

# Curvatura geotrópica, daño en membranas celulares y tasa respiratoria en tallos florales de *Antirrhinum majus* L., cv. Potomac White Ivory, tratados con AOA y TIBA

Geotropic bending, cellular membrane damage and respiratory rate in flowering stems of *Antirrhinum majus* L., cv. Potomac White Ivory, with AOA and TIBA

G. Maki Díaz, C.B. Peña-Valdivia, J.A. Gutiérrez Espinosa,  
M.L. Arévalo Galarza, A. Gaytán Acuña

Colegio de Postgraduados. Km. 36.5 Carretera Mexico-Texcoco Montecillo Edo. de México C.P. 56230

## Resumen

*Antirrhinum majus* L. es una de las especies con alto potencial para la industria mexicana de flores de corte; sin embargo, el manejo poscosecha enfrenta una gran problemática debido a la respuesta gravitrópica negativa de los tallos florales, pues demerita su calidad. El objetivo de este estudio fue determinar el efecto del ácido aminooxiacético (AOA), un inhibidor de la biosíntesis de etileno, y del ácido triyododenoico (TIBA), un inhibidor del transporte de auxinas, en la mitigación de la reacción geotrópica negativa de los tallos florales de *Antirrhinum*. Los primeros centímetros de los tallos florales del cultivar Potomac White Ivory, mantenidos verticalmente, se sumergieron 12 h en agua destilada (testigo), soluciones acuosas de AOA 1 mM, TIBA 80  $\mu$ M, y una mezcla de AOA 1 mM + TIBA 80  $\mu$ M, y después se colocaron en posición horizontal por 8 h. En ese tiempo, se midió cada hora la curvatura geotrópica de las inflorescencias con un transportador. Durante la vida en florero se cuantificó la biomasa húmeda de los tallos y la tasa respiratoria, y al final el índice de daño de las membranas celulares de las flores. Se encontraron diferencias significativas ( $P \leq 0,05$ ) entre tratamientos, con disminución de la flexión, hasta 28% con TIBA 80  $\mu$ M, respecto al testigo. Sin embargo, ambos compuestos, aunque con mayor intensidad el TIBA, afectaron la vida en florero de los tallos (deshidratación y marchitamiento de la inflorescencia). El TIBA aceleró el daño de las membranas celulares de las inflorescencias, por lo que la vida en florero disminuyó significativamente. La tasa respiratoria disminuyó significativamente en todos los tratamientos (hasta 85%, respecto a la tasa inicial, en el tratamiento con la mezcla de ambos inhibidores) en los primeros

---

Recibido el 1-12-2009 • Aceptado el 24-3-2010

Autor de correspondencia e-mail: cecilia@colpos.mx; Tel. y fax: 0052(595)9520200 ext. 1313

tres días, y fluctuó en los siguientes seis días sin un patrón definido. Se concluyó que la disminución de la curvatura geotrópica por el AOA y el TIBA se acompañó con daño celular.

**Palabras clave:** *Antirrhinum*, AOA, curvatura geotrópica, fitohormonas, flor de corte, poscosecha de flores, TIBA.

## Abstract

*Antirrhinum majus* L. is one of the species of greater potential for the Mexican cut flower industry; however, post-harvest handling faces a high problem due to the geotropic bending response of flowering stems, since diminishes the quality. The objective of this study was to determine the effect of amino oxyacetic acid (AOA), an inhibitor of the ethylene biosynthesis, and tri-iodobenzoic acid (TIBA), an inhibitor of auxins action, on mitigation of the negative geotropic bending of *Antirrhinum*. The first centimeters of the flowering stems of the cultivar Potomac White Ivory, maintained in vertical position, were immersed 12 h in distilled water (control), 1  $\mu$ M AOA, 80  $\mu$ M TIBA, or a mixture of 1  $\mu$ M AOA and 80  $\mu$ M TIBA, thereafter stems were horizontally placed by 8 h. During that time the geotropic bending of the inflorescences was measured every hour with a protractor. Wet biomass and respiratory rate were measured during the vase life and at the end index of cell membranes damage was quantified. Significant differences ( $P \leq 0.05$ ) between treatments were observed, with bending decrease up to 28% with 80  $\mu$ M TIBA, respect to the control. However, both compounds, although TIBA with more intensity, affected the stems vase life (inflorescence dryness). The TIBA accelerated the cell membranes damage of inflorescences, so life in vase decreased in a significant way. The respiratory rate showed a significant decrease in all treatment (up to 85% respect to the initial rate, on the treatment with the both inhibitors mixture) in the first three days and fluctuations without a defined pattern during the following six days. It was concluded that AOA and TIBA decrease geotropic bending but also produces cellular damage.

**Key words:** *Antirrhinum*, AOA, geotropic bending, cut flower, phytohormones, post-harvest-flowers, TIBA.

## Introducción

*Antirrhinum majus* L. es una de las especies con alto potencial para la industria mexicana de flores de corte; sin embargo, el manejo postcosecha enfrenta una gran problemática debido a la respuesta geotrópica negativa (gravitropismo negativo) de los ta-

## Introduction

*Antirrhinum majus* L. is one of great potential species for the Mexican industry of cut flowers; however, the post-harvest management is a great problem because the negative geotropic response (negative gravitropism) of

llos florales (tallos vegetativo basal megablástico más escapo apical de la inflorescencia). Debido a esto deben realizarse prácticas de manejo adecuadas en postcosecha, incluyendo el transporte y la comercialización (Philosoph-Hadas *et al.*, 1996). En todos estos casos los tallos florales son colocados en posición horizontal desde algunos minutos hasta varias horas. En esas condiciones, las inflorescencias de *Antirrhinum* sufren de crecimiento diferencial estimulado por la fuerza de gravedad y se refleja en su doblamiento (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 de los tallos de *Antirrhinum* en distancias largas, ya que los tallos florales se deforman, y su exportación es prácticamente inexistente. Su mercado principal está en las cercanías de las regiones de producción, hacia donde es necesario transportarlos en posición vertical para evitar el estímulo geotrópico. Se ha evaluado alternativas para disminuir o eliminar esa respuesta de los tallos florales (Philosoph-Hadas *et al.*, 1996 y 2001; Friedman *et al.*, 2003, 2005) y se ha estudiado la participación de auxinas, etileno y otras fitohormonas en el fenómeno del geotropismo negativo (Clifford y Oxlade, 1989; Woltering, 1991; Philosoph-Hadas *et al.*, 1996). Sin embargo, la información generada es contradictoria, pues el efecto es variable, y aún no está establecida la magnitud de los efectos de cada fitohormona en este proceso

floral stems (megablást vegetative basal stem more the apex scape of inflorescence). Adequate post-harvest management practices have to be accomplished, including transport and commercialization (Philosoph-Hadas *et al.*, 1996). In all the cases, floral stems are placed in horizontal position from minutes until several hours. In these conditions, the inflorescences of *Antirrhinum* suffer of differential growth stimulated by the gravity strength and it is reflected in its doubling (Salisbury and Ross, 1994). This deformation affects the quality and decreases commercialization and acceptance by the consumer.

