito lo determina su vigor, su follaje sano y abundante y la espiga floral, que debe ser prominente (Cuadro 2; Rogers, 2004). En

contraste, en México, se carece de estándares de calidad para el perrito; así, existe desconocimiento respecto a la forma de comercializarlo, especialmente en los grandes puntos de venta de la Ciudad de México (Gutiérrez, 2005).

**Cuadro 2.** Estándares de calidad señalados por la Asociación de Floristas Americanos para la comercialización de tallos de perrito (*Antirrhinum majus* L.)

Calidad	Longitud mínima del tallo (cm)	Peso por inflorescencia (g)	Número mínimo de floretes abiertos
Especial	91	71 a 113	15
Sofisticada	76	43 a 70	12
Extra	61	29 a 42	9
Primera	46	14 a 28	6

Modificado de Rogers, 2004

## 2.2. Tropismos

El crecimiento de las plantas en sus diferentes etapas de desarrollo es afectado por estímulos externos (Bidwell, 1979). Algunos estímulos, pueden determinar de manera casi inmediata la orientación y dirección del crecimiento, mientras que en el plazo corto a mediano pueden modificar la anatomía y morfología de las estructuras en crecimiento (Ray, 1988). La orientación o disposición en el espacio de los órganos de una planta es resultado de su reacción a los estímulos direccionales, particularmente, la luz y la gravedad (Bidwell, 1979).

La reacción a dicho estímulo está determinada por cambios en el crecimiento que pueden ser de dos tipos: a) irreversibles o “plásticos”, y b) reversibles o “elásticos”. Los primeros están constituidos por cambios resultantes del crecimiento y los segundos son causados por cambios en la turgencia de las células (Salisbury y Ross, 1994). La reacción o respuesta del crecimiento puede estar relacionada con la dirección o causal del estímulo, a esta se le denomina respuesta trópica (Bidwell, 1979). Por lo que un tropismo, es aquel movimiento determinado y direccionado por

los efectos de un estímulo ambiental (Bonner, 1973). Descrito de otra manera, un tropismo es el resultado de un crecimiento diferencial causado por la dirección de un estímulo externo y constituido por tres procesos o mecanismos de respuesta, constituidos por: a) la recepción, b) la transducción (o traducción) y c) una señal o respuesta (Salisbury y Ross, 1994).

Los tropismos más comunes incluyen: gravitropismo, fototropismo, tigmotropismo e hidrotropismo, dirigidos por la gravedad, la luz, el tacto y el agua respectivamente (Salisbury y Ross, 1994).

### **2.2.1. Gravitropismo**

De acuerdo con Salisbury y Ross (1994) el gravitropismo es la respuesta trópica del crecimiento influenciado por la fuerza de gravedad, y puede ser de dos tipos: a) gravitropismo negativo, el cual establece el crecimiento ascendente del vástago y b) gravitropismo positivo, el cual dirige el crecimiento de la raíz hacia el suelo (Friedman, 1998). El primero, asegura una posición apropiada de las hojas para el intercambio eficiente de gases y el desarrollo de la fotosíntesis (Chen *et al.*, 1999). El segundo, permite a las raíces explorar el suelo para tomar el agua y los minerales que requiere para su crecimiento y desarrollo (Chen, 1999).

El crecimiento gravitropico es uno de los problemas más interesantes de la fisiología vegetal y es tema de numerosos estudios (Edelmann, 2005). Metodológicamente, el fenómeno es tratado como una transducción en cadena de una señal, que consiste de la gravipercepción, la transducción de la señal percibida y la consecuente respuesta en forma de un diferencial del crecimiento (Mueller *et al.*, 1984; Edelmann, 2005). La gravipercepción produce una señal fisiológica que se transmite hacia la zona de elongación, y promueve la elongación celular diferencial, responsable del desarrollo de una curvatura (Chen, 1999).

La teoría de Cholodny y Went sugiere que en todo órgano que expresa gravitropismo, un gradiente con niveles elevados de auxina en el lado inferior es generado a través de los órganos graviestimulados, lo que causa un crecimiento asimétrico y provoca como respuesta un doblamiento ascendente (Evans, 1991;



Salisbury y Ross, 1994). Aunque esta teoría continua prevaleciendo, actualmente se sabe que el doblamiento gravitrópico es el resultado de procesos complejos en los que participan varios componentes celulares y señales (Salisbury, 1994, Chen, 1999).

La respuesta gravitrópica negativa puede ocurrir en las plantas intactas, en la maceta o, en los tallos con flor, separados de la planta. El gravitropismo es un proceso complejo que requiere la participación, en secuencia o paralela, de varios componentes celulares (Philosoph-Hadas, 2001). Los efectos negativos del cambio gravitrópico del crecimiento del vástago han tenido mayor impacto durante el manejo y comercialización de las estructuras vegetales después de disponerlas horizontalmente en el embalaje para su distribución (Philosoph-Hadas, 2001). Dado que el doblamiento gravitrópico es básicamente un proceso irregular de crecimiento, ocurre sólo en las regiones del tallo capaces de crecer aún durante la etapa de madurez comercial (Halevy, 1981).

La respuesta gravitrópica es relativamente común en especies que desarrollan inflorescencias y se usan en floricultura para su uso final en florero, incluyen los siguientes géneros: *Gladiolus*, *Eremurus*, *Lupinus*, *Verónica*, *Bulbinella*, *Ornithogalum*, *Antirrhinum* y *Kniphofia* entre otras (Philosoph-Hadas, 2001). Otras especies que comúnmente se cultivan y mantienen en maceta también son afectadas por la respuesta gravitrópica durante el embalaje, ellas incluyen *Kalanchoe*, *Dendranthema*, *Gerbera*, *Euphorbia*, y otras.

A pesar que la respuesta gravitrópica impacta económicamente la comercialización de ornamentales, la mayor investigación se ha realizado en hipocótilos (Rorabaugh y Salisbury, 1989; Kiss *et al.*, 1997; Chen *et al.*, 1999) y tallos vegetativos (Meichenheimer y Nackid, 1994). Algunos de los reportes en flor para corte incluyen: *Gladiolus* (Halevy y Mayak, 1981), *Dandelion* (*Taraxacum*) (Clifford y Oaxlade, 1989), *Kniphofia* (Woltering, 1991), *Ornithogalum* (Philosoph-Hadas *et al.*, 1995), *Antirrhinum* (Philosoph-Hadas *et al.*, 1996, 1999; Friedman *et al.*, 1998), e inflorescencias de *Arabidopsis* (Fukaki *et al.*, 1996, 1998; Weise y Kiss, 1999).

### 2.2.2. Gravitropismo en *Antirrhinum majus*

Los tallos de perrito pueden mostrarse vigorosos, con longitudes entre los 50 y 120 cm, y grosor entre los 0.7 y 1.5 cm en dependencia del cultivar y la época de cultivo (Rogers, 1992). Los tallos cortados, inclusive cuando están en la maceta, al ser dispuestos horizontalmente durante el manejo postcosecha, en el empaque, durante su clasificación o durante el transporte, reaccionan gravitropicamente (Philosoph-Hadas *et al.*, 1995). Los tallos gravitrimulados responden a cambios en el vector de gravedad y doblan la espiga floral hacia arriba durante o después de 1 a 2 horas de permanecer en posición horizontal (Philosoph-Hadas, 1996).

Los tratamientos con AIA (ácido indol acético), derivados sintéticos de auxinas, antiauxinas e inhibidores del transporte polar de auxina, inhibidores de etileno, y bloqueadores de Ca, han retardado en diferente proporción el doblamiento gravitropico de los tallos de perrito (Philosoph-Hadas, 1996).

La participación del  $Ca^{2+}$  como mediador de la distribución de auxinas en la respuesta gravitropica de inflorescencias de *Antirrhinum cv Axiom* (Philosoph-Hadas *et al.*, 1995, 1996) ha sido evaluada tras la utilización de diversos quelatos y antagonistas del  $Ca^{2+}$  ( $LaCl_3$ ). El efecto de los antagonistas de calcio, ha sido estudiado en otras especies con flor para corte que presentan el mismo fenómeno de gravitropismo que el perrito, entre ellas está *Organithogalum "Nova"* (Friedman- *et al.*, 2005).

Evidencias experimentales han permitido concluir que el  $Ca^{2+}$  citosólico puede regular la acción de las auxinas en las inflorescencias de perrito, con disminuciones en la curvatura de los tallos (Philosoph-Hadas *et al.*, 1996). El uso de inhibidores de etileno ( $4000 \mu L L^{-1}$ , NBD) permitió detectar gradientes en la síntesis del gas a lo largo de la espiga floral durante la respuesta gravitropica. No obstante, la concentración de etileno se incrementa notablemente en la base de la espiga floral. De acuerdo con los resultados de estos estudios, la presencia de gradientes en la concentración de etileno puede ser un indicativo de la manifestación de la curvatura

en cualquier punto de la espiga y será de gran importancia el estado de madurez al momento de la cosecha.

Friedman *et al.* (1998) corroboró experimentalmente, en inflorescencias de perrito de las series Maryland cv Appleblossom y Potomac cv Royal, la acción del antagonista del  $Ca^{2+}$  ( $LaCl_3$ ) sobre la respuesta gravitropica al inhibir la curvatura de las inflorescencias. La presencia de  $LaCl_3$  modula el  $Ca^{2+}$  citosólico, con lo que es afectado el crecimiento relacionado con la respuesta gravitropica permite el crecimiento general del tallo. Investigaciones más recientes realizadas por Friedman (2003) para inhibir el doblamiento gravitropico, mostraron que el ácido salicílico 0.5 mM inhibe la curvatura de raíces de perrito, lupinus y anemonas.

Por otra parte, Zhang *et al.* (2008) han enfocado su investigación al estudio de la reorientación de microtúbulos durante el doblamiento gravitropico de perrito y con métodos directos de inmunofluorescencia examinaron los cambios en la orientación de microtúbulos en el cortex, endodermis y tejidos de la zona de doblamiento, en respuesta a la graviestimulación.

También se ha demostrado que el uso de temperaturas bajas (4°C) durante el almacenaje también disminuye la curvatura gravitropica, pero la percepción de la gravedad se mantiene (Philosoph-Hadas, 2001). Similarmente, el uso de auxinas ha evidenciado su participación en la manifestación de la respuesta, aunque no se ha tenido éxito en su aplicación y la supresión total de la flexión (Friedman, 2003).

A pesar de este conocimiento, el manejo en mediana y mayor escala de *Antirrhinum* limita su comercialización en el mercado interno; además, a la fecha los avances en la inhibición de la respuesta gravitropica carecen de aplicación comercial, lo que da como resultado que el mercado de exportación sea limitado o condicionado al transporte vertical de los tallos en el empaque en contenedores con agua o “wetpacks”.

### 2.2.3. Gravitropismo y reguladores del crecimiento vegetal

Los mecanismos fundamentales del gravitropismo negativo involucran la percepción del estímulo y la transducción dentro del proceso fisiológico que conducen a una respuesta diferencial del crecimiento (Friedman, 1998).

La percepción de la gravedad puede ser lograda por una disminución de la presión en la masa de la membrana celular, siguiendo los cambios en la orientación del órgano (Friedman, 1998). Esta condición puede afectar a los amiloplastos y cloroplastos, los cuales, a la vez, se sedimentan en etapas específicas de desarrollo celular, localización celular, o en la célula completa (Philosoph-Hadas, 1991). Esta percepción de la gravedad conduce a la redistribución de auxinas hacia el lado más bajo del órgano con gravi-reacción, incrementando así su tasa de crecimiento y consecuentemente la reorientación del órgano. Es claro que la respuesta gravitropica es un proceso complejo influenciado por varios factores, como el etileno y la sensibilidad a la auxina, los cuales pueden actuar en sucesión o paralelamente (Philosoph-Hadas, 1996).

El transporte de auxina durante el gravitropismo puede tener limitaciones de distancia, debidas a los movimientos de la auxina fuera de las células epidérmicas que se encuentran en la parte superior del tallo, hacia la corteza que esta debajo, y de la corteza en la parte inferior hacia la epidermis (Salisbury y Ross, 1994).

A pesar de que la curvatura gravitropica no siempre se explica con los gradientes de auxina, estudios realizados por científicos de la Universidad de Munich, Alemania, demostraron que la flexión no se presenta cuando la auxina es insuficiente (Salisbury y Ross, 1994).

Se han realizado diversos estudios con otros reguladores del crecimiento, además de la auxina; como es el caso del etileno, que se ha demostrado participa en varios sistemas que reaccionan a la gravedad (Philosoph-Hadas, 1996), y se ha señalado como participante en la formación de la curvatura gravitropica del tallo (Wheeler *et al.*, 1986). Sin embargo, el papel del etileno en el gravitropismo aún es controversial, ya que los inhibidores de la síntesis de etileno o su acción, no siempre han sido

efectivos en la inhibición de la respuesta gravitropica de varios sistemas. Además, el papel del incremento en la producción de etileno obtenida en varios órganos vegetales sobre su reorientación, desde la vertical hasta la horizontal, continúa siendo desconocido (Philosoph-Hadas, 1996).

Se sabe que el etileno interactúa con auxina en la regulación del crecimiento del tallo; sin embargo, el papel del etileno en la respuesta trópica parece contradictorio (Madlung *et al.*, 1999). La participación del etileno en la respuesta gravitropica ha sido extensamente discutida en la literatura y las investigaciones se dividen en dos grupos opuestos: aquellas basadas en la hipótesis de que el etileno juega un papel en la respuesta gravitropica (Zobel, 1973; Kang and Burg, 1974; Wheeler y Salisbury, 1980, 1981; Clifford y Oxlade, 1989; Philosoph-Hadas *et al.*, 1996). La opinión entre los investigadores es que el etileno puede influir en el gravitropismo inhibiendo el transporte de auxinas, y las que respaldan lo contrario (Clifford *et al.*, 1983; Kauffman *et al.*, 1985; Harrison y Pickard, 1989; Woltering, 1991) atribuyendo el fenómeno únicamente al papel que juegan las auxinas, en algunas especies insensibles al etileno, la respuesta gravitropica es normal. Por lo que, la regulación y el papel del etileno en el gravitropismo sigue siendo tema de discusión (Woltering *et al.*, 2005)

Por otro lado, el calcio interviene en el gravitropismo al moverse hacia la parte baja de las raíces gravestimuladas; además, se ha demostrado que al aplicarse un ligando de  $Ca^{2+}$  en raíces y otros tejidos, el doblamiento gravitropico puede ser inhibido (Salisbury y Ross, 1994). En estudios realizados por Salisbury y Ross (1994) se demostró que al impedir el movimiento de la auxina y el  $Ca^{2+}$  en la raíz, el gravitropismo es inhibido. El estudio de estas respuestas llevo al conocimiento de que dicho crecimiento es influido por hormonas (Ray, 1988).

### **2.3. Manejo postcosecha**

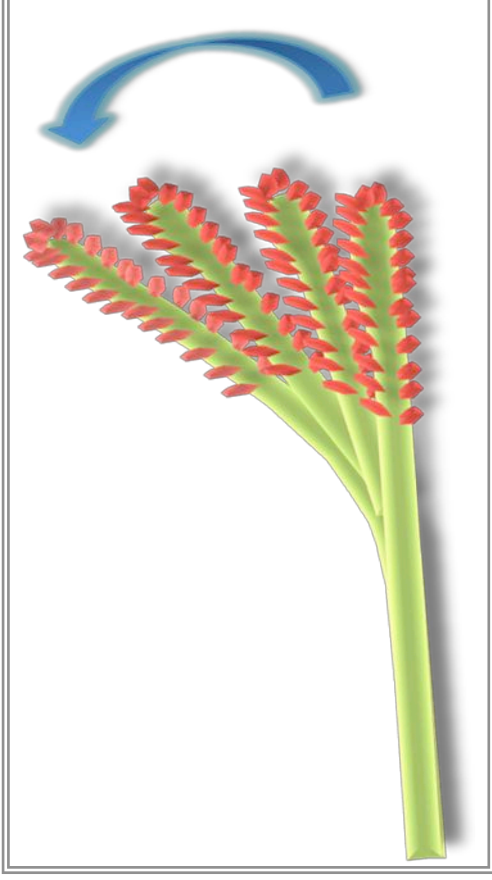
De acuerdo con Rogers (1992) un tallo alcanza el punto de madurez comercial cuando dos terceras partes de los floretes han abierto. La cosecha prematura mostrará floretes pequeños y descoloridos, aunque, después del corte, continúen abriendo (Hamrick, 2003; Dole y Wilkins, 2005); este último aspecto es

especialmente crítico cuando se trata de flores con colores oscuros (Hamrick, 2003). Al respecto, se ha señalado que la luz, es un factor con gran efecto en el color de los floretes que abren después de la cosecha (Marousky y Raulston, 1970).

Los tallos de perrito con flores, con la base sumergida parcialmente en agua común o destilada, tendrán una vida de una semana en florero (Vidalie, 2001, Rogers 2004); ésta puede prolongarse hasta dos o tres semanas con la aplicación de sustancias preservativas comerciales (Rogers, 2004). Hamrick (2003) recomienda que antes de embarcar los tallos de perritos con flores sean colocados en agua, lo más pronto posible después del corte, remover las hojas del tercio inferior de los tallos, y colocarlos en sustancias preservativas, por lo menos durante ocho horas, para maximizar la vida de florero. En relación con esto, se considera que la vida en florero de los tallos de perrito llega a su término cuando al menos un tercio de la espiga floral muestra deshidratación excesiva y decoloración de los floretes (Serek *et al.*, 1994; Hunter, 2003).

De acuerdo con Wang *et al.* (1977) los perritos son sensibles al etileno, causante de la senescencia y la abscisión floral y su efecto puede ser evitado si los tallos son colocados en soluciones preservativas que contengan un inhibidor de etileno, como el tiosulfato de plata (STS), y mantenidos durante una hora en la solución (Hamrick, 2003; Dole y Wilkins, 2005). Además, el 1-metilciclopropeno (1-MCP) también es efectivo en la inhibición de los efectos del etileno (Serek *et al.*, 1995).

Uno de los principales problemas en perrito, y otras flores cuyas espigas florales mantienen un crecimiento activo, durante la postcosecha, es el gravitropismo negativo (tipo de tropismo propio de las plantas, que se refleja en un crecimiento en respuesta a la aceleración de la gravedad) (Figura 2) que se presenta principalmente, durante el transporte en posición horizontal de los tallos (Philosoph-Hadas *et al.*, 1995). Debido a su respuesta gravitrotópica los tallos se curvan y disminuye su calidad y aceptabilidad, por ello deben mantenerse en posición vertical el mayor tiempo posible después de la cosecha (Hamrick, 2003).



Elaboración propia

**Figura 2.** Representación del gravitropismo negativo de una estructura vegetal.

#### **2.4. Hormonas y reguladores del crecimiento**

De acuerdo con Salisbury y Ross (1994) se denomina hormona vegetal a los compuestos orgánicos que se sintetizan en alguna parte de la planta y son translocados a otros órganos, donde, en concentraciones notablemente bajas causan una respuesta fisiológica. Mientras que, el término regulador de crecimiento, se refiere a fitohormonas o compuestos sintéticos que provocan efectos del tipo hormonal (Díaz, 2002).

Para que una fitohormona refleje su efecto en la regulación de diversos procesos de desarrollo, es necesaria la interacción de tres condiciones simultáneas, 1) síntesis de las hormonas con un balance adecuado entre ellas, 2) localización y concentración adecuadas para producir el efecto y, 3) ocurrencia en el momento fisiológico oportuno (Díaz, 2002). Lo anterior indica que, un proceso no está regulado solamente por la presencia de las hormonas, y que la sensibilidad de la célula está implicada para aceptar el cambio y modificar o mantener los procesos (Díaz, 2002).

El avance en la identificación y el conocimiento de los efectos y concentraciones endógenas de las hormonas, se comprobó su influencia en las respuestas de las diferentes estructuras y procesos vegetales, además se ha ido reconociendo que las respuestas dependen de varios factores, como la especie, tejido vegetal, estado de

desarrollo de la planta y el tejido, concentración hormonal, interacción entre otras hormonas y ambiente (Salisbury y Ross, 1994).

#### **2.4.1. Auxinas**

La palabra “auxina” deriva del griego *auxein*, crecer, se encuentran en todas las plantas superiores, con concentración mayor en los órganos en crecimiento, como hojas, semillas, raíces, brotes, etc. (Díaz, 2002), participan en la inducción de la elongación y división celular (Díaz, 2002) y promueven la elongación de los tallos; pero, inhiben la elongación de las raíces (Moore, 2002). Estimulan el crecimiento por alargamiento de los tallos e influyen en la formación de las curvaturas fototrópicas y gravitrópicas (Roberts y Gilbert, 1992).

Las auxinas naturales son trasladadas desde sitios de síntesis apicales hasta sitios de demanda basales, lo que constituye un mecanismo de transporte polar basipétalo (Salisbury y Ross, 1994; Díaz, 2002), sin importar si la posición de la planta, aunque también se presenta su transporte acropétalo, en proporción menor (Díaz, 2002). La demanda de energía metabólica para su transporte ha sido evidenciada mediante el bloqueo de la síntesis del ATP por inhibidores específicos o la insuficiencia de oxígeno. El ácido 2,3,5-triiodobenzoico (TIBA) y el ácido  $\alpha$ -naftiltalámico (NPA), son conocidos como inhibidores del transporte basipétalo de las auxinas (Salisbury y Ross, 1994; Jankiewicz, 2003). Al aplicarlos, causan efectos tales como, la desaparición de las reacciones trópicas y la disminución de la dominancia apical (Jankiewicz, 2003). El TIBA posiblemente se une en los sitios que son destinados para la auxina y de esta forma bloquea su acción (Jankiewicz, 2003). Por lo que, se puede decir, que la habilidad el transporte basipétalo de las auxinas esta implicado en la morfogénesis de las plantas (Lomax, *et. al*, 1995).

Existe una probable participación de las auxinas en los fenómenos de gravimorfismo, es decir, fenómenos relacionados con la influencia de la gravedad sobre la forma de la planta, sin embargo, hay pocas investigaciones que respalden esta teoría. Aunque las auxinas desempeñan el papel más importante en los tropismos, probablemente otras hormonas pueden modificar en cierto grado su acción (Jankiewicz, 2003).



#### 2.4.2. Etileno

El etileno se relaciona con la inhibición del crecimiento de tallos, la abscisión de hojas y frutos, y la aceleración de la maduración y senescencia (Díaz, 2002). Es la hormona con mayor movimiento dentro de la planta, debido a que su molécula es pequeña (PM=28.05) difunde libremente, es soluble en agua y en los sistemas lipofílicos de las membranas (Díaz, 2002).

De acuerdo con Salisbury y Ross (1994), la capacidad de las auxinas sintéticas de incrementar la producción de etileno, plantea la incógnita de que los efectos de las auxinas se deben realmente al etileno. No obstante, los citados autores afirman que los efectos de las auxinas son independientes de la producción de etileno y que solo con concentraciones elevadas de auxinas, la producción de etileno sería suficientemente alta para explicar sus efectos.

Entre los principales antagonistas de la acción del etileno, se encuentran el CO<sub>2</sub>, el nitrato de plata y el tiosulfato de plata, mientras que los inhibidores más potentes de su biosíntesis son, la aminoeloxivinilglicina (AVG) y el ácido amonioxiacético (AOA) (Salisbury y Ross, 1994). Aunque probablemente el etileno no es el factor más importante en el gravitropismo, puede en cierto grado, participar en la reacción gravitrópica (Jankiewicz, 2003).

El papel del etileno en el gravitropismo negativo de los tallos no es claro, ya que, la reacción gravitrópica de los mutantes del arábide (*Arabidopsis thaliana*) que son insensibles al etileno, se considera normal (Jankiewicz, 2003). Sin embargo, investigaciones realizadas en *Antirrhinum* (Philosoph-Hadas *et.al.*, 1996; Smalle y Van Der, 1997) muestran evidencias de la disminución de la reacción gravitrópica mediante la aplicación de antagonistas del etileno, lo que sugiere que la reacción gravitrópica de los tallos depende de las auxinas pero puede ser modificada por el etileno, el cual inhibe el transporte de éstas (Jankiewicz, 2003).

### III. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1. Localización experimental

El experimento se realizó en los invernaderos y laboratorios del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, el cual se ubica a 19° 29' latitud norte y 98°53' latitud oeste a 2250 m, Montecillo, Estado de México.

#### 3.2. Material vegetal

Tallos de perrito (*Antirrhinum majus* L.) de tres cultivares de la serie Potomac (White Ivory, Rose, Royal), fueron generados de semilla (Pan American Seeds Co., IL, USA) y cosechados al alcanzar el punto de madurez comercial (Figura 3) en condiciones de invernadero. Un bloque adicional de tallos del cultivar Potomac White Ivory fue adquirido en Flores de Chiltepec, S.A de C.V.

#### 3.3. Cultivo en invernadero y características de las plantas

Cuatro plantaciones sucesivas con intervalos de siembra de 25 a 30 días proporcionaron el material vegetal requerido para el estudio.



**Figura 3.** Cultivares de *Antirrhinum majus* L. utilizados para la evaluación de gravitropismo, multiplicados en invernadero en verano y otoño de 2007 y verano de 2008. Potomac White Ivory (A), Potomac Royal (B), Potomac Rose (C).

### 3.4. Siembra y trasplante

Para la germinación de las semillas de los tres cultivares se emplearon charolas de plástico de 128 cavidades (Polietilenos del Sur<sup>®</sup>, Morelos México) (Figura 4), 30 días después, cuando las plántulas contaban con dos pares de hojas verdaderas, fueron trasplantadas a macetas de polietileno de seis pulgadas de diámetro y seis de profundidad. El sustrato utilizado fue Sunshine-Promix mezcla No. 3 (Les tourbières Premier LTÉE, Quebec, Canada). Fueron colocadas dos plántulas por maceta (Figura 5) y llevadas hasta madurez comercial.



**Figura 4.** Emergencia de plántulas de *Antirrhinum majus* L. a partir de semillas en semilleros con sustrato comercial.



**Figura 5.** Plántulas de *Antirrhinum majus* L. trasplantadas a macetas.

### **3.5. Manejo y cultivo en el invernadero**

El riego se realizó manualmente, mediante una manguera, procurando mantener saturado el sustrato de cada maceta con agua corriente dentro del invernadero. La fertilización se realizó 15 días después del trasplante, con la fórmula comercial 20-20-20 N, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>, K<sub>2</sub>O (Peters, General Purpose, Scotts Co., USA), la dosis recomendada para este cultivo, que es 200 mg L<sup>-1</sup>, se dividió en dos aplicaciones por semana a razón de 100 mg de N L<sup>-1</sup> en cada aplicación. Además, fueron aplicadas cuatro dosis adicionales de nitrato de calcio Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> a razón de 200 mg L<sup>-1</sup>, 60 días después del trasplante.

Después de 30 días del trasplante, se colocó malla para tutoréo, de polietileno (12.5 x 12.5 cm Polietilenos del Sur<sup>®</sup>, Morelos México) a una distancia de 20 cm entre tutor y tutor sobre las plántulas para evitar el acame de los tallos.

Trampas para monitoreo fueron dispuestas en el invernadero para el control de plagas; además, fueron aplicados PRIMOR 50WG (Pirimicarb, 1.25 mL L<sup>-1</sup> de agua) y Endosulfan (1.5 mL L<sup>-1</sup>) para el combate de áfidos y pulgón.

### **3.6. Cosecha**

Los tallos fueron cosechados cuando habían alcanzado la madurez comercial, momento en el que dos terceras partes de las flores de la espiga floral se encontraban en antesis. Para la realización del experimento con tallos en etapa vegetativa, los tallos fueron cosechados antes de que éstos expusieran las yemas reproductivas.

### **3.7. Variables evaluadas**

El gravitropismo negativo en los tallos y los efectos sobre su inhibición tras la aplicación de sustancias reguladoras del crecimiento fueron determinados mediante el desarrollo de cinco experimentos (Cuadro 3).

El ácido triodenoico (TIBA), un inhibidor del transporte de auxinas, y el ácido aminooxiacético (AOA), un inhibidor de la biosíntesis de etileno, fueron utilizados en el presente estudio para investigar su efecto en el geotropismo negativo de *A. majus* L. en antesis.



**Cuadro 3.** Experimentos realizados y variables utilizadas para evaluar el geotropismo negativo natural y su inhibición por reguladores del crecimiento en tallos de perrito *Antirrhinum majus* L. cultivares Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory

Factores evaluados				
Cultivar	Etapa fenológica	Regulador de crecimiento	Evaluaciones	
<b>Experimento 1. “Evaluación del geotropismo (reacción gravitrópica) en los tallos con diferente desarrollo, cultivar Potomac White Ivory”</b>				
Evaluación geotrópica en tallos con diferente desarrollo	Potomac White Ivory	Vegetativa	NA	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Número de botones y flores</li> <li>• Longitud y diámetro de las inflorescencias</li> <li>• Biomasa y diámetro del tallo</li> <li>• Magnitud del ángulo de flexión</li> </ul>
		Inflorescencia con yema	NA	
		Inflorescencia con botones florales	NA	
		Inflorescencia con 75% de flores en antesis	NA	
<b>Experimento 2. “Determinación de las dosis de reguladores del crecimiento para mitigar el geotropismo negativo de los tallos en antesis (etapa 4), cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory”</b>				
Ensayo para determinar la dosis de los reguladores del crecimiento en la mitigación del geotropismo	Potomac Royal Potomac White Ivory	Inflorescencia con 75% de flores	AOA 0.5 mM AOA 1.0 mM TIBA 40.0 µM TIBA 400.0 µM Testigo	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Magnitud del ángulo de flexión</li> </ul>

---

**Experimento 3. “Efecto de los reguladores del crecimiento en la mitigación del geotropismo negativo y su relación con el diámetro del tallo, número de flores en antesis por inflorescencia y vida en florero de los cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory”**

Evaluación de los efectos de los reguladores del crecimiento ensayados preliminarmente	Potomac Royal Potomac White Ivory	Inflorescencia con 75% de flores	AOA 1.0 mM TIBA 400.0 $\mu$ M Testigo	<ul style="list-style-type: none"><li>• Diámetro del tallo y flores en antesis</li><li>• Magnitud del ángulo de flexión</li><li>• Número de flores marchitas</li><li>• Biomasa húmeda del tallo</li></ul>
--	--------------------------------------	----------------------------------	---	---

**Experimento 4. “Evaluación de los reguladores del crecimiento en la mitigación del geotropismo negativo y vida en florero de los cultivares Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory”**

Evaluación de los reguladores del crecimiento	Potomac Rose Potomac Royal Potomac White Ivory	Inflorescencia con 75% de flores	AOA 1.0 mM TIBA 400.0 $\mu$ M Testigo	<ul style="list-style-type: none"><li>• Magnitud del ángulo de flexión</li><li>• Número de flores marchitas</li><li>• Biomasa húmeda del tallo</li><li>• Agua transpirada</li><li>• Resistencia al corte</li><li>• Contenido relativo de agua</li></ul>
---	--	----------------------------------	---	---

---

**Experimento 5. “Evaluación de los reguladores del crecimiento en tallos de origen comercial, cultivar Potomac White Ivory”**

Evaluación de los efectos de los reguladores del crecimiento en tallos adquiridos comercialmente	Potomac White Ivory	Inflorescencia con 75% de flores	AOA 1.0 mM TIBA 80.0 $\mu$ M TIBA 80.0 $\mu$ M + AOA 1.0 mM Testigo	<ul style="list-style-type: none"><li>• Magnitud del ángulo de flexión</li><li>• Número de flores y botones florales</li><li>• Flores marchitas</li><li>• Biomasa húmeda del tallo</li><li>• Agua transpirada</li><li>• Tasa respiratoria</li><li>• Liberación de etileno</li><li>• Daño en las membranas celulares</li></ul>
--	---------------------	----------------------------------	---	---

---

Los tratamientos estuvieron representados por: la etapa de desarrollo (vegetativa o reproductiva, con yemas, botones o flores en esta última) o la aplicación de compuestos reguladores del crecimiento (AOA y TIBA, solos o combinados) en diferentes concentraciones (de 80  $\mu$ M a 1 mM).



### **3.7.1. Número de botones y flores**

El número de botones y flores se registró mediante recuento antes de someter los tallos a los tratamientos.

### **3.7.2. Longitud y diámetro de la inflorescencia**

Para la medición de esta variable se empleó un vernier digital (Mitutoyo), y se realizó con inflorescencias de tallos pertenecientes al primer experimento. Los tallos fueron clasificados en cuatro grupos, cada uno correspondió a una etapa de desarrollo, así el grupo 1 contenía los tallos en estado vegetativo por lo que las mediciones fueron hechas en los tallos de las siguientes etapas, con los botones florales en formación, inicio de antesis y con 75% de flores en antesis.

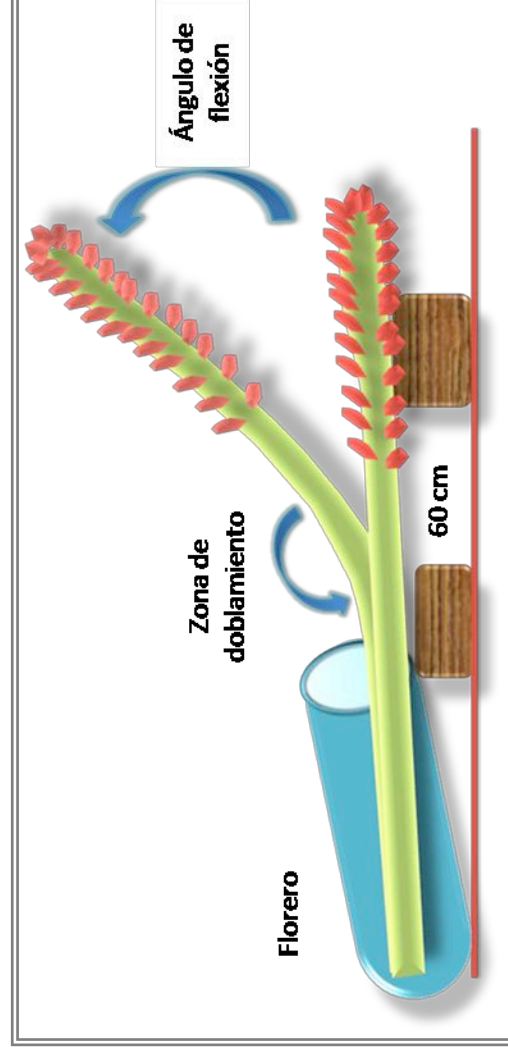
### **3.7.3. Diámetro del tallo**

El diámetro de los tallos se midió con un vernier digital (Mitutoyo), en las zonas basal, central y apical para conocer su grosor en las diferentes etapas fenológicas del primer experimento.

### **3.7.4. Magnitud del ángulo de flexión**

Cuando los tallos con inflorescencia alcanzaron la madurez comercial se cosecharon, con una longitud de 60 cm y se colocaron verticalmente durante 12 horas en recipientes con agua (testigo) o soluciones acuosas de los compuestos reguladores del crecimiento. Luego, fueron transferidos individualmente a floreros, con agua destilada (250 ml), y colocados en posición horizontal (Figura 6). La respuesta gravitropica se cuantificó en intervalos de una hora, durante ocho horas, como ángulo de doblamiento respecto a la posición horizontal, con un transportador. Fotografías digitales fueron utilizadas para caracterizar la dinámica del gravitropismo de los diferentes tratamientos.

Las evaluaciones de la magnitud del ángulo de flexión se realizaron en un área aislada del laboratorio, con temperatura constante de 22 °C e iluminación equivalente a 15  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , generada con tubos de luz fría fluorescente (Philosoph-Hadas, 1996).



