

CAMBIOS EN EL PATRÓN DE DESARROLLO FLORAL DE *Neoregelia* 'Flandria' (BROMELIACEAE) ANALIZADOS MEDIANTE CADENAS DE MARKOV

Floral Developmental Pattern Changes on *Neoregelia* 'Flandria' (BROMELIACEAE) Analysed by Markov Chain methodology

ADRIANA PICO, ANGELA CHAPARO DE BARRERA

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.

Recibido, agosto 4 de 2003. Aceptado, septiembre 8 de 2003.

RESUMEN

Neoregelia 'Flandria' y *N.* 'Van Durme' son cultivares ornamentales de bromelias. Sus semillas no son viables y la propagación *in vitro* causa alteraciones en el variegado del follaje, por tanto la brotación vegetativa se constituye en la única opción de propagación estable. Este artículo hace referencia a los patrones de desarrollo floral (p) de 72 bromelias y su relación con la brotación vegetativa por efecto de 3 tratamientos: ANA 190 ppm (T1), Ethrel: ANA + ETHREL (T2) y ETHREL, (T3), y divididos por edad: E1 y E2. El resultado de la aplicación de estos tratamientos fue que se obtuvieron plantas más elongadas y 6 nuevos patrones. Mediante la metodología de cadenas de Markov se estimaron la evolución de cada patrón hacia los demás a nivel de probabilidad (si/no) y el porcentaje de esta para cada caso.

Palabras clave: Cadenas de Markov, Bromeliaceae, *Neoregelia*, desarrollo floral.

ABSTRACT

Neoregelia 'Flandria' and *N.* 'Van Durme' are ornamental cultivars of Bromelia. Propagation by seeds is not viable and prunes constitutes the only way to propagate avoiding alterations. In this article the developmental floral pattern of 72 Bromelias treated with ANA 190 ppm (T1), Ethrel: ANA + ETHREL, (T2) y ETHREL, (T3) and divided into two age groups: E1 y E2 are shown. The treatments studied generated more elongated plants and six new patterns. Using the Markov chain methodology the probability to evolve to any pattern and the percentage of each were studied.

Key words: Markov chain, Bromeliaceae, *Neoregelia*, floral development.

INTRODUCCIÓN

La familia Bromeliaceae está distribuida estrictamente en el neotrópico y Colombia está entre los tres países más diversos y con mayor abundancia en bromelias. Esta familia agrupa hierbas, en general perennes, con follaje denso y dispuesto en forma de espiral sobre el eje de la roseta y presenta ciclos de vida prolongados. Viven de concentraciones

mínimas de nutrientes y el metabolismo predominante (ácido crasuláceo: CAM), en general previene la desecación (Azcon-Bieto y Talon, 1993; Baensch y Baensch, 1996; Davies, 1990; Martin, 1994; Medina 1975; Salisbury y Ross, 1994; Schmitt *et al.*, 1989). Para bromelias ornamentales que se comercializan, el ciclo de vida se extiende por 5 años mínimo (por semilla) o 2 a 3 años mediante brotes vegetativos. Las condiciones abióticas como temperatura, luz, agua, nutrientes y humedad relativa durante todo su ciclo de vida tienen efecto importante sobre estas plantas. Las temperaturas diurnas óptimas se encuentran entre 20-30°C y las nocturnas entre 14-18°C. Por su distribución tropical, son plantas neutrales o de día corto y se ha estimado que requieren luz constante de 20-30 kilolux (Baensch y Baensch 1996). Cambios en la intensidad lumínica y en menor grado la temperatura pueden alterar su fisionomía (Baensch y Baensch, 1996; Davies, 1990; Martin, 1994; Medina 1975; Salisbury y Ross, 1994), de allí que bajo condiciones de cultivo, estos y otros factores son imitados y optimizados. En bromelias y otras plantas la modificación morfológica del meristema apical en floral va acompañada de elongación del eje floral y desarrollo de flor en el ápice (Font Quer, 1993). Los eventos que ocurran durante esta fase, influyen sobre el desarrollo de los brotes, el número de florecillas producidas por inflorescencia, semillas y viabilidad (Azcon-Bieto y Talon, 1993; Davies, 1990; Eastin, 1972). En condiciones de invernadero, cada bromelia produce 3-5 brotes en promedio que se independizan de la 'madre' cuando superan los 15 cm de longitud. Luego se enraizan en camas de cascarilla de arroz y posteriormente se siembran en materia hasta completar el ciclo de 30-38 meses en promedio.