This situation has caused problems in the efficient transport of *Antirrhinum* stems in long distances, because floral stems are deformed, and its exportation is practically inexistente. Its main market is in the regions closed to the production regions, where they have to be moved in vertical position to avoid the geotropic stimuli. Several alternatives has been evaluated for decreasing or eliminating that response of floral stems (Philosoph-Hadas *et al.*, 1996 and 2001; Friedman *et al.*, 2003, 2005) and also the auxins and ethylene participation and other phytohormones has been studied on negative geotropism phenomenon (Clifford and Oxlade, 1989; Woltering, 1991; Philosoph-Hadas *et al.*, 1996). Nevertheless, the information obtained is contradictory, since the effect is variable, and the magnitude of effects caused by each phytohormone on this process is not yet established (Harrison, 2006). The

(Harrison, 2006). De acuerdo con lo expuesto se planteó la hipótesis de que las aplicaciones exógenas de inhibidores de la síntesis etileno y bloqueadores del transporte de auxinas disminuyen la respuesta geotrópica en las inflorescencias de *A. majus* L. Por lo que, el objetivo del estudio fue evaluar los efectos del ácido aminooxiacético (AOA), un inhibidor de la biosíntesis de etileno, y del ácido triododenzoico (TIBA), un inhibidor del transporte de auxinas, después del corte de los tallos florales, en la curvatura geotrópica del cultivar Potomac White Ivory de *Antirrhinum majus* L. Además, para complementar la información del efecto de estos compuestos se evaluó su acción durante la vida en florero y la integridad de las membranas celulares de las flores.

## Materiales y métodos

El estudio se realizó en laboratorios del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Estado de México. Cuarenta tallos florales (tallo vegetativo basal megablástico más escapo apical de la inflorescencia) de *Antirrhinum majus* L. del cultivar Potomac White Ivory, producidos por Flores de Chiltepec, S.A de C.V, México, fueron utilizados.

Los tallos florales con 60 cm de longitud se mantuvieron verticalmente por 12 h, en recipientes con agua (testigo) o soluciones acuosas de AOA (1 mMolar) y TIBA (80 mMolar), y su mezcla (1:1). Luego, se transfirieron individualmente a floreros (15 cm de altura, 10 cm de diámetro y cuello a

hipótesis of exogenous applications of inhibitors of ethylene synthesis and blocker of auxins transport decrease the geotropic response on inflorescences of *A. majus* L. is considered. Thus, the aim of this study was to evaluate effects of amino oxalacetic acid (AOA), an inhibitor of ethylene biosynthesis, and also, the triododenzoic acid (TIBA), an inhibitor of auxins transport after cut of floral stems, in geotropic bending of Potomac White Ivory cultivar of *Antirrhinum majus* L. Also, to enrich the information about the effect of these compounds, its action during flower-vase life and the integrity of cellular membranes of flowers was evaluated.

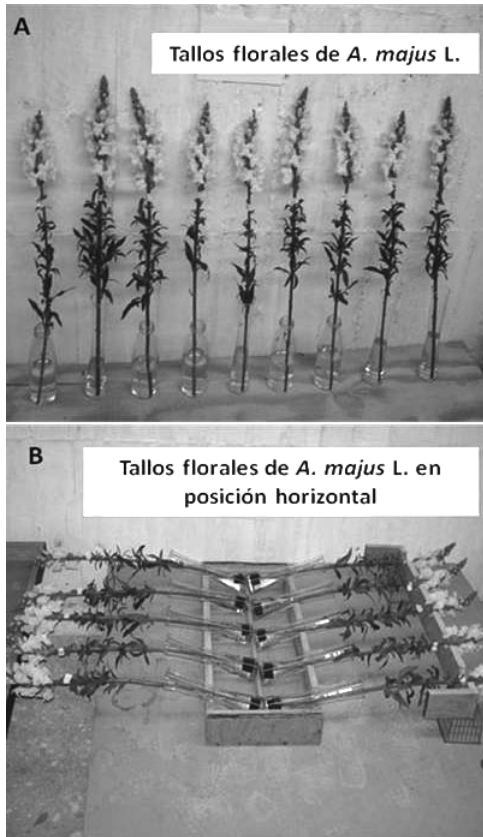
## Materials and methods

This study was carried out on laboratories of Postgraduados College, Campus Montecillo, México State. Forty floral stems (megablástico basal vegetative stem more the apex scape of inflorescence) of *Antirrhinum majus* L. of Potomac White Ivory cultivar, produced by "Flores de Chiltepec, S.A" of C.V, México were analyzed.

The floral stems with a length of 60 cm were vertically kept during 12 h, in recipients with water (control) or aqueous solutions of AOA (1 mMolar) and TIBA (80 mMolar), and its mixture (1:1). Later, they were individually moved to flower-vases (15 cm height, 10 cm diameter and neck to 14 cm from base), with distilled water (250 mL) (figure 1 A), and they were placed on horizontal position (neck avoided that water will be

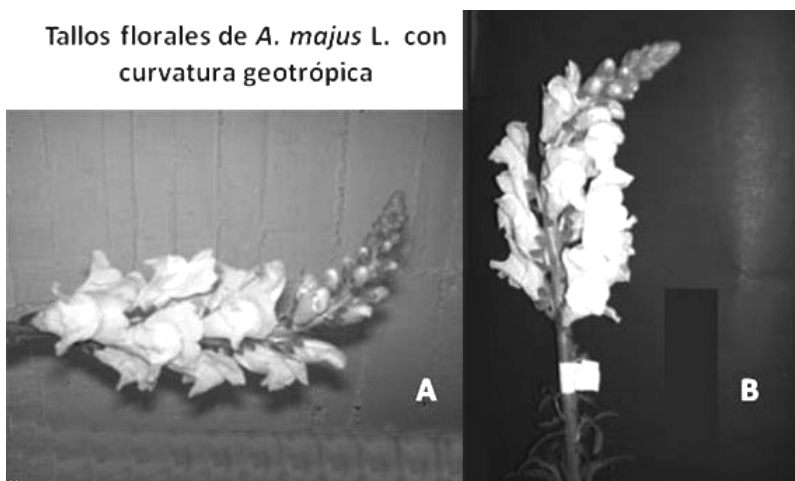
14 cm de la base), con agua destilada (250 mL) (figura 1 A), y se colocaron en posición horizontal (el cuello evitó que el agua de derramara; figura 1 B). La curvatura geotrópica (figura 2 A y B) se cuantificó con un transportador en intervalos de 1 h, durante 8

spilled; figure 1 B). Geotropic bending (figures 2A and B) was quantified with a protractor at 1 h intervals, during 8 h, like flexure angle respect to the horizontal position. After 8 h stems in its flower-vase were returned to the vertical position. The useful in



**Figura 1.** Tallos florales de *Antirrhinum majus* L. del cultivar Potomac White Ivory sin curvatura geotrópica (A) y mantenidos horizontalmente para generar la reacción y formación de la curvatura geotrópica (B).

