

INFLUENCIA DEL FOTOPERIODO EN EL DESARROLLO FLORAL DE PLANTAS DE *Solidago chilensis*, *Aster ericoides* cv. 'Montecasino' Y *Solidago x luteus**

Influence of photoperiod on floral development in plants of *Solidago chilensis*, *Aster ericoides* cv. 'Montecasino' and *Solidago x luteus*

Víctor J. Flórez-Roncancio¹ y María de Fátima A. D. Pereira²

RESUMEN

Solidago x luteus es un híbrido interespecífico entre *Solidago ptarmicoides* y *Solidago canadensis*. Este híbrido, *Solidago chilensis* y *Aster ericoides* cv. 'Montecasino' son las especies objeto del presente estudio. Son plantas típicas de días largos, las cuales crecen como rosetas en días cortos y son explotadas para flor de corte. Se observaron características vegetativas y reproductivas de estas especies en condiciones fotoperiódicas de 8h y 20h y, en *Solidago x luteus*, por su mejor performance en cuanto a la inducción floral, se realizaron estudios de comportamiento fotoperiódico del desarrollo desde el botón floral hasta antesis. En forma general, en las tres especies estudiadas, los fotoperíodos largos promueven inducción floral y aumento en el número de ramificaciones laterales y de hojas. En días cortos, las plantas de *Solidago chilensis* permanecieron en roseta, en las de *Solidago x luteus* hubo inducción y antesis floral, en tanto que, en *Aster ericoides*, había plantas en roseta y plantas inducidas. La evidencia de que los

días cortos aceleraban la antesis floral en plantas de *Solidago x luteus*, inducidas en días largos, se fortaleció con el experimento de diferente duración en días cortos (5; 10 y 15 días); lo cual se confirmó en experimentos subsecuentes, en donde se comprobó que la planta responde a los fotoperíodos cortos (8h; 10h y 12h), acelerando la antesis y a los fotoperíodos largos (16h y 20h), retardándola y los fotoperíodos entre 12h y 16h (14h) estarían en una situación de transición entre días cortos y días largos, caracterizando, así, una respuesta cuantitativa con el aumento del fotoperíodo.

Palabras claves: fotoperiodismo, desarrollo vegetativo, inducción floral, antesis floral, flor de corte.

SUMMARY

Solidago x luteus is a hybrid between *Solidago ptarmicoides* and *Solidago canadensis*. This hybrid, *Solidago chilensis* and *Aster ericoides* cv. 'Montecasino' are the subject of the present work. They are typically long-day plants which grow as rosettes in short days and are exploited as cut flowers. The effect of photoperiod on vegetative development and floral induction of these species was studied. Since the best floral induction performance was observed in *Solidago x luteus*, studies of photoperiodic behavior of floral bud to anthesis were done with this specie. Floral induction was generally promoted, and the number of lateral branches and leaves increased under long days (20h)

* Recibido en Febrero de 1998

1 Profesor Asistente, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia. Apartado 14490, Santafé de Bogotá - Colombia. E-mail: vjfllorez@bacata.usc.unal.edu.co.

2 Profesora Titular, Departamento de Fisiología Vegetal - Instituto de Biología Universidad Estatal de Campinas - UNICAMP. Apartado 6109, CEP 13083-970 Campinas - SP, Brasil.

in all species. *Solidago chilensis* plants remained as rosettes, while in *Solidago x luteus* floral induction occurred under short days (8h). However, *Aster ericoides* showed both responses, rosettes and floral induction. The hypothesis that short days speeded up flower anthesis in *Solidago x luteus* was tested in the experiment with different short days periods (5, 10 and 15 days). Finally, was showed that the rate of flower bud development to anthesis was more rapid in shorter photoperiods (8h, 10h, 12h), delayed in long photoperiods (16h, 20h) and, in photoperiods between 12h and 16h (14h), a transition situation between short and long days, characterizing this response as a quantitative with the increase of photoperiod.

Key words: photoperiodism, vegetative development, floral induction, floral anthesis, cut flower.

INTRODUCCION

Solidago x luteus (M. L. Greene) Brouillet y Semple (Syn. x *Solidaster hybridus*, x *S. luteus*) es un híbrido interespecífico entre *Solidago ptarmicoides* (Syn. *Aster ptarmicoides*) y *Solidago canadensis* (Brouillet y Semple, 1981). Se sabe que este híbrido y las especies *Solidago chilensis* Meyu y *Aster ericoides* cv. 'Montecasino' se presentan como plantas en roseta típicas de días largos (DL), pero su comportamiento fotoperiódico no se ha descrito con precisión. Estas plantas desarrollan, a partir de la roseta, un tallo único y erecto, el cual termina en botón floral y, en el tercio superior, se originan numerosas ramificaciones con formación de capítulos florales en sus respectivos ápices. Estas son explotadas principalmente para flor de corte.

El papel del fotoperíodo en el control del desarrollo floral ha sido reconocido desde los primeros trabajos de Garner y Allard (1920, 1923). Para Kinet y Sachs (1984) los estadios de desarrollo posiniciación hasta antesis son frecuentemente omitidos porque son vistos como una consecuencia inevitable de la iniciación,

mientras que, el desarrollo floral consiste de numerosos pasos secuenciales, cada uno con exigencias específicas, afectados, de forma diferente, por las condiciones ambientales y químicas.

Los eventos que ocurren en el ápice después de la llegada del estímulo floral no están restringidos a las plantas sensibles al fotoperíodo. La presencia del estímulo floral en el ápice resulta en cambios morfológicos asociados con la iniciación y subsecuente desarrollo del primordio floral: el ápice se reorganiza y produce los órganos florales, los cuales surgen en diferentes sitios en el domo apical (Vince-Prue, 1975).

Según Kinet *et al.* (1985) una de las dificultades en la determinación de la exigencia fotoperiódica para el desarrollo floral es que, durante todo el proceso, usualmente, no es necesario un fotoperíodo apropiado. En muchas especies, el fotoperíodo influye, solamente, el desarrollo durante una determinada época, apenas para complementar algún estadio crítico.

Puede existir la respuesta fotoperiódica cualitativa o cuantitativa, dependiendo de la especie o del cultivar. En especies fotoperiódicas cuantitativas, la apertura floral se retarda en fotoperíodos desfavorables. Así, la tasa de desarrollo floral, medida por el tiempo desde la iniciación hasta la antesis, es una respuesta cuantitativa y la presencia o ausencia de flores en antesis es una respuesta cualitativa (Kinet *et al.* 1985).