El género *Neoregelia*, es fitófilo y requiere 30-45 kilolux de intensidad lumínica, se caracteriza por desarrollar inflorescencia nidular, por desarrollarse a una misma altura y a una profundidad mayor o menor dentro de la roseta (Baensch y Baensch, 1996), presentar cambios de coloración, usualmente rosa a rojo intenso, engrosamiento del meristema e incremento del diámetro del ápice de la roseta (Baensch y Baensch, 1996; Py, 1969). Además tiene el hábito de crecimiento tipo tanque (o cisterna), que se caracteriza por la disposición muy estrecha entre sí de las láminas foliares, con bases ensanchadas, que forman compartimentos donde se almacena agua y nutrientes. En *Neoregelia*, como en la mayoría de bromelias, se inicia la fase reproductiva por transformación del meristema apical en floral. Al final de la floración, la planta 'madre' trasloca los nutrientes acumulados a los brotes vegetativos y a las semillas. Las plantas de *Neoregelia carolinae* (Beer) Smith variedad tricolor cultivares Flandria y Van Durme son más comercializadas por la duración (5-6 meses) de las brácteas florales, por el follaje variegado y su color rojo intenso. En *Neoregelia* 'Flandria' y 'Van Durme', la multiplicación vegetativa se considera más eficiente y estable, porque las semillas no son viables y la multiplicación por cultivo de tejidos, en general causa pérdida de caracteres ornamentales como el variegado del follaje (La Bromelia, 1997). *N. carolinae* presenta metabolismo CAM (revisado por Martin, 1994), y para su desarrollo se recomienda temperaturas nocturnas cerca de 20°C (Baensch y Baensch, 1996). La dominancia apical, es en general el control correlativo que ejercen las estructuras dominantes sobre las demás. Ésta depende de cambios en la irradiación, la calidad espectral y el fotoperiodo y la relación en general es inversa con respecto a la dominancia apical (revisado por Cline, 1991). Está dada entre otros factores por mayor concentración de auxinas. Las

auxinas tienen gran variedad de efectos sobre el crecimiento y la forma de las plantas. Producen elongación celular, respuestas trópicas, crecimiento de nuevas estructuras (raíces) e inhibición del crecimiento de las yemas axilares (Azcon-Bieto y Talon, 1993; Davies, 1990; Salisbury y Ross, 1994). El ácido indolacético (AIA), principal auxina, estimula la síntesis de etileno. El etileno en gran volumen en el tejido nodal o aplicado exógenamente inhibe el crecimiento en estructuras específicas como las yemas (Hillman *et al.*, 1977), así como la inducción y sincronización floral de bromelias. Productos como acetileno, derivados del naftaleno, AIA, ANA (0.13-0.5 mg/planta de piña) y el ácido indolbutírico imitan este último efecto (Azcon - Bieto y Talon, 1993; Collins, 1960; Davies, 1990; Py, 1969; Salisbury y Ross, 1994). Así el nivel o estado de crecimiento alcanzado en el momento de la aplicación con ANA, tiene influencia sobre la floración, el tamaño y la velocidad de crecimiento del fruto y de los brotes. En ensayos realizados en La Bromelia (*Fusagasugá*, Colombia), luego de 3 semanas de su aplicación, ANA dió como resultado mayor elongación en bromelias y a concentraciones altas diferentes grados de necrosis y caída del ápice de la roseta (La Bromelia, 1997). Además, la aplicación de ANA y ANA + Atrinal en *N. 'Van Durme'* cultivadas en invernadero y los cambios en las condiciones abióticas asociadas con el Fenómeno del Niño han generado cambios en el desarrollo floral de estas plantas. Sin embargo, no se tienen datos precisos sobre las concentraciones usadas de ANA y Atrinal y el impacto de otras condiciones. En este estudio se presentan los resultados obtenidos luego de la aplicación de ANA y Ethrel en el desarrollo floral y la brotación vegetativa. Los cambios en los patrones se estimaron por volumen de las plantas, disposición, color, tamaño y longitud de las brácteas y del botón floral, entre otros. La evolución entre patrones se registraron y calcularon durante 7 muestreos (total 38 semanas) mediante cadenas de Markov.

MATERIALES Y MÉTODOS

Lugar y condiciones. Este estudio se realizó bajo condiciones de invernadero en el cultivo La Bromelia, Fusagasugá, Colombia. La temperatura promedio fue de 22°C (14 a 31°C), la humedad relativa (HR) en la tarde y en especial durante la noche supera el 75% y la iluminación fluctúa entre 5.180-6.100 lux (Gunter). Se utilizaron plantas 'maduras' de *Neoregelia* 'Flandria' sembradas en materia y ubicadas a nivel del suelo. Durante las 38 semanas de experimentación (marzo 1997 - febrero 1998) se mantuvieron constantes las condiciones de luz, ventilación, riego y fertilización entre otras. Se realizaron registros mediante un higrotermógrafo HAENII ubicado a nivel del follaje de marzo 1997 a marzo 1998.