**Figure 1.** Floral stems of *Antirrhinum majus* L. of Potomac White Ivory cultivar without geotropic curvature (A) and kept in horizontal way to generate reaction and formation of geotropic curvature (B).



**Figura 2.** Inflorescencias de *Antirrhinum majus* L. del cultivar Potomac White Ivory con curvatura geotrópica después de 8 horas de permanencia de los tallos florales en posición horizontal (A). La curvatura permanece después de regresar los tallos a la posición vertical (B).

**Figure 2.** Inflorescences of *Antirrhinum majus* L. of Potomac White Ivory cultivar with geotropic curvature after 8 hours of floral stems permanence in horizontal position (A). The curvature remains after return the stems to the vertical position (B).

h, como ángulo de flexión respecto a la posición horizontal. Después de las 8 h los tallos en su florero fueron regresados a la posición vertical. Se evaluó la vida útil en florero, equivalente al tiempo en que un tercio de la espiga floral presentó deshidratación y decoloración de las flores (Hunter *et al.*, 2003). También se cuantificó diariamente la biomasa fresca de los tallos florales.

El índice de daño en las flores (pétalos completos) del ápice y de la base de la inflorescencia, seleccionadas al azar, se determinó mediante la conductividad eléctrica del medio acuoso donde fueron inmersos los te-

flower-vase life was evaluated, equivalent to the time in which a third of floral spike showed dehydration and discoloring of flowers (Hunter *et al.*, 2003). Also, fresh biomass of floral stems was daily quantified.

The index of damage in flowers (complete petals) of apex and base of inflorescence, at random selected, was determined through the electrical conductivity of aqueous medium where tissues were immersed, according methodology described by Prášil and Zámečník (1998) and Sánchez-Urdaneta *et al.* (2004). The electrical conductivity was evaluated in fresh tissues of all the treatments

cidos, según la metodología descrita por Prášil y Zámečník (1998) y Sánchez-Urdaneta *et al.* (2004). La conductividad eléctrica fue evaluada en los tejidos frescos de todos los tratamientos y en los tejidos muertos por congelamiento (para asegurar la liberación total de sus electrolitos), según la metodología señalada. La conductividad eléctrica del medio acuoso se cuantificó cada 30 min con un conductímetro Horiba B-173, hasta alcanzar el valor máximo, lo que ocurrió a las 4 h. Con los datos de la máxima conductividad del medio fue calculado el índice de daño con la siguiente igualdad:

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

Donde  $I_d$  es el índice de daño;  $R_t$  la conductividad eléctrica de medio de inmersión de las flores al concluir la vida en florero (tejido fresco;  $R_o$  la conductividad eléctrica del medio de suspensión de las flores al inicio del ensayo (tejido fresco del testigo);  $R_f$  la conductividad eléctrica del medio de inmersión de las flores del testigo después de haber sido congelado. Con la finalidad de estandarizar los valores de la conductividad eléctrica, para calcular  $I_d$ , todos los valores se ajustaron a un 1 g de tejido.

Este estudio se realizó en condiciones de laboratorio, con temperatura constante de 21 a  $22 \pm 1^\circ\text{C}$  e iluminación equivalente a  $15 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , generada con tubos de luz fría fluorescente 22 (Philosoph-Hadas, 1996).

La intensidad respiratoria fue cuantificada mediante la determinación del  $\text{CO}_2$  liberado por las inflorescencias en los tallos, en muestras del aire circundante. Para obtener la muestra, los tallos fueron colo-

and in dead by frozen tissues (to assure total liberation of its electrolytes), according methodology cited. The electrical conductivity of aqueous medium was quantified each 30 min with a Conductivity meter Horiba B-173, until reaching the maximum value, which happened at 4 h. With data of maximum conductivity of medium, the damage index was estimated with the following equation:

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

where  $I_d$  is the damage index;  $R_t$  the electrical conductivity of flowers immersion medium when flower-vase life concludes (fresh tissue);  $R_o$ , the electrical conductivity of flowers suspension medium at the beginning of the essay (fresh tissue of control);  $R_f$  the electrical conductivity of flowers immersion medium of control after been frozen. In order to standardize values of electrical conductivity to estimate the  $I_d$ , all the values were adjusted to 1 g of tissue.

This study was carried out in laboratory conditions, with a constant temperature of 21 to  $22 \pm 1^\circ\text{C}$  and illumination equivalent to  $15 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , generated with fluorescent cold light tubes 22 (Philosoph-Hadas, 1996).

The respiratory intensity was quantified through determination of  $\text{CO}_2$  released by inflorescences on stems, in samples of air around. To obtain sample, stems were individually placed in trapezoid way containers of 6.180 L (38 cm superior base + 37 cm inferior base x 12.5 cm height x 13.184 cm width), one hour after a sample of 1 mL was extracted by using a plastic syringe (disposable syringe for insulin, with capacity of 1 mL), and it was

cados 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 anchura), 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 sílice, conectada a un detector de ionización de flama (FID) y de conductividad térmica (TCD). Las concentraciones de las muestras se determinaron a partir de los cromatogramas del estándar y de las muestras problema, con la siguiente igualdad:

$$CO_2 \text{ mL kg}^{-1}h^{-1} = \left[ \frac{(A_p - A_t) \times \frac{500}{std}}{\frac{\text{peso}}{1000}} \right] [Vr]$$

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= biomasa fresca

El diseño experimental fue bloques al azar, y cada bloque incluyó cuatro tratamientos: AOA, TIBA, AOA+TIBA y testigo. La unidad experimental fue un tallo floral y con 10 repeticiones. Se realizó análisis de varianza y comparación múltiple de medias de Tukey (P≤0,05). La representación gráfica de los datos se realizó con el programa SigmaPlot de

injected on a gas chromatograph (Hewlett Packard 5890, Serial II), equipped with an open type column, with porous layer package of silica, connected to a flame ionization detector (FID) and to a thermal conductivity detector (TCD). Samples concentrations were determined from Standard chromatograms and problem samples, with the following equation:

$$CO_2 \text{ mL kg}^{-1}h^{-1} = \left[ \frac{(A_p - A_t) \times \frac{500}{std}}{\frac{\text{peso}}{1000}} \right] [Vr]$$

where:

Ap= Area under curve generated by the problem (or treatment) in chromatogram

At= Area under curve generated by control in chromatogram

500= CO<sub>2</sub> reference concentration

std= CO<sub>2</sub> standard area in chromatogram

Vr= Recipient volume where plant was enclosed

Weight= fresh biomass

The experimental design used was at random blocks, and each block had four treatments: AOA, TIBA, AOA+TIBA and control. The experimental unit was one floral stem and 10 replications were used. Analysis of variance and means multiple comparisons of Tukey (P≤0.05) were accomplished. The graphic representation of data was done with the SigmaPlot program of Jandel Scientific (version 9) for personal computer.

