

29
2ej.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
"CUAUTITLAN"

IMPORTANCIA DE LA JUVENILIDAD EN LA PROPAGACION VEGETATIVA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
INGENIERO AGRICOLA
P R E S E N T A :
LORENZO CANDIDO MADUJANO HERNANDEZ

ASESORES

M. C. Ma. Magdalena Ofelia Grajales Muñiz
Biól. Elva Martínez Holguín



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

CONTENIDO

	Pag.
I. INTRODUCCION	1
II. OBJETIVOS	2
III. IMPORTANCIA DE LA JUVENILIDAD	3
3.1 JUVENILIDAD	3
3.1.1 Características Morfológicas	4
3.1.1.1 Características de la hoja	6
3.1.1.2 Filotaxia	8
3.1.1.3 Espinosidad	8
3.1.1.4 Hábito de Crecimiento	8
3.1.1.5 Otras	9
3.1.2 Características Anatómicas	10
3.1.3 Características Fisiológicas	15
3.2 DURACION DEL PERIODO JUVENIL	16
3.2.1 Influencia del Ambiente	20
3.2.2 Influencia de Factores Genéticos	22
3.2.3 Crecimiento	25
3.2.4 Influencia del Sistema Radicular en la Respuesta a Floración	28
3.2.4.1 Importancia de las Giberelinas	31
3.3 RELACIONES DE ALGUNOS PARAMETROS DEL VIGOR DE LA PLANTA CON EL PERIODO JUVENIL	33
3.3.1 Con Diámetro del Tronco (Vigor de la Planta)	33

	Pág.
3.3.2 Relación con la Altura de la Planta	34
3.3.3 Relación con la Herencia	35
3.4 FINALIZACION DEL PERIODO JUVENIL	36
3.5 REDUCCION DEL PERIODO JUVENIL	41
3.5.1 Acción del Ambiente Sobre la Reducción del Período Juvenil	43
3.5.1.1 Luz	43
3.5.1.2 Temperatura	45
3.5.1.3 Nutrientes	45
3.5.2 Otros Factores	46
3.5.3 Importancia del Uso de Patrones	48
3.5.4 Labores Culturales	49
3.5.5 Selección	51
3.5.6 Injertos	56
3.5.7 Reguladores del Crecimiento	61
3.5.7.1 Retardantes del Crecimiento	61
3.5.7.2 Giberelinas	65
3.5.7.3 Citocininas	74
3.5.7.4 Interacción Giberelinas-Acido Abscísico	79
IV. RELACION ENTRE PERIODO JUVENIL - PERIODO ADULTO	84
4.1 CRECIMIENTO DE LA PLANTA	88
4.1.1 Efectos del Fotoperíodo y de la Vernalización	89
4.1.1.1 Fotoperíodo	89

	Pág.
4.1.1.2 Vernalización	90
4.1.2 Importancia de la Hoja	95
4.1.2.1 Desarrollo de la Hoja	95
4.1.2.2 Fotosíntesis	96
4.1.3 Efecto de las Podas	101
4.2 DIFERENCIAS BIOQUÍMICAS	103
V. LA JUVENILIDAD Y LA PROPAGACION VEGETATIVA	109
5.1 ENRAIZAMIENTO DE ESTACAS	114
5.1.1 Factores de Enraizamiento	116
5.1.1.1 Tipo de Auxina	116
5.1.1.2 Época de Corte	120
5.1.1.3 Período de Crecimiento de la Estaca	122
5.1.1.4 Número de Hojas por Estaca	124
5.2 INJERTOS	125
5.3 MICROPROPAGACION	126
5.4 REVERSION A JUVENILIDAD	129
5.4.1 Efecto de los Reguladores del Crecimiento	131
VI. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	137
VII. BIBLIOGRAFIA	143

I. INTRODUCCION

La juvenilidad o período juvenil de las plantas, considerado como un período improductivo que se presenta inmediatamente después de la germinación hasta la aparición del brote floral, es de suma importancia tanto para el fruticultor, como para el propagador de plantas, ya que representa un punto clave según los intereses de cada uno de ellos; para el fruticultor, lo más importante es reducir este período para alcanzar más rápidamente la floración y así obtener el punto óptimo de producción; para el propagador, lo más importante es mantenerlo o prolongarlo permitiéndole seguir propagando el mismo material que ha seleccionado en vista de que presenta ciertas características deseables. No obstante, los intereses de ambos convergen en el mismo eje central: el problema de la juvenilidad.