Para seleccionar la concentración que generara la mayor elongación (longitud) de entrenudos, de yemas laterales y del eje caulinar y mayor inducción floral y el menor valor de la tasa número de hojas fotosintéticas activas (NHF). Longitud del eje caulinar en un ensayo previo a estos estudios se determinó, usar 190 ppm de ANA para T1 y T2, NHF, entre 24-44. Se marcó cada HF en sentido acropétalo, lo que permitió conformar dentro de cada tratamiento 2 bloques por edad (E) y se registró para E1, 24-32 HF y para E2, 31-44 HF (Pico, 1998).

Diseño. Para los 3 tratamientos (T) se empleó un diseño completo al azar con arreglo factorial (T y E), con 24 réplicas por T así:

—T1, plantas tratadas con ANA.

—T2, plantas tratadas con ANA y Ethrel (día 0). Así: 26 ml de una solución de 8 ppm de Ethrel y 2 ppm de Agral.

—T3, asperjadas con Ethrel (día 0), considerado el control por ser el procedimiento tradicional en “La Bromelia” para inducción floral.

Las aplicaciones de ANA se realizaron el 25 de marzo de 1997 (día 0) y 25 días después se iniciaron los registros mediante 7 muestreos cada 4-5 semanas durante los cuales se registraron 10 patrones de desarrollo floral (p). Cada patrón fue descrito por el estado fenológico y características como presencia y diámetro del botón floral, tamaño, forma y color de hojas y brácteas florales, altura de la planta, disposición del follaje y capacidad de retención de agua en el tanque de la roseta. Se dispuso diferenciar la zona de emergencia de los brotes en 3 zonas de la roseta, zona basal, apical y media.

Análisis. La secuencia y la evolución general y proporcional de cada Patrón se evaluó por tratamiento mediante cadenas de Markov (Taha, 1995), al incluir los cambios en cada muestreo de patrón (estado inicial y final) y definir los estados transitorios y absorbentes. En el muestreo 3 (semana 14-15), se inició la emergencia y crecimiento de brotes laterales y por tanto su registro. Para la semana 38 se determinó la relación entre el patrón de desarrollo floral (p) y el número promedio de brotes.

RESULTADOS

Condiciones climáticas. El promedio mensual de HR fue $84.1 \pm 5.4\%$. Las desviaciones estándar mensuales promedio fueron bajas y usualmente similares a través del tiempo. Se registró reducción de temperatura y HR durante julio-octubre de 1997, posiblemente generado por la incidencia del Fenómeno del Niño. A través del día, el comportamiento de la HR varió considerablemente (Tabla 1). Los mayores valores se registraron entre las 22-6 horas, 91-92% y los menores entre las 13-18 horas, 70-73%. Las fluctuaciones mensuales de HR dentro de cada fase definida para plantas CAM fueron máximo del 15.4% y usualmente no mayores a 8%. La temperatura promedio durante el año fluctuó menos que la HR, con diferencias entre variaciones estándar mensuales hasta de 1.3°C (Tabla 1). El menor valor promedio mensual se registró en abril de 1997 ($19.9 \pm 1.6^{\circ}\text{C}$) y el máximo en marzo de 1998 ($21.5 \pm 2.3^{\circ}\text{C}$). La reducción de HR y el incremento de temperatura pueden atribuirse a 2 causas: entre julio y octubre de 1997 a la mayor incidencia del Fenómeno del Niño y entre diciembre de 1997 y marzo de 1998, al régimen climático bimodal de la región (Pico, 1998). Entre períodos horarios las diferencias de temperatura fueron hasta de 10°C ; la menor se presentó entre las 3-6 horas (16.93°C), seguida del período 0-3 horas (17.46°C), que luego asciende durante el período de luz solar hasta presentar el máximo entre las 15-17 horas (Tabla 1). En general, los mayores registros de temperatura se obtuvieron entre las 13-18 horas, $25.4\text{--}24.4^{\circ}\text{C}$, que corresponde a la Fase IV y los menores en la Fase II, entre las 0-6 horas, $17.5\text{--}16.9^{\circ}\text{C}$ (Pico, 1998).