## Results and discussion

### Flexure angle magnitude

The inflorescences of all treatments showed geotropic bending



Jandel Scientific (versión 9) para computadora personal.

## Resultados y discusión

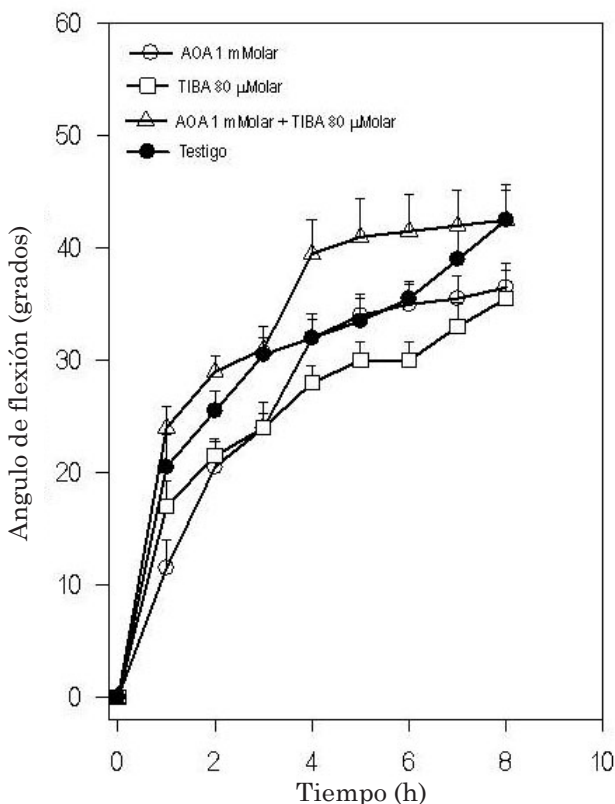
### Magnitud del ángulo de flexión

Las inflorescencias de todos los tratamientos presentaron curvatura geotrópica (entre 12 y 20°) desde la primera hora después de mantenerse en posición horizontal. La flexión continuó incrementando en las siguientes 7 h y alcanzó poco más de 40°. El AOA disminuyó ligera pero significativamente ( $P \leq 0,05$ ) el ángulo de flexión durante las primeras 3 h y al final del ensayo, con respecto al testigo. En contraste, el TIBA incrementó de manera no constante la flexión durante las 8 h del ensayo, aunque las fluctuaciones fueron pequeñas. A partir de las 4 h 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 ( $P \leq 0,05$ ). En oposición a lo esperado, la mezcla AOA+TIBA incrementó ligera pero significativamente ( $P \leq 0,05$ ) la flexión respecto al testigo prácticamente durante las 8 h del ensayo; aunque al final de ese tiempo, la flexión del tratamiento con la mezcla fue similar a la del testigo ( $P \leq 0,05$ ) (figura 3).

Hay evidencias de la interacción entre las auxinas y el etileno como mediadores de la respuesta gravitropica de las inflorescencias de *A. majus* (Philosoph-Hadas *et al.*, 1996 y 2001). Por ello, se esperaba que la inhibición de la síntesis de esos compuestos también inhibiera el estímulo gravitropico.

(between 12 and 20°) from first hour after remain on horizontal position. Flexure continued increasing on following 7 h and it reached a little more of 40°. AOA decreased lightly but in a significant way ( $P \leq 0.05$ ) the flexure angle during the first 3 h and at the end of the essay, respect to control. In contrast, TIBA increased in a no constant way the flexure during the 8 h of essay, even though fluctuations were small. From 4 h and until the end of this time, treatment with TIBA, like in AOA case, showed a significant lower flexure (5°) respect to control ( $P \leq 0.05$ ). Contrary to expected, the mixing AOA+TIBA increased lightly but in a significant way ( $P \leq 0.05$ ) the flexure respect to control practically during the 8 h of essay; although at the end of that time, flexure of treatment with mixing was similar to the control ( $P \leq 0.05$ ) (figure 3).

There are evidences about interaction between the auxins and ethylene like mediators of gravitropic response of *A. majus* inflorescences (Philosoph-Hadas *et al.*, 1996 and 2001). For this reason, it was expected that inhibition of synthesis of these compounds also inhibit the gravitropism stimulus. In this research the AOA and TIBA were selected to mitigate negative geotropism by its known effects like inhibitors of ethylene synthesis and auxins transport, respectively (Salisbury and Ross, 1994; Jankiewicz, 2003). Results support the idea about auxins play a central function on gravitropism; however, it has been proved that other phyto regulators like ethylene, also



**Figura 3. Efecto de los ácidos aminooxiacético (AOA) y 2,3,5-triyodobenzoico (TIBA) en la curvatura geotrópica de tallos florales (tallo vegetativo basal megablástico más escapo apical de la inflorescencia) de *Antirrhinum majus* L. del cultivar Potomac White Ivory. Las barras sobre los valores promedio representan el error estándar (n=10).**

**Figure 3. Effect of amino oxyacetic (AOA) and 2,3,5-triiodine benzoic (TIBA) acids on geotropic bending of floral stems (megablastic basal vegetative stem more apex scape of inflorescence) of *Antirrhinum majus* L., Potomac White Ivory cultivar. Bars on average values represent the Standard error (n=10).**

En la presente investigación se seleccionaron el AOA y el TIBA para mitigar el geotropismo negativo por sus efectos conocidos como inhibidores de la síntesis de etileno y transporte de auxinas, respectivamente (Salisbury y

take part in gravitropism reaction. Berkovitz-Simantov *et al.* (2001) observed that auxins and ethylene act like mediators in geotropic response of inflorescences, and the application of aminoethoxyvinylglycine (AVG)

Ross, 1994; Jankiewicz, 2003). Los resultados apoyan la idea de que las auxinas desempeñan una función central en el gravitropismo; sin embargo, se ha demostrado que otros fitorreguladores, como el etileno, también participan en la reacción gravitropica. Al respecto, Berkovitz-Simantov *et al.* (2001) observaron que las auxinas y el etileno actúan como mediadores en la respuesta geotrópica de las inflorescencias, y la aplicación de aminoetoxivinilglicina (AVG) retrasó la flexión de *A. majus* durante 10 h. Similarmente, Philosoph-Hadas *et al.* (1996) y Smalle y Van Der Straeten (1997) demostraron que la aplicación de antagonistas del etileno disminuyó la reacción geotrópica de los tallos florales de *Antirrhinum*. En este sentido, Harrison (2006) sugirió que las inflorescencias de *Antirrhinum* requirieron del gradiente de etileno para producir el crecimiento diferencial que provocó la flexión, y que tuvo una participación mayor a la reconocida hasta hace poco. Respecto a la relación de la acción de estas fitohormonas, Edelman *et al.* (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 geotrópica, el papel del etileno puede tener mayor relevancia en el proceso.