Modificado de Friedman *et al.*, 1998

**Figura 6.** Evaluación de la magnitud del ángulo de flexión.

### 3.7.5. Vida útil en florero y materia fresca

Después de mantener los tallos ocho horas en posición horizontal, período en el que fue evaluado el efecto gravitrópico negativo, fueron pesados y regresados a la posición vertical en floreros con 250 mL de agua destilada. A partir de ese momento fue evaluada la vida útil en florero, para esto se cuantificó el tiempo en el que un tercio de la espiga floral presentó deshidratación y decoloración de los floretes (Serek *et al.*, 1994; Hunter, 2003). Para esto, los tallos se pesaron individualmente y el agua contenida en los floreros fue cuantificada diariamente; además, el color de los floretes fue comparado con las fotografías digitales obtenidas al momento de la cosecha.

### 3.7.6. Vida poscosecha de las flores

Después de cosechar los tallos las flores en antesis de cada tallo fueron contabilizadas, el recuento continuó hasta el final de cada ensayo y se restó del número total inicial de flores las marchitas y decoloradas.

### **3.3.7. Agua transpirada**

Para complementar las evaluaciones relacionadas con la vida en florero se cuantificó indirectamente el agua transpirada por los tallos con inflorescencia, mediante la medición del volumen de agua inicial en el florero y su disminución durante la vida en florero, y hasta la conclusión del ensayo.

### **3.7.8. Resistencia al corte**

Una vez concluida la vida en florero, los tallos fueron evaluados con un penetrómetro en tres puntos a lo largo de los primeros seis centímetros de su sección basal. La fuerza o resistencia al corte de esos tallos, al final de la vida en florero, fue comparada con la de los tallos al inicio de ensayo.

### **3.7.9. Contenido relativo de agua (CRA)**

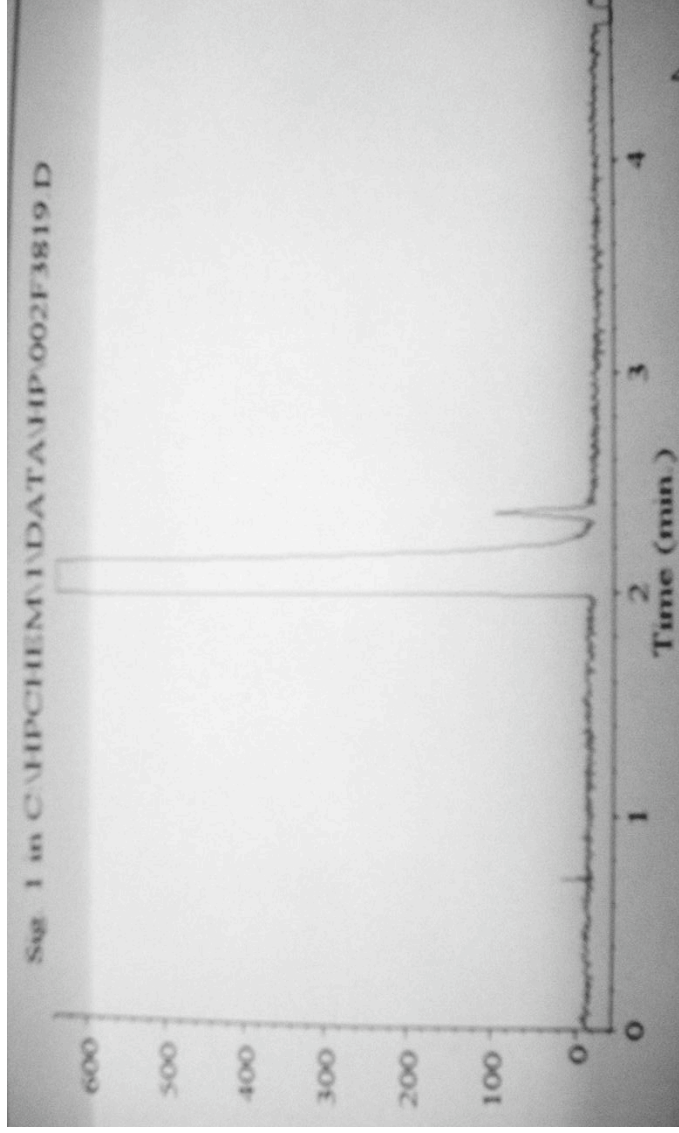
Para cuantificar el contenido relativo de agua (CRA) se emplearon los tallos del experimento 4; de ellos fueron seccionados tres segmentos de 2 cm cada uno, se evaluó su biomasa fresca, su biomasa túrgida, después de 4 h de permanecer en agua desionizada y, posteriormente su biomasa seca en una balanza analítica. El CRA fue calculado con la siguiente igualdad:

$$\text{CRA} = (\text{biomasa fresca} - \text{biomasa seca}) / (\text{biomasa túrgida} - \text{biomasa seca})$$

### **3.7.10. Intensidad respiratoria y liberación de etileno**

La intensidad respiratoria fue cuantificada mediante la determinación del CO<sub>2</sub> liberado por los tallos, en muestras del aire circundante de los tallos. Para obtener la muestra, los tallos fueron colocados individualmente en contenedores en forma trapezoide de 6.180 L (38 cm base mayor + 37 cm base menor x 12.5 cm de altura x 13.184 cm de ancho), una hora después se extrajo una muestra de 1 mL, con jeringa de plástico (jeringa desechable para insulina, con capacidad de 1 mL), y fue inyectada en un cromatógrafo de gases (Hewlett Packard 5890, Serie II ), equipado con una columna de tipo abierto, con empaque de capa porosa de sílica, conectada a un detector de ionización de flama (FID) y de conductividad térmica (TCD).

La Figura 7 representa uno de los cromatogramas típicos obtenidos en este estudio, con el pico generado en un tiempo de 2.28 min por el estándar de CO<sub>2</sub>.



**Figura 7.** Cromatograma del estándar de CO<sub>2</sub>

Las concentraciones de las muestras se determinaron a partir de los cromatogramas (Figura 7) del estándar y de las muestras problema, con la siguiente igualdad:

$$= \frac{\{[(Ap - At) \times 500 / \text{std}] [Vr]\} / \text{peso}}{1000}$$

Donde:

Ap= Área bajo la curva generada por el problema (o tratamiento) en el cromatograma

At= Área bajo la curva generada por el testigo en el cromatograma

500= Patrón de CO<sub>2</sub>

std= Área estándar de CO<sub>2</sub>, en el cromatograma

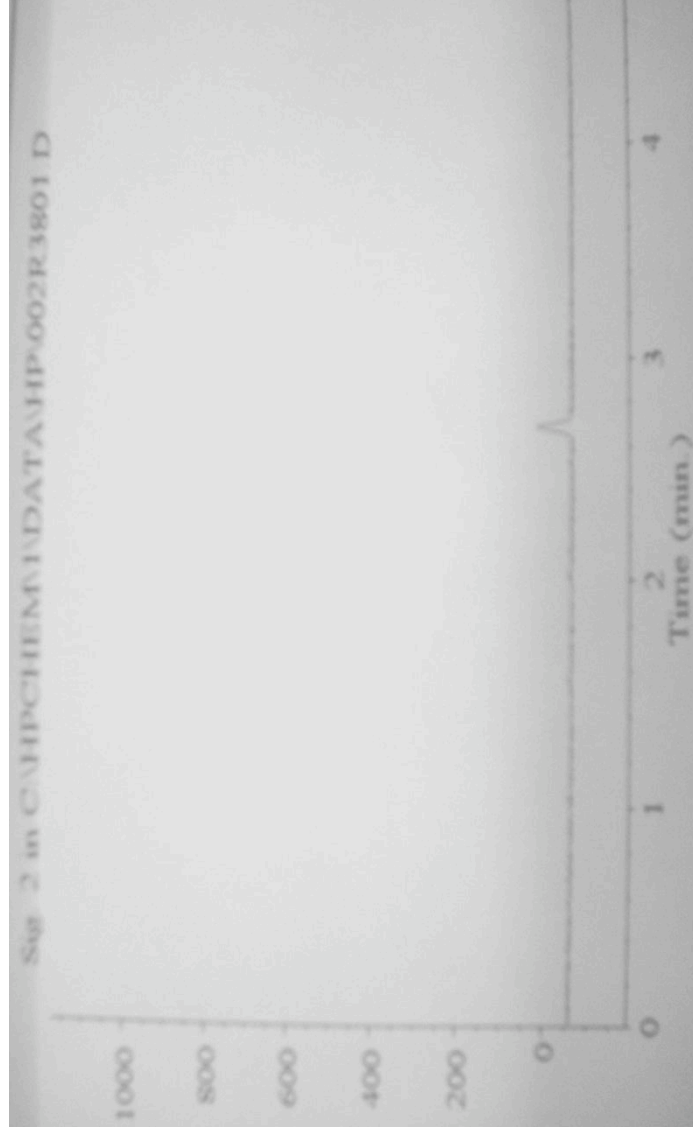
Vr= Volumen del recipiente en que fue encerrada la planta

peso= peso fresco

La liberación de etileno fue cuantificada en una muestra de aire circundante a los tallos, en la forma descrita arriba para el CO<sub>2</sub>. Debe señalarse que el cálculo del

etileno liberado por las muestras problema, de todos los tratamientos, fue innecesario, ver apartado de Resultados y Discusión.

La Figura 8 representa uno de los cromatogramas típicos obtenidos en este estudio, con el pico generado en un tiempo de 2.7 min por el estándar de etileno.



**Figura 8.** Cromatograma del estándar de etileno

### **3.7.11. Daño en las membranas celulares durante la vida en florero**

Con la finalidad de conocer la funcionalidad e integridad de las membranas celulares de los tejidos, de los tallos y flores, de *Antirrhinum majus* L. al inicio del ensayo y su modificación por la senescencia durante la vida en florero, y por el efecto de los reguladores del crecimiento (AOA y TIBA), se cuantificó la velocidad de liberación de electrolitos de sus tejidos. Lo anterior se llevó a cabo mediante la determinación de la conductividad eléctrica del medio acuoso (agua desionizada) en el que fueron suspendidos fragmentos de los tallos, flores y pétalos.

### 3.7.12. Índice de daño (en las membranas) durante la vida en florero

Con base en la hipótesis de que el incremento de la cantidad de electrolitos liberados al medio es directamente proporcional al daño ocurrido en las membranas de los tejidos estresados, respecto a los no dañados (Prášil y Zámečník, 1998), se calculó el índice de daño ( $I_d$ ) de las flores senescentes, en los tallos tratados con AOA, TIBA, la mezcla de ambos reguladores del crecimiento y los testigos al final de la vida en florero.

Para el cálculo fue utilizada la igualdad propuesta y utilizada por Prášil y Zámečník (1998):

$$I_d (\%) = ((R_t - R_o)/(R_f - R_o)) 100$$

Donde  $I_d$  es el índice de daño,

$R_t$  la conductividad eléctrica de medio de resuspensión de las flores al concluir la vida en florero,

$R_o$  es la conductividad eléctrica del medio de suspensión de las flores al inicio del ensayo (tejido fresco, no estresado o testigo inicial),

$R_f$  es la conductividad eléctrica del medio de suspensión de las flores al inicio del ensayo (testigo inicial o  $R_o$ ) después de haber sido congelado (para asegurar la liberación total de electrolitos del tejido). Debe señalarse que para estandarizar los valores de la conductividad eléctrica para el cálculo del  $I_d$  esos valores fueron ajustados a un gramo de tejido.

### 3.7.13. Permeabilidad de las membranas celulares

La permeabilidad de las membranas celulares se cuantifico en tallos y flores, mediante los cambios en la conductividad eléctrica del medio acuoso en el que fueron inmersos los tejidos, de acuerdo con la metodología descrita por Prášil y Zámečník (1998) y Sánchez-Urdaneta *et al.* (2004). Un segmento de 1 cm de tallo o los pétalos de dos flores, una de la base y otra del ápice de la inflorescencia fueron pesados en una balanza analítica (Scientech, EE.UU., con precisión de 0.0001 g), colocados, por

separado en vasos que contenían 20 ml de agua desionizada, y se mantuvieron con agitación ligera y constante en un agitador orbital (PRO VSOS 4-P, Lab Plus Series) durante 4 horas. La conductividad eléctrica del medio acuoso fue cuantificada cada 30 min durante 4 h, con un conductímetro (Horiba B-173).

### **3.8. Diseño experimental y análisis de resultados**

El trabajo estuvo integrado por cinco experimentos (Cuadro 3), los cuales fueron diseñados como experimentos independientes.

Experimento 1 “Evaluación del geotropismo (reacción gravitropica) en los tallos con diferente desarrollo cultivar Potomac White Ivory” Se utilizó un diseño completamente al azar, con cuatro etapas de desarrollo como tratamientos, un tallo como unidad experimental y cuatro repeticiones de cada etapa. Los resultados fueron sometidos a análisis de varianza y comparación múltiple de medias.

Los tallos evaluados en este ensayo, se clasificaron en cuatro etapas de desarrollo: 1) etapa vegetativa, en la que aun no se había producido el desarrollo floral, 2) botón floral, etapa en la cual daba inicio el desarrollo floral con el brote de los primeros botones, 3) inicio de antesis, en esta etapa ya se diferenciaba la forma de la espiga floral y los botones florales eran más numerosos, y 4) 75% de flores en antesis, tallos que alcanzaron el punto de corte de acuerdo a las recomendaciones comerciales

Experimento 2 “Determinación de las dosis de reguladores del crecimiento para mitigar el geotropismo negativo de los tallos en antesis (etapa 4), cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory” se utilizó un diseño factorial (2 x 3) completamente al azar. Los factores y niveles fueron: cultivar (dos) y compuestos regulador de crecimiento (dos más un testigo). En este ensayo la unidad experimental estuvo representada por un tallo y fueron incluidas seis repeticiones. Así, se evaluó un total de 30 tallos. Los resultados fueron sometidos a análisis de varianza y comparación múltiple de medias.

Experimento 3. “Efecto de los reguladores del crecimiento en la mitigación del geotropismo negativo y su relación con el diámetro del tallo, número de flores en

antes por inflorescencia y vida en florero de los cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory” fue utilizado un diseño en bloques al azar. Los bloques incluyeron dos cultivares, los dos compuestos regulador de crecimiento y un testigo. En cada bloque la unidad experimental estuvo representada por un tallo y fueron incluidos ocho de ellos. Así, en este ensayo se utilizó un total de 48 plantas. Con los datos se realizó un análisis de varianza y comparación múltiple de medias.

Experimento 4. En la “Evaluación de los reguladores del crecimiento en la mitigación del geotropismo negativo y vida en florero de los cultivares Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory” el efecto de los reguladores de crecimiento en la disminución de la curvatura gravitropica, el diseño experimental fue completamente al azar con diferente número de repeticiones. Fueron evaluados tres cultivares, dos reguladores del crecimiento y un testigo; la unidad experimental estuvo representada por un tallo. Seis repeticiones del cv. Potomac Rose, y tres de los cultivares Potomac White Ivory y Royal fueron incluidas. Los datos fueron sometidos a análisis de varianza y comparación múltiple de medias. En este ensayo fue utilizado un total de 36 plantas.

Experimento 5 “Evaluación de los reguladores del crecimiento en tallos de origen comercial, cultivar Potomac White Ivory” se utilizó un diseño en bloques al azar, cada bloque incluyó los cuatro tratamientos siguientes: dos reguladores del crecimiento, la mezcla de ellos y el testigo. La unidad experimental estuvo representada por un tallo y fueron incluidas 10 repeticiones. Los datos fueron sometidos a análisis de varianza y comparación múltiple de medias. En este ensayo fue utilizado un total de 40 plantas.

Los resultados fueron sometidos a un análisis de varianza y comparación múltiple de medias con la prueba de Tukey ( $P \leq 0.05$ ), cuando fue procedente se obtuvo la significancia de las interacciones con la prueba LSMEANS, todo con el paquete estadístico SAS (versión 8.1). La representación gráfica de los datos se realizó con el programa SigmaPlot de Jandel Scientific (versión 9) para computadora personal.

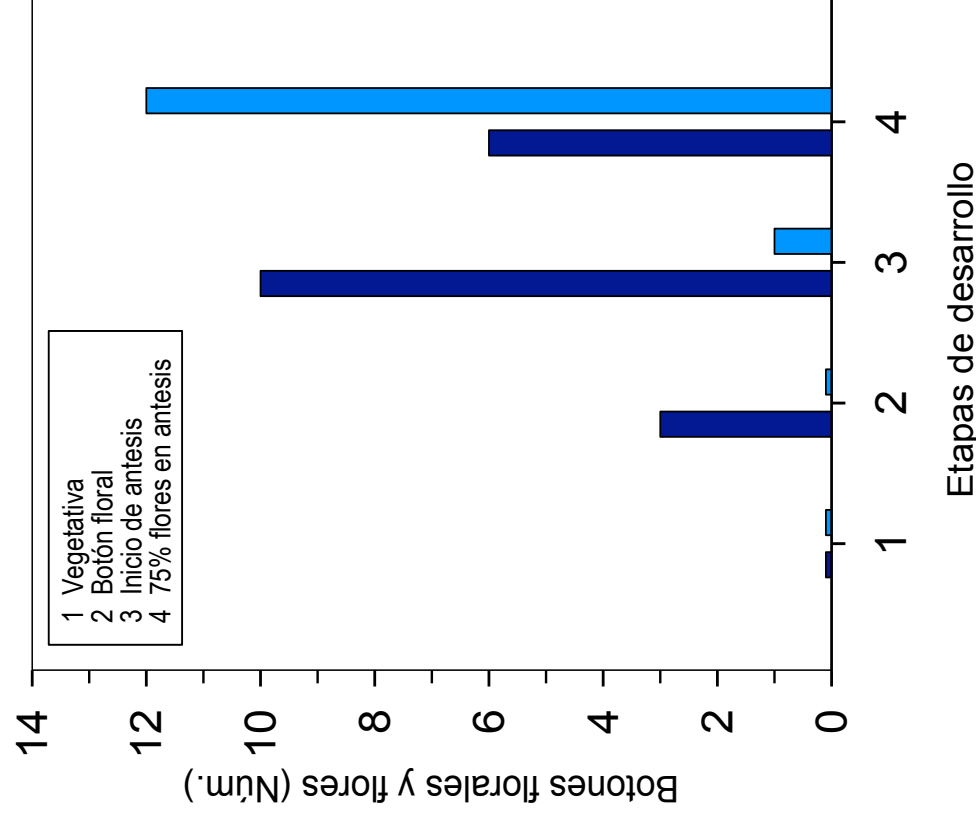


## **IV. RESULTADOS**

### **4.1. Experimento 1 “Evaluación del geotropismo (reacción gravitrópica) en los tallos con diferente desarrollo, cultivar Potomac White Ivory”**

#### **4.1.1. Número de botones y flores**

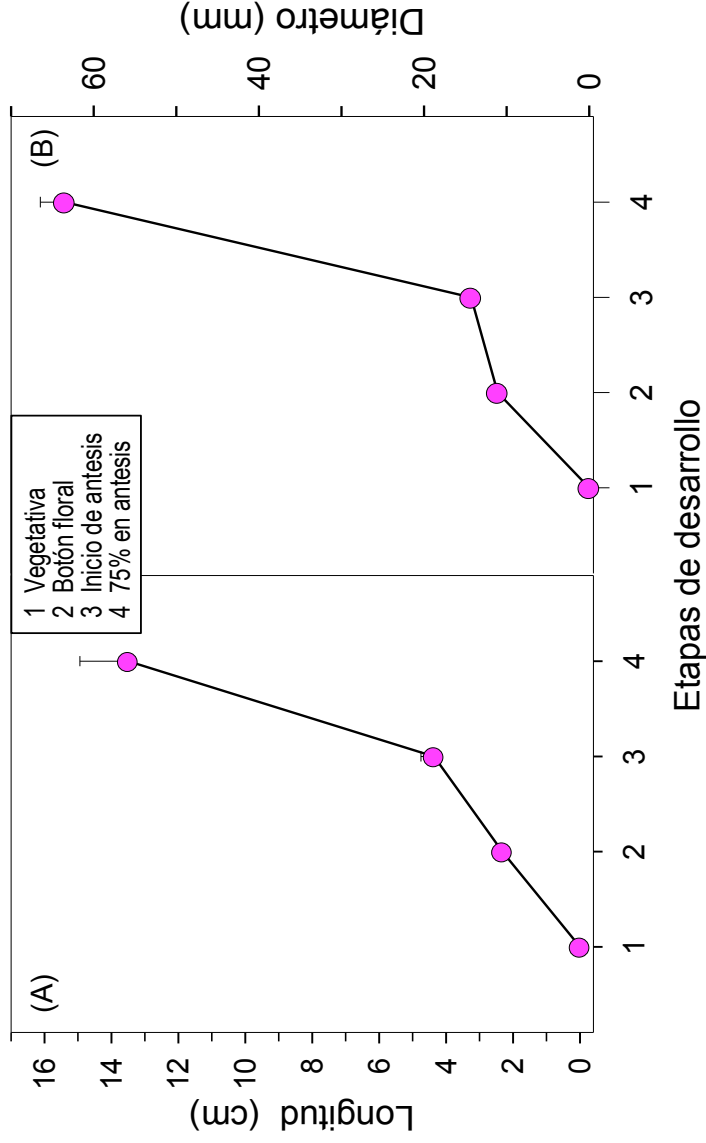
Se caracterizaron cuatro etapas de desarrollo con el fin de evaluar la reacción gravitrópica negativa de los tallos de *Antirrhinum majus* L. Los tallos en la etapa 1 se caracterizaron por tener las yemas florales sin abrir, la etapa 2 con al menos tres botones florales y la etapa 3 con 11 botones florales en la yema apical. Además, en esta última etapa por lo menos los tallos tuvieron en promedio una flor expuesta. Entre las etapas 3 y 4 hubo incremento significativo ( $P \geq 0.05$ ) y disminución del número de flores y botones florales, respectivamente (Figura 9).



**Figura 9.** Número de botones florales (barras azul oscuro) y flores abiertas (barras azul claro) de *Antirrhinum majus* L. cv. Potomac White Ivory, en cuatro etapas del desarrollo (1: Vegetativa avanzada, 2: exposición de botón floral, 3: inicio de antesis y 4: inflorescencia con 75 % de flores en antesis) n=4.

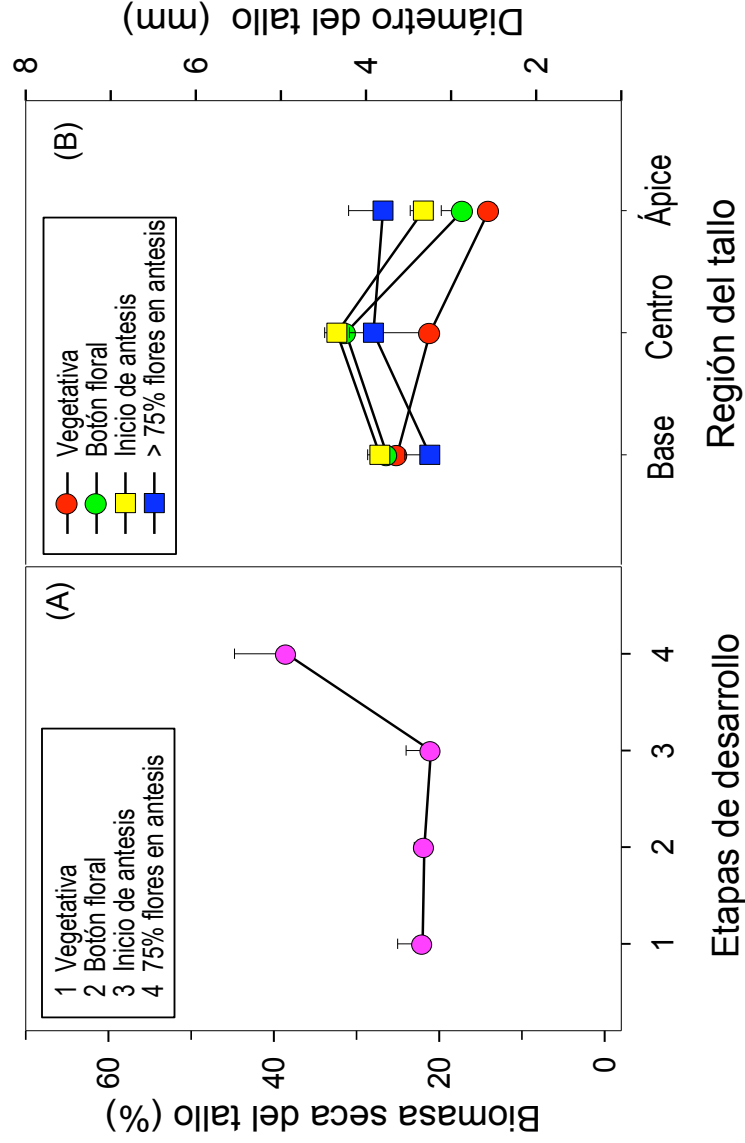
#### 4.1.2. Longitud y diámetro de las inflorescencias

La longitud y diámetro de las inflorescencias incrementaron linealmente entre la etapa vegetativa avanzada e inicio de antesis (etapas 1 y 3, respectivamente, en la Figura 10); sin embargo, con el desarrollo, las inflorescencias incrementaron tanto su longitud como el diámetro cerca del triple a partir de la antesis y hasta que los tallos alcanzaron el punto de corte, cuando las inflorescencias presentaron 75 % de antesis.



**Figura 10.** Longitud (A) y diámetro (B) de las inflorescencias de *Antirrhinum majus* L. cv. Potomac White Ivory, en cuatro etapas del desarrollo (1: Vegetativa avanzada, 2: exposición de botón floral, 3: inicio de antesis y 4: 75 % de flores en antesis). Las barras sobre los valores promedio representan el error estándar (n=4).

El contenido de biomasa seca del tallo se mantuvo constante durante el desarrollo de la etapa vegetativa avanzada y la de inflorescencia, pero su diámetro se modificó entre las etapas del desarrollo y sus zonas basal, central y apical. Así, en la etapa vegetativa avanzada, el diámetro del tallo disminuyó linealmente de la base (4 mm) al ápice (2.6 mm); con la formación del botón floral e inicio de antesis, los tallos incrementaron ligera pero significativamente ( $P \geq 0.05$ ) su diámetro en la zona central, pero en el ápice se adelgazaron. En contraste, cuando la inflorescencia alcanzó 75 % de antesis el tallo floral incrementó significativamente ( $P \geq 0.05$ ) su diámetro en el centro y el ápice, lo que coincidió con su contenido mayor de biomasa seca (Figura 11).

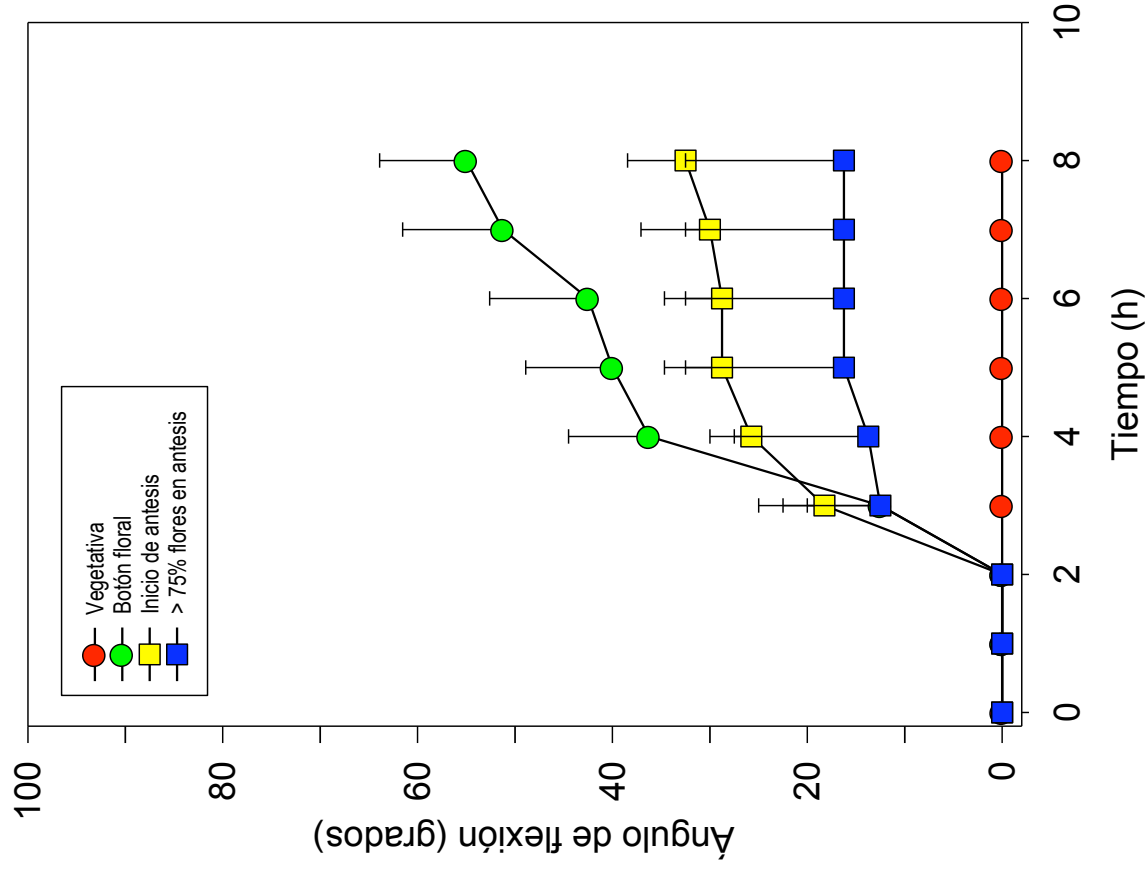


**Figura 11.** Biomasa seca (A) promedio de los tallos de *Antirrhinum majus* L. cv. Potomac White Ivory en cuatro etapas del desarrollo (1: Vegetativa avanzada, 2: exposición de botón floral, 3: inicio de antesis y 4: inflorescencia con 75 % de flores en antesis) y diámetro (B) de los mismos tallos en su base, zona central y apical (base de la inflorescencia). Las barras sobre los valores promedio representan el error estándar (n=4).

#### 4.1.3. Magnitud de la reacción gravitropica negativa (ángulo de flexión) en dependencia de la etapa fenológica

Se encontraron diferencias significativas ( $P \geq 0.05$ ) en la reacción gravitropica negativa expresada como ángulo de flexión de la zona apical de los tallos entre las etapas fenológicas. Durante las primeras dos horas los tallos de 'Potomac White Ivory' mantuvieron la linealidad, independientemente de la etapa fenológica; sin embargo, después de ese tiempo fue evidente el incremento significativo ( $P \geq 0.05$ ) de la inflexión apical únicamente de los tallos en etapa reproductora, es decir con la presencia de botón floral, al inicio y 75 % en antesis, con diferente intensidad

dependiente de la etapa. Al inicio de la etapa reproductora (con botón floral) el tallo tuvo la mayor respuesta gravitropica y después de 8 horas el ángulo de doblamiento de esos tallos alcanzó 53°, aunque el mayor doblamiento sucedió entre las 2 y 4 horas después de permanecer en posición horizontal. Los tallos florales en antesis (inicio y con 75° en antesis) mostraron menor inflexión apical ( $P \geq 0.05$ ) respecto al inicio de la etapa reproductiva y después de 8 h en la horizontalidad alcanzaron en promedio 24°. En coincidencia con los tallos al inicio de la etapa reproductora, aquellos con flores en antesis (etapas 3 y 4) mostraron las inflexiones mayores entre las 2 y 4 horas después de permanecer en posición horizontal y entre las 4 y 8 horas la tasa de doblamiento no incrementó (Figura 12).



**Figura 12.** Reacción gravitrópica negativa (ángulo de flexión) del ápice de tallos de *Antirrhinum majus* L. cv. Potomac White Ivory, después de ser colocados en posición horizontal, en cuatro etapas fenológicas. Las barras sobre los valores promedio representan el error estándar (n=4).

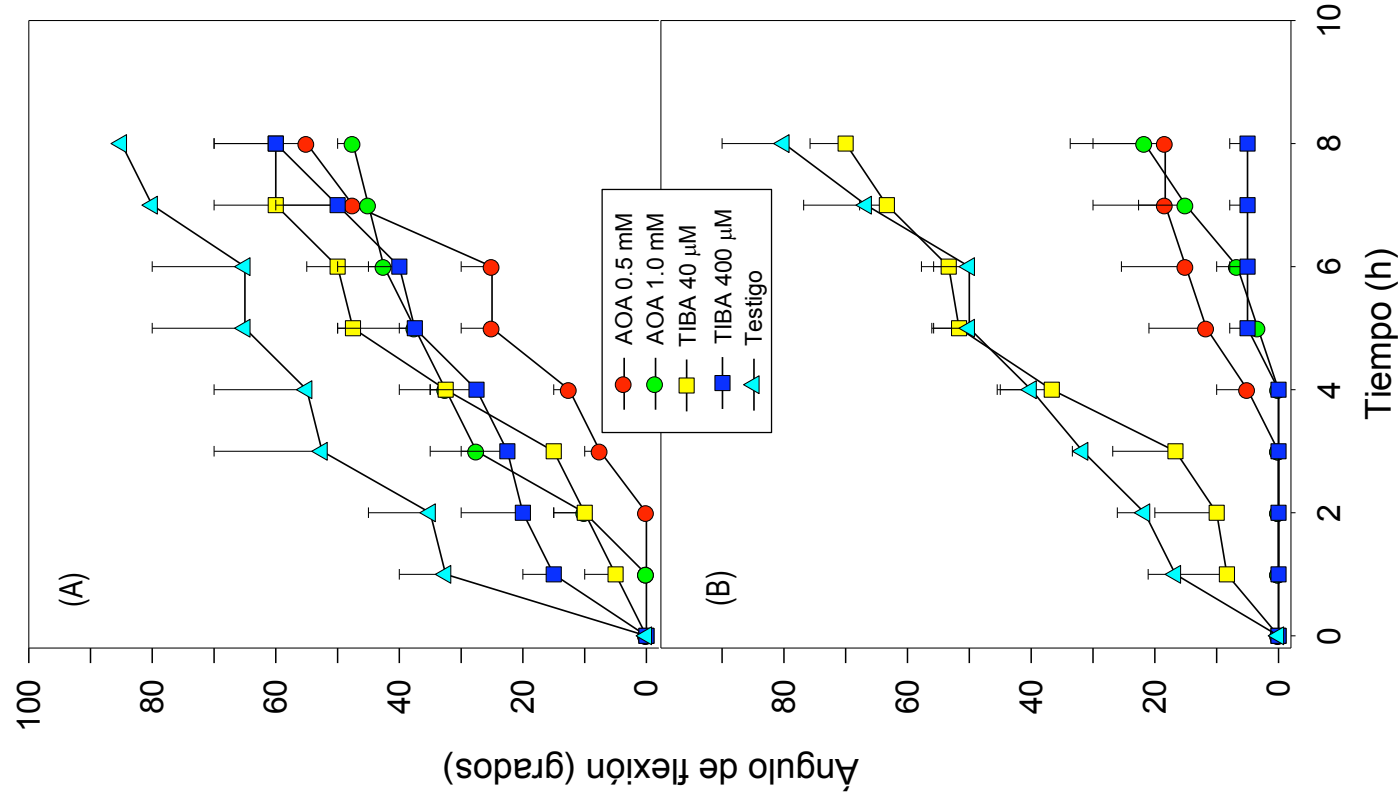
## 4.2. Experimento 2. “Determinación de las dosis de reguladores del crecimiento para mitigar el geotropismo negativo de los tallos en antesis (etapa 4), cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory”

### 4.2.1. Magnitud del ángulo de flexión

El AOA y el TIBA fueron los reguladores del crecimiento seleccionados para evaluar su efecto en la eliminación o disminución de la reacción gravitropica negativa de los tallos de *Antirrhinum majus* L. El presente ensayo fue realizado para evaluar dos concentraciones de los dos reguladores del crecimiento, AOA y TIBA, seleccionados.