Las investigaciones realizadas hasta ahora con el fin de conocer y entender el período juvenil de las plantas desde un punto de vista bioquímico, fisiológico, anatómico y nutricional, entre otros, solamente han permitido confirmar la imperante necesidad de un conocimiento aún más profundo de esta etapa fenológica del ciclo biológico de la planta.

En nuestro país la información respecto al tema se concentra en los centros de enseñanza e investigación, y su difusión hacia el propagador y el fruticultor es muy escasa. Por esta razón la realización del presente trabajo estuvo relacionada con la necesidad de dar a conocer algunos aspectos que puedan ser aplicados en la propagación o la producción de frutales.

II. OBJETIVOS

Con el presente trabajo se pretende:

1. Analizar la importancia del periodo juvenil en la propagación vegetativa.
2. Señalar las ventajas que tiene la reproducción asexual de las plantas, - enfatizando aquellas relacionadas con una reducción de la fase de crecimiento dentro de su ciclo normal, ya que se refleja en una floración y por consiguiente una producción más temprana.
3. Establecer un panorama más amplio sobre los métodos de reducción y alargamiento del periodo juvenil que hasta la fecha han sido reportados por un gran número de investigadores.

III. IMPORTANCIA DE LA JUVENILIDAD

3.1 JUVENILIDAD

Durante el desarrollo de las plantas propagadas sexualmente se presenta una etapa de crecimiento vigoroso llamada "juvenilidad" o período juvenil, el que ocurre antes de alcanzar su madurez y ser reproductivas. El "período juvenil" puede definirse como aquel que se presenta entre la germinación de la semilla y el inicio de la floración (5, 60, 35).

Cabe señalar que esta definición no considera el tiempo que pasa desde la inducción de la germinación en la semilla hasta que aparecen resultados visibles de la misma, así como el que se requiere para la inducción de la floración y que conduce a la aparición del primer botón floral.

La mayoría de las plantas leñosas, después de la germinación de la semilla pasan directamente a la fase juvenil, caracterizada por un rápido crecimiento vegetativo y al igual que las herbáceas, presentan cambios característicos, bioquímicos, fisiológicos y morfológicos, a lo largo de su ciclo de vida, pudiéndose distinguir dos fases: juvenil y adulta.

El estudio detallado de las fases juvenil y adulta del ciclo de vida de plantas leñosas perennes, y los mecanismos de control de la expresión de caracteres juveniles se ha hecho en muy pocas especies (39), pudiéndose citar el realizado por Natividade (43) quien distinguió las dos fases de -

crecimiento en olivo, principalmente por las características de la hoja: - las hojas juveniles son más pequeñas, de formas elípticas, ovaladas, u ovadas, con el envés de color verde, mientras que las hojas adultas son más grandes, elongadas, lanceoladas, con el envés de color plateado.

3.1.1 Características Morfológicas

Las características morfológicas que pueden facilitar la distinción entre la fase juvenil y la adulta son, entre otras: cambios en filotaxia, presencia o ausencia de espinas, diferente forma de la hoja, cambio en la capacidad de enraizamiento y retención de la hoja. Entre los caracteres morfológicos que son asociados con la juvenilidad y que se pierden o alteran en la madurez, son la presencia de espinas (Citrus), lobación de la hoja (algodón), o carencia de lobación (Philodendron), y el ángulo que forman las ramas con respecto al eje principal de la planta (como en el abeto). La respuesta geotrópica también varía con la fase de desarrollo en algunas plantas. En su fase juvenil de crecimiento Hedera helix comúnmente conocida como "hiedra", es rastrera enredadera y trepadora sólo con soporte, - - mientras que en la etapa madura su crecimiento es vertical (5, 33).