### Vida en florero

Al inicio del estudio, los tallos presentaron en promedio 26 estructuras florales, de las cuales entre 37 y 48% eran botones florales. La proporción de flores marchitas por inflorescencia durante los primeros

delayed flexure of *A. majus* during 10 h. In a similar way, Philosoph-Hadas *et al.* (1996) and Smalle and Van Der Straeten (1997) showed that the application of ethylene antagonists decreased the geotropic reaction of floral stems of *Antirrhinum*. Harrison (2006) suggested that inflorescences of *Antirrhinum* required ethylene gradient to produce differential growth causing flexure, and it had a high participation to those recently known. Respect to relation of these phytohormones action, Edelman *et al.* (2005) showed relevance of auxins and ethylene on differential growth in roots and coleoptiles of corn and rye, and they suggested that although AIA redistribution regulates the geotropic response, the ethylene role possible has a high relevance in process.

### Flower-vase life

At the beginning of the study, stems showed 26 floral structures in average, between 37 and 48% of them were floral buds. The proportion of wilt flowers by inflorescence during the first five evaluation days reached 15% in control and in AOA treatments (alone and TIBA-combined). In contrast, at the same time, TIBA treatment without mixing had a significant higher proportion (25%;  $P \leq 0.05$ ) of wilt flowers by inflorescence. Nevertheless, 10 d after beginning of the essay, the AOA treatment showed less than 30% of wilt flowers by inflorescence, while the two TIBA treatments (without mixing and AOA-mixed) and control reached values lightly superior to 30%. Thus, the flower-vase life was kept without significant change ( $P \leq 0.05$ ) with the AOA application,

cinco días de evaluación alcanzó en promedio 15% en el testigo y en los tratamientos con AOA (sólo y combinado con TIBA). En contraste, en el mismo tiempo el tratamiento con TIBA sin mezclar, tuvo una proporción significativamente mayor (25%;  $P \leq 0,05$ ) de flores marchitas por inflorescencia. Sin embargo, 10 d después del inicio del ensayo, el tratamiento con AOA 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%. Así, la vida en florero se mantuvo sin cambio significativo ( $P \leq 0,05$ ) con la aplicación de AOA, TIBA y su combinación, respecto al testigo. Debe destacarse que la vida media en poscosecha (vida en florero) en los cuatro tratamientos fue poco mayor de 10 d, evaluada a partir de la compra.

### **Índice de daño en las flores**

Con la finalidad de conocer los cambios en la funcionalidad e integridad de las membranas celulares de los tejidos florales de *A. majus* al final de la vida en florero, y por el efecto del AOA y TIBA, se cuantificó el índice de daño (Prášil y Zámečník, 1998). Ese valor se basa en la hipótesis de que el incremento de la cantidad de electrolitos liberados por los tejidos al medio es directamente proporcional al daño ocurrido en las membranas de los tejidos estresados, respecto a los no dañados. En el presente estudio se evaluaron las flores en la base y el ápice de las inflorescencias, al final de la vida en florero, debido a que al finalizar el ensayo se observó entre las unidades

TIBA and its combination, respect to control. It has to be detached that post harvest medium life (flower-vase life) in four treatments was superior to 10 d, evaluated from buying.

### **Index of flowers damage**

With the purpose of knowing changes in functionality and integrity of cellular membranes of floral stems of *A. majus* at the end of flower-vase life, and by the effect of AOA and TIBA, the index of damage was quantified (Prášil and Zámečník, 1998). The value is based on hypothesis of the increase of electrolytes quantity released by tissues to media is directly proportional to damage occurred in membranes of stressed tissues, respect to damaged ones. Flowers in base and inflorescence apex were evaluated in this study, at the end of flower-vase life, because at the end of the essay, an acropetalum gradient of floral senescence was observed between the experimental units, with those less wilt flowers in base of inflorescence, in opposition to those of apex, which in some treatments were totally wilt (not showed results).

The index of damage in flowers located on inflorescences apex of four treatments, at the end of flower-vase life, varied between 75 and 90%, without significant differences ( $P \geq 0.05$ ) among them. In contrast to those flowers from base of the same inflorescence showed indexes of damage that fluctuated between 13 and 32%. Treatments with AOA and TIBA compounds had index of damage (17% and 13%, respectively) statistically similar among them and to control (13%). In this group of treatments, only related

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 completamente marchitas (resultados no mostrados).

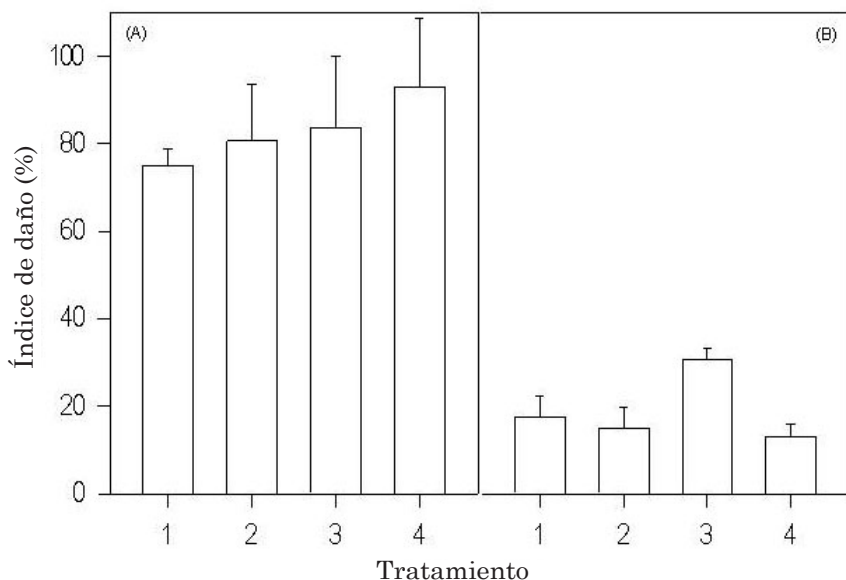
El índice de daño de las flores localizadas en el ápice de las inflorescencias de los cuatro tratamientos, al final de la vida en florero, fluctuó entre 75 y 90%, sin diferencias significativas ( $P \geq 0,05$ ) entre ellos. En contraste con esas flores, las de la base de las mismas inflorescencias mostraron índices de daño que fluctuaron entre 13 y 32%. Los tratamientos con los compuestos AOA y TIBA tuvieron índice de daño (17% y 13%, respectivamente) estadísticamente similar entre sí y al del testigo (13%). En este grupo de tratamientos, únicamente el correspondiente a la mezcla AOA+TIBA generó índice de daño significativamente ( $P \leq 0,05$ ) mayor (32%) que el testigo (13%) en las flores de la base de las inflorescencias (figura 4). Al respecto, Verlinden (2006) señaló que las disminuciones de la fluidez de las membranas condujeron a su disfunción y aceleró la liberación no selectiva de iones, con lo que la senescencia concluye con la muerte celular y de los tejidos.