Tanto el AOA como el TIBA disminuyeron la reacción gravitropica negativa de los tallos de los cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory con inflorescencia con 75 % en antesis. Se encontraron diferencias significativas ( $P \geq 0.05$ ) en la disminución de los ángulos de doblamiento dependientes del regulador del crecimiento, de su concentración y del cultivar. Ambos reguladores del crecimiento retardaron el incremento de la flexión respecto al testigo (Figura 13).

Al final del tiempo de evaluación (8 horas), el AOA disminuyó el ángulo de doblamiento 38 y 50 %, respecto al testigo, cuando fue aplicado en concentraciones de 1 y 0.5 mM, respectivamente, al cultivar Potomac Royal (Figura 13 A). Además, este regulador del crecimiento generó las tasas medias de flexión significativamente menores ( $P \geq 0.05$ ) entre los tratamientos, alrededor de  $1^\circ \text{ h}^{-1}$  ( $P \geq 0.05$ ; Cuadro 4). En ‘Potomac White Ivory’ el mismo compuesto en ambas dosis generó mayor inhibición de la flexión (75 %, en promedio) en comparación con ‘Potomac Royal’ (Figura 13 A y B), por ello las tasas de flexión fueron estadísticamente similares entre las dos concentraciones de AOA en ‘Potomac White Ivory’ y menores que en ‘Potomac Royal’ (Cuadro 4).



**Figura 13.** Efecto de los ácidos amino oxalacético (AOA) y 2, 3, 5-triiodobenzoico (TIBA) en el gravitropismo negativo de las inflorescencias de *Antirrhinum majus* L. Cultivares Potomac Royal (A) y Potomac White Ivory (B). Las barras sobre los valores promedio representan el error estándar (n=3).



**Cuadro 4.** Tasa de flexión (grados hora<sup>-1</sup>) de los tallos en etapa reproductiva (con 75 % de flores en antesis) de los cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory, en un período de 8 horas, con y sin aplicación de AOA y TIBA.

Cultivar	Tratamiento				
	AOA 0.5 mM	AOA 1 mM	TIBA 40 µM	TIBA 400 µM	Testigo
Potomac Royal	6.8 b	5.5 c	7.5 b	8.6 b	10.9 a
Potomac White Ivory	2.6 d	2.5 d	8.8 b	0.5 e	10.6 a

Medias seguidas con la misma letra en hilera son significativamente similares ( $P \geq 0.05$ ).

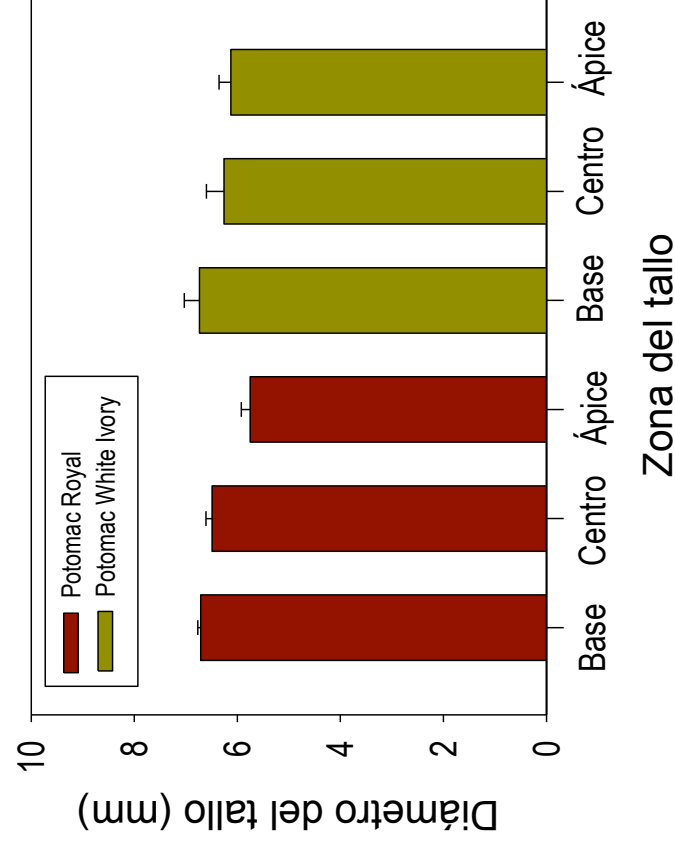
El TIBA produjo una disminución significativa ( $P \geq 0.05$ ) del ángulo de inclinación, independiente de la concentración, en los tallos de 'Potomac Royal', y al final del tiempo evaluado la inhibición máxima alcanzó 31 % respecto al testigo (Figura 13 B). En contraste, en los tallos de 'Potomac White Ivory' el TIBA inhibió el gravitropismo negativo únicamente con la concentración mayor (400 µM), pero esa inhibición fue casi total y la mayor entre todo el grupo de tratamientos (97 %) de este ensayo (Figura 13 B), respecto al testigo. Debido a este efecto, el cultivar Potomac White Ivory tratado con TIBA 400 µM presentó la tasa de gravitropismo negativo significativamente menor ( $P \geq 0.05$ ) de todo el grupo (Cuadro 4).

Los resultados descritos fueron la base para el siguiente ensayo, con el objetivo de evaluar algunas variables morfofisiológicas de *Antirrhinum majus* que ayudaran a entender el efecto positivo del AOA y TIBA en la inhibición del gravitropismo negativo. Así, el siguiente ensayo se realizó con la aplicación de AOA 1mM y TIBA 400 µM.

**4.3. Experimento 3. “Efecto de los reguladores del crecimiento en la mitigación del geotropismo negativo y su relación con el diámetro del tallo, número de flores en antesis por inflorescencia y vida en florero de los cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory”**

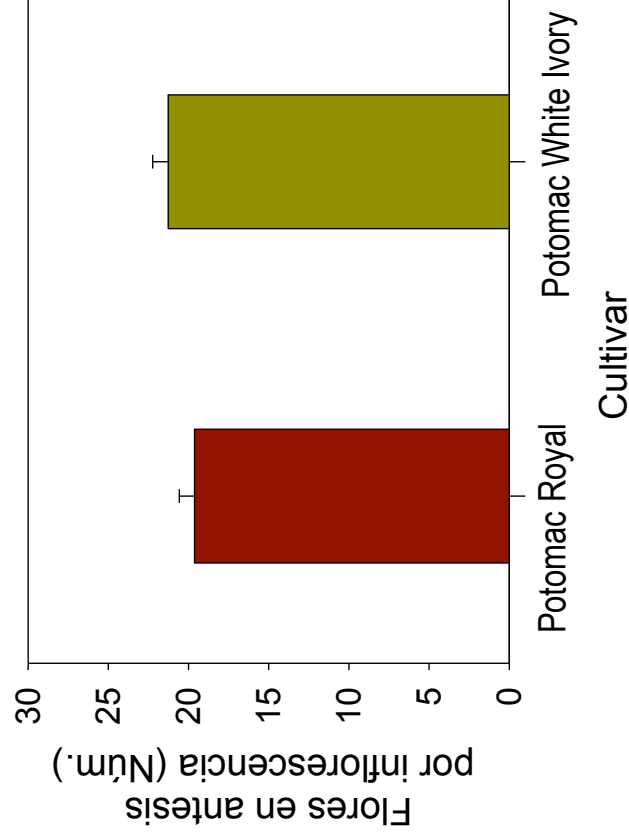
#### **4.3.1. Diámetro del tallo y flores en antesis**

Con la finalidad de conocer si existe alguna relación entre la reacción gravitropica del ápice floral y el grosor del tallo (que puede ser considerado un parámetro para calificar el vigor del tallo), se determinó el diámetro del tallo en su base, región central y apical. Los resultados mostraron que el diámetro de los tallos de los cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory fue estadísticamente igual en las tres zonas, aunque se notó una tendencia de disminución hacia el ápice; el promedio del diámetro del tallo en cada cultivar fue 6.24 y 6.48 mm, respectivamente (Figura 14).



**Figura 14.** Diámetro de tres zonas de los tallos de dos cultivares de *Antirrhinum majus* L. con 75 % de flores en antesis en la inflorescencia. Las líneas sobre las barras representan el error estándar (n=8).

Para conocer si existía alguna relación entre el número de flores en antesis en las inflorescencias y la reacción gravitópica fue cuantificado dicho número en ambos cultivares. En promedio el número de flores en antesis por inflorescencia fue de 20 y resultó estadísticamente similar entre los dos cultivares (Figura 15).

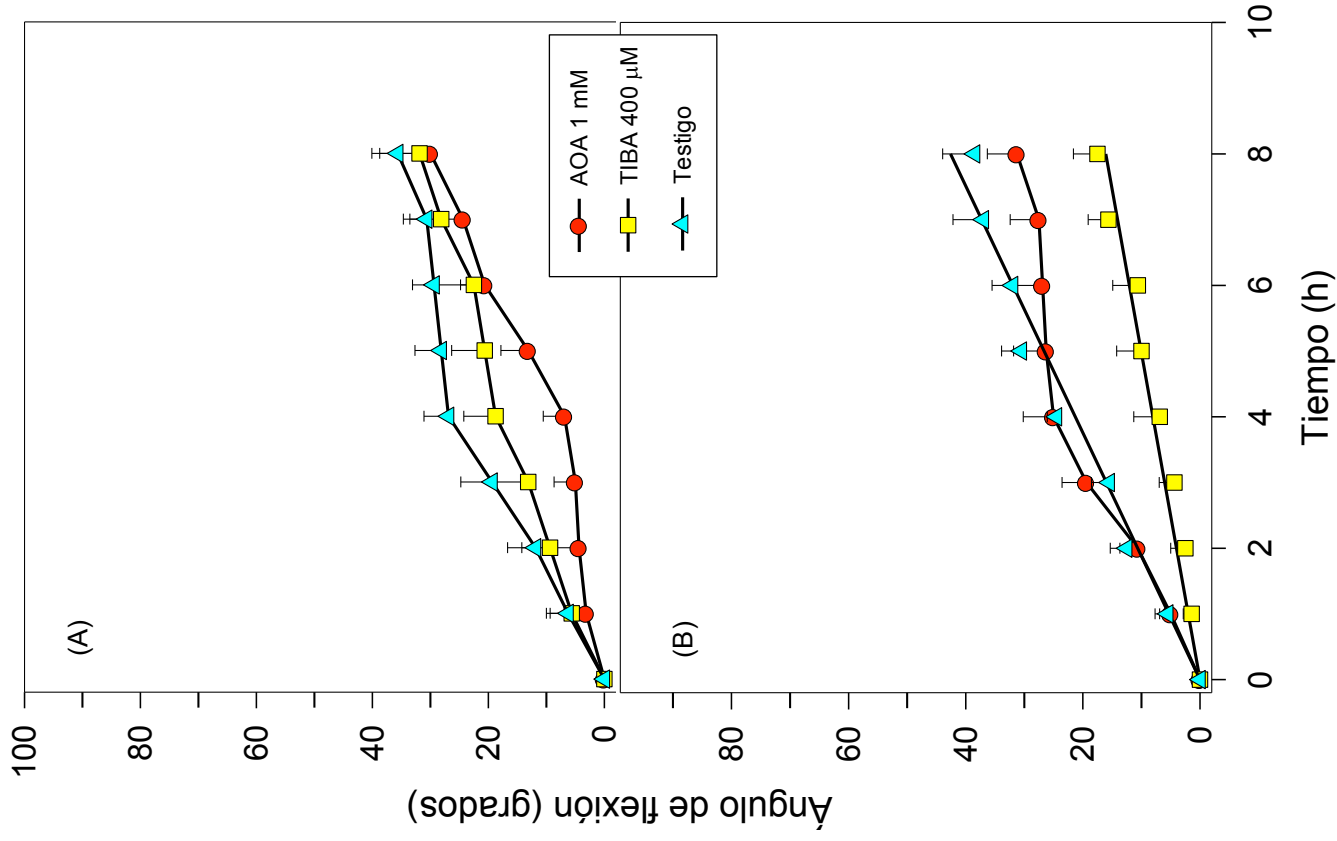


**Figura 15.** Flores en antesis en la inflorescencia de cultivares de *Antirrhinum majus* L. al momento de la cosecha. Las líneas sobre las barras representan el error estándar (n=8).

#### 4.3.2. Efecto de reguladores del crecimiento en la magnitud del ángulo de flexión

Existió una respuesta diferente del AOA y TIBA entre los cultivares. El AOA 1 mM por una parte disminuyó significativamente ( $P \geq 0.05$ ) el ángulo de flexión en los tallos florales en 'Potomac Royal'. Las diferencias mayores alcanzaron 76 % y se presentaron durante las primeras cuatro horas. Después de ese tiempo las diferencias, aunque significativas ( $P \geq 0.05$ ), fueron reduciéndose (Figura 16 A). En contraste, el AOA no modificó significativamente el ángulo de flexión en 'Potomac White Ivory' (Figura 16 B). Por otro lado el TIBA 400  $\mu$ M tuvo mayor efectividad en 'Potomac White Ivory' pues promovió la disminución del ángulo de flexión hasta 62

%, respecto a su testigo, después de 7 y 8 horas (Figura 16 B). Sin embargo en 'Potomac Royal' no tuvo ningún efecto.



**Figura 16.** Efecto de los ácidos aminoacéticos (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en el gravitropismo negativo de las inflorescencias de *Antirrhinum majus* L. Cultivares Potomac Royal (A) y Potomac White Ivory (B). Las barras sobre los valores promedio representan el error estándar (n=8).

### 4.3.3. Vida en florero

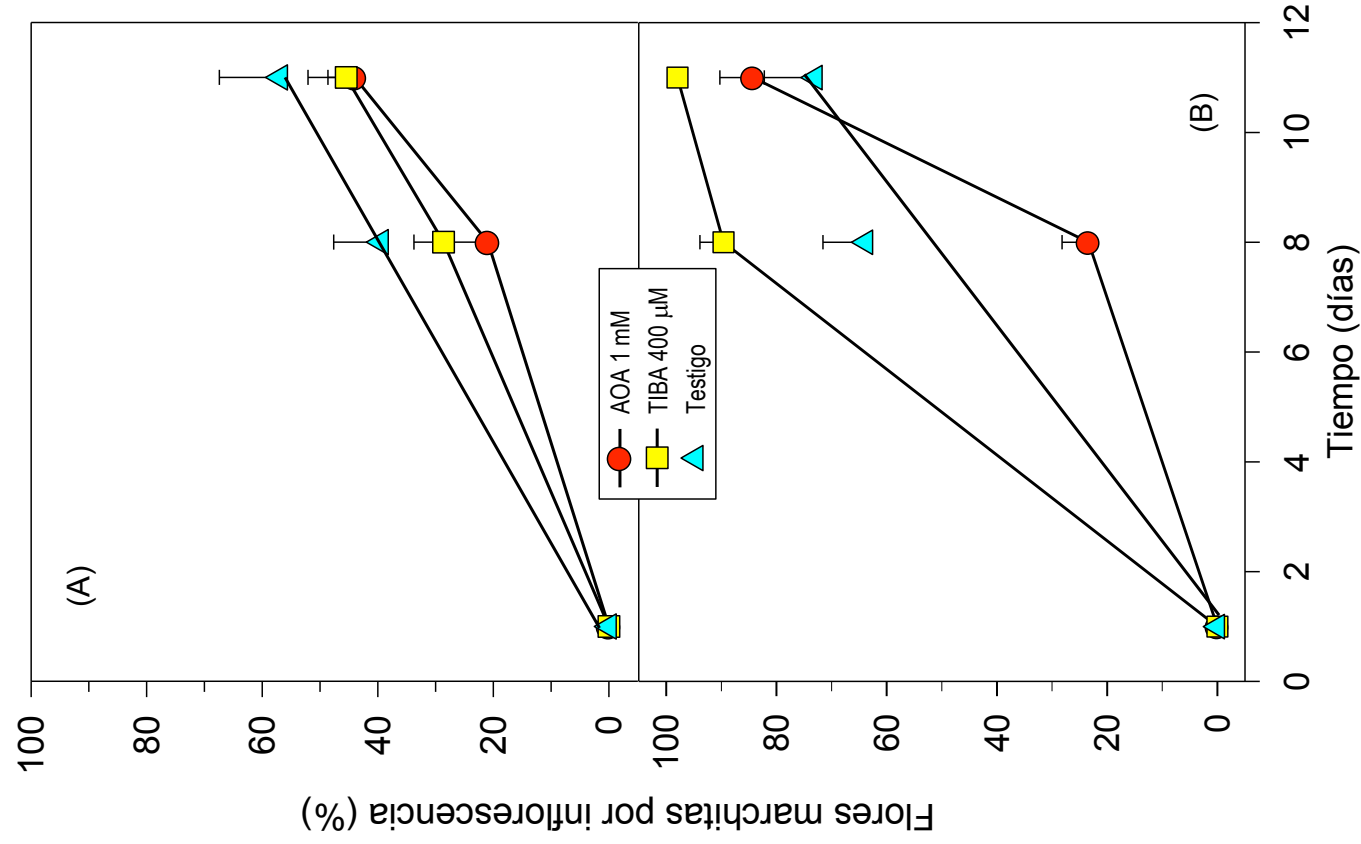
Tanto los tallos de 'Potomac Royal' y 'Potomac White Ivory', mostraron marchitamiento acelerado de las flores, con una tendencia lineal y dependiente del tiempo. El cultivar Potomac Royal mantuvo cerca de 50 % de sus inflorescencias en buen estado después de nueve días del corte. En contraste, en los tallos de 'Potomac White Ivory' las flores se marchitaron a una velocidad mayor y nueve días después del corte ya había en promedio 70 % de flores marchitas en sus inflorescencias (Figura 17).

El AOA modificó la tendencia y velocidad de marchitamiento de las flores en ambos cultivares. Siete días después del corte el AOA disminuyó significativamente (20 %;  $P \geq 0.05$ ) la proporción de flores marchitas respecto al testigo en 'Potomac Royal', el que en ese momento presentaba en promedio 40 % de flores marchitas. En los siguientes dos días, es decir a los nueve días del corte, tanto el testigo como el tratamiento con AOA de este cultivar continuaron incrementando la proporción de flores marchitas, y el tratamiento con AOA permaneció con una cantidad de flores marchitas significativamente menor ( $P \geq 0.05$ ) que el testigo (42 y 60 %, respectivamente) (Figura 17 A).

El AOA disminuyó significativa ( $P \geq 0.05$ ) y drásticamente la presencia de flores marchitas también en la inflorescencia de 'Potomac Royal', durante los primeros siete días después del corte, ya que el testigo presentó 65 % de flores marchitas mientras el tratamiento con AOA acumuló sólo 22 % en el mismo tiempo. Sin embargo, en los dos días siguientes, es decir entre los siete y nueve días después del corte, la proporción de flores marchitas continuó incrementando en el testigo hasta alcanzar 75 %, y en el tratamiento con AOA el incremento fue drástico y significativo ( $P \geq 0.05$ ), pues de 22 se elevó a 85 % (Figura 17 B).

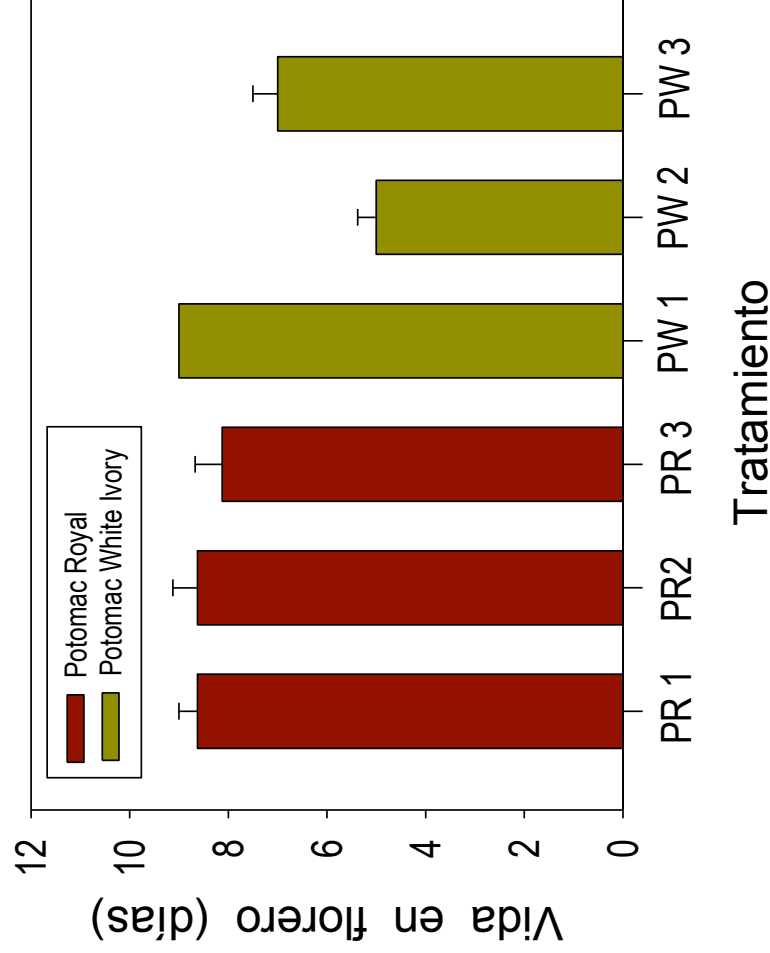
El TIBA, como el AOA, modificó la tendencia y velocidad de marchitamiento de las flores en ambos cultivares, en forma distinta entre ellos. En 'Potomac Royal' el TIBA mantuvo porcentajes menores de inflorescencias marchitas después de siete y nueve días, respecto al control (Figura 17 A).

En contraste, el cultivar Potomac White Ivory se vio notablemente afectado por el TIBA y en los primeros siete días de la vida en florero las inflorescencias presentaron 90 % de flores marchitas y el total (100 %) se contabilizó al concluir los nueve días de vida en florero (Figura 17 B).



**Figura 17.** Efecto de los ácidos aminoacéticos (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en el marchitamiento de las flores, durante la vida en florero, de *Antirrhinum majus* L. Cultivares Potomac Royal (A) y Potomac White Ivory (B). Las barras sobre los valores promedio representan el error estándar (n=8).

De acuerdo con los estándares de calidad para *Antirrhinum majus* L. la vida en florero es el período total, en días, en el que 30 % de las flores de cada inflorescencia se marchita a partir del corte (Besmer y Koide, 1999). La aplicación de AOA y TIBA mantuvo sin cambio significativo ( $P \geq 0.05$ ) la vida en florero de 'Potomac Royal' respecto a su testigo; ésta tuvo una duración de ocho días. En contraste, los tallos de Potomac White Ivory, respondieron positivamente a la aplicación del AOA, e incrementó a nueve días la vida en florero, respecto a su testigo (vida media de florero de siete días), mientras que la aplicación de TIBA afectó negativamente este parámetro de calidad de las flores, pues lo disminuyó (dos días) significativamente ( $P \geq 0.05$ ) respecto a su testigo (Figura 18).



**Figura 18.** Vida en florero (días) de dos cultivares (Potomac Royal: PR y Potomac White Ivory: PW) de *Antirrhinum majus* L. tratados con AOA 1 mM (PR 1 y PW 1), TIBA 400  $\mu$ M (PR 2 y PW2) y sus testigos (PR 3 y PW 3). Las líneas sobre las barras representan el error estándar (n=8).

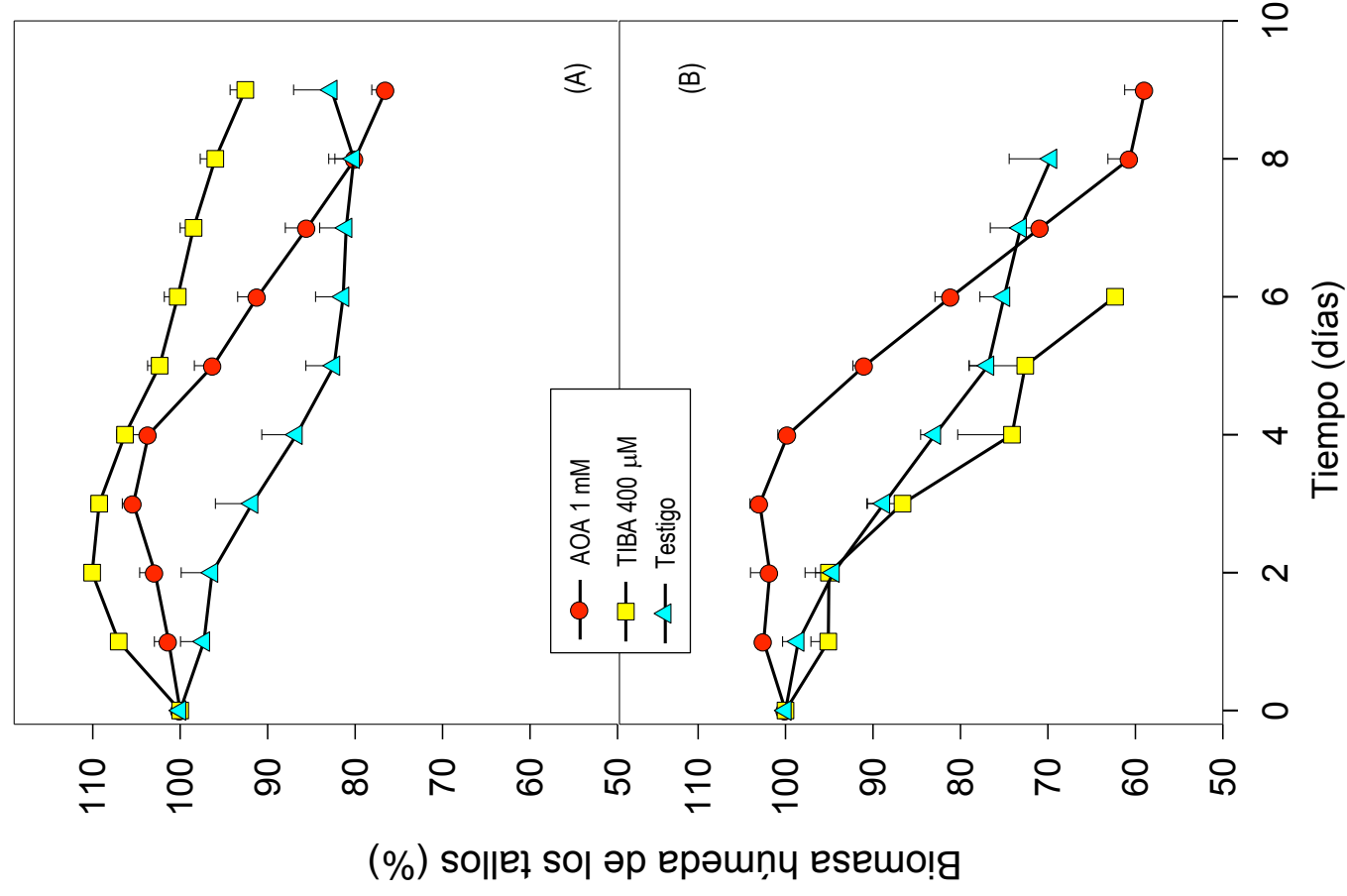


#### 4.3.4. Biomasa húmeda en relación con la vida en florero

La pérdida de agua (expresada como la caída de la biomasa húmeda en el tiempo) es una característica de pérdida de la calidad de la inflorescencia. Se observó que la pérdida de peso del 'Potomac Royal' inició a partir del primer día después del corte, continuó hasta el noveno día posterior al corte y alcanzó 27 % de disminución respecto a su peso original. En 'Potomac White Ivory' sucedió algo similar, aunque la disminución máxima de la biomasa húmeda se alcanzó al sexto día posterior al corte y representó 21 % del peso original (Figura 19).

La pérdida de agua durante la vida en florero fue retardada por el AOA durante los primeros cuatro días en ambos cultivares, respecto a su testigo. Sin embargo, del día cinco en adelante la pérdida de peso fue acelerada y ocho días después del corte los tallos con inflorescencia de 'Potomac Royal' tratados con AOA ya habían perdido (22 % de su peso original) una cantidad de biomasa húmeda similar a la de su testigo respectivo y los de 'Potomac White Ivory' (38 %) perdieron aún más que los de su testigo (Figura 19 A y B).

El TIBA mostró efectos contrastantes entre los dos cultivares. Mientras que en 'Potomac Royal' el cambio en biomasa húmeda permaneció sin cambio significativo ( $P \geq 0.05$ ) durante los nueve días de evaluación, en los tallos de 'Potomac White Ivory' el TIBA aceleró la pérdida de peso desde el primer día posterior al corte y seis días después ya había perdido 34 % de su peso original, pérdida significativamente mayor ( $P \geq 0.05$ ) respecto a la de su testigo (Figura 19 B).



**Figura 19.** Efecto de los ácidos aminoociacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en la biomasa húmeda de tallos de *Antirrhinum majus* L. Cultivares (A) Potomac Royal y (B) Potomac White Ivory. Las barras sobre los valores promedio representan el error estándar (n=8).

#### **4.4. Experimento 4. “Evaluación de los reguladores del crecimiento en la mitigación del geotropismo negativo y vida en florero de los cultivares Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory”**

##### **4.4.1. Magnitud del ángulo de flexión**

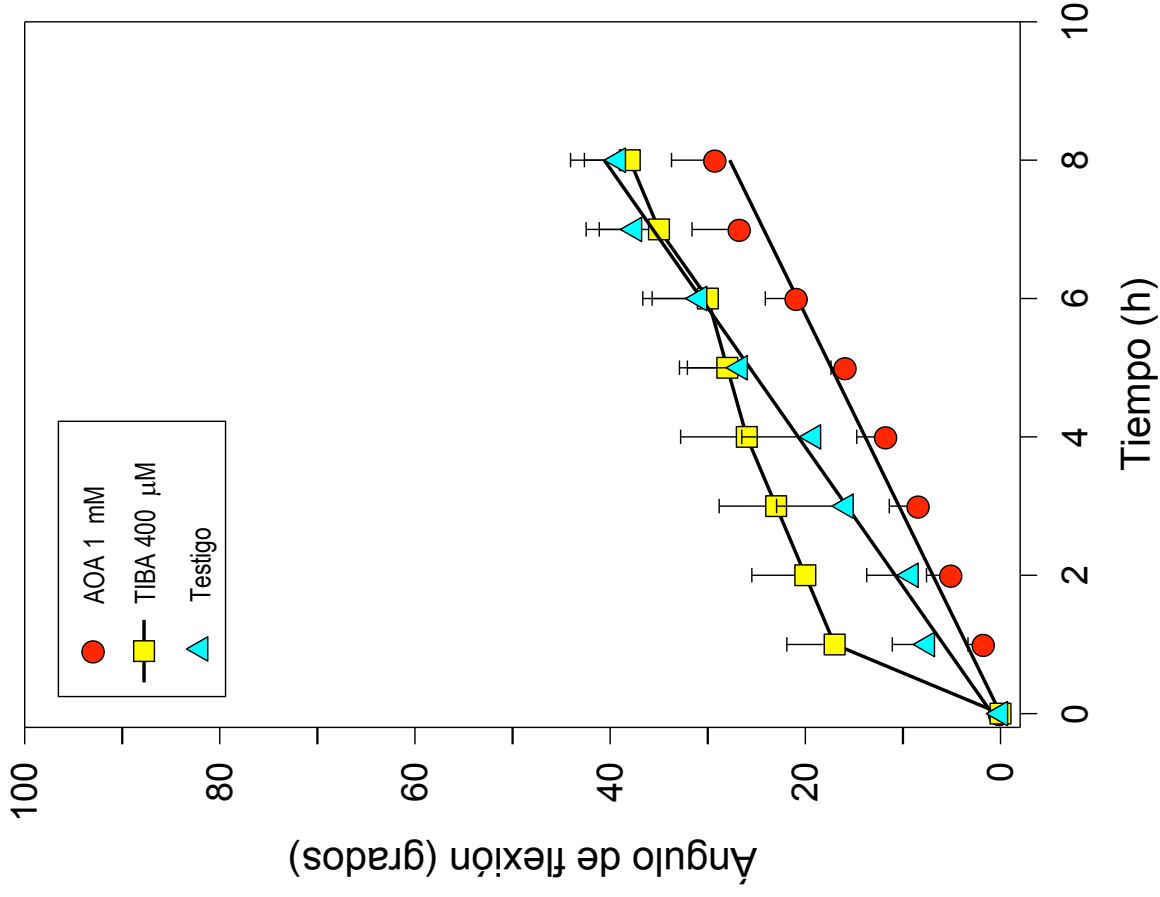
La respuesta geotrópica negativa del cultivar Potomac Rose fue evidente desde las primeras horas de haber adquirido la horizontalidad. Se observó el incremento del ángulo de flexión, en la zona apical de la inflorescencia lineal, dependiente del tiempo. Así, después de ocho horas su ángulo de flexión alcanzó 40° (Figura 20).

Los tallos de ‘Potomac Royal’ respondieron con una tendencia similar de flexión del ápice floral que el cultivar Potomac Rose, pero más enérgicamente, ya que después de ocho horas la flexión del ápice alcanzó 55° (Figura 21).

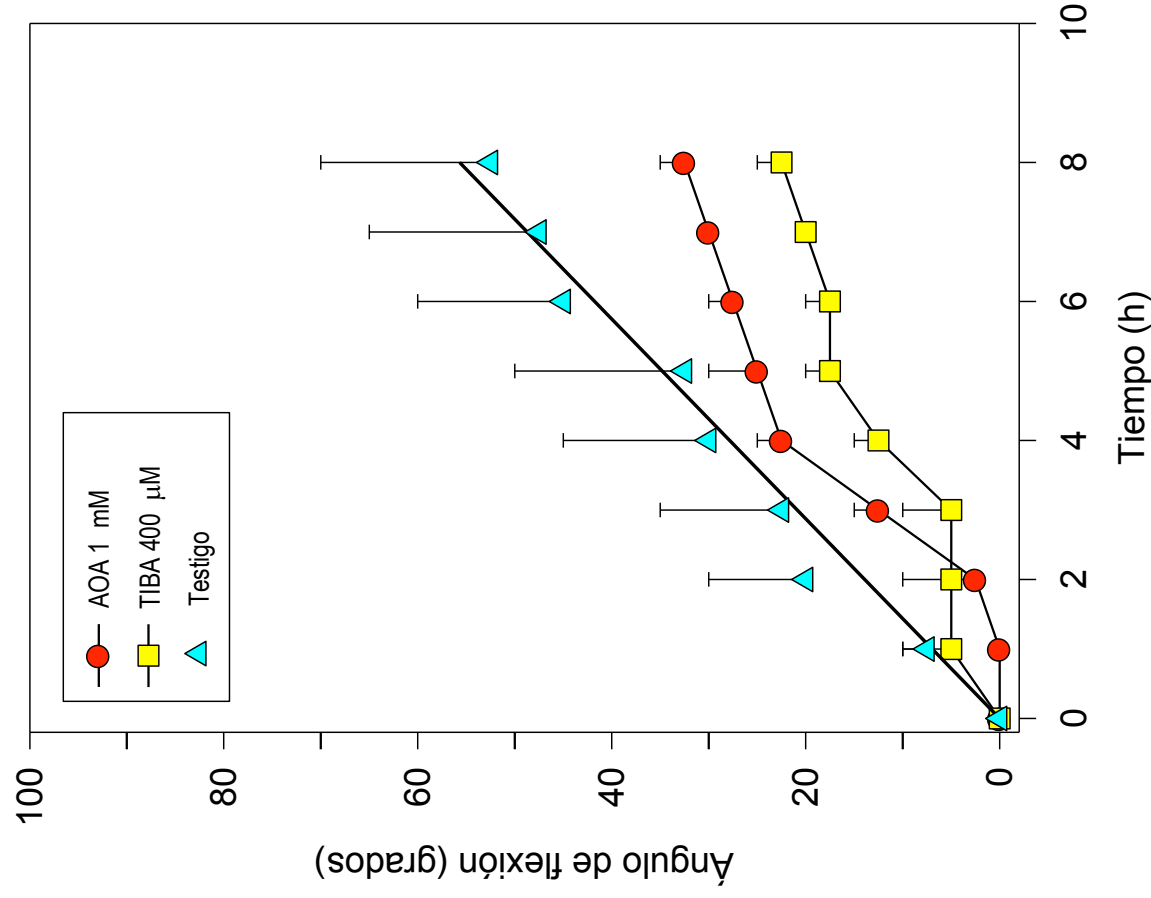
En contraste con los tallos de ‘Potomac Rose’ y ‘Potomac Royal’, el cultivar Potomac White Ivory en el presente ensayo mostró un incremento del ángulo de flexión no lineal, por lo que a lo largo de las ocho horas de evaluación la curva descrita parece seguir una tendencia de doble sigmoidea; así, en la primera hora no hubo flexión, entre la tercera y quinta hora la flexión se mantuvo en 10°, y entre la séptima y octava hora se mantuvo en 25° (Figura 22).