Se han hecho grandes esfuerzos en el estudio del fenómeno de la juvenilidad y una de las especies de mayor interés ha sido la "hiedra", esta planta -- presenta grandes diferencias entre la etapa juvenil y la adulta, tanto así que durante algún tiempo se consideraron como dos especies diferentes. Algunas de las diferencias morfológicas más distinguibles son:

<u>CARACTERISTICA:</u>	<u>JUVENIL:</u>	<u>ADULTO:</u>
Hábito de crecimiento	Plagiotrópico	Ortotrópico
Flores	Ausentes	Presentes
Filiotaxia	Hojas alternas	Espiral 2/5
Producción de hojas	1 hoja por semana	2 hojas por semana
Crecimiento de renuevos	Vigoroso	Débil
Forma de la hoja	Lobada	Entera
Producción de Antocianinas	Prominente	Leve o nada
Habilidad de enraizamiento	Buena	Débil
Rafces aéreas	Presentes	Ausentes

aunque también pueden presentarse características intermedias en renuevos que experimentan una transición de la fase juvenil a la adulta (56).

En otras plantas, como la vid, las formas juvenil y adulta son menos distintas que aquellas de Hedera helix; en vid, los renuevos producidos por estacas e injertos exhiben la morfología adulta; la filiotaxia es distinta y el tallo comprende nudos con hojas solitarias y nudos con una hoja y un zarcillo opuesto a la hoja.

La morfología de las hojas juveniles en vid difiere de aquellas de las -- adultas. En plantas juveniles la filiotaxia es en espiral (2/5), las hojas están dispuestas en el eje una relativa a la otra, a un ángulo de 135° y - no presenta zarcillos. Las inflorescencias nunca aparecen próximas al primer zarcillo formado, siendo la ausencia de éstos un indicador de la condición juvenil, o de falta de la floración (39).

3.1.1.1 Características de la Hoja

La forma de la hoja juvenil es común especialmente en especies de Hedera helix, Acacia, y Eucalyptus. En muchos robles y en el algodón se presenta lo inverso. El Eucalyptus melanoxydon tiene las hojas juveniles compuestas y filodios adultos (semejantes a peciolos de hojas).

En palma (Caryota mitis) hay una secuencia heteroblástica de la forma de la hoja: las primeras hojas son bifidas con un corte progresivo del tallo en las hojas más viejas; las hojas juveniles son poco pinadas, aumentando progresivamente el número de pares pinados en las hojas sucesivamente grandes; en la transición a la condición bipinada adulta, lo pinado exhibe aumento en el grado de disección entre pínulas (17).

En Marsilea las plantas jóvenes pasan por una etapa juvenil durante la que producen hojas unifoliadas, bifoliadas, trifoliadas y cuadrifoliadas sumergidas y finalmente las hojas flotantes características de este género (58).

En nogal pecanero, las hojas formadas en la primera estación de crecimiento son simples y enteras (sin folíolos). El renuevo de la primera estación de crecimiento es pequeño con diminutos brotes en las axilas de las hojas simples. La hoja típica compuesta por aproximadamente 11 a 17 folíolos, por lo regular no aparece hasta la segunda estación de crecimiento (75).

Los caracteres más persistentes de las hojas de nogal pecanero son: pronunciada pubescencia, principalmente a lo largo de la superficie inferior de la hoja (envés), tallo y venas principales, y coloración rojiza en hojas jóvenes y renuevos en primavera. Estas características también se dan en plantas jóvenes de manzano (75). La coloración rojiza persiste hasta que los renuevos alcanzan cierta dimensión, y sólo se da en una zona cercana a la corona (unión del renuevo con la raíz) de la planta. Bajo condiciones normales los renuevos más alejados de esta zona son capaces de florecer.