En el presente estudio se demostraron, mediante el cálculo del índice de daño de las flores, las alteraciones fisiológicas relacionadas con la pérdida de funcionalidad de las membranas celulares de los tejidos florales de *A. majus*. Al final de la vida en florero, se confirmó la presencia de un gradiente de marchitamiento mayor en las flores apicales y menor en la

to the AOA+TIBA mixing caused index of damage significant ( $P \leq 0.05$ ) higher (32%) than control (13%) in flowers of inflorescences base (figure 4). Verlinden (2006) reported decreases of fluidity of membranes produced its malfunction and accelerated the no selective ions releasing, where senescence concludes with cellular and tissues death.

Through the estimation of damage index of flowers, in this study the physiological alterations related to the lost of functionality in cellular membranes of floral tissues of *A. majus* were proved. At the end of flower-vase life, the presence of a wilting gradient superior in apex flowers and inferior on the base on inflorescences was confirmed. Also, it was demonstrated that functionality and perhaps the integrity of cellular membranes of floral tissues in the apex of inflorescence, on four treatments, had been totally damaged after 10 d; whereas flowers of inflorescence base would remain intact, at the same time.

Besides, only the index of damage in TIBA treatment 80 mM was significant high than control (32% respect to 13%) in flowers of inflorescence base. In contrast with the inflorescence apex, it was proved that cellular membranes of flowers on the inflorescence base keep a high part of its functionality even after 10 d of flower-vase life. Although this permanency of its physiological functionality seems to be independent of its higher age, thus, at the beginning of the essay stems showed the higher number of flowers in anthesis on the inflorescence, and the floral buds that after opened were



**Figura 4.** Índice de daño en las membranas celulares de las flores de *Antirrhinum majus* L. cv. Potomac White Ivory localizadas en el ápice (A) y la base (B) de la inflorescencia, de los tallos florales (tallo vegetativo basal megablástico más escapo apical de la inflorescencia) tratados con ácido aminooxiacético (AOA) 1 mM, ácido 2,3,5-triyodobenzoico (TIBA) 80 mM y la mezcla de ambos ácidos (tratamientos 1, 2 y 3, respectivamente) y el testigo (tratamiento 4) al final de la vida en florero.

**Figure 4.** Damage index of cell membranes of *Antirrhinum majus* L. flowers, cv. Potomac White Ivory located in apex (A) and basement (B) of inflorescence, of floral stems (megablastic basal vegetative more apex scape of inflorescence) treated with amino oxyacetic acid (AOA) 1 mM, 2,3,5-triiodine benzoic (TIBA) acid 80 mM and mixing of both (treatments 1, 2 and 3, respectively) and control (treatment 4) at the end of life in flower vase.

base de las inflorescencias. Se demostró que la funcionalidad y quizá la integridad de las membranas celulares de los tejidos florales en el ápice de la inflorescencia, en los cuatro tratamientos, se había dañado totalmente después de 10 d; mientras las de las

placed on apex, which could be explained by the result of low in auxins endogenous concentration in the maturity of reproducers organs; however, this effect have been observed in fruits (Yuan *et al.*, 2003). The TIBA is known like an inhibitor

flores de la base de la inflorescencia permanecían prácticamente sin daño, en el mismo periodo.

Además, únicamente el índice de daño del tratamiento con TIBA 80 mM fue significativamente mayor que el del testigo (32% respecto a 13%) en las flores de la base de la inflorescencia. Se demostró que, en contraste con el ápice de la inflorescencia, las membranas celulares de las flores en la base de la inflorescencia mantuvieron gran parte de su funcionalidad aún después de 10 d de vida en el florero. Aunque esta permanencia de su funcionalidad fisiológica parece independiente de su mayor edad, pues, al inicio del ensayo los tallos presentaban el mayor número de flores en anthesis en la base de la inflorescencia, y en el ápice se localizaban los botones florales que abrieron después, podría tener explicación en el resultado de la concentración endógena baja de auxinas en la madurez de los órganos reproductores; no obstante, este efecto ha sido observado en frutos (Yuan *et al.*, 2003). El TIBA es conocido como un inhibidor del transporte y salida de auxinas (Laskowski *et al.*, 2008), entre las funciones de las auxinas está la elongación celular, el crecimiento y desarrollo vegetal, y además son sintetizadas en el ápice del tallo (Taiz y Ziger, 2006), en la inflorescencia la mayor parte de las flores del ápice estaban en desarrollo (botón floral) al momento del inicio del experimento; por lo que parece que el TIBA afectó parcialmente su desarrollo y senescieron prematuramente, en comparación con las flores de la base, que estaban completamente desarrolladas al iniciar el estudio.

of transport and auxins output (Laskowski *et al.*, 2008), cellular elongation is between the auxins function, growth and vegetal development, and also they are synthesized on the stem apex (Taiz and Ziger, 2006), on inflorescence, the higher part of flowers from apex were in development (floral bud) at the moment of beginning the experiment; thus apparently, TIBA affected its development in a partial way and they early senesced, in comparison to those totally developed flowers of base, at the moment of beginning the essay.

#### **Humid biomass in relation to the flower-vase life**

The humid biomass of stems with inflorescence remain without any significant change ( $P \geq 0.05$ ) during the first four days of flower-vase life in all the treatments (figure 5 A). After four days in flowers-vase, the control and TIBA treatment began the accelerated lost of humid biomass and at seven days they had reached the maximum lost (30%) of its original biomass, and after that, they did not show any change. Treatments including AOA, alone and combined with TIBA, also began the lost of humid biomass after four days in flower-vase, even though the rate of loss was significant lower ( $P \leq 0.05$ ) than in control. At the end of flower-vase life (10 d) the proportion of humid biomass lost by these two treatments reached a significant similar value (25%) to control ( $P \geq 0.05$ ).

Besides of effects of AOA and TIBA in flexure of inflorescences was convenient to know its effect on post harvest quality of flowers. Total biomass of stems was considered like

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

La biomasa húmeda de los tallos con inflorescencia se mantuvo sin cambio significativo ( $P \geq 0,05$ ) durante los primeros cuatro días de la vida en florero en todos los tratamientos (figura 5 A). Después de cuatro días en los floreros, el testigo y el tratamiento con TIBA iniciaron la pérdida acelerada de biomasa húmeda y a los siete días habían alcanzado la máxima pérdida (30%) de su biomasa original, y después se mantuvieron sin cambio. Los tratamientos que incluyeron AOA, sólo y combinado con TIBA, también iniciaron la pérdida de biomasa húmeda después del cuarto día en los floreros, aunque la tasa de pérdida fue significativamente menor ( $P \leq 0,05$ ) que en el testigo. Al final de la vida en florero (10 d) la proporción de biomasa húmeda perdida por estos dos tratamientos alcanzó un valor significativamente similar (25%) al testigo ( $P \geq 0,05$ ).