El objetivo de este trabajo fue establecer algunas características vegetativas y reproductivas de *Solidago x luteus*, *Solidago chilensis* Meyu y *Aster ericoides* cv. 'Montecasino' en condiciones fotoperiódicas de días largos (DL) (20h) y de días cortos (DC) (8h), con la finalidad de seleccionar el material de mejor desempeño en cuanto a la inducción floral. Una vez seleccionado el híbrido *S. x luteus*, se realizaron estudios subsecuentes de comportamiento fotoperiódico del desarrollo desde el botón floral hasta antesis en plantas en fotoperíodos de DL y de DC.

MATERIAL Y METODOS

Los esquejes con raíz de las tres especies se obtuvieron de la empresa Klass Schoenmaker & Hijos (Holambra - SP). Las plantas crecieron en condiciones de invernadero, en macetas que contenían una mezcla, por partes iguales, de suelo, arena y compuesto orgánico y capacidad de 1L y, se mantuvieron en fotoperíodos de DC y de DL hasta las transferencias programadas en los diferentes experimentos entre DL y DC o viceversa. Se utilizaron ocho plantas por tratamiento.

Los DC de 8h se obtuvieron cubriendo los bancos, donde se colocaron las macetas, con una cortina de tejido negro y las condiciones de DL (18h y 20h) se obtuvieron completando el fotoperíodo natural con iluminación artificial suministrada por lámparas incandescentes (53W.m²).

Las plantas de las tres especies se mantuvieron, simultáneamente, en fotoperíodos de DC y de DL. La mitad de las plantas de cada uno de los ensayos con *S. chilensis* y con *A. ericoides* en DC fueron transferida para DL a los 79 y 77 días después de la siembra, respectivamente, las plantas de *S. x luteus* no se transfirieron, pues todas florecieron en DC. La mitad de las plantas de los ensayos con *S. x luteus* y *S. chilensis* en DL fueron transferidas para DC a los 87 días después de siembra y la mitad de las plantas del ensayo con *A. ericoides* se transfirieron para DC 77 días después de siembra. Todas las transferencias se hicieron por sorteo.

Semanalmente, en cada una de las plantas de los diferentes tratamientos se midió la longitud del tallo (medido con regla desde la base hasta la región apical del tallo), se contaron el total de hojas del tallo, el total de brotes básales (brotes vegetativos en la base de la planta), el total de ramificaciones laterales (ramificaciones vegetativas y florales del tallo) y el total de ramificaciones florales (ramificaciones florales del tallo); también, se contaron el total de plantas inducidas (plantas con elongación del tallo), el total de plantas con botón floral y el total de plan-

tas en antesis en relación con el número total de plantas, para obtener el cálculo de los respectivos porcentajes. Se considero como planta en antesis, aquélla que poseía por lo menos una flor completamente abierta, tal como se explica más adelante.

La altura de la planta se midió con regla desde la base hasta el punto más alto de la planta, estirando las hojas del tallo hacia arriba.

El ensayo de desarrollo del botón floral y antesis en plantas de *S. x luteus* en fotoperíodo de 8h se efectuó en las mismas condiciones ya descritas, utilizándose 10 plantas por tratamiento. Un lote de 50 plantas de *S. x luteus* se mantuvo durante 41 días en el fotoperíodo de 20h y, en seguida, este lote de plantas se subdividió, por sorteo, en cinco grupos iguales: el primer grupo se mantuvo en el fotoperíodo de 20h, el segundo, el tercero y el cuarto grupos de plantas se mantuvieron 5; 10 y 15 días en 8h, respectivamente y, luego, se transfirieron a 20h. El quinto grupo de plantas se mantuvo hasta el final del experimento en 8h.

Los ensayos de desarrollo floral y antesis en plantas de *S. x luteus*, en los fotoperíodos de 8h, 10h, 12h, 14h, 16h y 20h, se efectuaron en condiciones de invernadero con cámaras fotoperiódicas controladas por temporizadores, las cuales permiten la obtención concomitante de diferentes fotoperíodos. Las plantas se mantuvieron en fotoperíodo de 18h hasta el estadio de formación de botón floral (botones florales con $1,5 \pm 0,12$ mm de diámetro y $736 \pm 159,5$ botones florales/g masa fresca) y, después se transfirieron a los diferentes tratamientos fotoperiódicos. Independientemente del fotoperíodo, todas las plantas recibieron en el invernadero 8h diarias de luz natural y la extensión del fotoperíodo, en cámaras individuales, por medio de una lámpara fluorescente "luz del día" de 40W ($1,6 \text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) y una lámpara incandescente de 100W ($1,6 \text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), suministrando una densidad de flujo de fotones de $3,5 \text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Se utilizaron 10 plantas por tratamiento y materas con capacidad de 2L.

Las flores (inflorescencias) en antesis total, considerando aquéllas que presentaban las flores liguladas más externas del capítulo floral, formando ángulo de aproximadamente 90° con el respectivo pedúnculo, se contaron. En cada conteo, las flores se removieron de la planta con una tijera común.

El estimativo de la velocidad media de antesis floral se hizo a través del cálculo del tiempo medio de antesis floral, de acuerdo con la siguiente expresión:

$$\bar{t} = \frac{\sum n_i t_i}{\sum n_i}$$

donde:

t_i = tiempos de antesis;

n_i = número de flores abiertas en los intervalos equidistantes sucesivos $t_{i-1} \longleftrightarrow t_i$

descrita por Labouriau (1983) para germinación de semillas.

El diseño experimental fue completamente al azar con el número de tratamientos y de repeticiones (plantas) por tratamiento de acuerdo con cada experimento. Después del análisis de varianza, las medias de los tratamientos se compararon por la prueba de Tukey a 5% de probabilidad. Cuando se consideraron dos tratamientos, se utilizó la prueba t, también, a 5% de probabilidad.

RESULTADOS Y DISCUSION

Las plantas de *S. chilensis* en DC permanecieron en rosetas (cuadro 1-A, B), pues la altura del tallo no paso de 0,09m, reflejando, en función de la altura de planta (0,28m), una longitud de 0,19m en las hojas apicales. Consecuentemente, no se comprobó inducción floral, ni plantas en antesis. El número de ramificaciones laterales fue creciente y ligeramente mayor que el número de brotes basales. Se observaron 44 hojas por planta al final del experimento.