Fase*	Fase I	Fase II	Fase III	FaseIV				
	periodo horario			19-21 22-0	0-3 4-6	7-9 10-12	13-15 16-18	
Temperatura promedio				20.11 18.46	17.45 16.93	18.84 22.88	25.44 24.37	
Desviación estándar de temperatura				1.58 1.42	1.20 1.25	1.29 1.80	2.34 2.34	
Humedad relativa promedio				86.93 90.99	91.38 92.06	89.59 78.33	70.32 73.12	
Desviación estándar de humedad relativa				5.72 3.81	3.38 2.72	3.88 6.76	8.25 8.63	

Tabla 1. Valores promedio de temperatura y humedad relativa registrados para las IV fases horarias definidas para plantas CAM (cada 2 periodos horarios), obtenidos al nivel medio del follaje de las bromelias entre marzo 1997-1998, en "La Bromelia". * Fases metabólicas de intercambio de CO_2 y vapor de agua para plantas CAM (Osmond 1978 en Schmitt *et al.*, 1989).

Los registros puntuales de intensidad lumínica mostraron valores de 6.253 lux para las 7-9 horas del día, 9.388 para las 10-12 horas, 6.803 para las 13-15 horas y de 3.473 lux para las 16-18 horas. Los valores registrados en el cultivo en años anteriores, 5.180-6.100 lux (La Bromelia, 1997), fueron inferiores a los obtenidos en esta investigación, más aún con respecto al rango citado por Baensch y Baensch (1996).

Descripción de los patrones de desarrollo floral. La observación y registro de los cambios morfológicos de las bromelias durante las 38 semanas permitió agruparlas por características y definir 10 patrones de desarrollo floral (p):

—Normales: p1 a p4 se presentan en condiciones normales de cultivo.

—Nuevos: p5 a p10 e inducidos por efecto de ANA y ANA + Ethrel.

Con respecto al ángulo de inserción del follaje sobre el eje caulinar, llamado disposición del follaje (DF), se definieron 4 rangos, siendo DF1: follaje semiparalelo al eje, en ángulo menor a 20° , DF2: ángulo de inserción de $21-30^\circ$, DF3: de $31-39^\circ$ y DF4: prácticamente perpendicular al eje, con ángulo 40 a 45° .

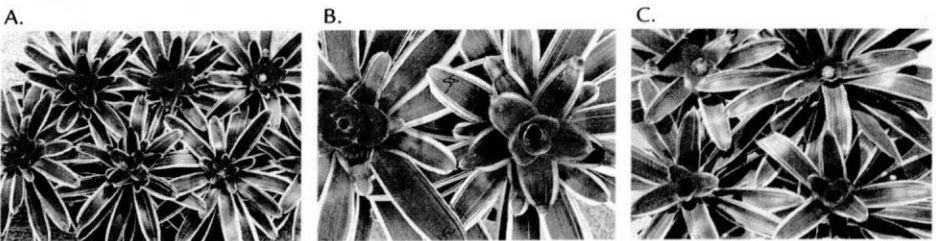


Figura 1. Patrones de desarrollo floral. A. De izquierda a derecha y arriba abajo: p8, p9, p8, p10, p9, p7 y p4. Las bromelias p9 y p10 inician su conversión a estos patrones a partir de p8 (antecesor). El "tubo" de p10 fue de 8 cm. B. De izquierda a derecha: bromelias p8 procedente de p5 y bromelia p10 procedente de p7, con 'tubo' de 4 cm. Nótese en la última planta los mucrones mas pequeños, en comparación con p8. C. Patrones de Desarrollo Floral, de izquierda a derecha y arriba abajo: p4, dos bromelias p6 y p5. Sobresale la forma de "cáliz" en las 2 últimas plantas.

PATRONES NORMALES

p1 Corresponde a bromelias vegetativas con follaje totalmente verde (excepto el variegado normal). El diámetro superior del receptáculo central, donde emerge la inflorescencia fue 0.5-2 cm y con DF1.

- p2 Bromelias en inducción floral, con las transformaciones iniciales de la yema apical y subapicales en brácteas florales y botón floral, incrementó sucesivo del diámetro del receptáculo central de hasta 2.5 cm y las hojas apicales y centrales se tornan rosa a rojo.
- p3 Corresponde a bromelias con botón floral cerrado (no antesis) de diámetro inferior a 2 cm, brácteas rojas con ápice obtuso (Longley, 1996), forma y color normal y cambios de DF2 a DF3 a través del tiempo y roseta compacta.
- p4 Reúne plantas con botón floral cuando cerrado de diámetro superior a 2 cm y en antesis cuando supera los 3 cm y brácteas rojas a rojo intenso, usual en el cultivar. El máximo diámetro obtenido fue 5.6-6 cm. Bromelias muy compactas que tienden rápidamente a pasar de DF3 a DF4.