Además de los efectos del AOA y TIBA en la flexión de las inflorescencias era conveniente conocer su efecto en la calidad postcosecha de las flores. La biomasa total de los tallos fue considerada como parámetro cuantitativo de esa calidad postcosecha, ya se relacionó con la evaluación visual de deshidratación y marchitamiento de las inflorescencias. Es posible que la senescencia acelerada de los tratamientos testigo y con TIBA esté relacionada con el etileno (Taiz y Zeiguer, 2006) y que los tratamientos que incluyeron AOA, inhibidor de la biosíntesis de esa hormona vegetal, desaceleraran el proceso de senescencia.

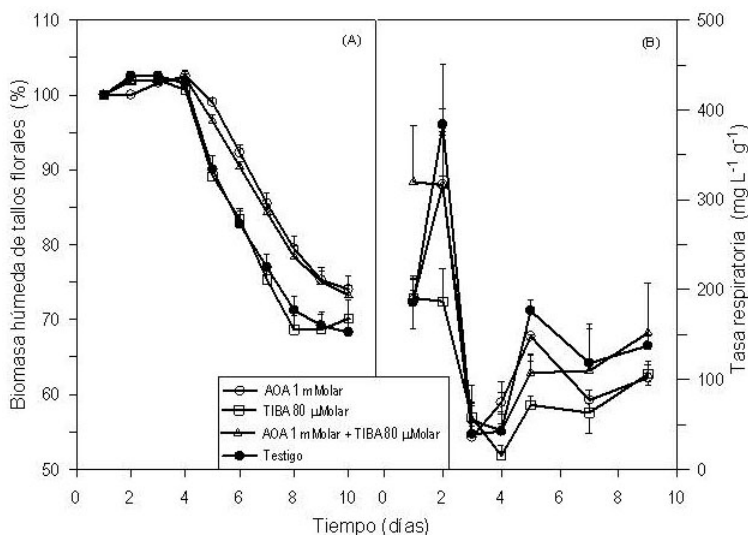
quantitative parameter of that post harvest quality since it was related to the visual evaluation of dehydration and wilting of inflorescences. It is possible that accelerated senescence of control treatments and TIBA is related to ethylene (Taiz and Zeiguer, 2006) and treatments including AOA, inhibitor of biosynthesis of this vegetal hormone, delay the senescence process.

### **Respiratory rate**

This rate widely varied during flower-vase life and without a dependent tendency of time or treatment (figure 5B). In general, individual and mixed AOA and TIBA treatments, and also control, showed tendencies and similar changes in respiratory rate during nine days of monitoring. TIBA 80  $\mu\text{M}$  eliminated the respiratory peak of two days (remained on 180  $\text{mg L}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ ), and mixed with AOA 1mM modified it, because from the first day its respiratory rate was already high (320  $\text{mg L}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ ). All the treatments agreed in the significant fall ( $P \leq 0,05$ ) of respiratory rate (between 27 and 80  $\text{mg L}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ ) at third day of the beginning of registration. The decreases varied in a significant way between treatments and they reached 53% of the original one (first day of evaluation) in treatment with AOA, and until 85% in treatment with the AOA+TIBA mixing. After this time, fluctuations of respiratory rate with patterns relatively similar between treatments were observed.

Between results obtained, the TIBA with AOA mixed treatment detached, because its respiratory rate was one of lower during 9d. Based on





**Figura 5.** Efecto de los ácidos aminooxiacético (AOA) y 2,3,5-triyodobenzoico (TIBA), solos y combinados, en (A) la biomasa húmeda y (B) la tasa respiratoria de tallos florales (tallo vegetativo basal megablástico más escapo apical de la inflorescencia), durante la vida en florero de *Antirrhinum majus* L. cv. Potomac White Ivory (n=10 para la biomasa y n=3 para la tasa respiratoria).

**Figure 5.** Effect of amino oxyacetic (AOA) and 2,3,5-triiodonine benzoic (TIBA) acids, alone and combined in (A) the humid biomass and (B) respiratory rate of floral stems (megablástico basal vegetative more apex scape of inflorescence), during life in flower vase of *Antirrhinum majus* L. cv. Potomac White Ivory (n=10 for biomass and n=3 for respiratory rate).

### Tasa respiratoria

La tasa respiratoria fluctuó ampliamente durante la vida en florero y sin una tendencia dependiente del tiempo o del tratamiento (figura 5 B). En general los tratamientos con AOA y TIBA individuales y mezclados, y el testigos mostraron tendencias y cambios similares en la tasa respiratoria durante los nueve días del monitoreo. El TIBA 80  $\mu\text{M}$  eliminó el pico respiratorio de los dos días (se mantuvo en  $180 \text{ mg L}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ ), y mezclado con AOA

results it is possible to detach that neither AOA nor TIBA seem to have an specific effect on respiratory rate of floral stems of *A. majus*.

Senescence, from flowers anthesis is a multi-physiological process that occurs in an accelerate way (Verlinden, 2006). This physiological process was observed on *A. majus* inflorescences (control, figures 4 and 5) and it was delayed in treatments including AOA. Between changes characterizing the

1mM lo modificó, pues desde el primer día su tasa respiratoria ya era elevada ( $320 \text{ mg L}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ ). Todos los tratamientos coincidieron en la caída significativa ( $P \leq 0,05$ ) de la tasa respiratoria (entre 27 y  $80 \text{ mg L}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ ) al tercer día del inicio del registro. Las disminuciones variaron significativamente entre los tratamientos y alcanzaron de 53% de la original (día uno de evaluación) en el tratamiento con AOA, y hasta 85% en el tratamiento con la mezcla AOA+TIBA. Después de ese tiempo, hubo fluctuaciones de la tasa respiratoria con patrones relativamente similares entre los tratamientos.

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 los 9 d. Con base en los resultados es posible señalar que ni el AOA ni el TIBA parecen tener un efecto específico en la tasa respiratoria de los tallos florales de *A. majus*.