En las plantas en DC transferidas después de 79 días a DL, hubo elongación del tallo y de esta forma inducción floral en la

totalidad de ellas (cuadro 1-A, C). A los 151 días después de siembra, cuando se concluyó el experimento, había 7 ramificaciones laterales y cerca de 9 brotes basales por planta (cuadro 1-C), al contrario de lo observado en DC (cuadro 1-B). La altura del tallo aumento para 0,39m y el número de hojas por planta fue cerca de 65.

En las plantas de *S. chilensis* crecidas en DL (cuadro 2-A, B), se verifico una rápida elongación del tallo, pues éste llegó a 1,45m de altura a los 84 días después de siembra. A los 21 días después de la siembra, todas las plantas ya estaban inducidas. También, se presentó antesis floral en todas las plantas, un número abundante de ramificaciones laterales, en función de la ramificación del tercio superior del tallo e, inhibición de brotes basales. Al final del experimento, había cerca de 98 hojas por planta.

En las plantas crecidas en DL y transferidas a los 87 días después de la siembra para DC (cuadro 2-A, C) se observó un pequeño aumento en la altura de planta y del tallo y, aunque la iniciación de la antesis se anticipó, el proceso hasta 100% de plantas en antesis fue más lento (cuadro 2-C), con relación a las plantas en DL (cuadro 2-B). También, se observó un incremento menos acelerado en el número de ramificaciones laterales y un ligero aumento en brotes basales (cuadro 2-C), con relación a las plantas en DL (cuadro 2-B). Al final del experimento, había cerca de 100 hojas por planta.

Comparando las plantas en DC y en DL, se observa que, en DC, permanecieron en roseta sin inducción floral (cuadro 1-A, B), mientras que, en DL, hubo la elongación del tallo, característica de las plantas inducidas (cuadros 1-C y 2-A) y posterior antesis en todas ellas (cuadro 2-B). El número de brotes basales fue mayor en DC y el de ramificaciones laterales, en DL (cuadros 1 y 2). La altura del tallo fue 16,3 veces mayor en DL, con relación a los DC (cuadros 2-B y 1-B), el número de hojas fue 2,2 veces mayor en DL que en DC (cuadros 2-B y 1-B) y el número de brotes basales fue 5,4 veces mayor en DC que en DL (cuadros 1-B y 2-B).

Cuadro 1. Medidas de desarrollo de plantas de *S. chilensis* crecidas en DC (8h) (A), mantenidas en este fotoperíodo (B) y transferidas para DL (20h), 79 días después de siembra (C).

Días después de siembra	Altura de planta (m)	Altura de tallo (m)	Plantas inducidas (%)	Plantas en antesis (%)	Nº. de ramificaciones laterales	Nº. de brotes basales	Número de hojas
A. Plantas crecidas en DC							
21	0,20	0,07	0	-	0,0	0,0	16,9
28	0,25	0,08	0	-	0,6	0,1	21,0
36	0,27	0,08	0	-	1,4	0,1	24,4
42	0,28	0,08	0	-	1,5	0,1	26,5
49	0,29	0,09	0	-	1,5	0,1	30,4
57	0,28	0,09	0	-	1,5	0,1	33,1
63	0,29	0,09	0	-	1,8	0,1	35,5
70	0,28	0,09	0	-	1,5	1,0	36,9
77	0,28	0,09	0	-	1,9	1,9	38,4
B. Plantas mantenidas en DC							
84	0,28	0,09	0	-	2,5	2,5	42,0
92	0,28	0,09	0	-	5,0	2,5	42,5
98	0,28	0,09	0	-	8,3	3,0	42,8
105	0,28	0,09	0	-	8,5	3,0	43,3
111	0,28	0,09	0	-	10,5	4,5	43,3
120	0,28	0,09	0	-	10,0	5,8	43,5
127	0,28	0,09	0	-	10,0	6,3	43,8
136	0,28	0,09	0	-	9,8	6,5	43,8
144	0,28	0,09	0	-	9,8	7,0	44,3
151	0,28	0,09	0	-	9,8	7,0	44,3
C. Plantas transferidas para DL							
84	0,29	0,09	0	-	2,0	2,5	36,8
92	0,28	0,10	0	-	3,8	3,3	38,0
98	0,28	0,10	0	-	7,5	4,3	40,8
105	0,29	0,10	25	0	8,5	5,0	44,8
111	0,29	0,14	50	0	8,8	5,0	49,3
120	0,33	0,20	100	0	8,3	5,0	51,5
127	0,39	0,26	100	0	8,5	6,3	55,0
136	0,42	0,30	100	0	8,0	8,3	57,5
144	0,48	0,37	100	0	7,5	9,0	62,0
151	0,50	0,39	100	0	7,0	9,3	64,8

- ausencia de antesis.

Cuadro 2. Medidas de desarrollo de plantas de *S. chilensis* crecidas en DL (20h) (A), mantenidas en este fotoperíodo (B) y transferidas para DC (8h), 87 días después de siembra (C).

Días después de siembra	Altura de planta (m)	Altura de tallo (m)	Plantas inducidas (%)	Plantas en antesis (%)	Nº. de ramificaciones laterales	Nº. de brotes basales	Número de hojas
A. Plantas crecidas en DL							
21	0,39	0,24	100	0	0,0	0,0	17,5
28	0,53	0,38	100	0	0,5	0,0	20,8
36	0,68	0,52	100	0	1,4	0,3	25,9
42	0,77	0,67	100	0	1,5	0,3	33,1
49	0,92	0,83	100	0	1,4	0,3	40,6
57	1,11	1,05	100	0	1,0	0,4	54,0
63	1,26	1,22	100	0	11,6	0,8	69,0
70	1,35	1,32	100	0	20,0	1,0	79,3
77	1,42	1,41	100	0	29,4	1,0	87,8
84	1,46	1,45	100	0	42,6	1,3	91,0
B. Plantas mantenidas en DL							
92	1,46	1,46	100	0	64,3	1,0	93,3
98	1,47	1,47	100	0	83,5	1,3	95,8
105	1,47	1,47	100	100	96,0	1,3	97,8
111	1,47	1,47	100	100	96,0	1,3	97,8
C. Plantas transferidas para DC							
92	1,48	1,48	100	0	56,8	1,5	95,0
98	1,49	1,49	100	25	71,8	1,5	97,8
105	1,49	1,49	100	50	80,8	2,5	98,3
111	1,50	1,49	100	100	81,3	2,5	99,5