Romberg (75) notó que la pubescencia de la hoja y la coloración roja son menos pronunciados en el primer año de crecimiento, y son más intensas en el tercero. Creyó que la pubescencia era el mejor indicador de la juventud.

Las hojas maduras de nogal pecanero tienen un lustre liso brillante comparadas con el deslustre que aparece en las hojas juveniles más grandes (75).

En Juniperus horizontalis un muestreo de poblaciones indicó que las hojas juveniles de esta especie no son regulares en su aparición como en otras especies de Juniperus de la sección sabina. Las hojas juveniles en Juniperus son formadas a partir del primero de los cotiledones incluso hasta que la planta tiene una talla de algunos metros de altura. La característica de extremos afilados de la hoja acicular juvenil quizá sea una forma de resistencia al ramoneo mientras la planta es pequeña. Las plantas de Juniperus sabina maduro, por lo general sólo producen escamas parecidas a hojas,

excepto en las puntas de crecimiento donde se establecen las hojas juveniles (1).

3.1.1.2 Filotaxia

Algunas plantas tienen diferente disposición de las hojas (filotaxia) en las porciones juveniles y adultas de la planta. Por ejemplo las hojas juveniles de Eucalyptus son opuestas, mientras que las hojas adultas son al ternas (75).

3.1.1.3 Espinosidad

Algunas plantas exhiben espinas juveniles que pueden persistir incluso en la fase adulta. Los propagadores de cítricos vencen la espinosidad seleccionando brotes leñosos de los renuevos más grandes y más lejanos de la corona de la planta donde las espinas son menos vigorosas o están ausentes - debido a la disminución de los efectos juveniles (75).

3.1.1.4 Hábito de crecimiento

Muchos árboles muestran algunas expresiones morfológicas distintivas de juvenilidad como son algún hábito característico de crecimiento, forma o estructura. Algunas plantas, llamadas heteroblásticas, son diferentes en las fases juvenil y adulta, pues presentan un brusco cambio cuando pasan a la fase adulta. Hedera helix, es un ejemplo típico de crecimiento hete

roblástico. En la fase juvenil es una enredadera trepadora con hojas de forma palmeada (lobada); mientras que en la fase adulta es un arbusto vertical con hojas enteras (no lobadas) (75).

3.1.1.5 Otros

Los árboles juveniles muestran ramificaciones de varios renuevos, y ángulos de bifurcación angosta en los primeros años (como en nogal pecanero y manzano). Debido a la fuerte dominancia apical (terminal) el crecimiento se presenta en pocos brotes y en ocasiones sólo en uno.

En la porción juvenil del nogal pecanero, aparecen más capas de peridermis en la corteza que en la parte adulta del árbol. La corteza seca en la zona juvenil es retenida más tenazmente, desprendiéndose con menos facilidad que en la zona adulta. Los tipos de corteza son distintos: si el portainjerto fue una planta juvenil, la corteza bajo la unión del injerto es juvenil; si fue una planta en fase adulta la corteza arriba de la unión del injerto, es adulta. La línea de demarcación en la unión es aguda: la corteza juvenil es áspera en el portainjerto y más lisa en la parte brotada. - Conforme se recorre en altura el árbol, la corteza es más vieja y se desprende en grandes secciones mientras que la del portainjerto es retenida con mayor tenacidad.

En los árboles hay una transición gradual de corteza juvenil a corteza madura. La corteza juvenil en nogal pecanero (la más cercana al suelo) pro-

porciona gran protección contra: heladas, fuego, roedores y daños mecánicos (75).

Otro aspecto funcional de la juvenilidad parece ser la protección contra el ramoneo. Las hojas juveniles y renuevos debido a su dureza pueden ser menos atractivos y comestibles.