La senescencia, a partir de la antesis, de las flores es un proceso multi-fisiológico que ocurre aceleradamente (Verlinden, 2006). Este proceso fisiológico fue observado en las inflorescencias de *A. majus* (testigo, figuras 4 y 5) y fue retardado en los tratamientos que incluyeron AOA. Entre los cambios que caracterizan la senescencia están el aumento de la respiración, la producción de etileno, la activación de enzimas catabólicas, la disminución de metabolitos (proteínas, polisacáridos y ácidos nucleicos) y la pérdida de las funciones de las membranas. Quizá uno de los eventos más trascendentales se relaciona

senescence, the increase on respiration, the ethylene production, the activation of catabolic enzymes, the decrease of metabolites (proteins, polysaccharides and nucleic acids) and lost of membranes function can be cited. Perhaps one of more important events is related to the level in which ethylene causes senescence of petals, and its movement strong endorse it or it is simply one of its manifestations (Verlinden, 2006). Effectively, the inflorescences showing higher respiratory rates were those of control; nevertheless, against expectation, the TIBA treatment (without mixing) showed the lower respiratory rates (figure 5B).

## Conclusions

Although auxins and ethylene seems to take part on geotropic reaction of stems of *A. majus* and flexure produced by this response was partially decreased with the application of inhibitor substances of ethylene biosynthesis (AOA) and those blocking the auxins action (TIBA), its effect was minimum in this study. Intrinsic factors of plant, like cultivar and level of inflorescence development and extrinsic, like time and place of cultivation, combined or independents, they probably altered the effects of inhibitors of flexure development. Forward researches can be suggested by our results, in relation to the evaluation of new concentrations of both inhibitors.

AOA and TIBA independently applied made decrease possible, even small, of flexure; meanwhile TIBA

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 una de sus manifestaciones (Verlinden, 2006). Efectivamente, las inflorescencias que presentaron tasas respiratorias mayores fueron las del testigo; sin embargo, en oposición de lo que podría esperarse el tratamiento con TIBA (sin mezclar) mostró las tasas respiratorias menores (figura 5 B).

## Conclusiones

Aunque las auxinas y el etileno parecen estar implicadas en la reacción geotrópica de los tallos de *A. majus* y la flexión producida por dicha respuesta fue disminuida parcialmente con la aplicación de sustancias inhibitoras de la biosíntesis de etileno (AOA) y aquellas que bloquearon la acción de las auxinas (TIBA), su efecto fue mínimo en el presente estudio. Factores intrínsecos a la planta, como cultivar y nivel de desarrollo de la inflorescencia, y extrínsecos, como época y sitio de cultivo, combinados o independientes, seguramente alteraron los efectos de los inhibidores del desarrollo de la flexión. Los resultados permiten hacer una recomendación para futuras investigaciones, se refiere a la evaluación de nuevas concentraciones de ambos inhibidores estudiados.

El AOA y el TIBA aplicados independientes lograron la disminución, aunque pequeña, de la flexión; en tanto que el TIBA favoreció la disminución de la calidad en la vida en florero de los tallos florales de *A. majus*, ocasionando el marchitamiento acele-

favoured decrease of quality of flower-vase life of floral stems of *A. majus*, causing the accelerated wilting of flowers and inflorescence dehydration. The negative alterations produced by TIBA were related to the accelerated senescence, reflected on damage of cellular membranes of flowers.

*End of english version*

---

rado de las flores y la deshidratación de la inflorescencia. Las alteraciones negativas producidas por el TIBA estuvieron relacionadas con la senescencia acelerada, que se reflejó en el daño de las membranas celulares de las flores.

## Literatura citada

- Berkovitz-Simantov, R., H. Friedman, S. Meir, A.H. Halevy y 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.
- Clifford, P.E. y E.L. Oaxlade. 1989. Ethylene production, georesponse and extension growth in Dandelion peduncles. *Can. J. Bot.* 67:1927-1929.
- Edelmann, H.G., A. Sabovljevic, G. Njio y U. Roth. 2005. The role of auxin and ethylene for gravitropic differential growth of coleoptiles and roots of rye and maize seedlings. *Adv. Res.* 36:1167-1174.
- Friedman, H., S. Meir, A. Halevy y S. Philosoph-Hadas. 2003a. Inhibition of the gravitropic bending response of flowering shoots by salicylic acid. *Plant Sci.* 165:905-911.

- Friedman, H., J.W. Vos, P.K. Hepler, S. Meir, A.H. Halevy y S. Philosoph-Hadas. 2003b. 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 y S. Philosoph-Hadas. 2005. Calcium antagonist inhibits bending and differential ethylene production of gravistimulated *Ornithogalum «Nova»* cut flower spikes. *Postharvest Biol. Technol.* 36:9-20.
- Harrison, M.A. 2006. The role of ethylene in the regulation of stem gravitropic curvature. pp:135-149. En: *Ethylene Actions in Plants*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Hunter, D.A., M. Yi, X. Xu y M. Reid. 2003. Role of ethylene in perianth senescence of daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*) «Dutch Masler». *Postharvest Biol. Technol.* 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.
- Laskowski, L.E., C. Monerri, A. García-Luis, J.L. Guardiola. 2008. Efecto de la aplicación de ácido indolacético e inhibidores de auxinas sobre el desarrollo inicial del fruto de *Citrus sinensis* (L). Osbeck cv. Salustiana. *Bioagro* 20:167-176.
- Philosoph-Hadas, S., S. Meir, I. Rosenberg y A. Halevy. 1996. Regulation of the gravitropic response and ethylene biosynthesis in graviestimulated snapdragon spikes by calcium chelators and ethylene inhibitors. *Plant Physiol.* 110:301-310.
- Philosoph-Hadas, S., H. Friedman, S. Meir, R. Berkovitz-SimanTov, I. Rosenberger, A.H. Haleg, P.B. Kaufman, P. Balk y E.J. Woltering. 2001. Gravitropism in cut flower stalks of Snapdragon. *COSPAR*. Elsevier Science Ltd. 27:921-932.
- Prášil, I. y J. Zámeňník. 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. *Environ. Exp. Bot.* 40:1-10.
- Salisbury, B.F. y W.C. Ross. 1994. *Fisiología Vegetal. Iberoamericana*. México D.F. 759 p.
- Sánchez-Urdaneta, A.B., C.B. Peña-Valdivia, J.R. Aguirre R., C. Trejo y 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.
- Smalle, J. y D. Van Der Straeten. 1997. Ethylene and vegetative development. *Physiologia Plantarum* 100:593-605.
- Taiz, L. y E. Zeiguer. 2006. *Fisiología Vegetal*. Universitat Jaume I. 1907 p.
- Verlinden, S. 2006. Flower senescence. pp. 150-177. En: Jordan, B.R. (Ed.). *The Molecular Biology and Biotechnology of Flowering*. 2nd ed. CABI Publishing.
- Woltering, E.J. 1991. Regulation of ethylene biosynthesis in gravistimulated *Kniphofia* (hybrid) flower stalks. *J. Plant Physiol.* 138:443-449.
- Yuan, R., W. Kender y J. Burns. 2003. Young fruit and auxin transport inhibitors affect the response of mature «Valencia» oranges to abscission materials via changing endogenous plant hormones. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 128: 302-308.