Las plantas de *A. ericoides* mantenidas en DC (cuadro 3-A, B) permanecieron en roseta y, si bien presentaron inducción floral en 75% de las plantas, al final del experimento, la altura de tallo fue, apenas, de 0,12m. La altura de planta llegó a 0,19m, indicando una longitud de 0,07m para las hojas apicales. No hubo inducción floral hasta los 120 días después de la siembra, a los 165 días, solamente, el 25% de las plantas

había sido inducidas, entre tanto, a los 182 días después de la siembra había 75% de plantas inducidas, sin embargo, solamente, 25% de las plantas llegaron a antesis floral. No se observaron brotes basales y el número de ramificaciones laterales fue creciente, más acentuadamente en las épocas de aumento en el porcentaje de inducción floral y, había 69 hojas por planta al final del experimento.

Cuadro 3. Medidas de desarrollo de plantas de *A. ericoides* crecidas en DC (8h) (A), mantenidas en este fotoperíodo (B) y transferidas para DL (20h), 77 días después de siembra (C).

Días después de siembra	Altura de planta (m)	Altura de tallo (m)	Plantas inducidas (%)	Plantas en antesis (%)	Nº. de ramificaciones laterales	Nº. de brotes basales	Número de hojas
A. Plantas crecidas en DC							
21	0,14	0,02	0	-	7,8	0,0	14,1
28	0,15	0,02	0	-	11,0	0,0	16,9
36	0,15	0,02	0	-	13,6	0,0	19,5
42	0,16	0,02	0	-	15,1	0,0	22,4
49	0,16	0,02	0	-	16,1	0,0	23,6
57	0,16	0,03	0	-	18,1	0,0	24,9
63	0,16	0,03	0	-	21,3	0,0	26,8
70	0,16	0,03	0	-	23,5	0,0	28,3
77	0,16	0,03	0	-	24,8	0,0	28,3
B. Plantas mantenidas en DC							
84	0,16	0,04	0	-	27,0	0,0	30,0
92	0,16	0,04	0	-	29,5	0,0	32,3
98	0,16	0,04	0	-	32,3	0,0	34,3
105	0,16	0,04	0	-	35,3	0,0	37,0
111	0,16	0,04	0	-	37,3	0,0	39,3
120	0,15	0,04	0	-	39,3	0,0	42,5
127	0,15	0,04	25	0	41,0	0,0	45,3
136	0,15	0,04	25	0	41,5	0,0	47,3
145	0,15	0,05	25	0	45,3	0,0	51,0
152	0,14	0,05	25	0	48,5	0,0	53,3
165	0,16	0,08	25	0	54,8	0,0	60,5
182	0,19	0,12	75	25	60,8	0,0	69,0
C. Plantas transferidas para DL							
84	0,16	0,04	25	0	28,0	0,0	34,8
92	0,18	0,07	50	0	33,5	0,0	37,8
98	0,22	0,11	50	0	41,3	0,0	41,3
105	0,29	0,19	50	0	47,3	0,0	47,0
111	0,35	0,28	75	0	53,0	0,0	52,8
120	0,41	0,34	75	0	56,5	0,8	58,0
127	0,46	0,42	100	0	61,0	0,8	61,0
136	0,52	0,50	100	0	66,8	0,8	68,5
145	0,61	0,60	100	0	75,8	0,8	75,3
152	0,66	0,66	100	0	82,0	0,8	79,5
165	0,72	0,71	100	0	87,8	0,8	85,8
225	0,90	0,78	100	25	104,0	10,0	97,5

- ausencia de antesis.

En las plantas en DC, que se transfirieron 77 días después de siembra para DL (cuadro 3-A, C), hubo elongación del tallo y, consecuentemente, inducción floral en la totalidad de las plantas, sin embargo, solamente, 25% de las plantas llegaron a antesis a los 225 días después de la siembra. En este tratamiento (DC/DL), hubo formación esporádica de botones florales poco desarrollados y antesis ocasional. El número de ramificaciones laterales fue creciente, acompañando la ramificación del tercio superior del tallo en las plantas inducidas; también, aumento el número de brotes basales y el número de hojas (cuadro 3-C), con relación a las plantas en DC (cuadro 3-B).

En las plantas de *A. ericoides* crecidas en DL (cuadro 4-A, B), se verificó un rápido crecimiento e inducción floral en todas las plantas, sin embargo, la antesis, solamente, ocurrió a los 165 días después de la siembra. Hubo aumento de hasta 74 ramificaciones laterales, 2,3 brotes basales y cerca de 75 hojas por planta.

En las plantas en DL y después de 77 días transferidas para DC (cuadro 4-A, C), se observó una diferencia menor entre la altura del tallo y de la planta, indicando hojas apicales de menor longitud y, a pesar de una altura del tallo ligeramente inferior que en DL (cuadro 4-B), alcanzó 0,70m de altura (cuadro 4-C). La antesis floral se presentó a los 111 días después de la siembra (cuadro 4-C), o sea, 54 días antes que en DL (cuadro 4-B). El número de ramificaciones laterales, a pesar de ser creciente, fue menor que en DL, al contrario del número de brotes basales que fue promovido en DC (cuadro 4-B,C). Se observaron cerca de 76 hojas por planta.

Aunque se observó inducción floral en las plantas en DC, hubo la tendencia de permanecer en rosetas (cuadro 3-A, B), presentando antesis floral ocasional en las plantas inducidas, menor altura de planta y menor número de ramificaciones laterales y de hojas que en las plantas en DL (cuadro 4-A, B). En tanto, las plantas crecidas en DC (cuadro 3-A) respondieron rápidamente en crecimiento vegetativo e inducción floral, cuando fueron transferidas para DL (cuadro 3-C) y, las

plantas en DL/DC (cuadro 4-A, C) disminuyeron ligeramente el ritmo de crecimiento del tallo y el número de ramificaciones laterales, promoviendo brotes basales y, principalmente, la antesis floral con relación a las plantas en DL (cuadro 4-B). La altura del tallo fue 5,9 veces mayor en DL, con relación a los DC (cuadros 4-B y 3-B) y el número de brotes basales fue 2,3 veces mayor en DL que en DC (cuadros 4-B y 3-B).