PATRONES NUEVOS

- p5 (brácteas en forma de "cáliz", estado inicial): Reúne bromelias con brácteas rojas dispuestas en forma de copa o cáliz, que se elevaron hasta 3.5 cm sobre el ápice de la roseta y con diámetro del botón hasta de 2 cm. Se presentaron inicialmente con DF2 y cuando el diámetro es aproximadamente 2 cm cambian a DF3.
- p6 (brácteas en forma de "cáliz", estado avanzado): Patrón consecutivo de p5, en que el botón se ubica dentro de brácteas rojo intenso en forma de cáliz, se eleva 3-4.5 cm sobre al ápice de la roseta, inicia como DF2 y cuando el botón supera 3 cm de diámetro ocurre antesis y cambia a DF3. En p5 y p6 el diámetro basal del botón fue 1 cm más amplio que el apical. Con relación a p3 y p4, la morfología de p5 y p6 disminuyó la incidencia de luz sobre el botón floral y generó en roseta en general y en la zona floral mayor retención de agua.
- p7 (brácteas "pequeñas, recurvadas y mucronadas"): Reúne bromelias en estado vegetativo o reproductivo, con brácteas reducidas considerablemente (especialmente las apicales), hasta 30% en amplitud y 50% en longitud con relación a p3 y p4. Los dos tercios basales de las brácteas fueron rosa o rojo y el apical usualmente verde, separados por una franja verde claro o rosado. Con el desarrollo de la inflorescencia se reduce aun mas la amplitud de las brácteas y el tercio apical se transforma en rosa. En general el área apical de la roseta disponible para el botón es reducida. Las brácteas se disponen perpendicularmente hasta 1 cm por encima del botón floral y se comprimen entre sí, por tanto reducen la expansión del botón, que en promedio fue de 2.5-3 cm durante antesis y diámetros mayores generaron deformación del botón y ruptura de algunas brácteas. El botón se encuentra más expuesto a la luz con relación a bromelias p3 y p4, por otra parte, las rosetas fueron más elongadas y con menor capacidad de retención de agua en la zona floral, con respecto a la foliosa.
- p8 (brácteas de tamaño normal y "mucronadas"): Describe bromelias en estado vegetativo o reproductivo, con brácteas 10-25% más largas y 1-10% más anchas que p3 y p4, con el tercio basal de las brácteas rojo intenso y pocas veces rosa, el medio rosa a rojo intenso y el apical verde y en ocasiones rojo. Los 0.7-2 cm apicales de las brácteas presentaron forma de mucrón (o muñón) rojo a rosado, con reducción en el ancho de 30-45% con relación al tercio medio de la bráctea. El diámetro promedio del botón al iniciar antesis fue 2.5-3 cm, con máximos de 5 cm.

El follaje fue DF3, en su mayoría de aspecto compacto y más elongado que p7, p9 y p10, por otra parte, la capacidad de retención de agua fue similar a p5 y p6.

p9 ("doble roseta": con mayor número y longitud de brácteas): Reúne plantas vegetativas o en estado reproductivo con diámetro central de 2-2.5 cm, con brácteas florales totalmente rojo a rojo intenso, 100-200% más largas y 5-15% menos anchas y el mayor crecimiento y desarrollo de mayor cantidad de brácteas con relación a p3 y p4, por tanto representa el patrón con mayor altura, aspecto más elongado, vistoso y ornamental. El follaje inició en DF2 y posteriormente fue DF3. La altura, elongación, el peso y la capacidad de retención de agua fueron superiores a los demás patrones en estado reproductivo y similar a p10.

p10 (vegetativa con brácteas "tubulares"): Corresponde a bromelias vegetativas con brácteas florales superpuestas entre sí y paralelas al eje, dando aspecto de tubo al receptáculo central, con diámetro menor a 1 cm y "tubos" de hasta 22 cm. Las brácteas basales fueron similares a las descritas en p7 y p8, dependiendo de cual de estos hayan surgido (según cadenas de Markov). Las brácteas medias y apicales fueron rojo intenso y 1-200% más largas con relación a p4. El follaje varió de DF2 a DF3 y presentó gran capacidad para retener agua y mayor peso con relación a patrones normales, y similar a p9.

T	E	p1	p2	p3	p4	p5	p6	p7	p8	p9	p10
T1	E1							9	1	2	
	E2						1	9	1		1
T2	E1						2	4	2	3	1
	E2	1					2		2	5	2
T3	E1				12						
	E2				12						
Total	-	1			24		5	22	6	10	4

Tabla 2. Patrón de Desarrollo Floral registrado en la semana 38 (después del día 0), por efecto de los tratamientos y grupos de edad. (T) tratamiento; (E) edad; (p) patrón de desarrollo floral.