El AOA modificó la respuesta geotrópica de los tres cultivares, Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory; sin embargo, hubo contrastes notables entre ellos (Figuras 20 a 22). En ‘Potomac Rose’ y ‘Potomac Royal’ el AOA disminuyó el ángulo de flexión en el tiempo; la disminución en el primer caso mostró una tendencia lineal y alcanzó un máximo de 30° después de ocho horas del corte y permanencia en posición horizontal. Esta flexión máxima del tratamiento de ‘Potomac Rose’ con AOA representó una disminución del 25 % del control respectivo (Figura 20). En el segundo caso, en ‘Potomac Royal’, el AOA disminuyó el ángulo de flexión a lo largo del tiempo, con una tendencia no lineal. El incremento de la flexión parece haber seguido un incremento tipo sigmoideo; por lo que en las primeras horas prácticamente no hubo incremento, entre la segunda y cuarta hora el incremento alcanzó más de 20° y en las siguientes cuatro horas la flexión fue desacelerada, por

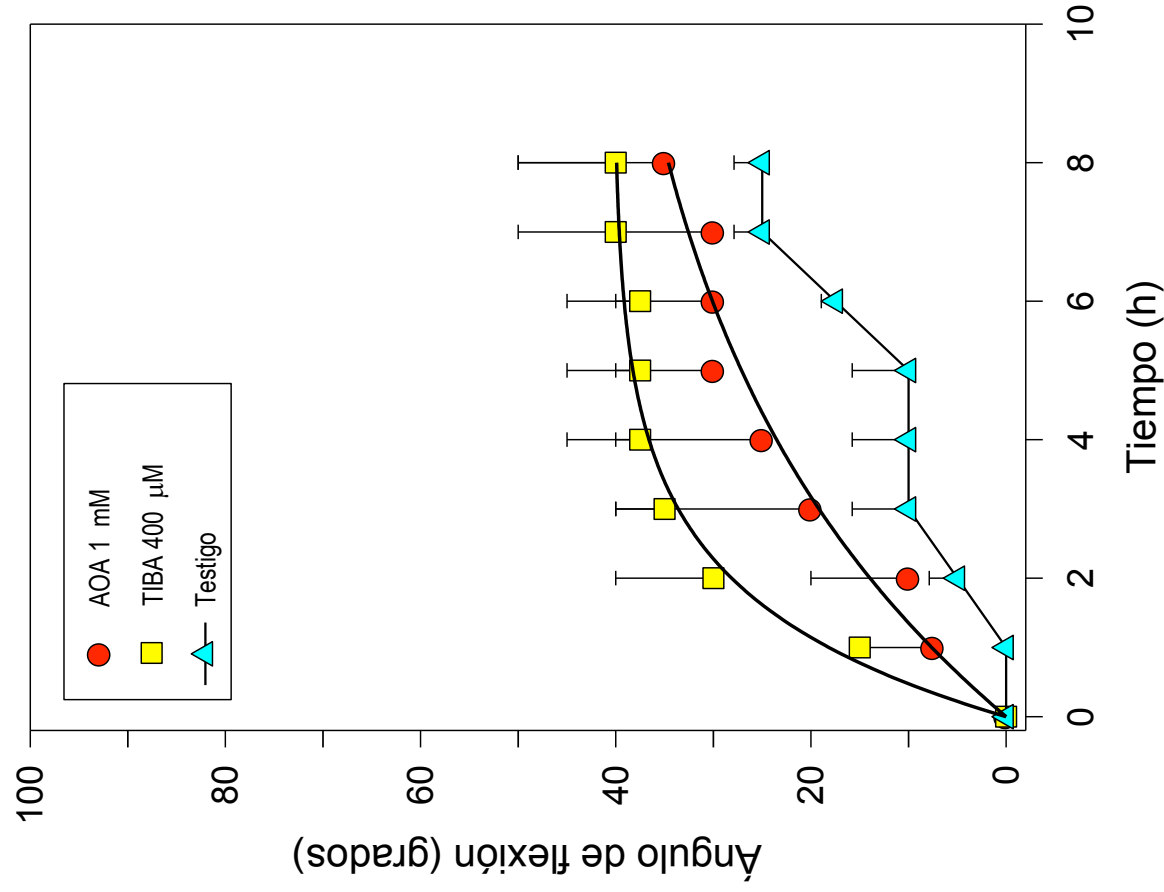
lo que a lo largo de las ocho horas de evaluación la flexión máxima fue de 32°, significativamente menor ( $P \geq 0.05$ ) que la de su testigo (Figura 21).



**Figura 20.** Efecto de los ácidos aminoacéticos (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en el gravitropismo negativo de inflorescencias de *Antirrhinum majus* L. cultivar Potomac Rose. Las barras sobre los valores promedio representan el error estándar (n=6).



**Figura 21.** Efecto de los ácidos aminoacéticos (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en el gravitropismo negativo de inflorescencias de *Antirrhinum majus* L. cultivar Potomac Royal. Las barras sobre los valores promedio representan el error estándar (n=3).



**Figura 22.** Efecto de los ácidos aminooxiacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en el gravitropismo negativo de inflorescencias de *Antirrhinum majus* L. cultivar Potomac White Ivory. Las barras sobre los valores promedio representan el error estándar (n=6).

En contraste con los cultivares Potomac Rose y Potomac Royal, el AOA promovió el incremento de la respuesta geotrópica en 'Potomac White Ivory', respecto a su control. Ese incremento alcanzó el máximo ángulo de flexión (38°) ocho horas después del corte (Figura 22).

El TIBA, como el AOA, modificó la respuesta geotrópica de los tres cultivares; sin embargo, las modificaciones fueron notablemente diferentes entre ellos (Figuras 20 a 22). El TIBA promovió durante las primeras dos horas el incremento significativo ( $P \geq 0.05$ ) del ángulo de flexión en 'Potomac Rose', respecto a su testigo; sin embargo, después de tres horas el ángulo de flexión se igualó al del testigo (Figura 20).

El TIBA mantuvo con poco cambio el ángulo de flexión en 'Potomac Royal' durante las primeras tres horas, y aunque en las siguientes horas la flexión incrementó, esta se mantuvo significativamente ( $P \geq 0.05$ ) menor que su testigo (Figura 21).

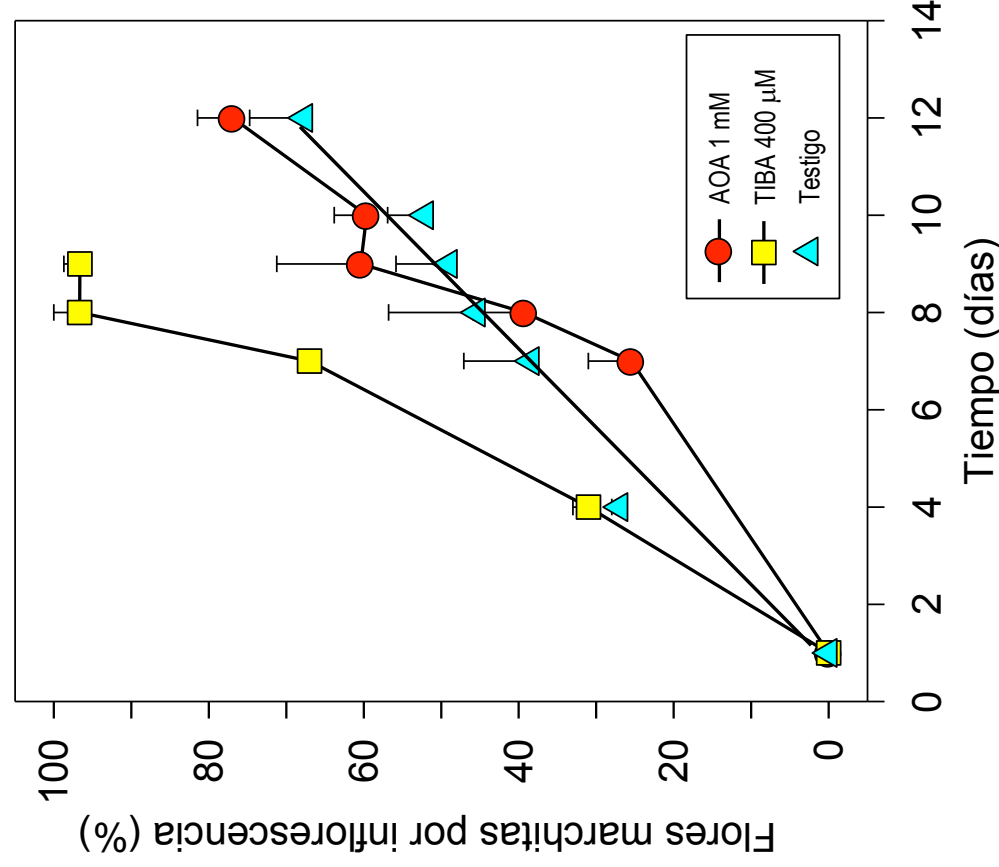
El cultivar Potomac White Ivory fue afectado negativamente por el tratamiento con TIBA, pues potenció su respuesta geotrópica; se observó el incremento significativo ( $P \geq 0.05$ ) del ángulo de flexión, respecto a su testigo, desde la primera hora de su permanencia en posición horizontal. Así, después de ocho horas de evaluación el grupo de tallos tratados con TIBA alcanzaron 60 % mayor flexión que su testigo (Figura 22).

#### **4.4.2. Vida en florero**

Como en el ensayo anterior, se cuantificó el porcentaje de flores marchitas en el tiempo, para conocer la vida en florero de los tres cultivares incluidos en este ensayo.

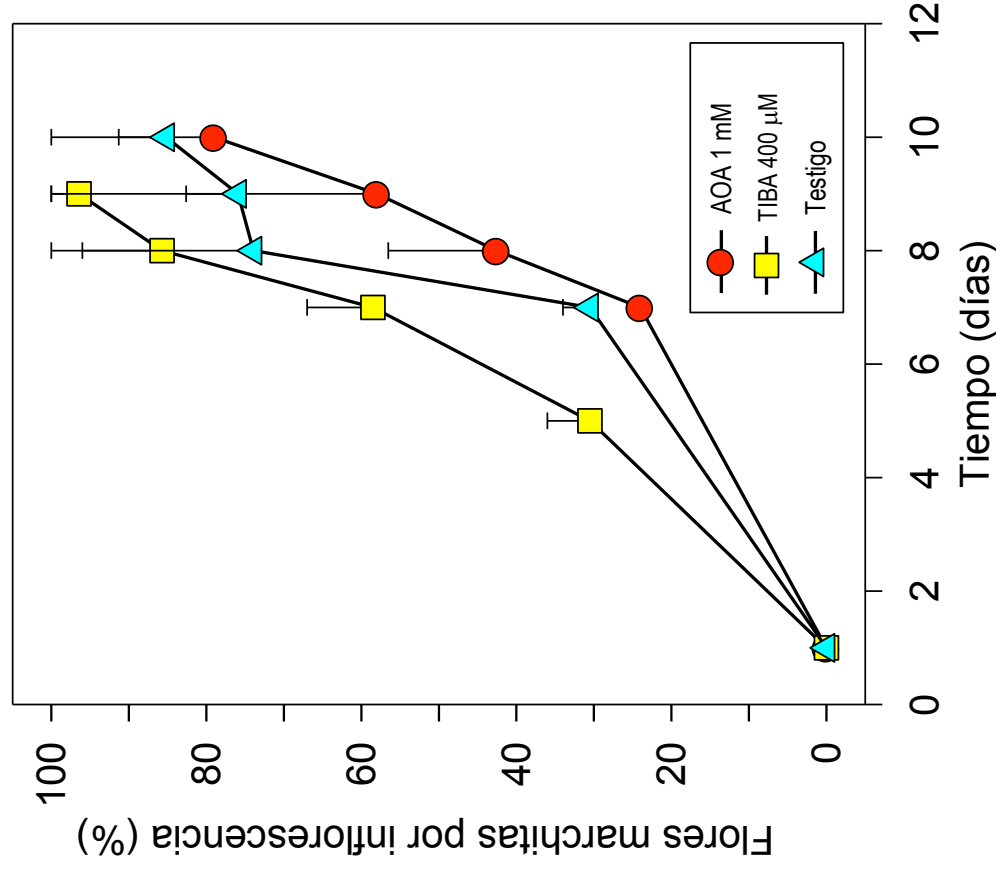
El cultivar Potomac Rose incrementó el porcentaje de flores marchitas después del corte, y después de siete días presentó en promedio poco más de 30 % de flores marchitas por inflorescencia, este número continuó incrementando linealmente en el tiempo, y 12 días después del corte incrementó a 70 % (Figura 23). La tasa de marchitamiento de las flores de 'Potomac Royal' fue más elevada que en 'Potomac Rose', y entre los siete y nueve días posteriores al corte la proporción de flores

marchitas alcanzó entre 75 y 85 % en el primer cultivar (Figura 24). El cultivar Potomac White Ivory fue el que mostró vida en florero menor de los tres cultivares evaluados en este ensayo, ya que aunque el día siete posterior al corte mostraba en promedio 82 % de flores marchitas por inflorescencia, varios tallos (unidades experimentales) presentaron todas (100 %) sus flores marchitas en ese tiempo (Figura 25).

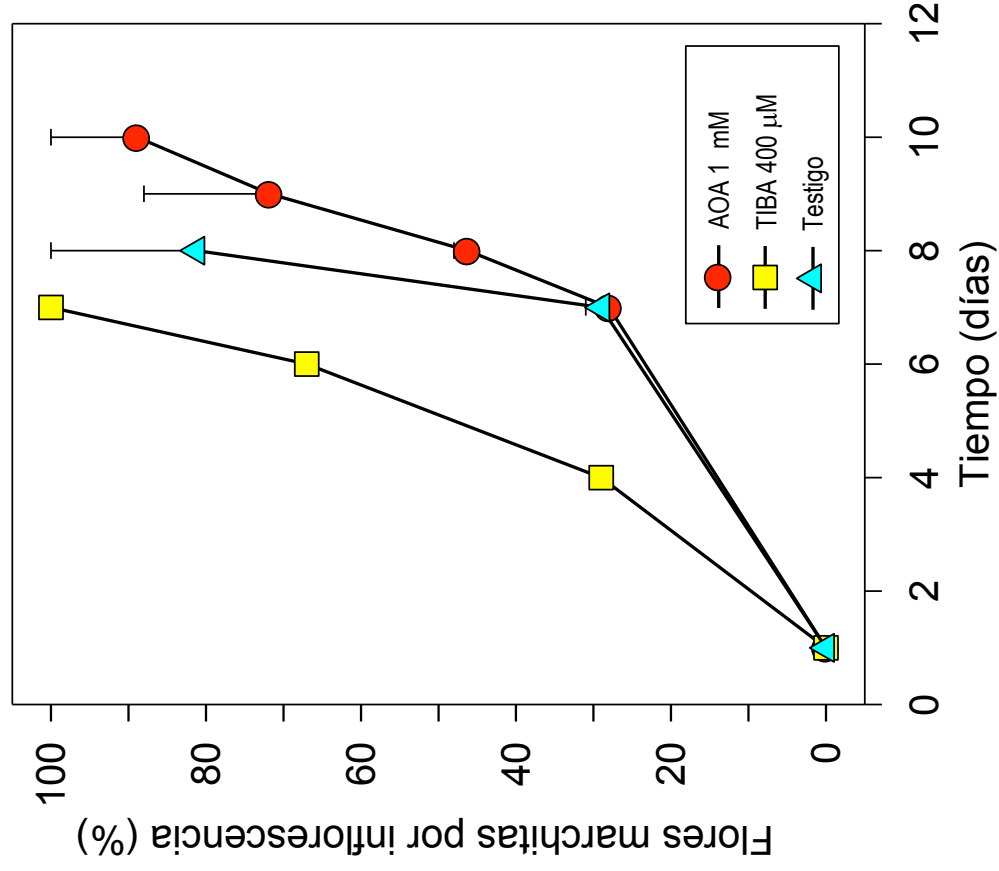


**Figura 23.** Efecto de los ácidos aminoacético (AOA) y 2, 3, 5-triiodobenzoico (TIBA) en la velocidad de marchitamiento de las flores en la inflorescencia de *Antirrhinum majus* L. cultivar Potomac Rose. Las barras sobre los valores promedio representan el error estándar (n=6).





**Figura 24.** Efecto de los ácidos aminooxiacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en la velocidad de marchitamiento de las flores en la inflorescencia de *Antirrhinum majus* L. cultivar Potomac Royal. Las barras sobre los valores promedio representan el error estándar (n=3).



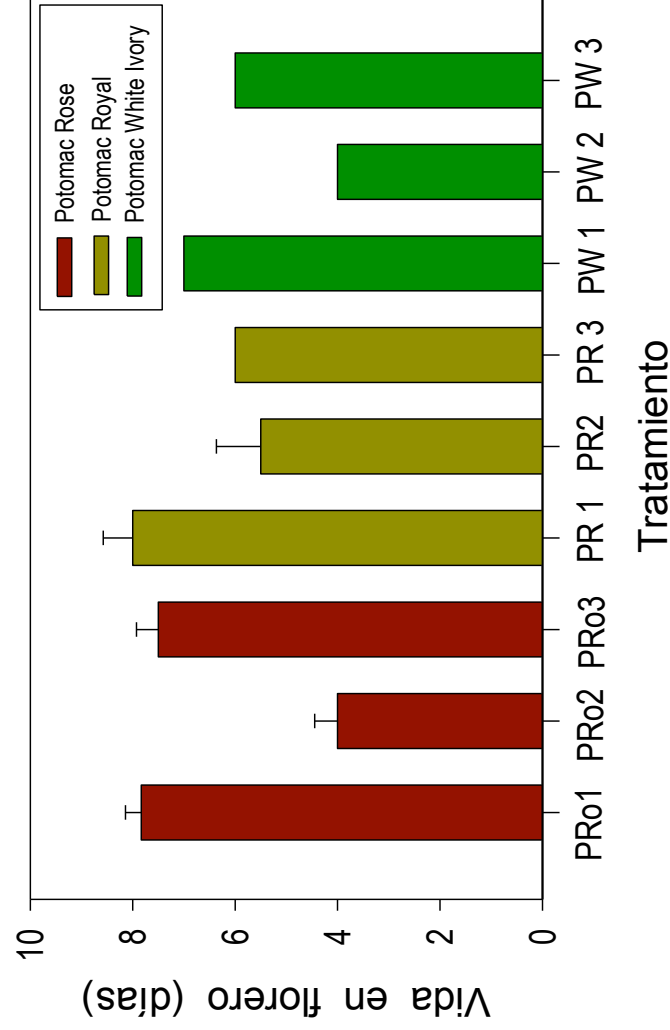
**Figura 25.** Efecto de los ácidos aminoociacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en la velocidad de marchitamiento de las flores en la inflorescencia de *Antirrhinum majus* L. cultivar Potomac White Ivory. Las barras sobre los valores promedio representan el error estándar (n=3).

El AOA disminuyó significativamente ( $P \geq 0.05$ ) la vida en florero en los tres cultivares, pues disminuyó el porcentaje de flores marchitas siete días después del corte. El menor efecto se presentó en 'Potomac Rose' (de 35 a 20 %), y contrastó con los efectos mayores en 'Potomac Royal' y 'Potomac White Ivory', pues la disminución de la proporción de flores marchitas, en relación a los testigos respectivos, siete días después del corte disminuyó de 75 a 40 % y de 82 a 45 % respectivamente, con la adición de AOA a los tallos con inflorescencia (Figuras 23 a 25).

El TIBA aceleró el marchitamiento de las flores de los tres cultivares, respecto a sus testigos. El incremento varió entre los cultivares. Aunque, en los tres cultivares este regulador del crecimiento generó en promedio 65 % de flores marchitas entre los cuatro y cinco días después del corte, siendo los tallos de 'Potomac Rose' el más afectado por el TIBA, pues cuatro días después del corte la cantidad de flores marchitas en el testigo (20 %) y el tratamiento con TIBA (68 %) incrementó más de tres veces (Figuras 23 a 25).

Para conocer y comparar la vida en florero de los tres cultivares incluidos en este ensayo y su modificación por el tratamiento con AOA y TIBA se muestra la Figura 26; en ella se presenta el período en días, en el que 30 % de las flores por inflorescencia se marchita a partir del corte. Se observaron diferencias significativas ( $P \geq 0.05$ ) en la vida en florero entre los cultivares, 'Potomac Rose' mostró dos días más de vida en florero que 'Potomac Royal' y 'Potomac White Ivory'. También se observó que el AOA no modificó significativamente ( $P \geq 0.05$ ) la vida en florero de 'Potomac Rose', y que incrementó significativamente la de 'Potomac Royal' y 'Potomac White Ivory' (dos y un día, respectivamente).

El TIBA, en contraste con el AOA, disminuyó significativa ( $P \geq 0.05$ ) y drásticamente la vida en florero de los cultivares Potomac Rose y Potomac White Ivory (a cuatro días en ambos casos) y no tuvo efecto en el cultivar Potomac Royal (Figura 26).

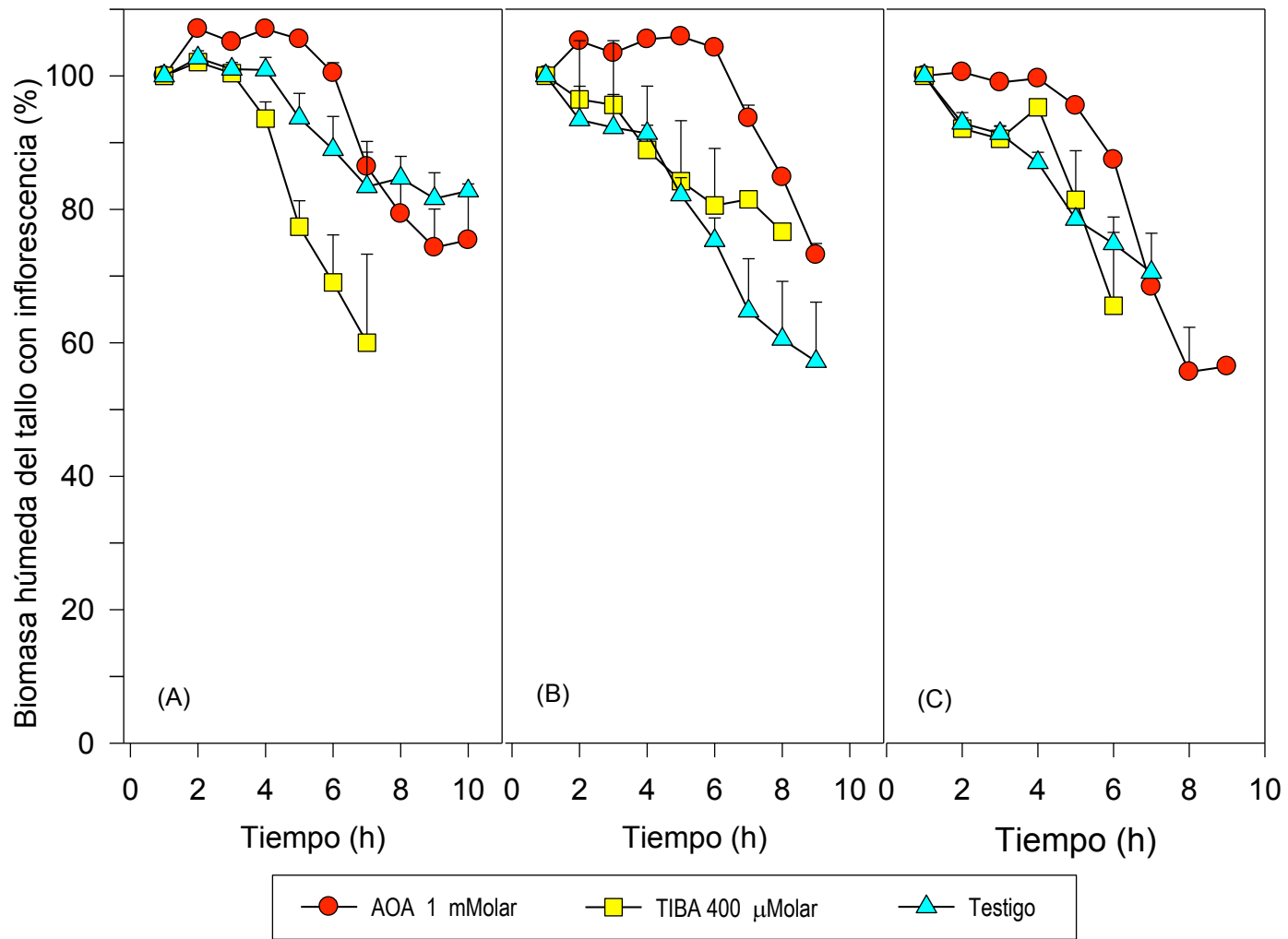


**Figura 26.** Vida en florero (días) de los cultivares Potomac Rose (PRo), Potomac Royal (PR) y Potomac White Ivory (PW) de *Antirrhinum majus* L. tratados con AOA 1 mM (PRo1, PR1 y PW1), TIBA 400  $\mu$ M (PRo2, PR2 y PW2) y sus testigos (PRo3, PR3 y PW3). Las líneas sobre las barras representan el error estándar (n=6).

#### 4.4.3. Biomasa húmeda en relación con la vida en florero

La biomasa húmeda de los tallos con inflorescencia, de los tres cultivares incluidos en este ensayo, presentó disminución significativa ( $P \geq 0.05$ ) durante la vida en florero respecto a su peso inicial (Figura 27). Sin embargo, tanto la velocidad de pérdida de peso, como el máximo peso perdido en el período evaluado fue diferente entre los cultivares.

El cultivar Potomac Rose mantuvo sin cambio significativo ( $P \geq 0.05$ ) el peso de sus tallos durante los primeros cuatro días, a partir del día cinco posterior al corte inició la disminución de su peso, después de siete días perdieron, en promedio, 15 % del peso original y se mantuvo así hasta el final del ensayo (Figura 27 A).



**Figura 27.** Efecto de los ácidos aminoociacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en la pérdida de peso de tallos de *Antirrhinum majus* L. Cultivares Potomac Rose (A), Potomac Royal (B) y Potomac White Ivory.

Los cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory iniciaron la disminución de su biomasa fresca desde el primer día después del corte. Sin embargo, siete días después, al final de su vida en florero, la biomasa húmeda perdida era diferente entre esos dos cultivares (23 y 30 %, respectivamente) y entre ellos y Potomac Rose (15 %); además, en los dos primeros el peso continuó disminuyendo hasta el final del ensayo (Figura 27).

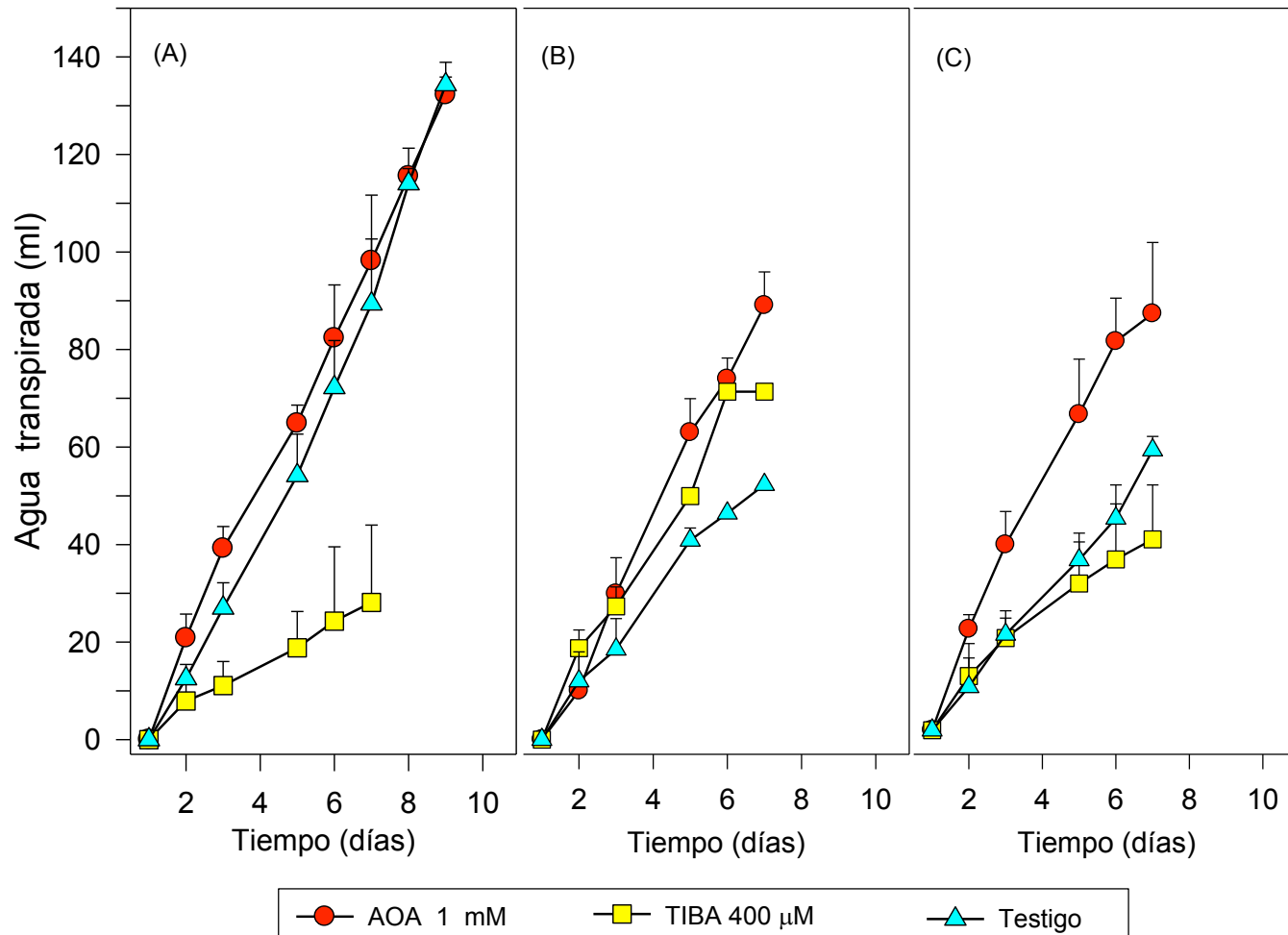
El AOA promovió el incremento significativo (5 % en promedio;  $P \geq 0.05$ ) de la biomasa húmeda de 'Potomac Rose' y 'Potomac Royal' en los primeros cinco y seis días, respectivamente, después del corte (Figura 27 A y B). Después de ese tiempo el peso decayó en ambos cultivares; en 'Potomac Rose' el tratamiento con AOA igualó el peso del testigo al concluir la vida en florero (20 % después de 7.5 días), pero en 'Potomac Royal' el peso se mantuvo por encima del testigo durante el período de la vida en florero (seis días), y así se mantuvo hasta concluir el ensayo (10 días). El AOA disminuyó la pérdida de biomasa húmeda en los primeros cuatro días posteriores al corte en los tallos de 'Potomac White Ivory', respecto a su testigo, y aunque a partir de ese tiempo inició la caída de la biomasa en menor proporción que su testigo, al concluir su vida en florero (seis días) el tratamiento con AOA igualó la pérdida de peso del testigo (30 %).

En este ensayo, el TIBA en los primeros tres días mantuvo constante la biomasa de los tallos del cultivar Potomac Rose y sin cambio significativo ( $P \geq 0.05$ ) respecto a su testigo; pero, después del día cuatro la pérdida de peso fue acelerada y alcanzó 40 % en el período total de vida en florero. Este porcentaje contraste y resultó significativamente mayor que en el testigo (15 %) (Figura 27 A). En los cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory el TIBA mantuvo el comportamiento similar a los testigos respectivos, pues la caída del peso de los tallos inició desde el primer día posterior al corte, la disminución diaria fue significativamente igual ( $P \geq 0.05$ ) a los testigos y al transcurrir la vida en florero la pérdida de biomasa alcanzó 20 y 30 %, respectivamente en 'Potomac Royal' y 'Potomac White Ivory', en los tratamientos con TIBA y en los testigos, respectivamente (Figura 27 B y C).

#### 4.4.4. Agua transpirada

Se observaron diferencias significativas ( $P \geq 0.05$ ) en la cantidad de agua transpirada naturalmente entre los cultivares Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory durante la vida en florero. Entre los siete y ocho días, al final de la vida en florero, 'Potomac Rose' consumió en promedio 110 mL de agua (73 % del agua disponible al inicio de la evaluación) (Figura 28 A). En contraste, los cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory durante su vida en florero (seis días; Figura 26) consumieron únicamente 47 mL, de los 150 mL disponibles (equivalentes a 31 %) (Figura 28 B y C).

Sin embargo, la vida útil en florero varió entre los cultivares, específicamente la de 'Potomac Rose' fue de ocho días, dos días más que la de los otros dos cultivares (Figura 26). Por lo anterior parece más adecuada la comparación de la cantidad de agua transpirada durante un mismo período entre cultivares en vez de utilizar la vida útil individual en florero. Así, si el criterio para la comparación se uniforma a los seis días posteriores al corte, las diferencias entre los cultivares parecen menos pronunciadas; aún así, aunque las diferencias se acortan, el cultivar Potomac Rose se mantiene con una cantidad de agua transpirada (70 ml o 47 %) significativamente mayor ( $P \geq 0.05$ ) respecto a los otros dos cultivares (47 ml o 31 %) (Figura 28).



**Figura 28.** Efecto de los ácidos aminooxiacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) en la transpiración acumulada (equivalente al volumen evaporado del inicial de 150 mL en el florero) de tallos con inflorescencia de *Antirrhinum majus* L. Cultivares Potomac Rose (A), Potomac Royal (B) y Potomac White Ivory (C), durante la vida en florero. Las barras sobre los valores promedio representan el error estándar (n=6).



El AOA no modificó significativamente ( $P \geq 0.05$ ) la cantidad de agua transpirada respecto al testigo en 'Potomac Rose' (Figura 28 A), y sí incrementó significativamente ( $P \geq 0.05$ ) la de 'Potomac Royal' y 'Potomac White Ivory', respecto a sus propios testigos. En los últimos dos casos los incrementos alcanzaron 75 y 82 mL, equivalentes a 50 y 55 % del agua disponible, en un período de seis días (Figura 28 B y C).

El TIBA también promovió la reacción significativamente diferente de los tres cultivares en el agua evaporada. En 'Potomac Rose' disminuyó drásticamente y significativamente ( $P \geq 0.05$ ) la cantidad de agua evaporada en el tiempo respecto a su testigo. Seis días después del corte este cultivar tratado con TIBA había consumido 25 mL de agua, en contraste su testigo consumió 75 mL en el mismo período de tiempo (equivalentes a 50 y 17 % del volumen inicial, respectivamente).