En las plantas de *S. x luteus* en DC, se observa, por las medidas de altura del tallo, que la planta alcanzó en media 0,36m de altura y que hubo inducción floral en todas ellas. También, se observa que hubo antesis floral en la totalidad de las plantas, que el número de ramificaciones laterales fue mayor que el de brotes basales y, que la planta tenía cerca de 53 hojas al final del experimento (cuadro 5). La pequeña diferencia que se observa entre la altura del tallo y la altura de la planta indica que las hojas apicales de las plantas eran, apenas, de 0,01m.

Por las medidas de altura de planta y del tallo de las plantas en DL, se verificó que estas alcanzaron 0,83m de altura y que hubo inducción floral y antesis en todas ellas (cuadro 6-A, B). También, se observó mayor número de brotes laterales que basales, en forma semejante al patrón encontrado en DC y, 54 hojas al final del experimento.

En las plantas crecidas en DL y transferidas para DC en el estadio de botón floral, 87 días después de la siembra (cuadro 6-A, C) se constató una altura de planta de 0,82m de y una altura del tallo de 0,80m y, un aumento en 100% de plantas en antesis en la segunda semana después de la transferencia, observándose un aumento de dos semanas en la precocidad de antesis con relación a las plantas en DL (cuadro 6-B, C). También, se verificó un pequeño aumento en el número de ramificaciones laterales y en el de brotes basales con relación a las plantas en DL (cuadro 6-B, C) y, cerca de 53 hojas por planta al final del experimento.

Independientemente de la condición de DC o de DL, hubo inducción y antesis floral en la totalidad de las plantas, siendo la in-

Cuadro 4. Medidas de desarrollo de plantas de *A. ericoides* crecidas en DL (20h) (A), mantenidas en este fotoperíodo (B) y transferidas para DC (8h), 77 días después de siembra (C).

Días después de siembra	Altura de planta (m)	Altura de tallo (m)	Plantas inducidas (%)	Plantas en antesis (%)	Nº. de ramificaciones laterales	Nº. de brotes basales	Número de hojas
A. Plantas crecidas en DL							
21	0,22	0,08	88	0	9,0	0,0	16,4
28	0,31	0,22	100	0	20,1	0,0	22,8
36	0,43	0,40	100	0	28,8	0,0	29,3
42	0,51	0,49	100	0	33,9	0,0	35,6
49	0,55	0,55	100	0	36,8	0,0	38,5
57	0,61	0,61	100	0	38,8	0,0	41,1
63	0,64	0,64	100	0	45,0	0,0	46,4
70	0,66	0,65	100	0	48,0	1,9	48,8
77	0,67	0,67	100	0	51,6	2,3	57,5
B. Plantas mantenidas en DL							
84	0,67	0,66	100	0	54,3	3,5	57,8
92	0,68	0,67	100	0	59,0	2,3	64,8
98	0,72	0,68	100	0	66,5	2,3	67,5
105	0,74	0,69	100	0	68,8	2,3	69,3
111	0,75	0,70	100	0	70,3	2,3	70,8
120	0,78	0,70	100	0	70,8	2,3	72,5
127	0,78	0,70	100	0	71,5	2,3	73,0
136	0,79	0,71	100	0	71,5	2,3	73,5
145	0,79	0,71	100	0	72,0	2,3	74,0
152	0,79	0,71	100	0	73,8	2,3	74,8
165	0,79	0,71	100	100	74,3	2,3	74,8
182	0,80	0,71	100	100	74,3	2,3	74,5
C. Plantas transferidas para DC							
84	0,70	0,69	100	0	56,5	1,0	60,3
92	0,71	0,69	100	0	55,3	2,8	67,5
98	0,72	0,69	100	0	59,0	3,0	68,8
105	0,72	0,70	100	0	62,0	3,5	73,5
111	0,72	0,70	100	100	62,5	4,0	75,8

Cuadro 5. Medidas de desarrollo de plantas de *S. x luteus* crecidas en DC (8h)

Días después de siembra	Altura de planta (m)	Altura de tallo (m)	Plantas inducidas (%)	Plantas en antesis (%)	Nº. de ramificaciones laterales	Nº. de brotes basales	Número de hojas
21	0,14	0,00	0	-	0,4	0	15,1
28	0,16	0,01	0	-	1,9	0	19,6
36	0,18	0,05	38	0	5,6	0	25,7
42	0,21	0,12	75	0	9,1	0	33,0
49	0,26	0,20	88	0	16,7	0	39,7
57	0,32	0,28	88	13	27,3	0	46,1
63	0,33	0,30	88	25	28,4	0	47,3
70	0,34	0,32	100	75	27,9	5,1	49,0
77	0,35	0,33	100	75	28,9	6,4	49,9
84	0,36	0,35	100	88	30,7	6,6	52,3
92	0,37	0,36	100	88	32,3	6,9	52,6
98	0,37	0,36	100	100	32,7	8,1	52,7
105	0,37	0,36	100	100	32,7	8,1	52,7
111	0,37	0,36	100	100	32,7	8,1	52,7
120	0,37	0,36	100	100	32,7	8,1	52,7

- ausencia de antesis.

ducción floral más rápida en DL (cuadro 6) y la antesis floral más rápida en DC (cuadro 5 y cuadro 6-C). Así, el hecho de que las plantas permanezcan después de inducidas en DL retarda la iniciación del proceso de antesis. El número de hojas y de brotes basales fue semejante en DC y en DL (cuadros 5 y 6), entre tanto, la planta presentó menor porte y menor número de ramificaciones laterales en DC (cuadro 5). La altura del tallo fue 2,3 veces mayor en DL, con relación a los DC (cuadros 6-B y 5).