Efecto de los tratamientos y la edad con respecto a Patrones de Desarrollo Floral: La respuesta por efecto de T1 fue más homogénea con relación a T2, puesto que 18/24 bromelias se desarrollaron como p7. La principal respuesta ocasionada por E2 con respecto a E1 fue la mayor transformación hacia p10 y p9 y el mayor vigor y peso de estas plantas, que correspondió a las de mayores valores de NHF. Para la semana 38, la aplicación de Ethrel (T3) originó en las 24 plantas el patrón 4, estado avanzado y final en condiciones naturales de cultivo de *N. 'Flandria'*.

Probabilidad de evolución de los patrones de desarrollo floral: Mediante el uso de las cadenas de Markov (Taha, 1995) se calculó la probabilidad evolutiva general de cada patrón de desarrollo floral a través de los 7 muestreos por efecto de T1 y T2, dentro de los 8 estados (o patrones) que registraron p1, p2 y p5 a p10. En las bromelias control (T3), la secuencia evolutiva fue p1, seguida de p2, p3 y por último p4, la usual que se desarrolla en condiciones naturales para el cultivar. La probabilidad y la magnitud medida como porcentaje de evolución de un Patrón a otro se muestra en la

Tabla 3, donde sobresalen como los principales patrones antecesores p2 y p7 (22 y 29/144) y como principal patrón sucesor p7 (23%). También sobresale la alta probabilidad de permanencia para p6 a p8 y el carácter de estado absorbente para p9 y p10, que implica que una vez se alcanzan, la planta permanece en él. Los demás patrones se consideran estados transitorios, debido a la probabilidad de permanencia durante 1 o más muestreos y por posterior evolución hacia otros patrones.

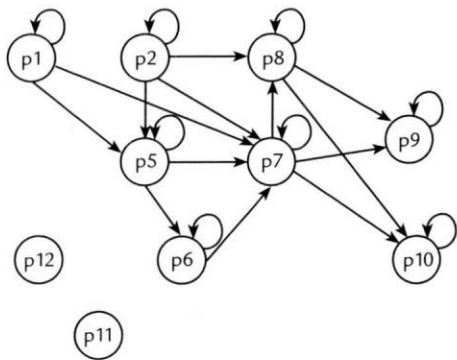


Figura 2. Cadena de Markov para los Patrones de Desarrollo Floral en *N. 'Flandria'* por efecto de ANA y ANA+Ethrel (T1 y T2). Los estados (Patrones) absorbentes fueron p9 y p10.

Relación patrón de desarrollo floral y tipo de brotación vegetativa: Para la semana 38, se obtuvieron en promedio 2.6 brotes/planta normal (p4), valor similar al obtenido para p6 a p8 y p10 (2.6, 2.4, 2.5 y 2.8 respectivamente) y superior a p9, con 1.0 brotes en promedio, aunque fueron de mayor tamaño (20 cm) y vigor. La brotación se generó en los tercios basal y medio en proporciones similares, por tanto el cambio hacia estos patrones de desarrollo floral no parece afectar en forma considerable la brotación vegetativa (Pico, 1998). Se registró un pequeño incremento de brotes en rosetas E2 con relación a E1, con valores 2.7 ± 2 y 2.2 ± 0.7 . Dentro de cada patrón, el efecto por la edad de las bromelias fue mínimo.

Patrones Antecesor\Sucesor	% de evolución para cada combinación de patrones Antecesor\Sucesor								No. veces registrado
	p1	p2	p5	p6	p7	p8	p9	p10	
p1	36.36	.	.	.	54,55	9,09	.	.	11
p2	29.63	33.33	11,11	.	18,52	7,41	.	.	27
p5	.	.	46,15	23,08	23,08	7,69	.	.	13
p6	.	.	.	94,74	5,26	.	.	.	19
p7	62,07	13,79	20,69	3,45	29
p8	78,95	15,79	5,26	19
p9	100	.	20
p10	100	6
% Total	8,33	6,25	6,25	14,58	22,92	15,97	19,44	6,25	144

Tabla 3. Probabilidad y porcentaje de evolución de cada Patrón de Desarrollo Floral (p) como estado antecesor y sucesor mediante cadenas de Markov, por efecto de T1 y T2 durante los 7 muestreos.

DISCUSIÓN

Condiciones climáticas: En este estudio las variables climáticas registradas estuvieron dentro de los intervalos establecidos como óptimos para el crecimiento y desarrollo de bromelias, especialmente tipo CAM (Azcon-Bieto y Talon, 1993; Baensch y Baensch, 1996; Pico, 1998; Schmitt *et al.*, 1989). Se ha determinado también que el contraste entre el comportamiento de temperatura y HR a través del día, facilita el crecimiento de las plantas CAM como *Tillandsia recurvata* L. (bromelia epífita atmosférica; (Schmitt *et al.*, 1989). Cerca de la hora 0 (Fase I), éstas fijan la mayor cantidad de vapor de agua (por adsorción y absorción) y la máxima pérdida se presenta durante la Fase II, específicamente entre las 3-6 horas, cuando ocurre nuevamente el cierre estomático, aunque puede ocurrir algún intercambio de gases a pesar del cierre estomático diurno (Azcon-Bieto y Talon, 1993; Medina, 1975; Schmitt *et al.*, 1989). Suponemos entonces, que la mayor fijación de CO₂ de *N. 'Flandria'* en las condiciones de este estudio, ocurre en las últimas horas de la noche entre las 19-0 horas (Fase I) y que esta es mínima o nula entre las 7-18 horas (Fases III y IV).