El TIBA incrementó significativamente ( $P \geq 0.05$ ) la cantidad de agua evaporada en el cultivar Potomac Royal respecto a su testigo; después de seis días en florero el tratamiento con TIBA, de este cultivar, había disminuido 70 mL su volumen de agua disponible, mientras que el testigo había eliminado sólo 47 mL, en el mismo período (Figura 28 B).

En el cultivar Potomac White Royal el TIBA disminuyó en forma no significativa ( $P \geq 0.05$ ) la pérdida de agua por transpiración, respecto a su testigo; y seis días después de permanecer en los floreros este cultivar había eliminado en promedio 36 mL del agua disponible con y sin TIBA (Figura 28 C).

#### **4.4.5. Resistencia al corte (dureza o firmeza de los tallos durante la vida en florero)**

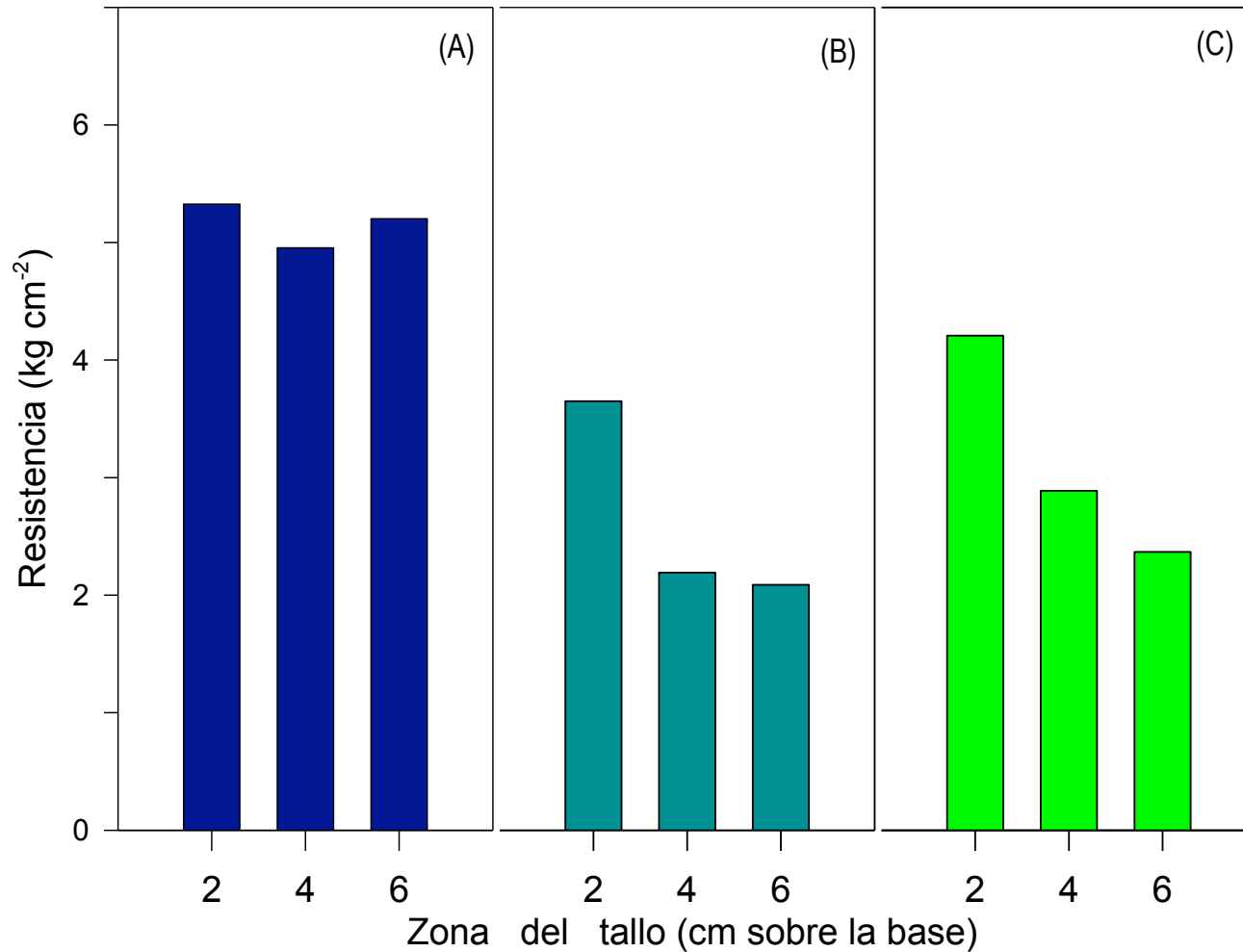
Para reconocer los cambios en la dureza o firmeza de los tallos con inflorescencia durante la vida en florero se evaluó la resistencia al corte o penetración de los tejidos del tallo, a 2, 4 y 6 cm de su base. Se observó que los tallos recién cortados, de los cultivares Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory mostraron diferencias significativas ( $P \geq 0.05$ ) entre sí en la resistencia la corte y la disminución de la firmeza conforme la fuerza de penetración se aplicaba a mayor distancia de la

base (Figura 29). El cultivar Potomac Rose presentó los tallos más resistentes entre los tres cultivares, y esa resistencia fue en promedio ( $5.3 \text{ kg cm}^{-2}$ ) similar en los primeros seis cm de la base del tallo (Figura 29 A). En contraste, los tallos de 'Potomac Royal' y 'Potomac White Ivory' mostraron un gradiente acropétalo de resistencia al corte, con los valores mayores de  $3.5$  y  $4.3 \text{ kg.cm}^{-2}$ , respectivamente en la base del tallo y menores de  $2.1$  y  $2.4 \text{ kg.cm}^{-2}$ , seis cm encima de la zona de corte (Figura 29 B y C).

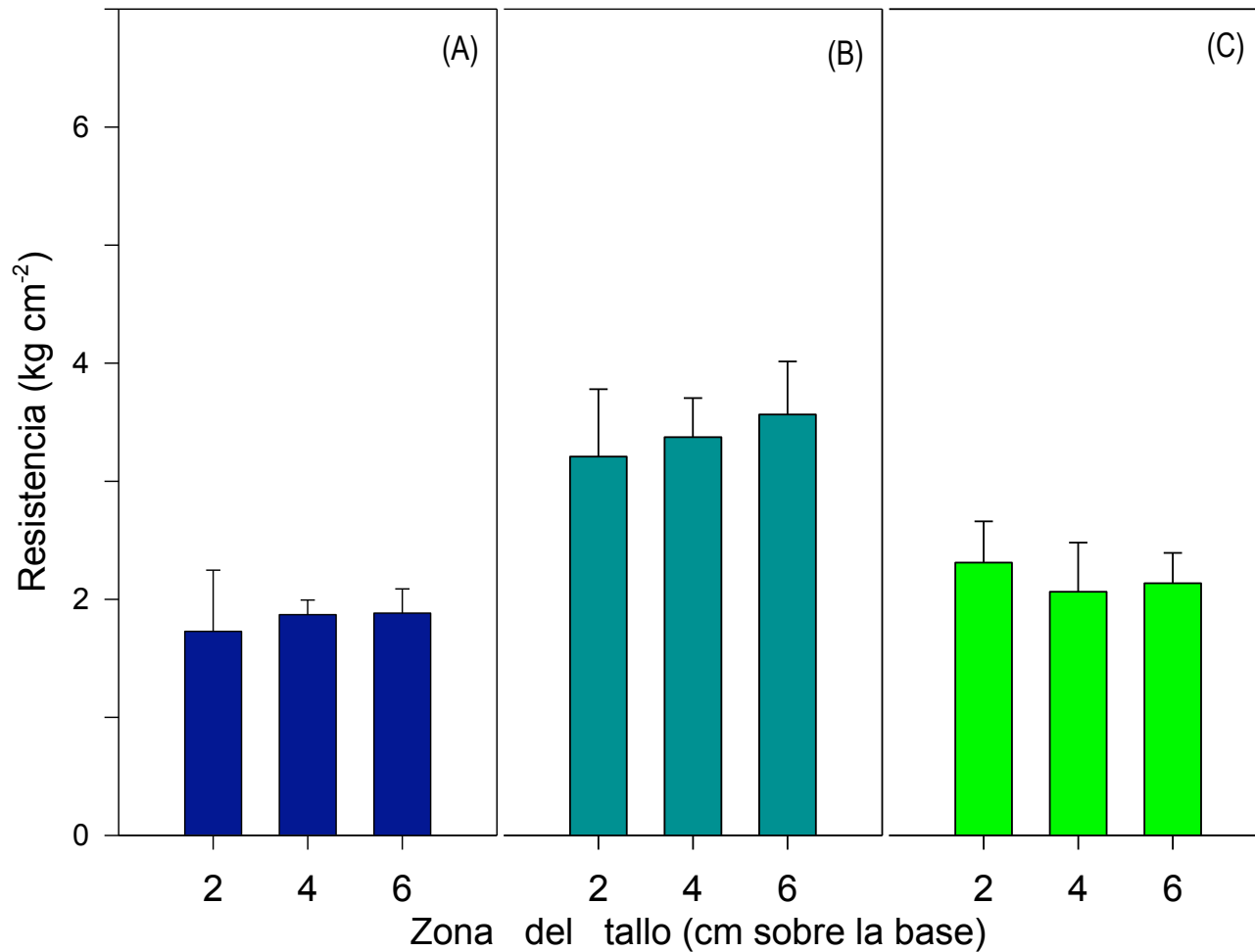
En contraste, los cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory mostraron un gradiente acropétalo de resistencia al corte, con los valores mayores de  $3.5$  y  $4.3 \text{ kg.cm}^{-2}$ , respectivamente en la base del tallo y menores de  $2.1$  y  $2.4 \text{ kg.cm}^{-2}$ , 6 cm encima de la zona de corte (Figura 29 B y C).

Debido a que con la evaluación de la dureza de los tallos la unidad experimental se destruye (o se daña un segmento del tallo), la siguiente evaluación de la dureza de los tallos, después de ser cosechados, se realizó al final de la vida en florero, e incluyó los tratamientos con AOA y TIBA (Figuras 30 a 32).

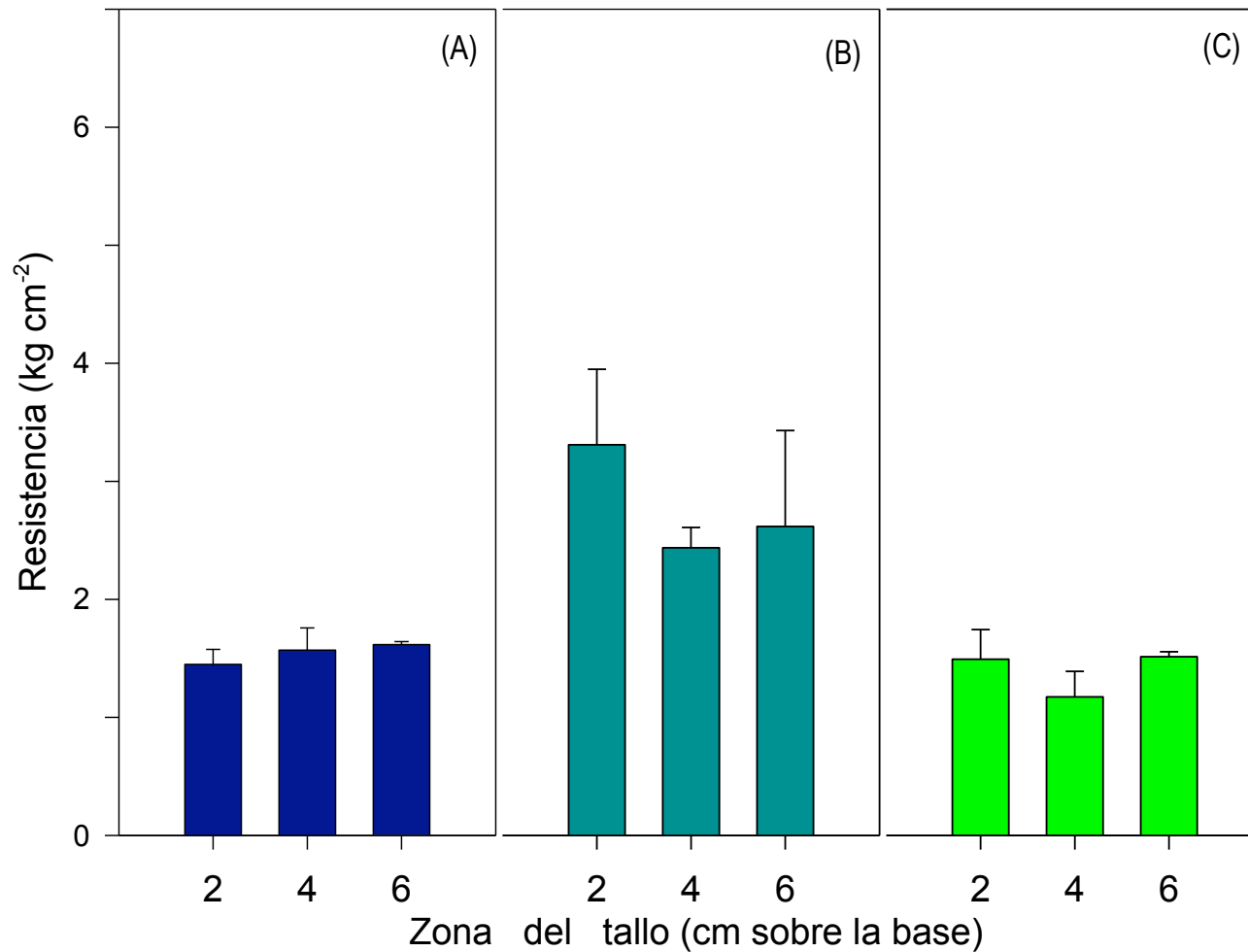
La dureza, o resistencia al corte, de los tallos de los testigos (sin reguladores del crecimiento exógenos) en general disminuyó significativamente durante la vida en florero y el gradiente acropétalo de disminución de la dureza del tallo se disipó (Figuras 30 a 32 C). En el caso de 'Potomac Rose', la fuerza promedio de resistencia al corte al final de la vida en florero (8 días) fue significativamente igual a lo largo de los primeros seis centímetros del tallo y alcanzó  $2.2 \text{ kg cm}^{-2}$ , equivalente a menos de la mitad que en los tallos recién cortados (Figuras 29 A y 30 C).



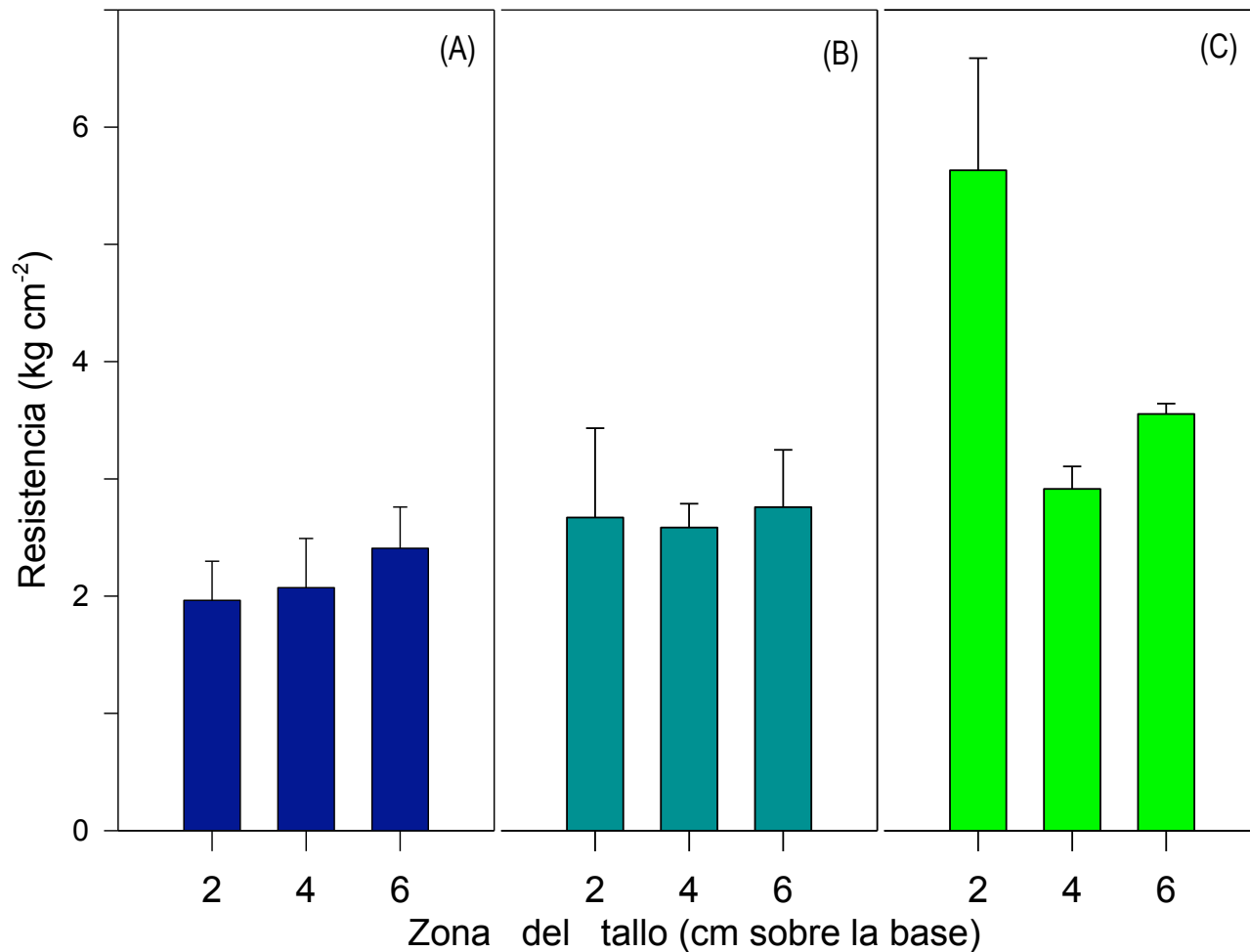
**Figura 29.** Dureza de los tallos (o resistencia a la penetración en tres zonas: 2, 4 y 6 cm sobre la base) con inflorescencia de *Antirrhinum majus* L. en el momento del corte. Cultivares Potomac Rose (A), Potomac Royal (B) y Potomac White Ivory (C). Las líneas sobre las barras representan el error estándar (n=6).



**Figura 30.** Efecto de los ácidos aminooxiacético (AOA) 1 mM (A) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) 400  $\mu$ M (B) en la dureza (o resistencia a la penetración) a 2, 4 y 6 cm sobre la base de los tallos con inflorescencia de *Antirrhinum majus* L. del cultivar Potomac Rose al final de la vida en florero (testigo, C). Las líneas sobre las barras representan el error estándar (n=6).



**Figura 31.** Efecto de los ácidos aminooxiacético (AOA) 1 mM (A) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) 400 μM (B) en la dureza (o resistencia a la penetración) a 2, 4 y 6 cm sobre la base de los tallos con inflorescencia de *Antirrhinum majus* L. del cultivar Potomac Royal al final de la vida en florero (testigo, C). Las líneas sobre las barras representan el error estándar (n=3).



**Figura 32.** Efecto de los ácidos aminooxiacético (AOA) 1 mM (A) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) 400 μM (B) en la dureza (o resistencia a la penetración) a 2, 4 y 6 cm sobre la base de los tallos con inflorescencia de *Antirrhinum majus* L. del cultivar Potomac White Ivory al final de la vida en florero (testigo, C). Las líneas sobre las barras representan el error estándar (n=3).

Un efecto similar de disminución de la fuerza de corte durante la vida en florero del testigo de 'Potomac Rose' se observó en 'Potomac Royal'. En este último, la fuerza promedio de resistencia al corte al final de la vida en florero (seis días) fue  $1.4 \text{ kg cm}^{-2}$ , significativamente ( $P \geq 0.05$ ) igual en los primeros seis centímetros del tallo y en promedio menor a la fuerza del testigo recién cortado que mostró un gradiente acropétalo de resistencia la corte (de  $3.7$  a  $2 \text{ kg cm}^{-2}$ ) (Figuras 29 B y 31 C).

El cultivar Potomac White Ivory contrastó con los cultivares Potomac Rose y Potomac Royal en la resistencia del tallo durante la vida en florero. Después de seis días, al final de la vida en florero de 'Potomac White Ivory' la fuerza de la base de sus tallos incrementó significativamente ( $P \geq 0.05$ ) cerca de 30 %, mientras que en los otros dos cultivares la fuerza de la base del tallo disminuyó significativamente, 40 % y cerca de 65 %, respectivamente (Figuras 29 A-C y 32 C). Aunque, al finalizar la vida en florero sí se observó una disminución de la resistencia del los tallos de 'Potomac White Ivory' en las zonas cercanas a la base, 4 y 6 cm por sobre la base, respecto a la zona más basal (2 cm sobre el corte) no se presentó un gradiente de disminución, y la dureza en ambas zonas en promedio tuvieron la misma dureza que los tallos de los testigo recién cosechados (Figuras 29 C y 32 C).

El AOA no modificó significativamente ( $P \geq 0.05$ ) la pérdida de la resistencia al corte de los cultivares Potomac Rose y Potomac Royal durante la vida en florero, y los tratamientos con este regulador del crecimiento al final de la vida en florero tuvieron resistencia media similar en las tres zonas del tallo y entre los tratamientos con AOA y los testigos, con fluctuaciones entre  $1.5$  y  $2.2 \text{ kg cm}^{-2}$  (Figuras 30 A y C, y 31 A y C). En contraste, el AOA sí disminuyó significativamente ( $P \geq 0.05$ ) la resistencia de los tallos del cultivar Potomac White Ivory en mayor proporción en la zona más basal de los tallos (a dos cm sobre la base), aunque la disminución fue menos evidente a cuatro y seis cm de la base, también fue significativa (Figura 32 A y C).

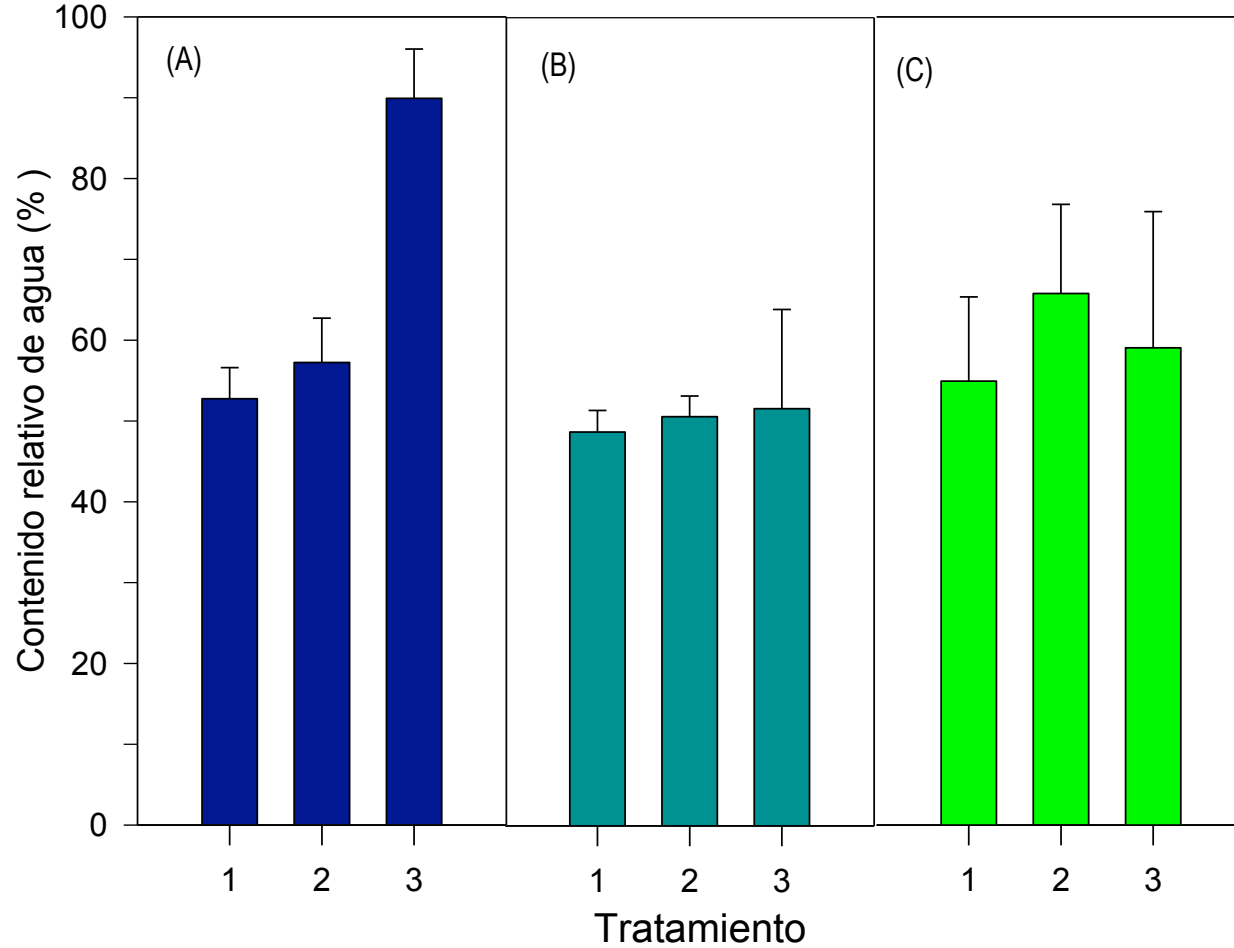
El efecto del TIBA en la resistencia de los tallos de 'Potomac Rose' y 'Potomac Royal' fue opuesto respecto al AOA. Se observó que al finalizar la vida en florero de estos dos cultivares el TIBA incrementó la resistencia media de los tallos en 60 % y más del doble en 'Potomac Rose' y 'Potomac Royal', respectivamente. En contraste,

en 'Potomac White Ivory' el TIBA disminuyó significativamente la resistencia de los tallos respecto a su testigo, la diferencia mayor fue cuantificada en la base de los tallos y alcanzó más de 60 % (Figura 32 A y C).

#### **4.4.6. Contenido relativo de agua (CRA)**

El CRA al final de la vida en florero fue significativamente ( $P \geq 0.05$ ) igual entre los cultivares Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory (50 % en promedio) (Figura 33). El AOA generó un incremento no significativo del CRA en los tres cultivares; en contraste el TIBA afectó el CRA con tendencia variada entre los cultivares. En 'Potomac Rose' este regulador del crecimiento incrementó significativa y drásticamente el CRA al final de la vida en florero, respecto a su testigo (de 54 a 88 %) (Figura 33 A). En contraste, en 'Potomac Royal' y 'Potomac White Ivory' el TIBA no afectó significativamente ( $P \geq 0.05$ ) el CRA al final de la vida en florero (Figura 33 B y C).





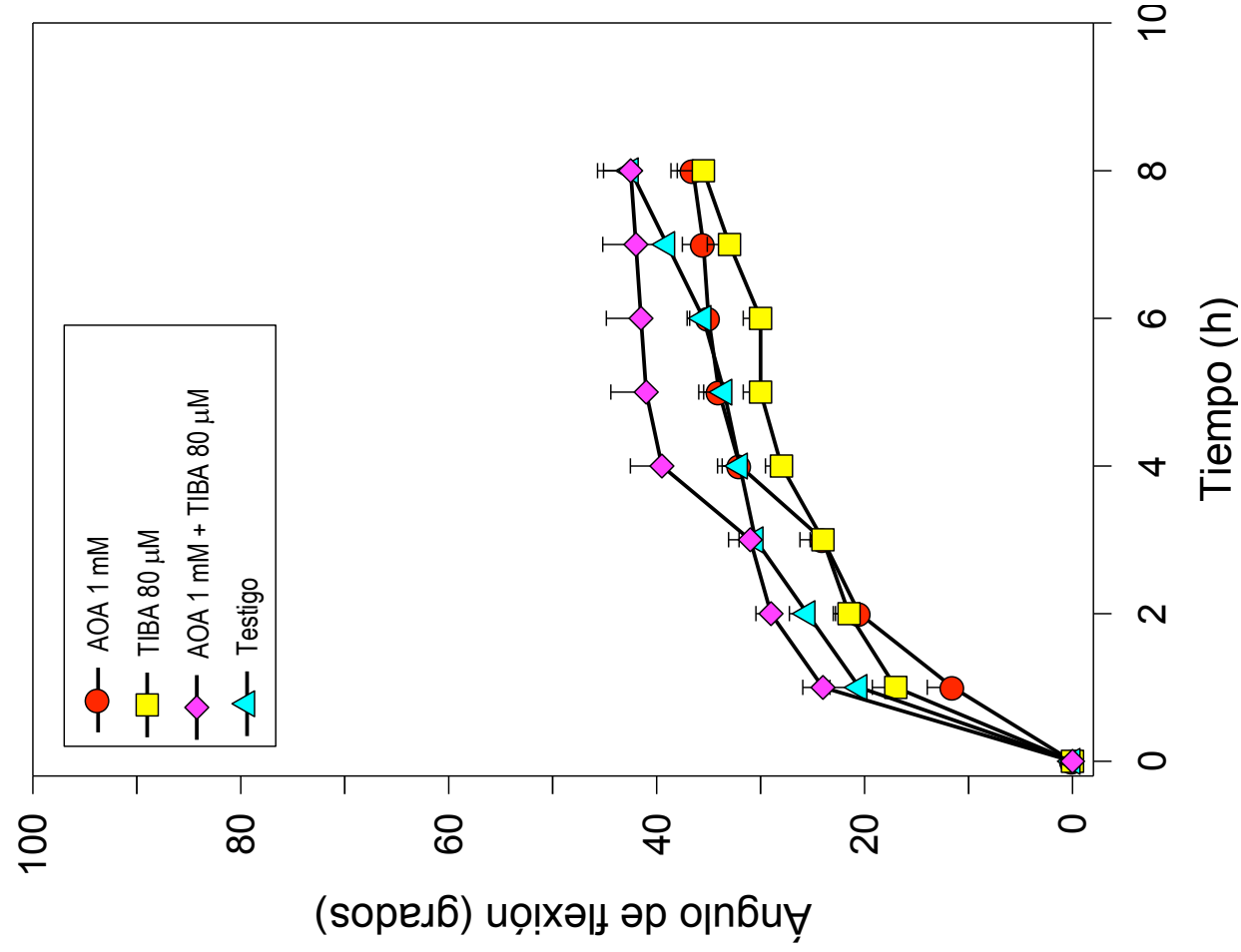
**Figura 33.** Contenido relativo de agua de tallos con inflorescencia de *Antirrhinum majus* L. al final de la vida en florero, sin reguladores del crecimiento (testigo: tratamiento 1), o con ácido aminooxiacético 1 mM (tratamiento 2) y 2, 3, 5-triyodobenzoico 400  $\mu$ M (tratamiento 3). Cultivares Potomac Rose (A), Potomac Royal (B) y Potomac White Ivory (C). Las líneas sobre las barras representan el error estándar (n=6).

## 4.5. Experimento 5. “Evaluación de los efectos de los reguladores del crecimiento en tallos de origen comercial, cultivar Potomac White Ivory”

### 4.5.1. Magnitud del ángulo de flexión

Para este ensayo fueron adquiridos 60 tallos de *Antirrhinum majus* L. del cultivar Potomac White Ivory provenientes de Flores de Chiltepec, S.A de C.V, en la Central de Abastos de Iztapalapa, Distrito Federal. Los tallos comerciales del cultivar Potomac White Ivory presentaron gravitropismo negativo desde la primera hora después de mantenerse en posición horizontal. El ángulo de flexión alcanzado en la primera hora fue el mayor (20°); después, en las siguientes siete horas el incremento de la flexión fue menos acelerado y al final alcanzó poco más de 40°.

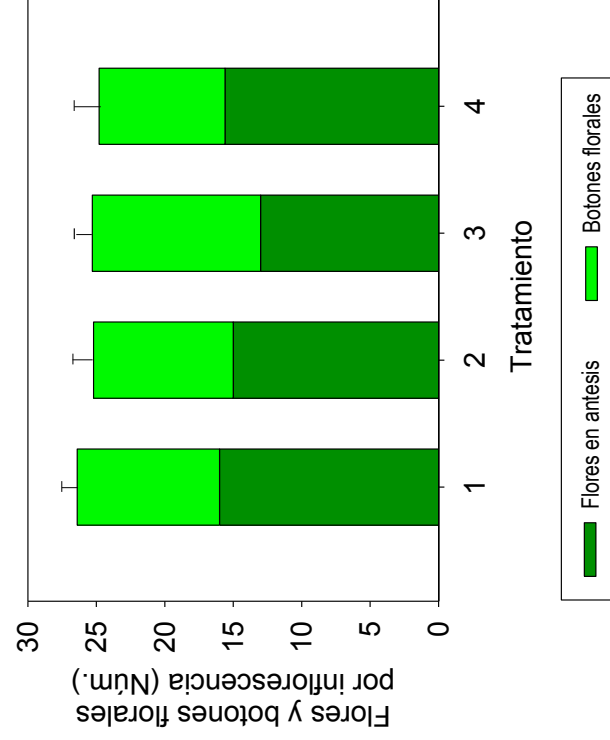
Con la finalidad de conocer si los reguladores del crecimiento, AOA y TIBA, combinados propiciaban la disminución de la respuesta gravitropica de los tallos de *Antirrhinum majus* L. se mezclaron y se realizó su evaluación en el presente ensayo. Se observó que la mezcla de los dos reguladores incrementó ligera, pero significativamente ( $P \geq 0.05$ ), el ángulo de flexión respecto al testigo, prácticamente durante las ocho horas del ensayo; aunque, al final de ese tiempo ambos ángulos de flexión se igualaron. En este ensayo, se observó que el AOA aplicado independientemente disminuyó ligeramente y en forma significativa ( $P \geq 0.05$ ) el ángulo de flexión durante las primeras tres horas y al final del ensayo, respecto al testigo sin reguladores de crecimiento exógenos. En contraste el TIBA aplicado independientemente modificó irregularmente el ángulo de flexión durante las ocho horas del ensayo, aunque las fluctuaciones fueron pequeñas, a partir de las cuatro horas y hasta el final de este tiempo el tratamiento con TIBA, como en el caso del AOA, presentó flexión significativamente menor (5°) respecto al testigo ( $P \geq 0.05$ ) (Figura 34).



**Figura 34.** Efecto de los ácidos aminooxiacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA), solos y combinados, en el gravitropismo negativo de inflorescencias de *Antirrhinum majus* L. Cultivar Potomac White Ivory. Las barras sobre los valores promedio representan el error estándar (n=10).