En forma general, en las tres especies estudiadas, los DL promueven elongación del tallo y, consecuentemente, inducción floral y aumento en el número de ramificaciones laterales y de hojas. En DC, se verificó que las plantas de *S. chilensis* permanecieron en roseta y, en *A. ericoides*, había plantas en roseta y plantas inducidas, pues a pesar de la mayoría de las plantas en roseta, hubo in-

ducción floral esporádica y antesis ocasional; entanto que, en *S. x luteus*, hubo inducción y antesis floral en la totalidad de las plantas. También, quedó evidente que, en *S. chilensis* y *A. ericoides*, los DL son requisito para la elongación del tallo y que, en las plantas de las tres especies crecidas en DL y transferidas para DC, éstos aceleran la antesis floral, habiendo un ligero aumento en el número de brotes basales en *S. chilensis* y en *S. x luteus* y, en el caso de *A. ericoides* y *S. x luteus*, hubo un menor incremento en el crecimiento del tallo.

La elongación del tallo puede ser función del número y de la longitud de los entrenudos formados y ambos pueden ser influidos por la longitud del día. A partir del momento en que el meristemo subapical es sensibilizado, se desencadena un aumento marcado en la división celular que precede o acompaña a la elongación del tallo (Vince-

Cuadro 6. Medidas de desarrollo de plantas de *S. luteus* crecidas en DL (20h) (A), mantenidas en este fotoperíodo (B) y transferidas para DC (8h), 87 días después de siembra (C).

Días después de siembra	Altura de planta (m)	Altura de tallo (m)	Plantas inducidas (%)	Plantas en antesis (%)	Nº. de ramificaciones laterales	Nº. de brotes basales	Número de hojas
A. Plantas crecidas en DL							
21	0,19	0,06	75	0	0,1	0,0	15,4
28	0,30	0,19	100	0	0,6	0,0	20,4
36	0,43	0,35	100	0	8,4	0,0	28,5
42	0,54	0,49	100	0	17,8	0,0	36,4
49	0,64	0,61	100	0	25,3	0,0	43,0
57	0,72	0,71	100	0	29,3	0,0	46,6
63	0,78	0,77	100	0	34,3	0,0	48,5
70	0,80	0,80	100	0	33,6	1,8	49,6
77	0,81	0,81	100	0	36,1	2,3	51,1
84	0,82	0,81	100	0	37,1	5,1	50,3
B. Plantas mantenidas en DL							
91	0,83	0,82	100	0	37,3	6,0	51,0
98	0,83	0,82	100	25	38,0	6,0	53,8
105	0,83	0,82	100	25	38,0	6,8	53,8
111	0,83	0,83	100	100	38,8	6,8	53,8
120	0,83	0,83	100	100	38,8	6,8	54,0
C. Plantas transferidas para DC							
91	0,81	0,80	100	0	39,3	6,3	50,8
98	0,81	0,80	100	100	40,0	7,3	52,0
105	0,82	0,80	100	100	40,3	7,3	52,8
111	0,82	0,80	100	100	40,3	7,3	52,8
120	0,82	0,80	100	100	40,3	7,3	52,8

Prue, 1975). En *S. chilensis*, la altura del tallo y el número de hojas fueron 16,3 y 2,2 veces mayores en DL con relación a los DC, respectivamente. En las plantas de *A. ericoides*, hubo, apenas, una pequeña diferencia en

cuanto al número de hojas entre los dos fotoperíodos y la longitud del tallo fue 5,9 veces mayor en las plantas en DL, con relación a las plantas en DC. En *S. x luteus*, no hubo diferencia en cuanto al número de hojas de

las plantas en DC y en DL y la longitud del tallo fue 2,3 veces mayor en DL, con relación a los DC. En *S. chilensis*, la diferencia en la longitud del tallo puede ser atribuida, en parte, al aumento en el número de nudos en las plantas en DL, mientras que, en *A. ericoides* y en *S. x luteus*, se puede inferir que las diferencias encontradas en la longitud del tallo fueron debidas a la elongación de los entrenudos y no a un aumento en el número de nudos.

Las plantas de *S. chilensis* en DC permanecieron en roseta, presentando cerca de 5,4 veces más brotes basales que las plantas en DL. En un de los primeros trabajos sobre la influencia del fotoperíodo en el patrón de ramificación, Garner y Allard (1923) verificaron que plantas en roseta de *Oenothera biennis* L. cultivadas en DC perdieron la dominancia apical, resultando en el desarrollo de numerosos brotes basales.

Schwabe (1986b) verificó que en, *Solidago canadensis*, la planta en roseta predomina cuando la longitud del día es corta (8h) y, en las plantas en fotoperíodo de 14h, ocurre florecimiento y, en 12h, una situación intermedia entre las dos respuestas, habiendo plantas en roseta y plantas inducidas. Así, el crecimiento vegetativo es promovido por DL, ocurriendo floración con el acortamiento de los días al final del verano-otoño.

Considerando que todas las plantas de *S. x luteus* fueron inducidas y alcanzaron antesis floral, tanto en DC, como en DL, se hicieron experimentos con el objetivo de conocer el fotoperíodo más apropiado para la inducción floral, así como el efecto de diferentes fotoperíodos en el desarrollo floral de la especie.

En la medida en que se prolongó el tiempo de permanencia de las plantas en DC se verificó un aumento gradual en el porcentaje de plantas en antesis (cuadro 7). Las plantas que recibieron 5 y 10 DC presentaron mayores porcentajes de antesis con relación a las mantenidas en DL. Los porcentajes de antesis en las plantas que recibieron 15 DC fueron equivalentes a los de las plantas que permanecieron en DC hasta el final del experimento.

Las plantas que recibieron 15 DC y las que permanecieron en DC hasta el final del experimento presentaron 80% de las plantas en antesis a los 27 días de iniciados los tratamientos, mientras que, las que recibieron 5 y 10 DC presentaron 30 y 90% de antesis, respectivamente a los 37 días de iniciado el experimento. Las plantas en DL presentaron, solamente, 10% de antesis floral a los 49 días después de la iniciación de los tratamientos (cuadro 7).

Hubo un ligero atraso en alcanzar 100% de plantas con botón floral cuando éstas se mantuvieron en DL con relación a aquéllas en los tratamientos de DC (cuadro 7).

La evidencia de que DC aceleraban la antesis floral en plantas de *S. x luteus* inducidas en DL se fortaleció con este experimento de diferente duración en DC. De forma semejante, Kadman-Zahavi y Yahel (1986) comprobaron que, en plantas de *Aster pilosus* en DC (10h) durante 7; 14 y 21 días, el período de 7 DC no indujo formación floral, el de 14 DC causó alguna iniciación floral, pero con subsecuente desarrollo floral lento. Después de 21 DC, los botones florales se tornaron visibles y las plantas transferidas en este estado para DL, florecieron casi simultáneamente, con relación a las plantas mantenidas en DC.