PATRONES DE DESARROLLO FLORAL POR APLICACIÓN DE FITO-REGULADORES

En bromelias, son pocos los reportes de cambios fisiológicos por aplicación de ANA. En piña, se reporta aumento de peso y tamaño del fruto y otros cambios morfológicos luego de su aplicación (Py 1969). En 1997, en La Bromelia se obtuvieron los patrones p5 y p6 en *N. 'Flandria'* y *N. 'Van Durme'* aquí reportados, por aplicación de ANA. Nuestros resultados indican que la aplicación de ANA, a las dosis usadas y hasta 250 ppm (Pico 1998), induce la floración del cultivar. En bromelia durante el período de maduración se produce un desequilibrio hormonal a favor de la biosíntesis de etileno, factor desencadenante de la inducción y desarrollo de la inflorescencia y de los brotes laterales. Los resultados de brotación obtenidos muestran reducción en el número de brotes por aplicación de ANA, efecto auxínico conocido ampliamente. Por otro lado, las plantas de E2 produjeron brotes con mayor tasa de crecimiento quizás por el mayor volumen de fotosíntesis dado por el mayor NHF, que permitiría la traslocación de mayor cantidad de asimilados y agua. Además encontramos que ANA sólo o combinado con Ethrel altera el patrón de desarrollo floral. En T1 y T2, las plantas E2 fueron más sensibles a cambiar al estado reproductivo especialmente hacia p5 y p6, además de presentar la mayor tasa de crecimiento del botón floral, al igual que lo reportan Py (1969) y Luckwill (1994) para piña. Este estudio constituye la primera referencia en que se obtienen y describen claramente cambios morfológicos por efecto de ANA en la proporción y la probabilidad de evolución entre patrones. Los resultados observados podrían estar asociados a mayores tasas de división, crecimiento y diferenciación de células en la región apical, efectos comunes de las auxinas (Azcon-Bieto y Talon, 1993; Davies, 1990; Py, 1969; Salisbury y Ross, 1994).

Por otra parte, en las bromelias con patrones p8 a p10 el efecto de la auxina exógena se considera diferente ya que las rosetas se caracterizaron por incremento en la elongación del eje y en el número y longitud de las brácteas y lo atribuimos a la interacción ANA-Ethrel. El efecto puede ser resultado de las interacciones entre la acción del fito-

cromo A y la dominancia apical que se incrementó en estos 3 patrones. El crecimiento longitudinal de una planta, está inversamente relacionado con los niveles de fitocromo A y la respuesta depende del tipo de luz percibida. En términos de longitud de onda, la luz roja debilita la dominancia apical, mientras que la infrarroja durante o al final del fotoperíodo la fortalece (revisado por Cline, 1991). En términos de intensidad, el fotoperíodo puede influenciar el patrón de ramificación de plantas (revisado por Cline, 1991). La evolución de las bromelias hacia p9 y p10 fue evidente en plantas de mayor edad, posiblemente porque la producción de extensión del follaje, elongación del eje y la mayor cantidad de brácteas más largas totalmente pigmentadas en su mayoría, requiere una reserva de nutrientes y una tasa fotosintética mayor para estas nuevas demandas de asimilados, proceso que sería más factible de ocurrir en bromelias con mayor desarrollo de la roseta, con mayor NHF. Por otra parte, la aplicación exógena de etileno en forma de Ethrel causó desarrollo hacia el estado reproductivo en la secuencia usual p2, p3 y p4 como ocurrió con el control, T3.