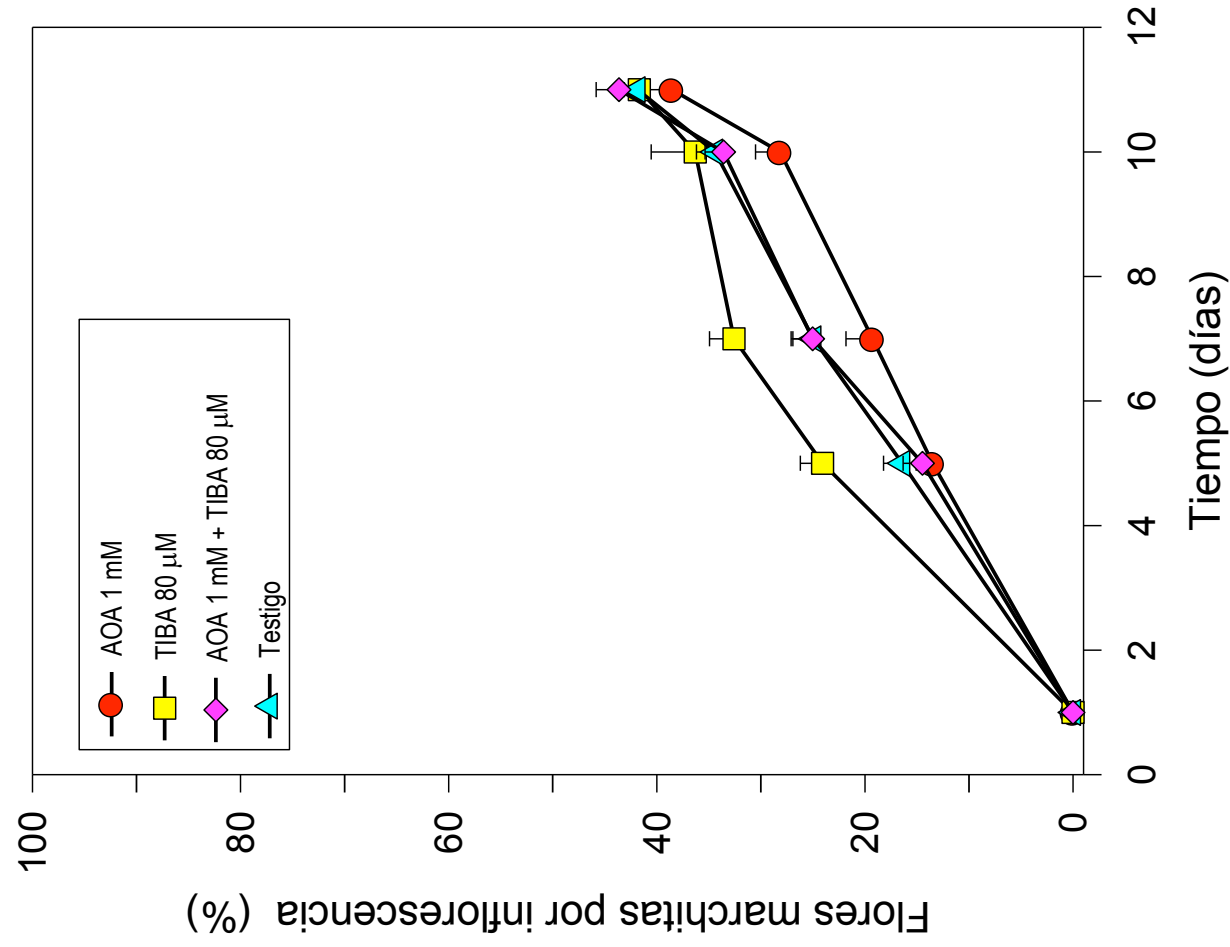
#### 4.5.2. Vida en florero

Las inflorescencias de los tallos comerciales presentaron una diferencia sobresaliente respecto a los tallos utilizados en los ensayos uno a cuatro; se trata de una proporción mayor de botones florales en la inflorescencia. En los ensayos previos al presente, como criterio de uniformidad se cosecharon y evaluaron tallos con inflorescencia que presentarán al menos 75 % de flores en antesis. En los tallos comerciales fue imposible uniformar esta característica. Debido a que durante la vida en florero algunos botones florales abren y se exponen como flores en antesis, deben ser contabilizados. Se observó que los tallos comerciales presentaron entre 37 y 48 % de botones florales por inflorescencias y no hubo diferencia estadísticamente significativa entre los cuatro tratamientos (Figura 35). Así, al inicio del ensayo los grupos de tallos seleccionados para cada tratamiento presentaron en promedio entre el mismo número (25 a 26) de ambas estructuras.



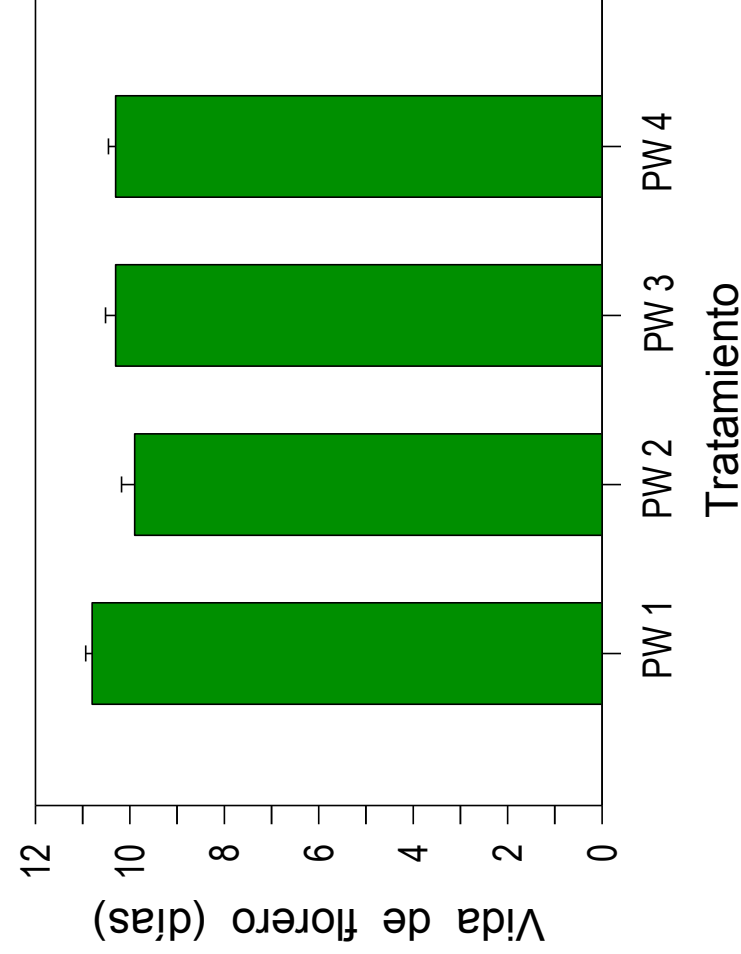
**Figura 35.** Número de flores y botones florales en las inflorescencias de tallos de origen comercial de *Antirrhinum majus* L. del cultivar Potomac White Ivory, utilizados para evaluar el efecto del AOA 1 mM (tratamiento 1), TIBA 80  $\mu$ M (tratamiento 2), la mezcla de AOA 1 mM + TIBA 80  $\mu$ M (tratamiento 3) y el testigo (tratamiento 4). Las líneas sobre las barras representan el error estándar (n=10).

La proporción de flores marchitas durante los primeros cinco días de evaluación de los tallos comerciales de *Antirrhinum majus* alcanzó en promedio 15 % por inflorescencia en el testigo y los tratamientos que con AOA (sólo y combinado con TIBA). En contraste, en el mismo tiempo el tratamiento con TIBA sin mezclar presentó una proporción significativamente mayor (25 %;  $P \geq 0.05$ ) de flores marchitas por inflorescencia. Durante los siguientes cinco días únicamente el tratamiento con AOA sólo, mantuvo proporción significativamente menor de flores marchitas, respecto al testigo. Diez días después del inicio del ensayo, éste tratamiento mostró poco menos de 30 % de flores marchitas por inflorescencia, mientras que los dos tratamientos con TIBA (sin mezclar y mezclado con AOA) y el testigo alcanzaron valores ligeramente mayores a 30 % (Figura 36).



**Figura 36.** Efecto de los ácidos aminooxiacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA), solos y combinados en la cantidad de flores por inflorescencia, durante la vida en florero, de *Antirrhinum majus* L. cv. Potomac White Ivory.

Así, la vida en florero de los tallos comerciales del cultivar Potomac White Ivory se mantuvo sin cambio significativo ( $P \geq 0.05$ ) con la aplicación de AOA, TIBA y su combinación, respecto al testigo. Debe destacarse que la vida media en postcosecha (vida en florero) de los tallos comerciales de este cultivar, en los cuatro tratamientos (testigo, AOA, TIBA y su combinación) fue poco mayor de 10 días, evaluada a partir de la compra (Figura 37).



**Figura 37.** Vida en florero (días) de tallos adquiridos comercialmente de *Antirrhinum majus* L. del cultivar Potomac White Ivory, tratados con AOA 1 mM (PW1), TIBA 80  $\mu$ M (PW2), y AOA 1 mM + TIBA 80  $\mu$ M (PW3) y el testigo (PW4). Las líneas sobre las barras representan el error estándar ( $n=10$ ).

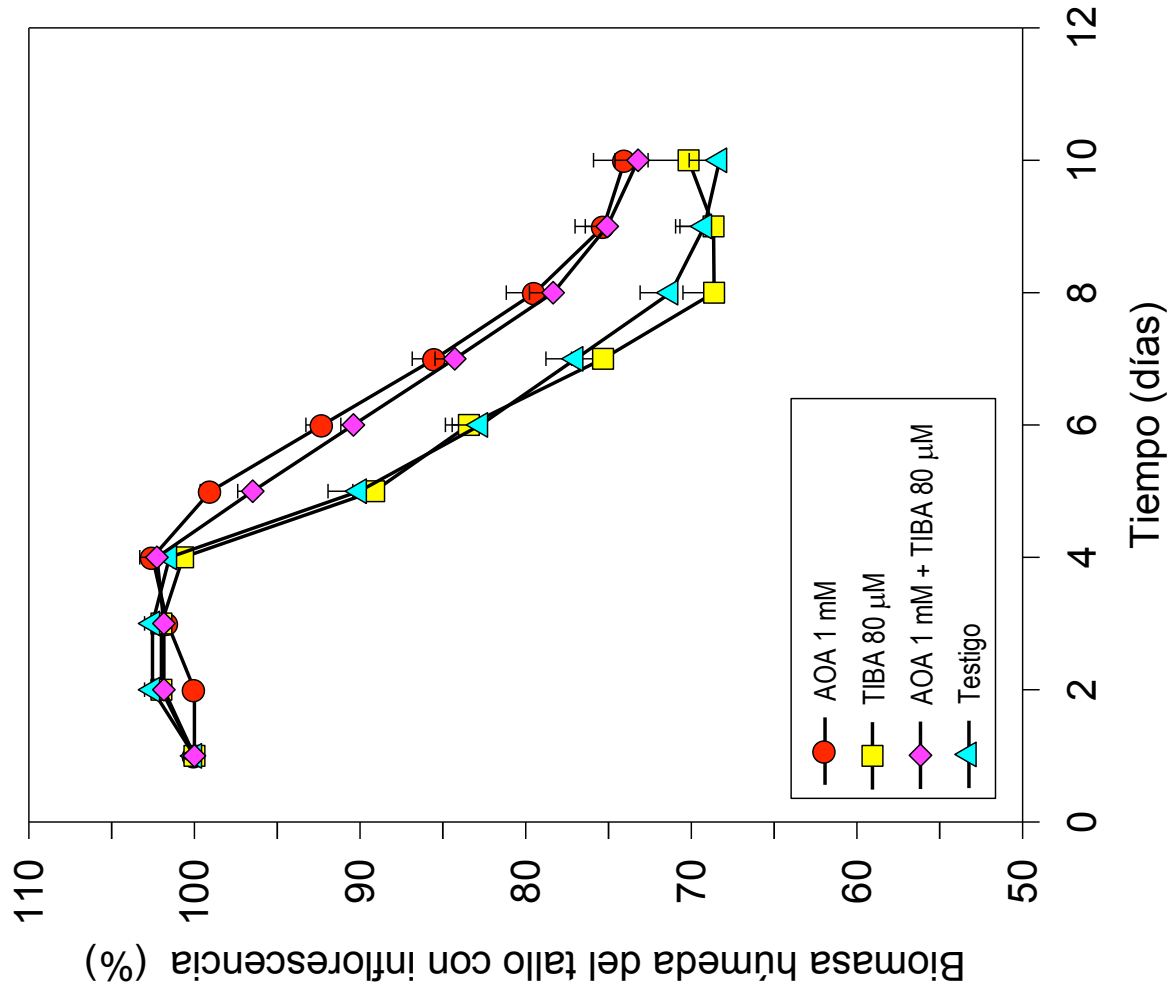
#### **4.5.3. Biomasa húmeda en relación con la vida en florero**

La biomasa húmeda de los tallos comerciales se mantuvo sin cambio significativo ( $P \geq 0.05$ ) durante los primeros tres días de la vida en florero en todos los tratamientos, es decir en los tallos con y sin tratamiento con los reguladores del crecimiento (AOA y TIBA aislados y mezclados) (Figura 38).

A partir de los cuatro días en florero, el testigo y el tratamiento con TIBA iniciaron la pérdida relativamente acelerada de biomasa húmeda y a los siete días habían alcanzado la máxima pérdida (30 %) de su peso original, después se mantuvieron sin cambio (Figura 38).

Los tratamientos con que incluyeron AOA, sólo y combinado con TIBA, también iniciaron la pérdida de biomasa húmeda después de tres días en florero, sólo que la tasa de pérdida fue significativamente menor ( $P \geq 0.05$ ) que en el testigo, y por permanecer continua a lo largo del tiempo, al final de la vida en florero (10 días) la proporción de biomasa húmeda perdida por estos dos tratamientos alcanzó un valor significativamente similar (25%) al testigo ( $P \geq 0.05$ ) (Figura 38).



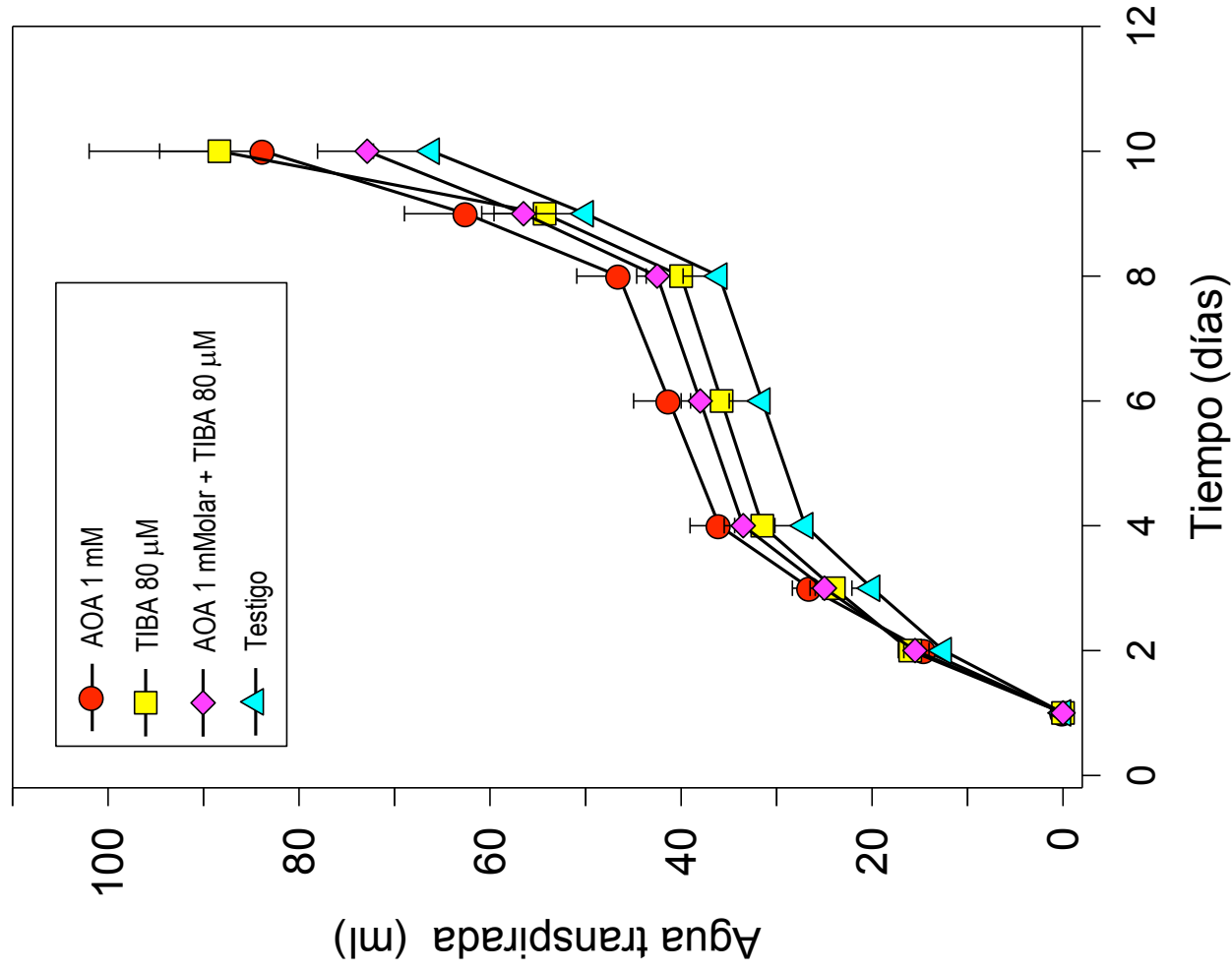


**Figura 38.** Efecto de los ácidos aminoacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA), solos o combinados en la pérdida de peso de tallos de *Antirrhinum majus* L. cv. Potomac White Ivory. Las barras sobre los valores promedio representan el error estándar (n=10).

#### 4.5.4. Agua transpirada

Aunque existieron diferencias significativas ( $P \geq 0.05$ ) en la cantidad de agua transpirada entre los tratamientos, fue notorio que los tratamientos con los reguladores de crecimiento, tanto solos como mezclados (AOA, TIBA y su combinación), presentaron respuestas y tendencias equivalentes al testigo, aunque con el transcurso de los días las diferencias fueron incrementándose entre los tratamientos. Así, los cuatro tratamientos mostraron una fase acelerada de pérdida de agua durante los primeros cuatro días, ésta estuvo seguida de otra fase, de dos días, de pérdida lenta de agua del florero, y en los últimos dos días la pérdida de agua se aceleró nuevamente (Figura 38).

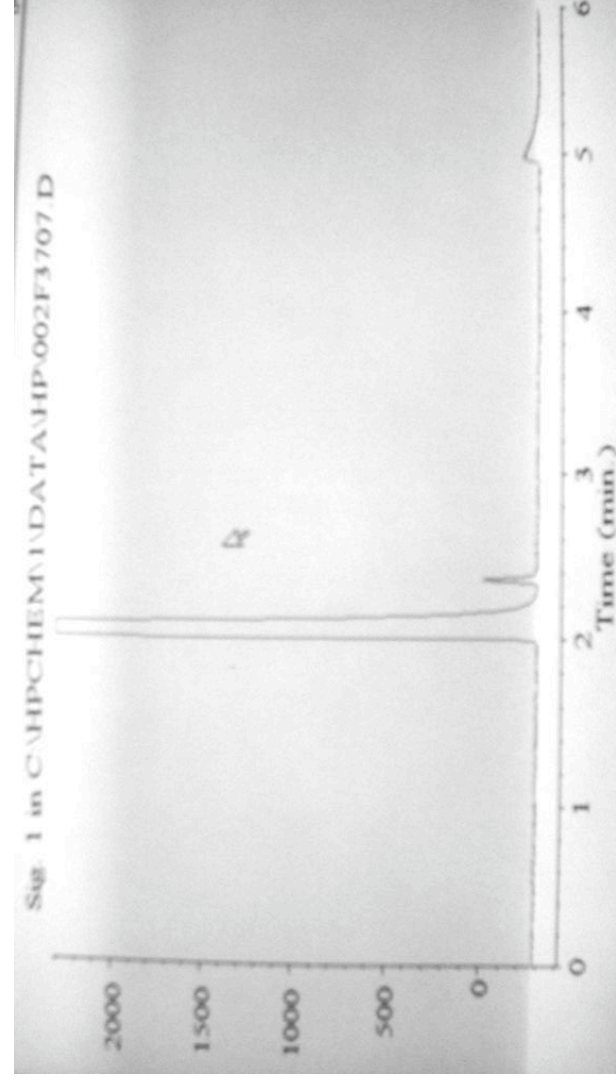
El testigo mantuvo las pérdidas menores de agua y al finalizar la vida en florero había perdido un volumen medio de 65 mL. En general, los dos tratamientos que contenían TIBA, sólo o combinado con AOA, se localizaron encima del testigo, con volúmenes de agua transpirada ligeramente mayor que el testigo. El tratamiento con AOA sin mezclar, presentó los valores mayores de agua transpirada. Aunque, al final de la vida en florero las diferencias fueron significativamente ( $P \geq 0.05$ ) iguales entre los cuatro tratamientos y en promedio la cantidad de agua transpirada total fue 80 mL (Figura 39).



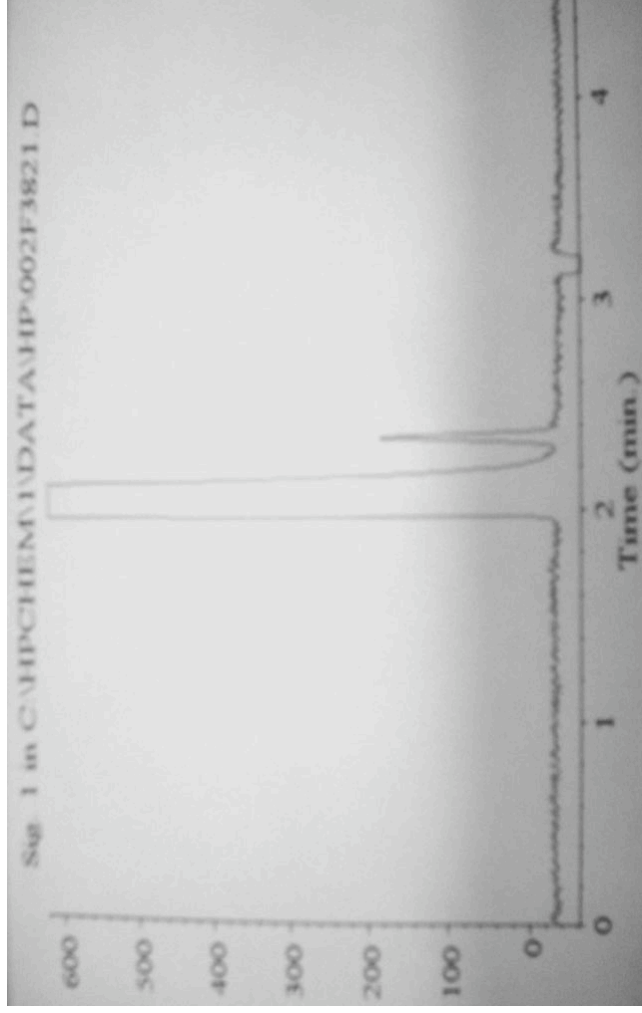
**Figura 39.** Efecto de los ácidos aminoacéticos (AOA), 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) y su combinación en la transpiración de tallos con inflorescencia de *Antirrhinum majus* L. cv. Potomac White Ivory, durante la vida en florero.

#### 4.5.5. Tasa respiratoria

Las Figuras 40 y 41 son ejemplo de los cromatogramas generados con alícuotas de la microatmósfera formada por las inflorescencias de *Antirrhinum majus* L. el primero y último día de las evaluaciones, respectivamente. En ellos es posible reconocer el pico correspondiente al CO<sub>2</sub>, liberado por las inflorescencias, y generado en un tiempo de retención igual a 2.4 min, equivalente e identificado con el estándar respectivo.



**Figura 40.** Cromatograma utilizado para calcular la intensidad respiratoria de tallos de *Antirrhinum majus* L. durante el primer día de ensayo.



**Figura 41.** Cromatograma utilizado para calcular la intensidad respiratoria de tallos de *Antirrhinum majus* L. después de nueve días de iniciado el ensayo.

Los resultados mostraron que la tasa respiratoria de los tallos de *Antirrhinum majus* L. fluctuó ampliamente durante la vida en florero, y sin una tendencia dependiente del tiempo o del tratamiento (Figura 42).

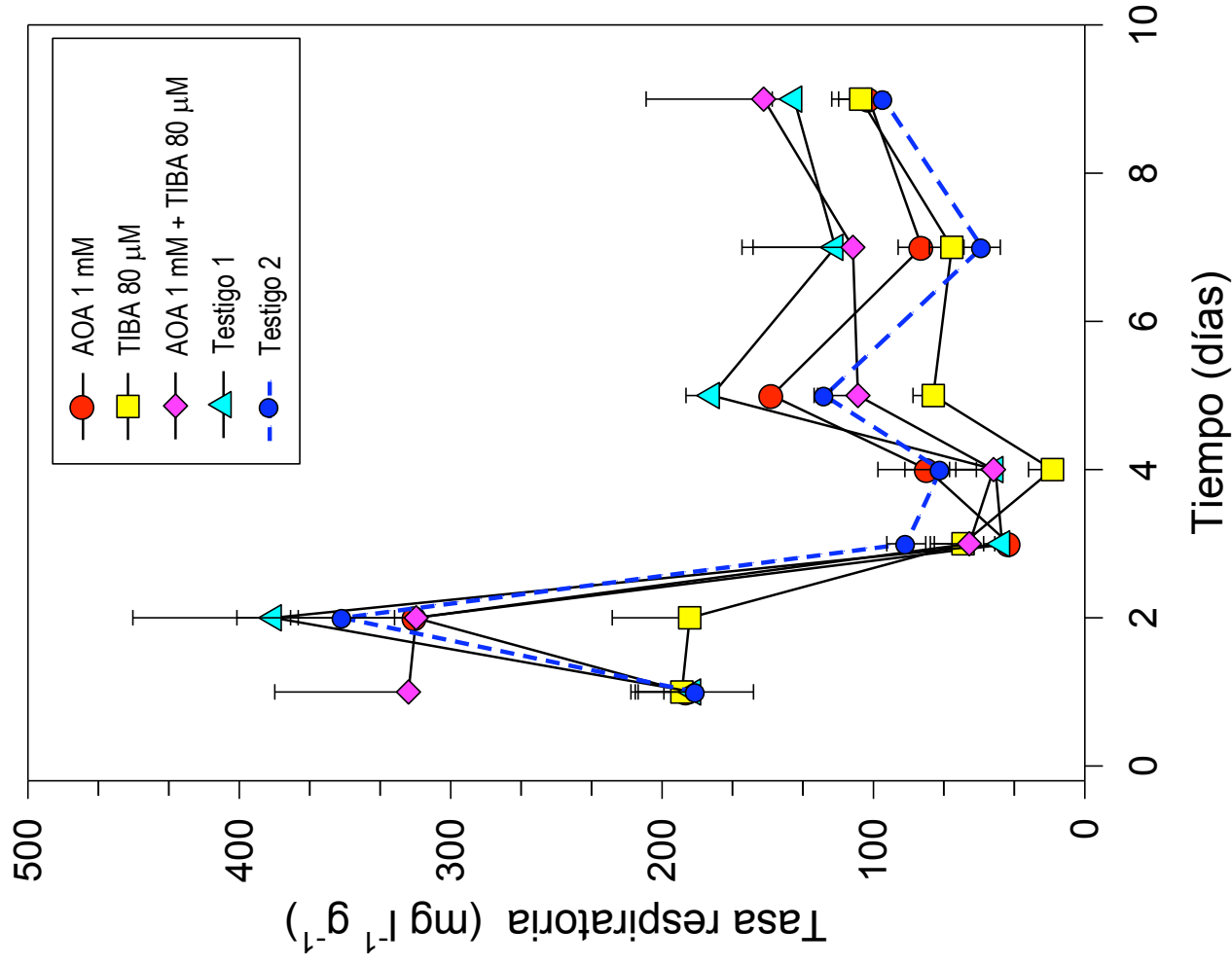
Con excepción de los tallos tratados con la mezcla de AOA + TIBA, la tasa respiratoria inició con valores cercanos a los  $200 \text{ mg l}^{-1} \text{ g}^{-1}$ , 24 h después la tasa respiratoria incrementó casi al doble, con excepción del tratamiento con TIBA sólo y el de su mezcla con AOA, el cual desde el primer día había presentado tasa respiratorio notablemente elevada ( $325 \text{ mg l}^{-1} \text{ g}^{-1}$ ) (Figura 42).

Después, el tercer día de evaluación todos los tratamientos, disminuyeron drástica y significativamente ( $P \geq 0.05$ ) su tasa respiratoria respecto a aquella con la que iniciaron. Las disminuciones variaron significativamente entre los tratamientos y alcanzaron entre 53 % de la tasa respiratoria original (del día uno de evaluación) en

el testigo sin estimulación gravitropica inicial y en el tratamiento con AOA sin mezclar, hasta 85 % en el tratamiento con la mezcla AOA + TIBA (Figura 42).

Deben destacarse las diferencias en la tasa respiratoria de los testigos desde los primeros días durante la vida en florero. En general, el testigo sin estimulación negativa del geotropismo mantuvo tasas respiratorias significativamente mayores ( $P \geq 0.05$ ) que el testigo que sí fue estimulado para esta respuesta negativa del geotropismo previamente a su mantenimiento en florero (Figura 42).

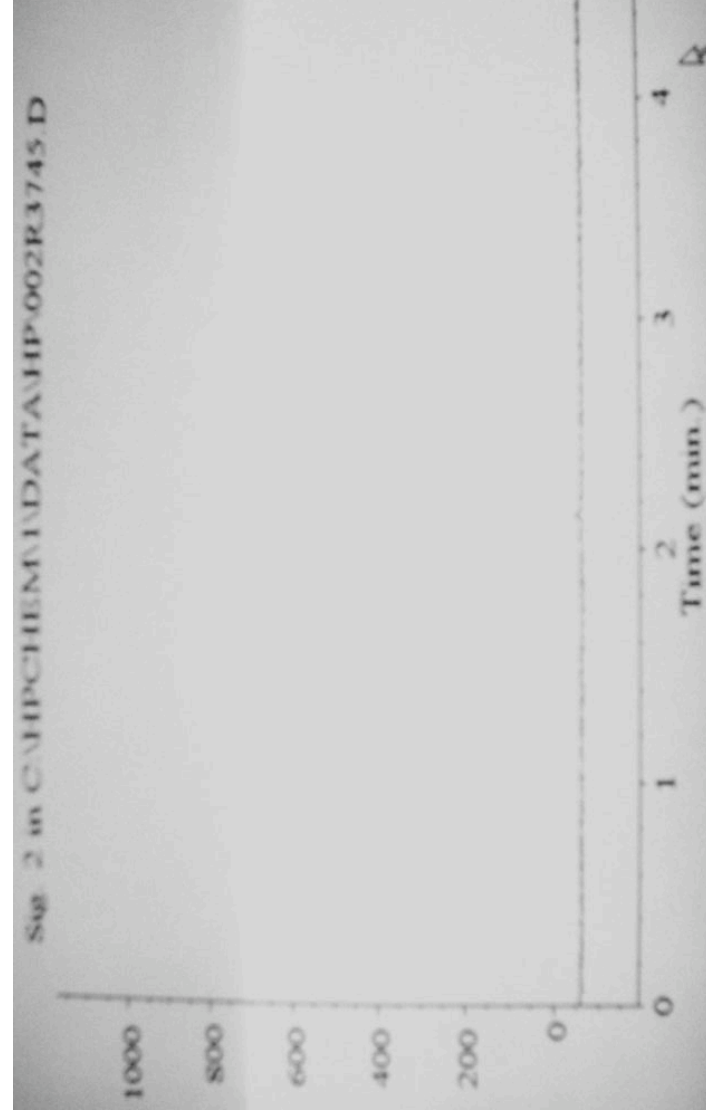
También, entre los resultados destacó uno de los tratamientos con TIBA, específicamente el que no estaba mezclado con AOA, ya que su tasa respiratoria fue una de las menores durante el tiempo de evaluación. La tasa respiratoria media de este tratamiento representó 60 % de la tasa respiratoria media del testigo sin estimulación gravitropica negativa inicial durante el período total de evaluación (Figura 42).



**Figura 42.** Efecto de los ácidos aminoacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA), solos y combinados, en la tasa respiratoria de tallos con inflorescencia, durante la vida en florero, de *Antirrhinum majus* L. cv. Potomac White Ivory. Testigo 1 y 2: sin y con estimulación gravitópica, respectivamente, previa a su permanencia en florero.

#### 4.5.6. Etileno

Las Figuras 43 y 44 son ejemplo de los cromatogramas generados con alícuotas de la microatmósfera formada por las inflorescencias de *Antirrhinum majus* L. el primero y último día de las evaluaciones, respectivamente. En ellos es posible reconocer la ausencia de algún pico generado por el etileno, que con el estándar respectivo es generado con un tiempo de retención de 2.7 min.



**Figura 43.** Cromatograma que muestra la ausencia de etileno liberado por las inflorescencias de *Antirrhinum majus* L. durante el primer día de ensayo.





**Figura 44.** Cromatograma que muestra la ausencia de etileno liberado por las inflorescencias de *Antirrhinum majus* L. después de siete días de ensayo.

Los cromatogramas obtenidos mostraron ausencia de etileno liberado por los tallos de *Antirrhinum majus* L. el primer día del inicio del ensayo, o la cantidad liberada fue indetectable por el cromatógrafo (Figura 43). Una respuesta similar de ausencia de liberación de etileno por todos los tratamientos fue observada una semana después del inicio del ensayo (Figura 44).

#### 4.5.7. Daño en las membranas celulares durante la vida en florero

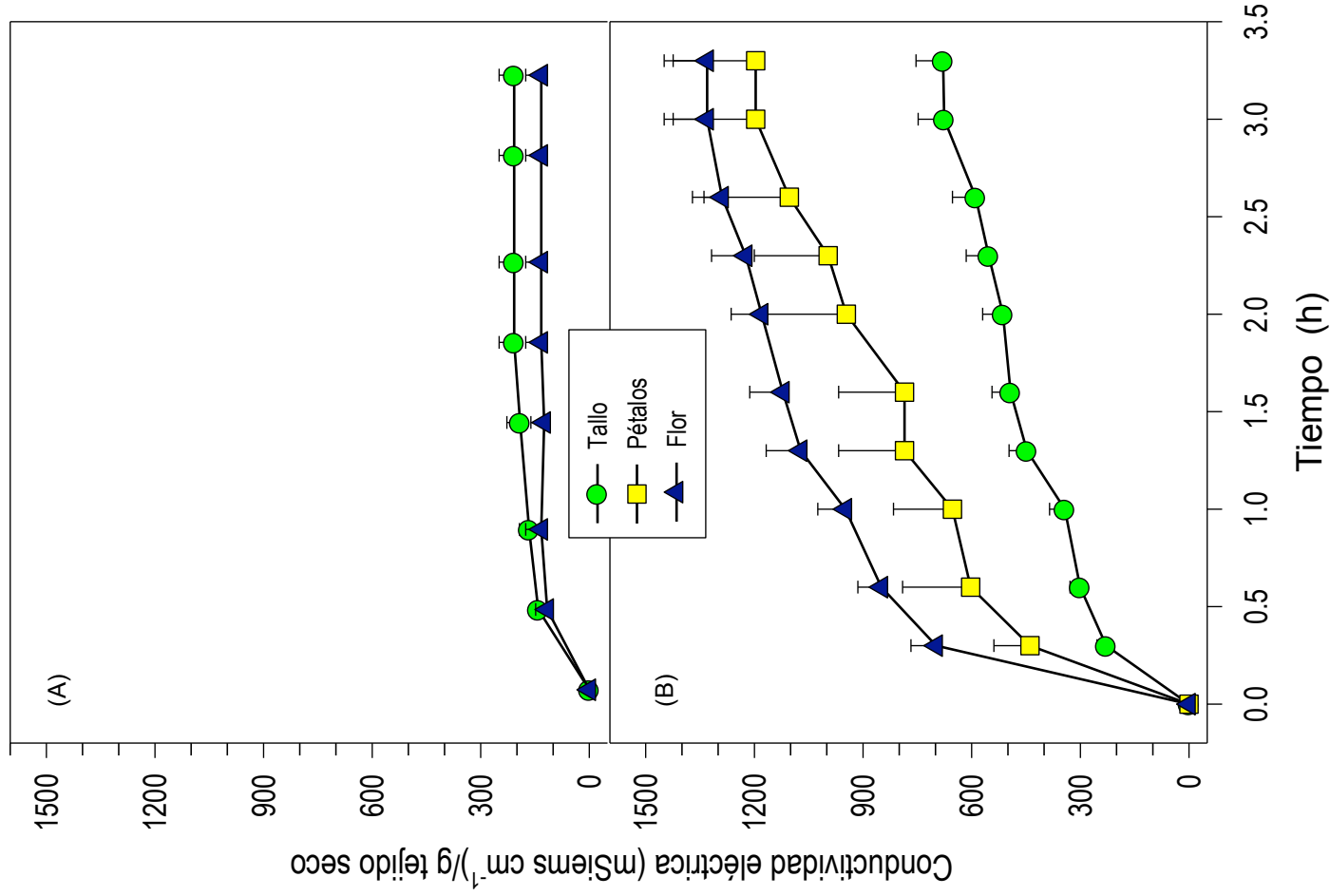
Se observó que la tasa de liberación de electrolitos de los tallos frescos, al inicio del ensayo, mostró su mayor incremento en los primeros 30 minutos (116 miliSiems  $\text{cm}^{-1} \text{g}^{-1}$ ), después continuó aumentando lentamente hasta alcanzar una tasa máxima (207 miliSiems  $\text{cm}^{-1} \text{g}^{-1}$ ) alrededor de las dos horas. Posteriormente ya no se detectaron cambios (Figura 45 A).