En la figura 1 y en la cuadro 8, se muestran los resultados correspondientes a los experimentos con los fotoperíodos de 8h, 12h, 14h y 20h (experimento I) y con los fotoperíodos de 8h, 10h, 12h, 14h, 16h y 20h (experimento II), realizados con el objetivo de detectar el(los) fotoperíodo(s) que aceleran el desarrollo del botón floral hasta antesis. En ambos experimentos, se observa que el proceso hasta antesis floral es más lento en fotoperíodos largos (16h y 20h) y, rápido en fotoperíodos cortos (8h, 10h, 12h y 14h) (figura 1-A, B). Al final del experimento I, se comprobó que la planta produjo un número significativamente mayor de flores abiertas en 20h, con relación a los fotoperíodos más cortos (8h, 12h y 14h) (figura 1-A), sin embargo, en el experimento II, no hubo diferencia significativa entre los tratamientos con relación al número de flores abiertas (figura 1-B).

Cuadro 7. Efecto del número de DC (8h) sobre el desarrollo del botón floral y la antesis en plantas de *S. x luteus*, transferidas después de 41 días en DL (20h).

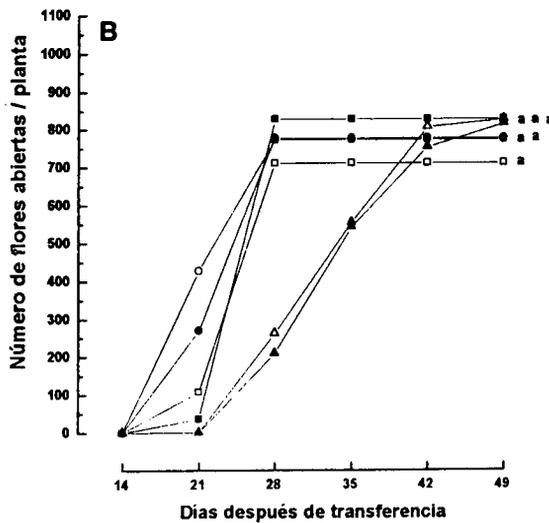
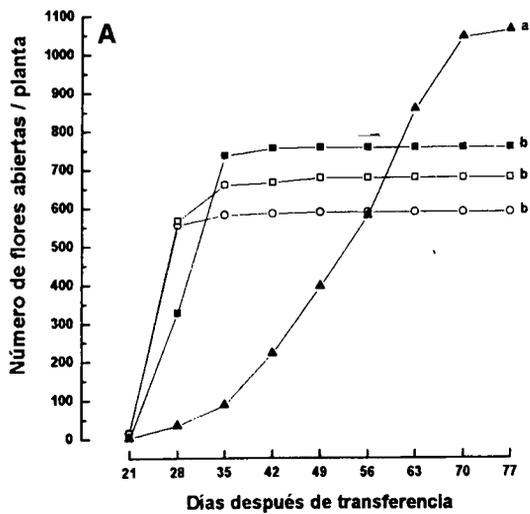
Días después de siembra	Plantas con botón floral (%)				
	Días largos	5 Días cortos	10 Días cortos	15 Días cortos	Días cortos
41	0	0	0	10	10
51	40	90	70	80	80
59	70	100	90	100	90
68	100	100	90	100	100
72	100	100	90	100	100
78	100	100	100	100	100
85	100	100	100	100	100
90	100	100	100	100	100
	Plantas en antesis (%)				
41	0	0	0	0	0
51	0	0	0	0	0
59	0	0	0	0	0
68	0	0	0	80	80
72	0	0	0	80	80
78	0	30	90	100	90
85	0	100	90	100	100
90	10	100	90	100	100

El número de flores abiertas en el experimento I fue significativamente mayor en 20h, posiblemente por la extensión del experimento hasta 77 días después de la iniciación de los tratamientos fotoperiódicos (figura 1-A), por lo tanto, como se observa en la figura 1-B, es poco probable que, en estas condiciones, la longitud del día influya sobre el número de flores abiertas por planta.

En el experimento I, se comprobó mayor velocidad media de antesis floral (t-medio) en las plantas en los fotoperíodos cortos (8h, 12h y 14h), con relación a las plantas en 20h (cuadro 8-A), mientras que, en el experimento II, que involucro un número mayor de fotoperíodos, se confirmó una velocidad media de antesis significativamente mayor en las plantas en los fotoperíodos cortos (8h, 10h y 12h), con relación a las plantas en

fotoperíodos largos (16h y 20h), verificándose que hubo un aumento numérico creciente en el t-medio con el aumento del fotoperíodo (cuadro 8-B).

Es evidente, que la planta responde a las condiciones fotoperiódicas de DC (8h, 10h y 12h) acelerando la antesis y, de DL (16h y 20h), retardandola, comprobándose que los fotoperíodos entre 12h y 16h (14h) estarían en una situación de transición entre DC y DL, caracterizando, así, una respuesta cuantitativa con el aumento del fotoperíodo. Como en *Phaseolus vulgaris* P47 (Zehni *et al.*, 1970), en *Xanthium* (Van Staden y Wareing, 1974) y en *Bougainvillea* 'San Diego Red' (Van Staden y Dimalla, 1980), la exposición de plantas de *S. x luteus* a ciclos de DC (8h, 10h y 12h) aceleró el desarrollo floral.



A = experimento I: 4 fotoperíodos.

B = experimento II: 6 fotoperíodos.

Medias seguidas de la misma letra no difieren entre sí por la prueba de Tukey a 5% de probabilidad.

Figura 1. Efecto de diferentes fotoperíodos sobre el número de flores y la velocidad de antesis floral en *S. x luteus*.

Cuadro 8. Número de flores abiertas, porcentaje de flores normales y tiempo medio de antesis (t - medio), en *S. x luteus*, en diferentes fotoperíodos.