PATRONES DE DESARROLLO FLORAL POR EFECTO DE CONDICIONES ABIÓTICAS

Los patrones p9 y p10 han sido previamente registrados en *Neoregelia* 'Van Durme' (pero no en *N.* 'Flandria') en La Bromelia aproximadamente desde 1994. De cada 700-900 bromelias normales (p4), se registra 1 planta p9 solo si estas plantas crecen sobre cerchas ubicadas bajo invernadero a 2.50 m en promedio. Por tanto, la posición en el cultivo, y otras variables como temperatura, HR, gravedad, estrés hídrico, podrían ser las responsables de la expresión de estos patrones en un cultivar de la misma variedad de bromelias. Estos factores podrían estar desencadenando un desbalance en el nivel de auxinas o alteraciones en la tasa de su movimiento dentro de la planta, hecho equivalente a la aplicación exógena de ANA y/o Ethrel (Azcon-Bieto y Talon, 1993) que se traducen en plantas de *N.* 'Van Durme' p9 de gran belleza y colorido y con mayor demanda y valor en el mercado con respecto a las normales (p4). Durante el periodo que corresponde a este estudio se incrementó la evolución de rosetas p9 y p10 en *N.* 'Van Durme', por lo tanto, cabe preguntarse ¿Qué influencia ha ejercido el "Fenómeno del Niño" en esta producción? y ¿Cómo imitar sus efectos? para obtener mayores rendimientos. En nuestro estudio *N.* 'Flandria' cada 8/24 plantas tratadas con ANA y Ethrel presentó patrones p9 y p10, es decir, 233 p9 en una población de 700 plantas, es decir un valor muy superior al obtenido en cerchas para el otro cultivar. Por lo tanto se podría recomendar este tratamiento para obtener mayor número de plantas con patrón p9. A futuro sería importante registrar continuamente la temperatura, humedad relativa y la intensidad lumínica a nivel de suelo, de las mesas de siembra y de las cerchas, en este y otros cultivos de bromelias para establecer posibles interacciones entre las variables abióticas y el patrón de desarrollo floral.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Biología por su formación como estudiantes y docentes, a nuestras familias y a Franz y Gloria Gruber especialmente por el desarrollo de la investigación en el cultivo "La Bromelia" y todo el personal de este.

BIBLIOGRAFÍA

- AZCON - BIETO J., TALON, M. 1993. Fisiología y Bioquímica Vegetal. Interamericana - Mc Graw Hill. New York.
- BAENSCH, U. 1996. Bromeliáceas en flor. Tropical Beauty. Publishers. 1° edición. USA. 270 p.
- CLINE, M. G. 1991. Apical dominance. The Botanical Review. New York; vol. 57, N° 4 p. 318-358.
- COLLINS, J. L. 1960. The pineapple: Botany, Cultivation and Utilization. Serie World Crops Books. Leonard Hill [Books] Limited. 294 p.
- DAVIES, P. J. 1990. Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development. Kluwer Academic Publisher. Dordrecht. 681 p.
- EASTIN, J. D. 1972. Photosynthesis and Translocation in Relation to Plant Development. Rao, N. G.; House, L. R. ed. Sorghum in seventies. Oxford: IHB Publishing, p. 214-246.
- FONT QUER, P. 1993. Diccionario de Botánica. Editorial Labor, S.A. Barcelona. Volumen I y II. [p. 411-412, 472, 552, 782, 802].
- HILLMAN, J. R., MATH, V. B., MEDLOW, G. C. 1977. Apical Dominance and the Levels of AIA in Phaseolus lateral buds. Planta. Vol 134; p. 191-193.
- LA BROMELIA. 1997. Informes de Experimentación Empresa "La Bromelia - Franz Georg Gruber" 1994 - 1997. Fusagasugá, Colombia.
- LONGLEY, D. 1996. Bromeliad leaf forms. Journal Bromeliad Society. USA. Vol. 46 , N° 1 p. 16-18.
- MARTIN, C. E. Physiological Ecology of the Bromeliaceae. The Botanical Review. New York: vol. 60, N° 1 (Jan. - Mar. 1994); p. 1-82.
- MEDINA, E. 1975. Dark CO₂ Fixation, Habitat Preference and Evolution Within the Bromeliaceae. Evolution. Vol. 28, N° 4.
- PICO V., A. P. 1998. Efecto de la aplicación de reguladores del crecimiento sobre el desarrollo floral y la brotación vegetativa en neoregelia carolinae (Beer) Smith var. tricolor cv. Flandria (BROMELIACEAE). Trabajo de Grado (Biólogo), Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá.
- PY, C. 1969. La piña tropical. Tuset : Editorial Blume. p. 267.
- SALISBURY, F. B., ROSS, C. M. 1994. Fisiología Vegetal. Grupo editorial Iberoamericana. México.
- SCHMITT, A. K., MARTIN, C. E., LÜTTGE, U. E. 1989 Gas exchange and Water Vapor Uptake in the Atmospheric CAM Bromeliad *Tillandsia recurvata* L.: The influence of Trichomes. Botanica Acta. New York : N° 102; p. 80-84.
- TAHA, H. 1995. Investigación de operaciones. 5° ed. [México]: Alfaomega, Capítulo 18.