Similarmente, las flores frescas, al inicio del ensayo, mostraron su mayor incremento en los primeros 30 minutos (116 miliSiems  $\text{cm}^{-1} \text{g}^{-1}$ ), alcanzó una tasa máxima (132

miliSiems  $\text{cm}^{-1} \text{g}^{-1}$ ) media horas después y se mantuvo así durante varias horas (Figura 45 A).

Además de conocer la integridad y funcionalidad de las membranas de los tejidos frescos, al inicio del ensayo, fue cuantificada la liberación máxima de electrolitos de los tejidos, debida al daño total de sus membranas celulares y, por lo tanto, ausencia de control de selectividad típica de los tejidos sanos e intactos (Prášil y Zámečník, 1998). Para esto, fragmentos de tallos, flores completas y pétalos separados fueron congelados, después fueron suspendidos en agua desionizada y la conductividad eléctrica del medio fue cuantificada en el tiempo hasta que se alcanzaron los valores máximos.

Los tejidos del tallo con integridad celular dañada, y por lo tanto membranas celulares carentes de selectividad, debido al congelamiento previo, mostraron una fase acelerada inicial de liberación de electrolitos ( $343 \text{ miliSiems cm}^{-1} \text{g}^{-1}$ ) en la primera hora, la liberación de estos continuó aumentando lentamente hasta alcanzar una tasa máxima ( $680 \text{ miliSiems cm}^{-1} \text{g}^{-1}$ ) después de tres horas (Figura 45 B).



**Figura 45.** Liberación de electrolitos (conductividad eléctrica del medio acuoso de suspensión) de segmentos de tallos, pétalos y flores completas de *Antirrhinum majus* L. cv. Potomac White Ivory. (A) Tejedos frescos y (B) Tejedos congelados de plantas sin estimulación gravitropica.

Una tendencia similar a la liberación de electrolitos por los tallos congelados-descongelados fue observada con las flores. Los tejidos de las flores congeladas previamente liberaron gran cantidad de electrolitos en los primeros 15 min, con lo que generaron una conductividad eléctrica del medio de 919 miliSiems  $\text{cm}^{-1} \text{g}^{-1}$ ; sin embargo, la conductividad eléctrica del medio continuó elevándose paulatinamente y después de tres horas se alcanzaron valores medios de 1662 miliSiems  $\text{cm}^{-1} \text{g}^{-1}$  (Figura 45 B).

Debido a que el órgano floral contiene, además de los pétalos, otras estructuras como los gránulos de polen, se cuantificó la conductividad eléctrica de los pétalos separados, para descartar la posibilidad de que la liberación de electrolitos, notablemente elevada, por las flores completas fuera debida a estructuras diferentes a los pétalos.

La liberación de electrolitos de los pétalos siguió una tendencia, en el tiempo, similar a la de las flores; aunque durante la primera hora y media fue significativamente menor ( $P \geq 0.05$ ), a partir de la segunda hora la tasa de liberación de electrolitos se igualó con la de las flores (Figura 45 B).

Debido a que la conductividad eléctrica generada por los tallos frescos fue varias veces menor a la de las flores y sus cambios durante la vida en florero son menos evidentes, se consideró conveniente evaluar la conductividad eléctrica del medio generada únicamente por las flores al final de la vida en florero. En este ensayo se incluyeron las evaluaciones de las flores separadas de los tallos tratados con AOA, TIBA, la mezcla AOA+TIBA, y el testigo sin reguladores del crecimiento exógenos.

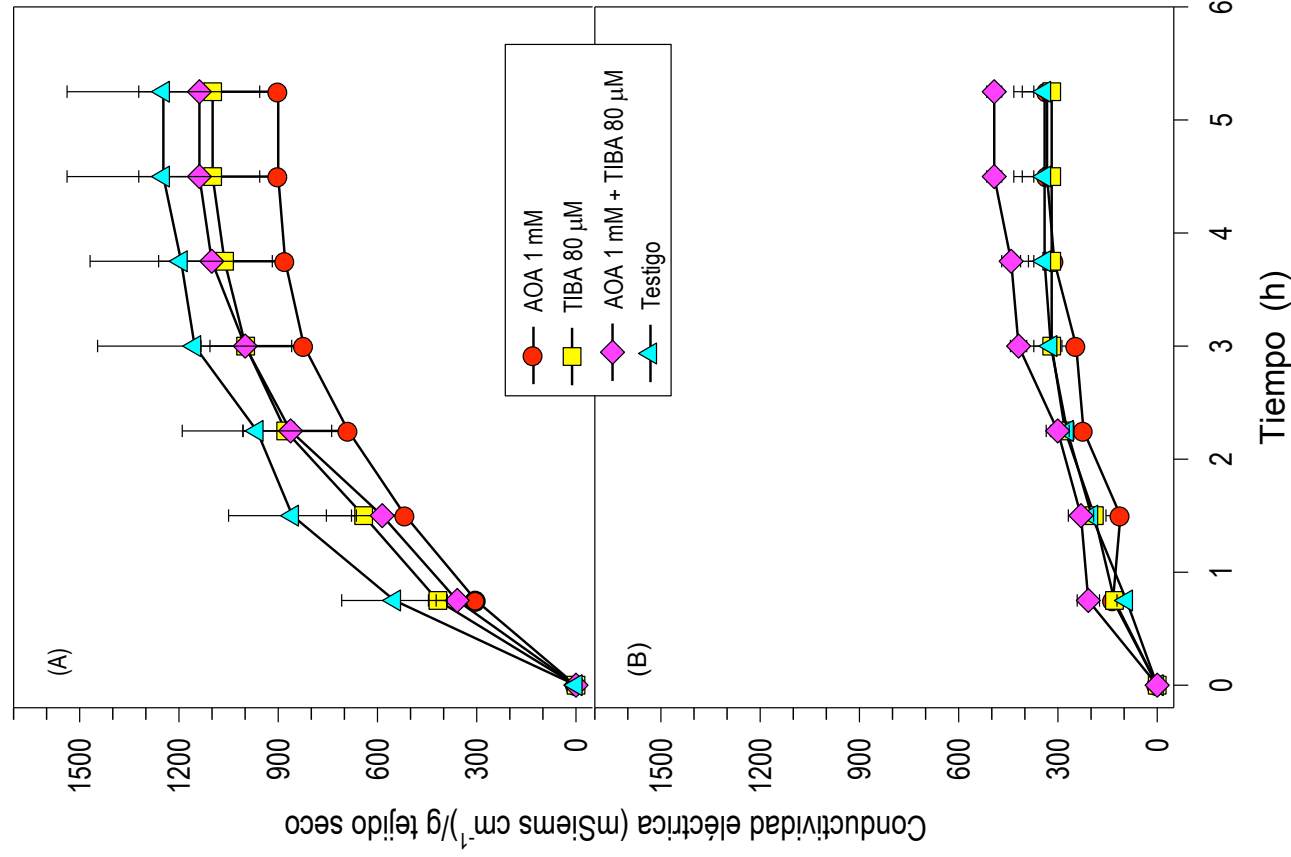
Además, al finalizar el ensayo, se observó entre las unidades experimentales un gradiente acropétalo de senescencia floral, con las flores en la base de la inflorescencia menos marchitas, en contraste con las del ápice, las que en algunos tratamientos se notaban notablemente marchitas (resultados no mostrados).

Por lo anterior, la evaluación de la integridad y funcionalidad de las membranas en los tejidos florales al final de la vida en florero fue realizada en muestras separadas, flores separadas del ápice de la inflorescencia espiga y las de la base.

Al concluir la vida en florero se observó que las flores del ápice de la inflorescencia del testigo presentó una tasa acelerada de liberación de electrolitos, que aunque fue decayendo con el tiempo, después de cinco horas alcanzó el valor máximo (1250 miliSiems  $\text{cm}^{-1} \text{g}^{-1}$ ) (Figura 46 A). Los tres tratamientos con los reguladores de crecimiento generaron curvas de liberación de electrolitos similares entre sí y a la del testigo, pero con valores distintos. Las flores del ápice de la inflorescencia del tratamiento con AOA generaron las conductividades eléctricas menores en el medio, respecto a los otros tres tratamientos; y los valores máximos que alcanzó después de cinco horas fueron (890 miliSiems  $\text{cm}^{-1} \text{g}^{-1}$ ) significativamente menores ( $P \geq 0.05$ ) a los del testigo (Figura 46 A).

Las flores del ápice de la inflorescencia correspondientes a los tratamientos con TIBA (sólo y mezclado con AOA) generaron las conductividades eléctricas intermedias entre el testigo y el tratamiento con AOA sin mezclar. Los valores máximos de conductividad eléctrica los alcanzaron después de cinco horas fueron (110 y 1138 miliSiems  $\text{cm}^{-1} \text{g}^{-1}$ ) significativamente similares los del testigo ( $P \geq 0.05$ ) y del tratamiento con AOA (Figura 46 A).

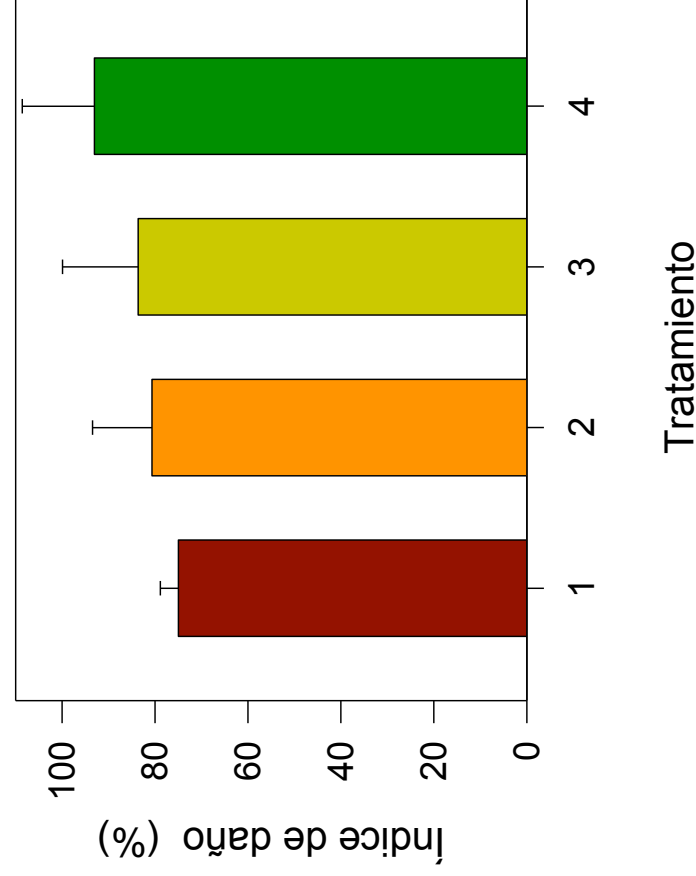
En contraste con las flores ubicadas en el ápice de las inflorescencias, las flores de la base mostraron tasas de liberación de electrolitos significativamente ( $P \geq 0.05$ ) menores al final de la vida en florero. Todos los tratamientos, inclusive el testigo presentaron un incremento lento de la conductividad eléctrica del medio; el testigo y los tratamientos con AOA y TIBA, no mezclados, generaron valores (entre 205 y 287 miliSiems  $\text{cm}^{-1} \text{g}^{-1}$ ) estadísticamente iguales entre sí, después de 3 o 3.5 horas. El tratamiento con la mezcla de AOA y TIBA mostró valores de conductividad eléctrica significativamente mayores ( $P \geq 0.05$ ) que el grupo anterior; sin embargo, la diferencia fue mínima, en promedio alcanzó 127 miliSiems  $\text{cm}^{-1} \text{g}^{-1}$  (Figura 46 B).



**Figura 46.** Efecto de los ácidos aminooxiacético (AOA) y 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA), solos y combinados en la liberación de electrolitos (conductividad eléctrica del medio acuoso de suspensión) de flores del ápice (A) y la base (B) de la inflorescencia de *Antirrhinum majus* L. cv. Potomac White Ivory al final de la vida en florero.

#### 4.5.8. Índice de daño (en las membranas) durante la vida en florero

El índice de daño de las flores localizadas en el ápice de las inflorescencias de los cuatro tratamientos, al final de la vida en florero, fluctuó entre 75 y 90 %, sin diferencias significativas ( $P \geq 0.05$ ) entre ellos (Figura 47).

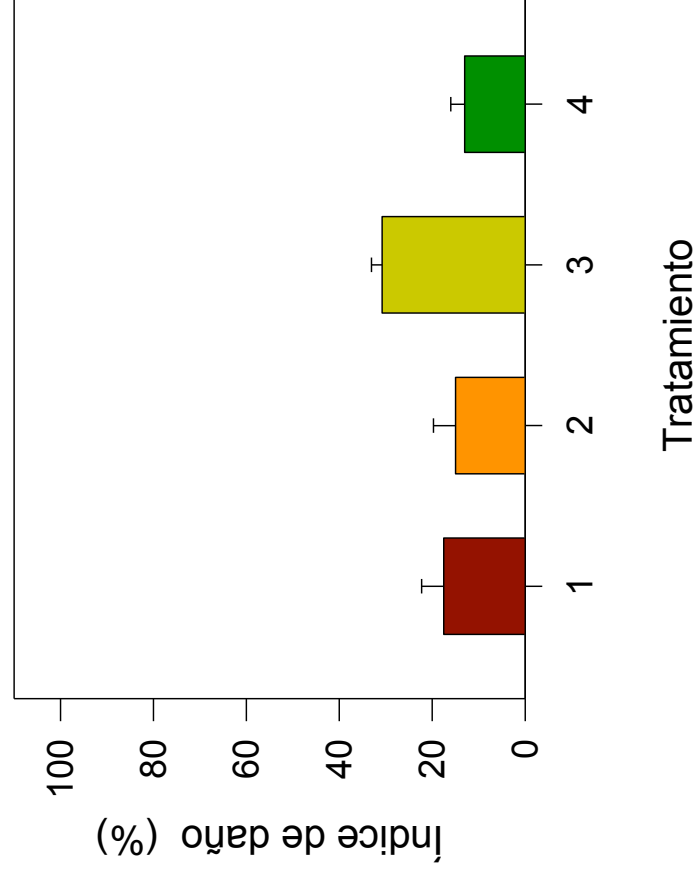


**Figura 47.** Índice de daño de las flores de *Antirrhinum majus* L. cv. Potomac White Ivory localizadas en la zona apical de la inflorescencia, de los tallos tratados con ácido aminoociacético (AOA) 1 mM (Tratamiento 1), ácido 2, 3, 5-triiodobenzoico (TIBA) 80  $\mu$ M (Tratamiento 2), la mezcla de ambos ácidos (Tratamiento 3) y el testigo al final de la vida en florero.

En contraste con las flores apicales de las inflorescencias, las flores de la base de las mismas inflorescencias mostraron índices de daño que fluctuaron entre 13 y 32 %. Los tratamientos con los reguladores de crecimiento no mezclados (AOA y TIBA)

tuvieron índice de daño (en promedio de 17 %) estadísticamente similar entre sí y al del testigo (13 %) (Figura 48).

En este grupo de tratamientos, únicamente el correspondiente a TIBA generó flores en la base de las inflorescencias con índice de daño significativamente ( $P \geq 0.05$ ) mayor (32 %) que el testigo (13 %) (Figura 48).



**Figura 48.** Índice de daño de las flores de *Antirrhinum majus* L. cv. Potomac White Ivory localizadas en la base de la inflorescencia, de los tallos tratados con ácido aminoociacético (AOA) 1 mM (Tratamiento 1), ácido 2, 3, 5-triyodobenzoico (TIBA) 80  $\mu$ M (Tratamiento 2), la mezcla de ambos ácidos (Tratamiento 3) y el testigo al final de la vida en florero.



## V. DISCUSIÓN

### 5.1. Ángulo de flexión

El “perrito” (*Antirrhinum majus* L.) es una especie propensa a reaccionar al estímulo gravitacional cuando los tallos son colocados en posición horizontal. Los resultados mostraron que el estímulo gravitópico negativo se observó de mayor a menor intensidad desde el estado temprano de botón floral, inicio de antesis y cuando el tallo floral tenía 75 % de flores abiertas. Asimismo, los resultados mostraron que la reacción gravitópica no se presentó en la etapa vegetativa (Figura 12).

De acuerdo con Roberts y Gilbert (1992) las auxinas estimulan el crecimiento de los tallos y forman parte del doblamiento fototrópico y gravitópico. Por lo que la intensidad del ángulo de flexión en dependencia de la etapa de desarrollo de los tallos de *Antirrhinum majus* L. es explicable si se toma en cuenta el hecho de que las fitohormonas modifican las actividades metabólicas y cambian su concentración en los tejidos dependiendo del desarrollo vegetal (Salisbury y Ross, 1994).

Sin embargo, destacó y se hizo evidente el contraste en el tiempo de inicio de la respuesta (desde los primeros minutos o después de dos horas) negativa a la gravedad, la tasa o velocidad de flexión (relacionada con el tipo de respuesta: lineal con incremento constante dependiente del tiempo, sigmoidea, o irregular), y la magnitud máxima de los ángulos de flexión en el período total de ocho horas (desde 15° hasta 90°) entre plantas cultivadas en diferente época del año (ciclo invierno-primavera, primavera-verano o verano-otoño), entre cultivares (Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory) y sitios de cultivo (Montecillo, México y Coatepec de Harinas, México) (Figuras 12, 13, 16, 20 a 22 y 34). La reacción gravitópica variada y en cierto nivel contrastante señalada puede ser resultado de uno o varios factores intrínsecos a las plantas o ambientales, estos últimos presentes durante el crecimiento de la planta y durante la postcosecha (Tasaka *et al.* 1999).

La relación opuesta entre la respuesta geotrópica negativa y el tamaño de la inflorescencia fue detectada. Es decir, durante la exposición de los botones florales la inflorescencia incipiente tiene poca longitud y diámetro reducido, lo que pareció estar relacionado con la presencia de concentraciones mayores de auxinas endógenas que estimulan el crecimiento y también la respuesta gravitópica (Roberts y Gilbert, 1992). Conforme avanzó la antesis la inflorescencia se hizo más vigorosa y cuadruplicó su tamaño, por lo que podría haber disminuido la concentración endógena de auxinas y la respuesta gravitópica también se redujo (Figura 10). Como podría esperarse, el tallo acumuló mayor cantidad de biomasa seca en una de las últimas etapas de desarrollo, cuando la inflorescencia contaba con 75 % o más flores en antesis (Figura 11 A) y esa mayor cantidad de biomasa es localizada en tallos con mayor diámetro en la base de la inflorescencia, pues es la región del tallo que debe soportar el peso de esta estructura (Figura 11 B).

En relación con el tiempo en el que los tallos de *Antirrhinum majus* L. inician la flexión y alcanza los valores máximos, Zhang *et al.* (2008), Friedman *et al.* (1998, 2003) y Philosoph-Hadas *et al.* (2001) aseguraron que ocurrió después de las primeras dos horas de haber iniciado la graviestimulación y a las cuatro horas se alcanzó un ángulo de 10° (Zhang *et al.*, 2008). Estas observaciones coincidieron con algunos de los resultados de la presente investigación. Es el caso de los presentados en las figuras 12 y 22, se muestra que la flexión de los tallos testigo incrementó a partir de la segunda hora de que fueran colocados en posición horizontal y la flexión máxima de ellos (lo que tenían 75 % o más flores en antesis) después de la primera hora. Sin embargo, en los siguientes ensayos el ángulo de flexión incrementó desde la primera hora (Figura 13, 16, 20, 21 y 34), independientemente del cultivar, y el incremento inicial en el ángulo varió entre 8° y 33°.

El tiempo en el que los tallos alcanzan la mayor expresión del gravitropismo negativo es variable. Al respecto, Philosoph-Hadas *et al.* (2001) y Kim *et al.* (1997) realizaron mediciones hasta por 24 horas con intervalos de una y cuatro horas, respectivamente. En el presente estudio, con base en los resultados del primer

ensayo se consideró conveniente evaluar los cambios en la flexión durante ocho horas; en ese primer ensayo la flexión máxima de los tallos (sin reguladores exógenos del crecimiento) con las inflorescencias en etapa de botón floral se alcanzó entre las siete y ocho horas, aunque en aquellos con 75 % o más flores en antesis la flexión máxima se observó después de tres horas y se mantuvo sin cambio significativo en las siguientes cinco horas (Figura 12). Sin embargo, en los siguientes ensayos la flexión máxima de los tallos (testigos) se alcanzó en tiempos variables y en algunos casos inclusive parecería que ocho horas fueron insuficientes para estabilizar el incremento de la flexión. En los tres cultivares evaluados, Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory la flexión máxima se alcanzó entre cuatro, cinco y hasta siete horas (Figura 13 A, 16 A y 22) o continuaba incrementando linealmente, en dependencia del tiempo, ocho horas después (Figura 13 B, 16 B, 20, 21 y 34).

Los tropismos y su regulación por fitohormonas o reguladores del crecimiento exógenos han sido estudiados ampliamente. Investigaciones realizadas por Harrison y Pickard (1989) para extender la evidencia de la teoría de Cholodny Went para la mediación de los tropismos, la cual sugiere que en todo órgano que expresa gravitropismo, un gradiente con niveles elevados de auxina en el lado inferior es generado a través de los órganos graviestimulados, lo que causa un crecimiento asimétrico y provoca como respuesta un doblamiento ascendente (Evans, 1991; Salisbury y Ross, 1994) demuestran la participación de las auxinas en el gravitropismo que se presenta en hipocótilos de tomate.

Estudios realizados por diversos investigadores (Philosoph-Hadas *et al.*, 1996 y 2001; Friedman *et al.*, 1998) han mostrado evidencias de la interacción entre las auxinas y el etileno como mediadores de la respuesta gravitropica de las inflorescencias de *Antirrhinum majus* L. Razón por la cual, puede decirse que, la supresión de éstos inhibe la inducción del estímulo gravitropico. En la presente investigación fueron seleccionados el AOA y el TIBA para mitigar el geotropismo

negativo por su efecto conocido como inhibidores del etileno y auxinas, respectivamente (Salisbury y Ross, 1994; Jankiewicz, 2003).

Respecto al periodo seleccionado para aplicar y mantener los tallos de *Antirrhinum majus* L. en contacto con las soluciones de TIBA y AOA en la presente investigación fueron analizados los trabajos de Kim *et al.* (1997) y Philosoph-Hadas *et al.* (2001). Estos autores evaluaron el efecto de CDTA y  $\text{CoCl}_2$ , en el primer caso y antagonistas de calcio, en el segundo caso, como inhibidores del gravitropismo. En esos estudios los tallos estuvieron sumergidos en las soluciones de los compuestos químicos durante 1 h y 24 h previo a la evaluación del efecto geotrópico, y en todos los casos se logró disminuir la flexión debida al geotropismo negativo. Con base en esos antecedentes, en el presente estudio se utilizó un período de 12 h de contacto de los tallos con las soluciones de AOA y TIBA, que inició inmediatamente después de la cosecha y concluyó al momento de iniciar los ensayos.

La evaluación realizada para conocer si los reguladores del crecimiento exógenos seleccionados en este estudio, AOA y TIBA, eliminaban o disminuían la reacción gravitropica negativa de los tallos de *Antirrhinum majus* L. y la concentración en la que propiciaban esta respuesta demostró que, efectivamente, ambos reguladores tuvieron el efecto esperado (Figura 13). Sin embargo, con este ensayo se hicieron evidentes otros aspectos sobresalientes.

1. Los cultivares evaluados, Potomac Royal y Potomac White Ivory, respondieron con diferente intensidad al gravitropismo en presencia de cada regulador del crecimiento. Este efecto pareció independiente de otros factores como los del ambiente de crecimiento, ya que ambos cultivares fueron cultivados simultáneamente, en las mismas condiciones de invernadero (Figura 13).

Este efecto parece común, pues también fue observado en los mismos cultivares en los ensayos posteriores y se amplió al 'Potomac Rose'. La Figura 16 mostró que 'Potomac Royal' fue sensible al tratamiento con AOA, principalmente durante las primeras seis horas; en contraste 'Potomac White Ivory' prácticamente fue

insensible a este regulador del crecimiento. La misma figura también mostró el efecto opuesto del TIBA, pues 'Potomac Royal' fue insensible al tratamiento con TIBA y en 'Potomac White Ivory' el TIBA disminuyó 50 % el ángulo de flexión, respecto al testigo, al final de ocho horas. Efectos aún más contrastantes de los reguladores del crecimiento entre los dos cultivares se presentan en las Figuras 21 y 22. En este caso, tanto el AOA como el TIBA propiciaron la reacción opuesta entre los dos cultivares; pues, mientras que en 'Potomac Royal' disminuyeron significativamente la tasa de flexión (y por lo tanto la flexión máxima alcanzada) en 'Potomac White Ivory' la incrementaron drásticamente respecto al testigo. Y en 'Potomac Rose' únicamente el AOA disminuyó significativamente el ángulo de flexión (Figura 20).

2. En esta evaluación de la dosis más adecuada de los reguladores del crecimiento exógenos también se observó que su efecto fue independiente de su concentración. Este fue el caso del AOA, que en 'Potomac White Ivory' disminuyó la flexión del ápice floral similarmente con ambas concentraciones, 0.5 y 1 mM (Cuadro 4). También el TIBA en concentración 40  $\mu\text{M}$  y diez veces mayor, 400  $\mu\text{M}$  generó curvas de incremento de la flexión en el tiempo y tasas de flexión iguales entre sí en 'Potomac Royal' (Cuadro 4), y en contraste, en 'Potomac White Ivory' la concentración mayor (400  $\mu\text{M}$ ) disminuyó casi totalmente la reacción gravitropica negativa, mientras que la concentración menor (40  $\mu\text{M}$ ), en el mismo cultivar no tuvo efecto sobre el ángulo de flexión (Figura 13).

En relación con esta respuesta heterogénea, entre dosis de los reguladores del crecimiento usados y cultivares, cabe recordar que el efecto de estos compuestos químicos, como de las fitohormonas naturales de las plantas, está mediado por su presencia o ausencia, pero también por la concentración de dichos reguladores, el sinergismo entre ellos y por la sensibilidad celular. La sensibilidad celular es la capacidad que tienen las células para reaccionar frente a la dosis de un inductor, y depende del número de receptores disponibles que sean capaces de captar el

estímulo en una concentración óptima, pero también infla y supraóptima (Salisbury, 1994).

Debido a la imposibilidad de conocer aspectos tan complejos como la sensibilidad celular de los cultivares a los reguladores del crecimiento exógenos, en el presente estudio se consideró conveniente caracterizar los tallos con otros parámetros relacionados también con las respuestas heterogéneas. Esos parámetros describieron:

1. El vigor del tallo. En este caso fue cuantificado el diámetro (Figura 14) y fuerza (o resistencia a la penetración) de sus tejidos (Figura 29).
2. El tamaño de la demanda de sus reservas. Este incluyó el número de flores por inflorescencia (Figura 15 y 35).
3. Actividad fisiológica. Esta incluyó la transpiración (Figura 39), tasa respiratoria (Figura 42), tasa de liberación de etileno, funcionalidad e integridad de las membranas celulares (Figuras 45 y 46).

Los resultados mostraron que dentro de los ensayos ni el vigor de los tallos ni el tamaño de la demanda fueron factores que afectaran directamente la reacción a los reguladores del crecimiento exógenos entre los cultivares, ni dentro de un mismo cultivar. Al respecto, se observó que los dos cultivares en un mismo ensayo presentaron diámetro del tallo (6.3 mm en promedio) estadísticamente similar entre sí (Figura 14).

En contraste, al inicio del ensayo la resistencia media de los tallos fue mayor en 'Potomac Rose' (5.3 kg cm<sup>-2</sup>) y contrastó con 'Potomac Royal' y 'Potomac White Ivory' con la resistencia media (3.2 y 2.7 kg cm<sup>-2</sup>, respectivamente) menor que el primero (Figura 29). No obstante su mayor resistencia, los tallos de 'Potomac Rose' alcanzaron ángulos de flexión máxima significativamente similares a los de 'Potomac Royal' y significativamente mayores (hasta 30 %) respecto a los de 'Potomac White Ivory'. Esto indicó que las diferencias en la resistencia de los tejidos de los tallos no

estuvieron relacionadas con la respuesta geotrópica de los cultivares (Figuras 20 a 22).

La resistencia a la ruptura de los tejidos de los tallos está relacionada con la composición, estructura y organización de las paredes celulares de sus tejidos. Es frecuente que en los tejidos maduros, en proceso de senescencia, e incluso bajo ciertos tipos de estrés las paredes celulares sean engrosadas, lignificadas y con mayor cantidad de celulosa, respecto a los tejidos jóvenes o inmaduros, por lo que aquellos generalmente son rígidos y resistentes al corte y la ruptura (García H. y Peña V., 1995). Con base en las diferencias y similitudes de la resistencia de los tallos de los cultivares Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory podría deducirse un patrón diferente al observado de geotropismo negativo entre estos cultivares si existiera una relación directa entre la resistencia de los tallos (o el grosor o resistencia de las paredes celulares) y su respuesta al geotropismo negativo (Figuras 20 a 22).

Es conveniente abundar en la evidencia reconocida y comentada líneas arriba, referente al hecho de que los cultivares evaluados, Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory, manifestaron sensibilidad distinta a los reguladores del crecimiento evaluados. Para fines de comparación, se obtuvo la media de la máxima flexión alcanzada por tratamientos equivalentes en todos los ensayos realizados (Figuras 13, 16, 20 a 22 y 34). Así, es posible señalar que independientemente del sitio y período de cultivo el inhibidor de etileno (AOA) disminuyó el gravitropismo negativo en los cultivares:

1. Potomac Rose, y alcanzó en promedio 25 % respecto a su testigo, de 40° a 30°,
2. Potomac Royal, y alcanzó en promedio 34 % respecto a su testigo, de 66° a 41° y
3. Potomac White Ivory, y alcanzó en promedio 38 % respecto a su testigo, de 56° a 26°

Similarmente, el inhibidor de auxinas (TIBA) disminuyó el gravitropismo negativo en los cultivares:

1. Potomac Royal, y alcanzó en promedio 32 % respecto a su testigo, de 66° a 44° y
2. Potomac White Ivory, y alcanzó en promedio 38 % respecto a su testigo, de 56° a 26°

En contraste con los cinco grupos de tratamientos anteriores, el TIBA no tuvo efecto sobre la reacción gravitropica negativa del cultivar Potomac Rose (Figura 20).

Sin embargo, debe sugerirse que estos resultados sean complementados con nueva investigación, ya que como se ha demostrado en este estudio la mitigación de la respuesta al geotropismo negativo de *Antirrhinum majus* L. por el AOA y el TIBA presentó fluctuaciones notables entre los cultivares, fechas de cultivo y región de cultivo. La recomendación potencial del uso de AOA y TIBA para mitigar el geotropismo negativo de *Antirrhinum majus* L. en el nivel comercial será posible después de estandarizar sus efectos y asegurar las variaciones mínimas entre lotes de plantas cultivadas en diferentes sitios y épocas del año.

En relación con el conocimiento de la acción de los reguladores del crecimiento, ha sido postulado que el transporte de la auxina es basipétalo y depende de la posición del órgano respecto al vector de gravedad, por lo que al adoptar una posición horizontal el transporte basipétalo de la auxina disminuye (Goldsmith, 1977). El TIBA funciona como inhibidor del transporte basipétalo de las auxinas, con su aplicación el transporte se bloquea y resulta en la eliminación de las reacciones trópicas (Lomax *et al*, 1995). Estudios realizados con inhibidores del transporte basipétalo de auxinas, como el ácido naftilftalámico (NPA) han demostrado que disminuyen significativamente el transporte de auxinas en la raíz y la respuesta gravitropica negativa. También, se ha demostrado que los microtubulos del citoesqueleto no



intervienen en la respuesta gravitrópica ya que no inhiben el transporte de auxinas (Hasenstein *et al.*, 1999).

Los resultados obtenidos en el presente estudio confirmaron que las auxinas desempeñan un papel central en el gravitropismo sin embargo, también se ha demostrado el papel de otros reguladores, como el etileno, que también participa en la reacción gravitrópica. Al respecto, Berkovitz-Simantov y colaboradores (2001) encontraron en estudios realizados con *Antirrhinum majus* L., que las auxinas y el etileno actúan como mediadores en la respuesta gravitrópica de las inflorescencias, logrando retrasar la curvatura durante 10 h mediante la aplicación de aminoetoxivinilglicina (AVG). Philosoph-Hadas *et al.* (1996) y Smalle (1997) demostraron que la aplicación de antagonistas de etileno en *Antirrhinum* disminuyó la reacción gravitrópica. Específicamente, Philosoph-Hadas *et al.* (1996) demostraron que el tiosulfato de plata 1.5 mM y CoCl<sub>2</sub> 6.7 mM, disminuyeron significativamente la flexión de los tallos transcurridas 24h de graviestimulación. Por lo que, Harrison (2006) sugiere que, las inflorescencias de *Antirrhinum* requieren del gradiente de etileno para producir el crecimiento diferencial que provoca la flexión. Respecto a la relación de la acción de estas fitohormonas, la hipótesis planteada por Chadwick y Burg (1967) señala que la inhibición de la acción de las auxinas en el crecimiento de las raíces esta regulada por el etileno. Edelman y colaboradores (2005) demostraron la relevancia de las auxinas y el etileno en el crecimiento diferencial en raíces y coleóptilos de maíz y centeno, y sugirieron que, aunque la redistribución del AIA regula la respuesta gravitrópica, el papel del etileno puede tener mayor relevancia en el mismo proceso. Otras investigaciones, como las realizadas por Abeles *et al.* (1992) demostraron la participación efectiva del etileno en la regulación de la respuesta gravitrópica en raíces de tomate. Estudios realizados por Harrison (2006) señalan que el etileno tiene una significativa participación en el gravitropismo, mayor a la que se pensaba tras décadas de investigaciones cuyos resultados proveían información aún contradictoria.

## 5.2. Vida en florero

Quizá uno de los parámetros de calidad más importante de la producción de flores, como *Antirrhinum majus* L. y otras, es la vida en florero, la que indica el tiempo (en días) en el que cierta proporción (30 %) de flores de la inflorescencia se marchita. La vida en florero es tema colateral del presente estudio, pero de gran importancia. Lo anterior, debido principalmente a la aplicación comercial potencial de los reguladores del crecimiento, y que pudieran modificar la calidad de las inflorescencias de *Antirrhinum majus* L.