Tratamiento	Nº. de flores abiertas por planta	t - medio (días)
A. Experimento I (4 fotoperíodos)		
8h	588,0 a ¹	28,3 a
12h	677,2 a	29,1 a
14h	756,3 a	32,1 a
20h	1061,8 b	56,0 b
B. Experimento II (6 fotoperíodos)		
8h	771,6 a ¹	24,1 a
10h	776,8 a	25,5 ab
12h	711,0 a	26,8 ab
14h	825,9 a	27,6 b
16h	825,7 a	35,0 c
20h	813,7 a	35,5 c

1 - Medias seguidas de la misma letra no difieren entre si por la prueba de Tukey a 5% de probabilidad.

Allard y Garner (1940), citado por Schwabe (1986b), relataron el comportamiento fotoperiódico de la floración en diferentes especies de *Solidago*, clasificando *S. altissima*, *S. fistulosa*, *S. graminifolia*, *S. rugosa* y *S. nemorales*, como PDC; *S. juncea*, *S. sempervirens* y *S. ulmifolia*, como plantas indiferentes al fotoperíodo y *S. cutleri* y un cultivar de *S. sempervirens*, como PDL. Con relación a la época de antesis, Hurlbert (1970), citado por Schwabe (1986b), comparó diez especies de *Solidago* y todas presentaron exigencia de DC, diferenciando en el fotoperíodo crítico.

La respuesta al fotoperíodo de *S. x luteus* en inducción floral se caracterizó como cuantitativa de DL con fotoperíodo más favorable en torno de 16h (Flórez-Roncancio *et al.*, 1996). Como la antesis floral se anticipa en fotoperíodos cortos (8h, 10h y 12h), también, reflejó una respuesta cuantitativa en el desarrollo floral, *S. x luteus* requiere condiciones fotoperiódicas semejantes a las de las especies involucradas en el híbrido, con la inducción floral favorecida en DL y con la antesis floral más rápida en DC.

En un número limitado de especies, la inducción floral y su posterior desarrollo han mostrado exigencias fotoperiódicas opuestas. En *Delphinium ajacis* y *Callistephus chinensis*, los DL promueven la iniciación y los DC favorecen el desarrollo floral. En la gramínea perenne *Bouteloua eriopoda*, la iniciación es favorecida por DC y el desarrollo por DL: casi todas las plantas florecen en fotoperíodo constante de 13h; en DC, ocurre la iniciación floral, pero el ápice reproductivo se degenera y, en DL continuos (mayores de 13h), la floración es parcial, desuniforme y atrasada, de tal manera que los nuevos ramos de la mayoría de las plantas mueren, en cuanto el ápice todavía está en estadio vegetativo. En un ecotipo de *Poa pratensis*, los DC y la baja temperatura son capaces, independientemente, de causar iniciación, en cuanto que el desarrollo de flores normales requiere DL y es estimulado por alta temperatura (Kinet *et al.*, 1985).

Aster, también, es una planta de DL/DC para floración (Schwabe, 1986a; Kadman-Zahavi y Yahel, 1986; Wallerstein *et al.*, 1992). En DL, ocurre la elongación de los brotes y el

aparecimiento de las ramificaciones y, en DC, la floración. Para Wallerstein *et al.* (1992), por lo menos, una primera orden de ramificación es requisito para que haya iniciación floral.

BIBLIOGRAFIA

BROUILLET, L. y J. C. SEMPLE. A propos du status taxonomique de *Solidago ptarmicoides*. *Can. J. Bot.*, 59:17-21. 1981.

FLOREZ-RONCANCIO, V. J., L. E. P. PERES, L. B. P. ZAIDAN y M. F. A. PEREIRA. Influência do fotoperíodo em interação com a temperatura no desenvolvimento de plantas de *Solidaster luteus*, *R. Bras. Fisiol. Veg.*, 8(2):131-38. 1996.

GARNER, W. W. y H. A. ALLARD. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *J. Agric. Res.*, 18:553-606. 1920.

GARNER, W. W. y H. A. ALLARD. Further studies in photoperiodism, the response of plants to relative length of day and night. *J. Agric. Res.*, 23:871-920. 1923.

HENSON, I. E. y P. F. WAREING. Cytokinins in *Xanthium strumarium*: a rapid response to short day treatment *Physiol. Plant.*, 32:185-7. 1974.

KADMAN-ZAHAVI, A. y H. YAHIEL. *Aster pilosus*. IN: *Handbook of Flowering* (A. H. Halevy, ed.), Vol. 5, CRC Press, Boca Raton, pp. 42-46. 1986.

KINET, J. M. y R. M. SACHS. Light and flower development. IN: *Light and the Flowering Process* (D. Vince-Prue, B. Thomas and K. E. Cockshull, eds.), Academic Press, London, pp. 211-225. 1984.

KINET, J. M., R. M. SACHS y G. BERNIER. *The Physiology of Flowering. The Development of Flowers*. Vol. 3, CRC Press, Boca Raton, 274 p. 1985.

LABOURIAU, L. G. A germinação das Sementes. Secretaria-geral da Organização dos Estados Americanos, Washington, 172p. 1983.

SCHWABE, W. W. *Aster novi-belgii*. IN: *Handbook of Flowering* (A. H. Halevy, ed.), Vol. 5, CRC Press, Boca Raton, pp. 29-41. 1986a.

SCHWABE, W. W. *Solidago*. IN: *Handbook of Flowering* (A. H. Halevy, ed.), Vol. 5, CRC Press, Boca Raton, pp. 338-40. 1986b.

VAN STADEN, J. y G. G. DIMALLA. Endogenous cytokinins in *Bougainvillea* 'San Diego Red'. III Effect of photoperiod and gibberellic acid on flowering and cytokinin levels. *Bot. Gaz.*, 141:248-51. 1980.

VAN STADEN, J. y P. F. WAREING. The effect of photoperiod on level of endogenous cytokinins in *Xanthium strumarium*. *Physiol. Plant.*, 27:331-37. 1972.

VINCE-PRUE, D. *Photoperiodism in Plants*. McGraw Hill, London, 444p. 1975.

WALLERSTEIN, I., A. KADMAN-ZAHAVI, H. YAHIEL, A. NISSIM, R. STAV y S. MICHAL. Control of growth and flowering in two *Aster* cultivars as influenced by cutting type, temperature and day length. *Sci. hortic.*, 50:209-18. 1992.

ZEHNI, M. S., F. S. SAAD y D. G. MORGAN. Photoperiod and flower bud development in *Phaseolus vulgaris*. *Nature*, 227:628-29. 1970.