Los tres cultivares evaluados tuvieron una vida en florero que fluctuó entre los 6 y 10.5 días (testigos en las Figuras 18, 26, 37). La vida en florero de los tallos cultivados en los invernaderos del Colegio de Postgraduados fue entre 2.5 y 6.5 días menor a la de los adquiridos en la Central de Abastos. Así, se presentó un gradiente de vida en florero, con diferencias pequeñas y no significativas, entre los cultivares: Potomac Royal (6.5 días) < Potomac Rose (7.5 días) < Potomac White Ivory (8.5 días).

Estos resultados son comparables con los de Miranda (2008), quien registró una vida en florero de 7 días para 'Potomac White Ivory' y de 8 a 9 días para 'Potomac Rose', y para esto considerando como parámetro de fin de vida en florero la presencia de una tercera parte de las flores marchitas en la inflorescencia. Es conveniente señalar que existen autores, como Besmer y Koide (1999) quienes consideraron el marchitamiento del 50 % de las flores en la inflorescencia para dar por terminada la vida en florero.

La vida en florero en los tratamientos con AOA 1 mM fluctuó entre siete y once días (Figuras 18, 26 y 37) entre los cultivares. En este grupo, como en los testigos, sobresalió la vida en florero de los tallos adquiridos en la Central de Abastos tratados con AOA, pues presentaron la vida en florero más prolongada, 11 días. En contraste, la vida media en florero de los tallos cultivados y cosechados en el invernadero del

Colegio de Postgraduados y tratados con AOA fue de ocho días (incluidos los tres cultivares Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory).

El grupo de tratamientos con TIBA 400  $\mu\text{M}$  contrastó parcialmente con el grupo al que se le agregó AOA 1mM y con los testigos. Aunque, con este regulador del crecimiento la vida media en florero fluctuó entre 4 y 8.5 días, la mayoría de los ensayos presentaron vida en florero entre 4 y 5.5 días (Figuras 18, 26 y 37) en los tres cultivares.

Los resultados mostraron que la concentración de TIBA de 400  $\mu\text{M}$  disminuyó la reacción geotrópica negativa únicamente en algunos casos y además disminuyó la vida en florero significativamente respecto a los testigos y a los tratamientos con AOA; por lo que el último ensayo se realizó con una concentración cinco veces menor a la inicial (80  $\mu\text{M}$ ). Con esta concentración la vida en florero de 'Potomac White Ivory' igualó al testigo (Figura 37).

Otro resultado que contrastó entre los tratamientos fue la velocidad de marchitamiento de las flores en las inflorescencias. En la mayoría de los ensayos el AOA mantuvo una tasa baja de marchitamiento y se incrementó notablemente después de ocho días del inicio del ensayo. Los tratamientos con TIBA 400 y 80  $\mu\text{M}$  mostraron tasa aceleradas de marchitamiento desde los primeros 4 días y después de los ocho días la velocidad disminuyó parcialmente. En general, los testigos presentaron tasas lineales de marchitamiento de las flores, que fueron intermedias entre los tratamientos con AOA y TIBA (Figura 17, 23 a 25 y 36).

El efecto de marchitamiento generado por el TIBA puede estar relacionado con el incremento de la transpiración de los tejidos, la disminución de la conductividad de agua a lo largo de los tallos, o ambos. Al respecto, Aloni y Zimmermann (1983) reportaron que existe una relación directa entre la presencia de auxinas y el crecimiento de los vasos del xilema, y de acuerdo con Sachs (1981) concentraciones altas de auxina tienden a incrementar la densidad de los vasos del xilema. Por lo que

se sugiere que al inhibir la acción de la auxina con la aplicación de TIBA se provoca una situación de estrés que disminuye la conductividad hidráulica y ocasiona el marchitamiento de la inflorescencia.

Se esperaba comprobar lo señalado en el párrafo anterior con el registro de la biomasa húmeda de los tallos durante su permanencia en los floreros. Sin embargo, los resultados fueron no concluyentes. En el tercer ensayo se vio que el cultivar Potomac Royal al concluir la vida en florero (nueve días) de ambos tratamientos, con AOA 1mM y TIBA 400  $\mu$ M (Figura 18), su biomasa húmeda fue significativamente diferente entre sí, el primero presentaba 78 % de su biomasa húmeda inicial y el segundo mantenía aún 95 % de ella. Es decir aunque la vida en florero de ambos tratamientos fue la misma la deshidratación de sus tallos fue significativamente diferente (Figura 19 A). Además, el cultivar Potomac White Ivory en presencia de AOA 1 mM alcanzó vida en florero de nueve días, dos días más que su testigo (Figura 18), pero fue el tratamiento que mayor cantidad de biomasa fresca perdió; pues, al concluir su vida en florero ese tratamiento presentaba 60 % de su biomasa original, equivalente a 15 % menos que su testigo (Figura 19 B).

Resultados parcialmente similares y no concluyentes se obtuvieron en el cuarto ensayo, en el que además de los cultivares Potomac Royal y Potomac White Ivory fue incluido el 'Potomac Rose'. Este cultivar mostró un gradiente de pérdida de biomasa húmeda durante los primeros seis días en florero. Por lo que al concluir la vida en florero de 'Potomac Rose' (cuatro días) tratado con TIBA 400  $\mu$ M la biomasa total de los tallos representaba 75 % de su peso original; y al concluir la vida en florero del tratado con 1 mM de AOA (siete días, significativamente igual a su testigo) su biomasa húmeda mayor al tratamiento con TIBA, representaba 85 % de su propio valor original y era significativamente igual al porcentaje de biomasa mantenida de su testigo (Figura 27 A).

En el ensayo cuatro, el cultivar Potomac Royal mostró pérdidas de biomasa húmeda similares (85 %) entre los tratamientos con AOA 1 mM y TIBA 400  $\mu$ M al concluir la

vida en florero, ocho y cinco días, respectivamente (Figuras 26 y 27 B). Ambas pérdidas de biomasa húmeda fueron significativamente igual a la que perdió su testigo respectivo en 5.5 días, período de vida en florero para este último.

En el cultivar Potomac White Ivory los cambios de la biomasa húmeda no coincidieron con los períodos de vida en florero para los tallos tratados con el AOA y TIBA en las concentraciones ya señaladas. La vida en florero notablemente corta para el tratamiento con TIBA 400  $\mu\text{M}$  fue cuatro días, este tratamiento en ese momento tenía poco más de 90 % de su biomasa húmeda inicial, mientras que el mismo cultivar tratado con AOA 1 mM tuvo en este ensayo vida en florero de siete días, y en ese momento la biomasa húmeda de sus tallos era de 65 %, respecto a su biomasa original (Figura 26 y 27 C).

La Figura 27 muestra que los tres cultivares tratados con AOA 1 mM retardaron la disminución de la biomasa húmeda. La Figura 27 A muestra el caso en el que un tratamiento con TIBA 400  $\mu\text{M}$  también mantuvo sin cambio significativo durante los primeros tres días en florero la biomasa de los tallos; aunque, después las pérdidas fueron las más aceleradas de todos los tratamientos.

Los tallos de 'Potomac White Ivory' producidos comercialmente presentaron diferencias pequeñas tanto en la vida en florero, como en la pérdida de biomasa húmeda durante ese período (Figuras 37 y 38). El tratamiento con AOA 1 mM tuvo en promedio casi un día más de vida en florero (10.5 días) respecto al tratado con TIBA 80  $\mu\text{M}$  y ambos fueron estadísticamente similares al tratamiento con la mezcla AOA 1 mM + TIBA 80  $\mu\text{M}$  y al testigo (10 días). Por esto cabría esperar que los cuatro tratamientos mostraran tasas de pérdida de biomasa húmeda similares entre sí. Efectivamente, diez días después de mantenerlos en los floreros, la biomasa húmeda de los cuatro había disminuido entre 20 y 25 %. Además, todos los tratamientos, incluido el testigo, de los tallos producidos comercialmente iniciaron la pérdida de biomasa húmeda después de cuatro o cinco días en el florero (Figura 38).

Sin embargo, los resultados obtenidos en los ensayos tres y cuatro (Figuras 18, 19, 26 y 27) muestran cierta evidencia de que el TIBA en la concentración utilizada (400  $\mu\text{M}$ ) acelera el marchitamiento de las flores y que este efecto podría ser debido a la disminución la conductividad hidráulica en los tallos.

Para saber si este era el efecto que el TIBA causaba en los tallos de *Antirrhinum majus* L., se cuantificó indirectamente la capacidad de transpiración, mediante la medición del agua residual de los floreros en el tiempo. Las figuras 28 y 39 muestran la cantidad de agua transpirada por los tratamientos. El agua transpirada acumulada en el tiempo describió una tendencia lineal con pendiente diferente entre los cultivares Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory cultivados en el Colegio de Postgraduados, con y sin AOA 1 mM y TIBA 400  $\mu\text{M}$  (Figura 28 A-C). En los tallos comerciales (Figura 39) se presentó una tendencia parcialmente similar a la descrita en el párrafo anterior; sin embargo, las diferencias entre los tratamientos fueron menores y las curvas descritas tuvieron una tendencia tipo sigmoide. En general, los resultados mostraron que las curvas con mayor pendiente correspondieron a los tratamientos con AOA, en oposición con los de TIBA, los de pendiente menor, es decir consumieron el agua disponible y la transpiraron aparentemente sin restricciones o alteraciones en la conductividad de agua en los tallos.

El contenido relativo de agua (CRA) es la expresión más usada para medir el nivel de agua de un tejido. Es una medida del contenido de agua respecto al total de agua que este puede almacenar, se expresa como porcentaje y permite conocer el estado hídrico por que este y sus componentes (potencial de presión y de solutos) son función del volumen de agua del protoplasma (Acevedo, 2003).

Como podría esperarse el CRA al final de la vida en florero fue significativamente ( $P \geq 0.05$ ) igual entre los cultivares Potomac Rose, Potomac Royal y Potomac White Ivory (50 % en promedio) (Figura 33). Sin embargo, si existiera ineficiencia para consumir el agua disponible en el florero debida al tratamiento con TIBA 400  $\mu\text{M}$

podría esperarse disminución significativa de CRA de los tallos. En contraste, el AOA generó un incremento no significativo del CRA en los tres cultivares, y el TIBA afectó el CRA con tendencia variada entre ellos. Únicamente en 'Potomac Rose' el TIBA incrementó significativa y drásticamente el CRA al final de la vida en florero, respecto a su testigo (de 54 a 88 %) (Figura 33 A). Pero en los otros dos cultivares el TIBA no afectó significativamente ( $P \geq 0.05$ ) el CRA al final de la vida en florero (Figura 33 B y C).

### **5.3. Cambios fisiológicos que acompañaron la senescencia**

#### **5.3.1. Tasa respiratoria**

La senescencia, a partir de la antesis, de las flores es un proceso “multi-fisiológico” que ocurre aceleradamente. Entre los cambios que caracterizan este proceso están el aumento de la respiración, la producción de etileno, la activación de enzimas catabólicas, la disminución de metabolitos (proteínas, polisacárido y ácidos nucleicos) y la pérdida de las funciones de las membranas. Quizás uno de los eventos más trascendental se relaciona con el nivel en el que el etileno desencadena la senescencia de los pétalos y es su fuerza motriz que la respalda o es simplemente uno de sus manifestaciones (Verlinden, 2006).

Para conocer los efectos del AOA y el TIBA en las inflorescencias de *Antirrhinum majus* L. se realizaron evaluaciones de la respiración, liberación de etileno y funcionalidad de sus membranas celulares en el cultivar Potomac White Ivory (Figuras 42 a 48).

En general los tratamientos con los reguladores del crecimiento AOA 1mM y TIBA 80  $\mu$ M, solos y mezclados, así como los testigos (con y sin gravestimulación negativa) mostraron, tendencias y cambios similares en la tasa respiratoria durante los nueve días que fue monitoreada (Figura 42). Los resultados mostraron un pico máximo de respiración (entre 325 y 390  $\text{mg CO}_2 \text{ L}^{-1} \text{ g}^{-1}$ ) el segundo día después del inicio del ensayo (Figura 42). Puede señalarse, con cierta seguridad que en ese momento los tallos tenían alrededor de 48 h de cosechados. Pues de acuerdo con el proveedor

que los vendió habían sido cosechados un día antes de la venta. El TIBA 80  $\mu\text{M}$  eliminó el pico respiratorio de los dos días (se mantuvo en  $180 \text{ mg l}^{-1} \text{ g}^{-1}$ ), y mezclado con AOA 1mM lo modificó, pues desde el primer día su tasa respiratoria ya era elevada ( $320 \text{ mg L}^{-1} \text{ g}^{-1}$ ). Todos los tratamientos coincidieron en su caída de la tasa respiratoria (entre  $27$  y  $80 \text{ mg L}^{-1} \text{ g}^{-1}$ ) al tercer día del inicio del registro. Después de ese tiempo, hubo fluctuaciones de la tasa respiratoria con patrones relativamente similares entre los tratamientos. Así, con base en los resultados es posible señalar que los reguladores del crecimiento ensayados parecen no tener un efecto específico en la tasa respiratoria de los tallos de *Antirrhinum majus* L.

### 5.3.2. Etileno

Las flores cortadas están sometidas a considerable tensión durante la recolección, manejo y transporte, y su vida en florero, una vez en las manos del consumidor, puede ser acortada considerablemente debido a esta tensión. Las plantas producen etileno, particularmente en respuesta a la tensión, transformando metionina en ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (conocido también por el acrónimo "ACC") y luego en etileno. La enzima responsable de la transformación de ACC en etileno es la ACC sintasa y su actividad es conocida por ser inhibida por varias sustancias incluyendo AVG y AOA. El etileno es una fitohormona gaseosa producida por plantas y flores, y está implicada en varios caminos bioquímicos vegetales que afectan a procesos tales como abscisión, senescencia, floración, fructificación, maduración, germinación de semillas, expresión sexual, crecimiento de las raíces, elongación internodal, epinastia, y geotropismo (Verlinden, 2006).

Sin embargo, en el presente estudio sorprendió la ausencia de liberación de etileno por los diferentes tratamientos de *Antirrhinum majus* L. Es probable que este resultado se deba a la incapacidad de la técnica para detectar la fitohormona, que la liberación de etileno por las inflorescencias de *Antirrhinum majus* L. haya sido a tasas tan bajas que su cuantificación estuviera fuera del intervalo de sensibilidad del equipo utilizado o ambas.



Los resultados del presente estudio, referentes a la ausencia de etileno, contrastan con los obtenidos por Philosoph-Hadas *et al.* (1996). Estos autores cuantificaron tasas de producción de etileno (entre 4 nL g<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> y 10 nL g<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>) en tallos completos de perrito después de cuatro horas de graviestimulación, la producción de etileno en los tallos fue disminuyendo conforme la distancia (cm) desde el ápice aumentaba, la mayor producción se encontró entre los 5-10 cm debajo del ápice. Al respecto, estos autores sugieren que se requieren grandes concentraciones de etileno para la elongación del flanco inferior, lo que conduce a la flexión del tallo, mientras que el incremento en la producción de etileno de los tallos graviestimulados coincidió con el proceso de flexión de los mismos.

En otro estudio, realizado por Woltering *et al.* (1998) también fue registrado el incremento de la producción de etileno (entre 4 nL g<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> en el flanco inferior y 1 nL g<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> en el flanco superior del tallo) por los tallos de perrito graviestimulados, resultados similares obtenidos por Abeles y Rubinstein (1964), Wright *et al.* (1978) y Clifford *et al.* (1986) demuestran que el incremento en la producción de etileno es mayor en el flanco inferior del tallo; sin embargo, este grupo de investigadores emplearon una metodología diferente respecto al presente estudio para realizar las mediciones del etileno. Las diferencias más sobresalientes fueron el seccionado de los tallos y tiempo más prolongado de graviestimulación previa de los tallos, aproximadamente 10 h.

### **5.3.3. Daño y funcionalidad de las membranas celulares**

La mayoría de los cambios que han sido descritos en la senescencia, a partir de la antesis, están relacionados con las membranas y sus constituyentes. Con el cambio de la composición de lípidos de las membranas se ha reconocido la disminución de su fluidez en los pétalos. Las disminuciones de la fluidez de las membranas, a la vez, se propone que conducen a la disfunción de las membranas y la liberación de iones, con lo que, finalmente la senescencia termina con la muerte celular y de los tejidos (Verlinden, 2006).

Efectivamente, en el presente estudio fueron demostradas, mediante el cálculo del índice de daño, las alteraciones fisiológicas relacionadas con la pérdida de funcionalidad de las membranas celulares de los tejidos florales de *Antirrhinum majus* L. (Figuras 47 y 48). Esta evaluación se realizó con los tallos de 'Potomac White Ivory' producidos comercialmente, que al final de la vida en florero, en promedio 10 días, mostraron un gradiente de marchitamiento mayor en las flores apicales y menor en la base de las inflorescencias.

Se observó que las flores del ápice de las inflorescencias en los tallos tratados con AOA 1 mM, TIBA 80  $\mu$ M, la mezcla de ambos ácidos AOA 1 mM + TIBA 80  $\mu$ M, y el testigo al final de la vida en florero fluctuaron entre 75 y 90 % sin diferencia significativa entre ellos. Lo que indica que la funcionalidad y quizá la integridad de las membranas celulares de los tejidos florales en el ápice de la inflorescencia, de los cuatro tratamientos, después de diez días en los floreros se había dañado totalmente (Figura 47).

Las flores de la base de la inflorescencia presentaron índices de daño significativamente menores que el ápice al final de la vida en florero (10 días). Además, únicamente el índice de daño del tratamiento con TIBA 80  $\mu$ M fue significativamente mayor que el testigo (32 % respecto a 13 %) en las flores de la base de la inflorescencia (Figura 48). Estos resultados demostraron que, en contraste con el ápice de la inflorescencia, las membranas celulares de las flores en la base de la inflorescencia mantenían gran parte de su funcionalidad aún después de los 10 días de vida en el florero.

Esta permanencia de la funcionalidad también parece que fue independiente de su mayor edad; pues, como fue señalado antes, al inicio del ensayo los tallos utilizados en este ensayo, producidos comercialmente, presentaban el mayor número de flores en antesis en la base de la inflorescencia, mientras que en el ápice se localizaban los botones florales que abrieron durante la vida en florero (Figura 35).

## VI. CONCLUSIONES

Con base en los resultados de la presente investigación se concluyó que:

La respuesta negativa de los tallos de *Antirrhinum majus* L. al estímulo gravitropico se expresa con el inicio de la etapa reproductiva, a partir de la exposición de los botones florales.

Aunque las auxinas y el etileno parecen estar implicadas en la respuesta gravitropica de los tallos, y la flexión producida por dicha respuesta puede disminuirse casi totalmente con la aplicación de sustancias inhibidoras de la biosíntesis de etileno (AOA) y aquellas que bloquean la acción de las auxinas (TIBA), el efecto de diversos factores intrínsecos a la planta, como cultivar, nivel de desarrollo fenológico de la inflorescencia y otros, y extrínsecos, como la época del año y sitio de cultivo, entre otros, combinados o independientes dificultan evaluar el efecto real de esas sustancias.

La respuesta a la aplicación de inhibidores parece dependiente del cultivar, así Potomac Royal fue más sensible al tratamiento con AOA, y disminuyó significativamente la flexión de los tallos hasta en un 50 %, el cultivar Potomac Rose también respondió positivamente al tratamiento con AOA, aunque sólo disminuyó la flexión hasta en 25 % respecto al testigo, mientras que el cultivar Potomac White Ivory fue menos reactivo a la aplicación de este compuesto.

Aunque el TIBA favorece la disminución de la flexión; sin embargo, disminuye drásticamente la vida en florero de los tallos, ocasiona el marchitamiento acelerado de las flores y la deshidratación total de la inflorescencia; los cultivares Potomac Rose y Potomac White Ivory son los más sensibles a sus efectos.

Las alteraciones negativas producidas por el TIBA están relacionadas con la senescencia acelerada, reflejándose en el daño de las membranas celulares de las flores.

## VII. LITERATURA CITADA

- Abeles, F. B.; P. W., Morgan; M. E., Saltvert. 1992. Ethylene in Plant Biology. Academic Press. New York.
- Abeles, F. B.; B. Rubinstein. 1964. Regulation of ethylene evolution and leaf abscission by auxin. *Plant Physiology* 39: 963-969
- Acevedo, E. 2003. Resistance to abiotic stresses. *In: Plant Breeding: Principles and Prospect*. London. Chapman & Hall. Pp. 406-418.
- Aloni, R.; M. H. Zimmermann. 1983. The control of vessel size and density along the plant axis – a new hypothesis. *Differentiation* 24: 203-208
- Bailey, L. H.; E. Z. Bailey. 1976. *Antirrhinum*, L., pp. 86-87 in *Hortus Third: A concise dictionary of plants cultivated in the United States and Canada*. Macmillan, New York.
- Berkovitz-Simantov, R.; H. Friedman; S. Meir; A. H. Halevy; S. Philosoph-Hadas. 2001. Ethylene serves as a modulator of auxin action in the gravitropic response of cut snapdragon spikes. Abstracts of the annual meeting of the American society of plant biologist. Num. 285.
- Besmer, Y. L.; T. R. Koide. 1999. Effect of mycorrhizal colonization and phosphorous on ethylene production by snapdragon (*Antirrhinum majus* L.) flowers. *Plant and Soil* 9:161-166
- Bidwell, R. G. S. 1979. *Fisiología vegetal*. AVG. México. 784 p.
- Bonner, J.; A. Galston. 1973. *Principios de fisiología vegetal*. Aguilar. España. 485 p.

- Chen, R.; E. Rosen; P. Masson. 1999. Gravitropism in higher plants. *Plant Physiology* 120: 343-350
- Clifford, P. E.; D. M. Reid; R. P. Pharis. 1983. Endogenous ethylene does not initiate but may modify geobending – a role of ethylene in autotropism. *Plant Cell and Environment* 6: 433-436
- Clifford, P. E.; E. L. Oaxlade. 1989. Ethylene production, georesponse and extension growth in Dandelion Peduncles, *Canadian Journal of Botany* 67: 1927-1929
- Cockshull, K. E. 1985. *Antirrhinum majus*, in *Handbook of flowering*. Vol. I. A. H. Havelly, editor, CRC Press, Boca Raton, Florida, pp 476 – 481
- Díaz, M. D. H. 2002. *Fisiología de árboles frutales*. AGT Editor. México. 390 p.
- Dole, J. M.; H. F. Wilkins. 2005. *Floriculture: Principles and species*. 2nd Ed. Pearson Prentice Hall. 1023 p.
- Evans, M. L. 1991. Gravitropism: Interaction of sensitivity modulation and effector redistribution. *Plant Physiology* 95: 1-5
- Edelmann, H. G.; A. Sabovljevic; G. Njio; U. Roth. 2005. The role of auxin and ethylene for gravitropic differential growth of coleoptiles and roots of rye and maize seedlings. *Advances in Space Research* 36: 1167-1174
- Friedman, H.; S. Meir; I. Rosenberg; A. Halevy; P. T. Kaufman. 1998. Inhibition of the gravitropic response of snapdragon spikes by the calcium-channel blocker lanthanum chloride. *Plant Physiology* 118: 483-492

Friedman, H.; S. Meir; A. Halevy; S. Philosoph-Hadas. 2003. Inhibition of the gravitropic bending response of flowering shoots by salicylic acid. *Plant Science* 165: 905-911

Friedman, H.; J. W. Vos; P. K. Hepler; S. Meir; A. H. Halevy; S. Philosoph-Hadas. 2003. The role of the actin filaments in the gravitropic response of snapdragon flowering shoots. *Planta* 216: 1034-1042

Friedman, H.; S. Meir; I. Rosenberger; A. H. Halevy; S. Philosoph-Hadas. 2005. Calcium antagonist inhibit bending and differential ethylene production of gravistimulated *Ornithogalum "Nova"* cut flower spikes. *Postharvest Biology and Technology* 36: 9-20

Fukaki, H.; H. Fujisawa; M. Tasaka. 1996. Gravitropic response of inflorescence stems in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology* 110: 933-943

Fukaki, H.; J. Wysocka-Diller; T. Kato; H. Fujisawa; P. N. Benfey; M. Tasaka. 1998. Genetic evidence that the endodermis is essential for shoot gravitropism in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Journal* 14: 425-430

García H., E.; C. B. Peña-Valdivia. 1995. La Pared Celular. *Componente Fundamental de las Células Vegetales*. Universidad Autónoma Chapingo. México. 100 p.

Goldsmith, M. H. M. 1977. The polar transport of auxin. *Annual Review of Plant Physiology* 28: 439-478

Gutiérrez-E., J. A.; B. Grodzinski. 2001. Low light tolerance advantages and mechanisms: A case study with snapdragons. *Proceedings of the Canadian Society of Plant Physiologists*.

- Gutiérrez E., J. A. 2003. Growth, development and photosynthesis of the snapdragon (*Antirrhinum majus* L) leaf Canopo during different seasons. Doctoral thesis. University of Guelph. Department of Plan Agriculture. 330 p.
- Gutiérrez E., J. A. 2005. Cultivo de Perrito: una Alternativa con Potencial. Tecnoagro, Marzo – Abril 19:42
- Halevy, A. H.; S. Mayak. 1981. Senescence and postharvest physiology of cut flowers. Part 2, Horticultural Review 3: 59-143
- Hamrick, D. 2003. Crop Culture: *Antirrhinum*. In: Ball RedBook. 17th Ed. Ball Publishing. ILL. USA. Pp: 230-239.
- Harrison, M. A.; B. G. Pickard. 1989. Auxin asymmetry during gravitropism by tomato hypocotyls. Plant Physiology 89: 652-657
- Harrison, M. A. 2006. The role of ethylene in the regulation of stem gravitropic curvature. In: Ethylene Actions in Plants. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Pp:135-149
- Hasenstein, K. B.; E. B. Blancaflor; J. S. Lee. 1999. The microtubule cytoskeleton does not integrate auxin transport and gravitropism in maize roots. Physiologia Plantarum 105: 729-738.
- Hunter, D. A.; M. Yi; X. Xu; M. Reid. 2003. Role of ethylene in perianth senescence of daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*) “Dutch Master”. Postharvest Biology and Technology 30: 67-74

- Jankiewicz, L. S. 2003. Reguladores del Crecimiento, Desarrollo y Resistencia en Plantas. Vol. I. Propiedades y Acción. Universidad Autónoma Chapingo. Instituto de Horticultura. Ediciones Mundi-Prensa. México. 487 p.
- Kang, B. G.; S. P. Burg. 1974. Ethylene action on lateral auxin transport in tropic responses, leaf epinasty, and horizontal mutation. *In*: N.G. Kaigi Ed. Plan Growth Substances 1973. Hirokawa Publishing. Tokyo. Pp 1090-1094
- Kauffman, P. B.; R. P. Pharis; M. D. Reid; F. D. Beall. 1985. Investigations into the possible regulation of negative gravitropic curvature in intact *Avena sativa* plants and in isolated stem segments by ethylene and gibberellins. *Physiologia Plantarum* 65: 237-244
- Kim, Y. S.; D., Kim; Y. S., Hwang; J., Jung. 1997. Chemical suppression of gravitropic response in flower stalks of snapdragon (*Antirrhinum majus* L.). *Agricultural Chemistry and Biotechnology* Vol. 40: 6:567-571
- Kiss, J. Z.; M. M. Guisinger; A. J. Miller; K. S. Stackhouse. 1997. Reduced gravitropism in hypocotyls of starch-deficient mutants of Arabidopsis. *Plant Cell Physiology* 38: 518-525
- Li, Y.; G. Hagen; T. J. Guilfoyle. 1991. An auxin-responsive promoter is differentially induced by auxin gradients during tropisms. *The Plant Cell* 3: 1167-1175
- Lomax T. L.; G. K. Muday; P. H. Rurbery. 1995. Auxin transport. *In*: Daves P. J., ed. *Plant Hormones*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. ISBN 0-7923-2985-6.
- Madlung, A.; F. J. Behringer; T. H. Lomax. 1999. Ethylene plays multiple nonprimary roles in modulating the gravitropic response in tomato. *Plant Physiology* 120: 897-906



- Meicenheimer, R. D.; T. A. Nackid. 1994. Gravitropic response of Kalachoe stems. International Journal of Plant Science 155: 395-404
- Miranda, M. A. 2007. Producción, Calidad Comercial y Vida de Florero de *Antirrhinum majus* L. Tesis Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 51 p.
- Moore, I. 2002. Gravitropism: Lateral thinking in auxin transport. Current Biology 12: 452-454
- Mueller, W.; F. Salisbury; P. T. Blotter. 1984. Gravitropism in higher plant shoots. Plant Physiology 76: 993-999
- Olascoaga, R. 2000. La floricultura en México. En: Memoria del XXVI simposio nacional de parasitología, ingenieros agrónomos A. C. Chapingo, México 59 p.
- Philosoph-Hadas, S.; S. Meir; N. Aharoni. 1991. Effect of wounding on ethylene biosynthesis and senescence of detached spinach leaves. Plant Physiology 83: 241-246
- Philosoph-Hadas, S.; S. Meir; I. Rosenberger; A. H. Halevy. 1995. Control and regulation of the gravitropic response of cut flowering stems during storage and horizontal transport. Postharvest physiology of ornamental plants. Acta horticulturae 405: 343-350
- Philosoph-Hadas, S.; S. Meir; I. Rosenberg; A. Halevy. 1996. Regulation of the gravitropic response and ethylene biosynthesis in gravistimulated snapdragon spikes by calcium chelators and ethylene inhibitors. Plant Physiology 110: 301-310

- Philosoph-Hadas, S.; H. Friedman; R. Berkovitz-Simantov; I. Rosenberger; E. J. Woltering; A. H. Halevy; S. Meir. 1999. Involvement of ethylene biosynthesis and action in regulation of the gravitropic response of cut flowers. En: Biology and biotechnology of the plant hormone ethylene II. Eds. A. K. Kanellis, C. Chang, H. Klee, A. B. Bleecker, J. C. Pech, and D. Grierson, Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. The Netherlands. pp. 151-156.
- Philosoph-Hadas, S.; H. Friedman; S. Meir; R. Berkovitz-SimanTov; I. Rosenberger; A. H. Haleg; P. B. Kaufman; P. Balk; E. J. Woltering. 2001. Gravitropism in cut flower stalks of Snapdragon. COSPAR. Elsevier Science Ltd. Vol. 27, No. 5, pp. 921-932.
- Prášil, I.; J. Zámečník. 1998. The use of a conductivity measurement method for accessing freezing injury. I. Influence of leakage time, segment number, size and shape in a sample on evaluation of the degree of injury. Environmental and Experimental Botany 40: 1-10.
- Raulston, J. C.; F. J. Marousky. 1970. Enhancement of snapdragon floret color whit light and floral preservatives. Hort Science 5, 355 (Abs).
- Ray, P. T. 1988. La planta viviente. Compañía Editorial Continental. México. 265 p.
- Roberts, J. A.; I. Gilbert. 1992. Gravitropism research - will mutants prevent us from going around the bend?. *In*: Karszen C.M., van Loon L.C., Vreugdenhil D., eds. Progress in Plant Growth Regulation. Kluwer Akademik Publ. Dordedrecht, pp. 913-920
- Rogers, M. N. 1992. Snapdragons. *In*: R. A. Larson (ed) Introduction to floriculture. Academic Press, New York. pp 95-113

- Rogers, M. N. 2003. Snapdragons, p. 94-109. *In*: R. A. Larson (ed.). Introduction to floriculture. Academic Press, New York.
- Rogers, M. N. 2004. Perritos o dragón. Capítulo 4. *In*: Introducción a la floricultura. Larson, R. A. (editor). AGT Editor. México, D. F. 551 p.
- Rorabaugh, P. A.; F. B. Salisbury. 1989. Gravitropism in higher plants shoots. VI. Changing sensitivity to auxin in gravistimulated soybean hypocotyls. *Plant Physiol.* 91: 1329-1338.
- Sachs, T. 1981. The control of the patterned differentiation of vascular tissues. *Advances in Botanical Research* 9: 151–162
- Salisbury, B. F.; W. C. Ross. 1985. *Plant Physiology*. 3rd ed. Wadsworth Publishing Company. Belmont, California. 540 p.
- Salisbury, B. F.; W. C. Ross. 1994. *Fisiología Vegetal*. Traducción español Virgilio González Velásquez. Iberoamericana. México D.F. 759 p.
- Sánchez-Urdaneta, A. B.; C. B. Peña-Valdivia; J. Rogelio Aguirre R.; C. Trejo; E. Cárdenas. 2004. Efectos del potencial de agua en el crecimiento radical de plántulas de Agave Salmiana Otto Ex Salm-Dyck. *Interciencia* 29: 626-631.
- Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA) 2007. <http://www.sagarpa.gob.mx> Fecha de consulta abril 2007.
- Secretaría de Economía (SE). 2007. <http://www.economia.gob.mx/> Fecha de consulta abril 2007.

- Serek, M.; E. Sisler; M. S. Reid. 1994. Effect of 1 MCP on the vase life and ethylene response of cut flowers. *Plant Growth Regulators* 16: 93-97
- Sistema de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). 2009. <http://www.siap.sagarpa.gob.mx>. Fecha de consulta septiembre 2009.
- Smalle J.; D. Van Der Straeten. 1997. Ethylene and vegetative development. *Physiologia Plantarum* 100: 593-605
- Tasaka, M.; T. Kato; H. Fukaki. 1999. The Endodermis and Shoot Gravitropism. *Trends in Plant Science*. Elsevier Science Vol. 4. N° 3. Pp. 103-107.
- Verlinden, S. 2006. Flower senescence. *In*: B.R. Jordan editor. *The Molecular Biology and Biotechnology of Flowering*. 2<sup>nd</sup> ed. CABI Publishing. Pp. 150-177.
- Vidalie, H. 2001. *Producción de Flores y Plantas Ornamentales*. 3<sup>a</sup> ed. Ediciones Mundi Prensa. España. 269 p.
- Wang, C. Y.; J. E. Baker; R. E. Hardenburg; M. Lieberman. 1977. Effects of two analogs of rhizobitoxine and sodium benzoate on senescence of snapdragon. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 102: 517-520
- Weise, S. E.; J. Z. Kiss. 1999. Gravitropism of inflorescence stems in starch-deficient mutants of Arabidopsis. *International Journal of Plant Science* 160: 521-527
- Wheeler, R. M.; F. B. Salisbury. 1981. Gravitropism in higher plant shoots. I. A role for ethylene. *Plan Physiology* 67: 686-690

Wheeler R. M.; R. G. White; F. B. Salisbury. 1986. Gravitropism in higher plant shoots. IV. Further studies on participation of ethylene. *Plant Physiology* 82: 534-542

Woltering, E. J. 1991. Regulation of ethylene biosynthesis in gravistimulated *Kniphofia* (hybrid) flower stalks. *Journal of Plant Physiology* 138: 443-449

Woltering, E. J.; P. A. Balk; M. A. Nijenhuis-de Vries; M. Faivre; G. Ruys; D. Somhorst; S. Philosoph-Hadas; H. Friedman. 2005. Regulation and role of differential ethylene biosynthesis in gravistimulated *Antirrhinum majus* L. Cut flower stems. *Acta Horticulturae* 669: 213-218

Wright, M; D. M. A. Mousdale; D. J. Osborne. 1978. Evidence of gravity-regulated level of endogenous auxin controlling cell elongation and ethylene production during geotropic bending in grass nodes. *Biochem Physiol Pflanzen* 172: 581-596

Zhang, Z.; H. Friedman; S. Meir; I. Rosenberger; A. H. Halevy; S. Philosoph-Hadas. 2008. Microtubule reorientation in shoots precedes bending during the gravitropic response of cut snapdragon spikes. *Journal of Plant Physiology* 165: 289-296

Zobel, R.W. 1973. Some physiological characteristics of the ethylene-requiring tomato mutant *diageotropica*. *Plant Physiology* 52:385-389