3.1.2 Características Anatómicas

En Hedera helix, se observó que los ápices adultos tienen plastocrón * -- más corto que los juveniles, indicado esto por la aparición de un pequeño primordio foliar. Se demostró que la diferencia de tamaños de los ápices en las dos fases de crecimiento es mínima. Ambos ápices presentan cúpulas leves con centros más o menos planos.

El primordio foliar aparece con más frecuencia en los límites laterales superiores de la cúpula apical, que en la base, contribuyendo así a una configuración plana.

Se reporta que el área del ápice juvenil aumenta casi 12 veces durante un plastocrón, mientras que en el adulto lo hace alrededor de siete. Estos cambios en el ápice juvenil pueden estar relacionados con la mayor duración del plastocron juvenil (2 veces la del adulto), y con el hecho de -

* Tiempo que transcurre entre la aparición de una rama y otra.

que el primordio foliar del ápice juvenil incorpora una proporción relativamente más grande del meristema principal que el primordio foliar del -- ápice adulto.

Los dos ápices por lo general tienen dos capas tunicales, raramente se -- presenta una tercera en ápices adultos. El área de la célula apical es -- relativamente más grande (1/3) en plantas juveniles que en adultas. El -- ápice de la planta juvenil es más pequeño pero tiene células más grandes. Bajo el ápice, las células de las plantas juveniles se elongan más y son más anchas que las células similares de plantas adultas, excepto inmediatamente debajo del ápice adulto, en donde las células son más grandes y -- anchas que en el juvenil, quizá porque las células de la planta maduran -- más pronto (56).

En la madurez las células corticales de la planta juvenil tienen el doble de longitud que aquellas de renuevos adultos. Los entrenudos de la planta juvenil también son más grandes, indicando más divisiones celulares.

Ambas formas: juvenil y adulta de Hedera helix son diferentes en la disposición del tejido y dimensiones celulares. Los paquetes vasculares de tallos adultos son de tamaño uniforme y forman un cilindro apretado con pocos rayos de células de parénquima separando cada paquete. En los renuevos juveniles la distribución y tamaño del paquete es más variable y los vasos de protoxilema parecen estar agrupados.

El tamaño de la célula es también más grande en el tejido juvenil. Los conductos de secreción se encuentran con más frecuencia en tejidos adultos y el desarrollo de la fibra perivascular puede ser poco más extenso que en el tejido juvenil. Sin embargo, aparentemente el desarrollo en el adulto es más lento.

A cierta etapa de crecimiento, mientras que en los renuevos juveniles las fibras son paredes gruesas y maduras, en el adulto el citoplasma aún puede establecerse en células de la médula exterior y en el protoxilema adyacente al parénquima en el tejido juvenil en esta misma etapa. El desarrollo del tejido adulto en etapas más avanzadas, puede compararse con el desarrollo de las primeras etapas del tejido juvenil, esto es debido a que el tejido adulto se desarrolla más rápido y produce el doble de nudos que el tejido juvenil, por lo que parece indicar que la edad cronológica (y no anatómica) determina el tipo de esclerificación.

Puede decirse que el desarrollo anatómico puede correlacionar con diferencias morfológicas totales entre las dos formas, juvenil y adulta de Hedera helix. El ápice en la planta juvenil, más tarde tiene todas las propiedades de un ápice más activo: células pequeñas, manchas más intensas, y más rápida producción de hoja.

Puesto que el "plastocron" de la planta adulta tarda la mitad de la duración del juvenil, el aumento en número de células en el ápice adulto es - mucho mayor y más rápido que en el ápice juvenil. Aunque la división ce-

lular bajo el ápice continúa por un período más largo. En el período de máxima división celular en la planta juvenil, las células más grandes originan entrenudos más largos, los cuales son característicos de esta forma (56).

El cambio en filotaxia de espiral apretado en las plantas adultas a alterado más ensanchado en plantas juveniles, puede estar en función de la longitud de los entrenudos en esta última.

Se sabe que los renuevos de crecimiento vigoroso tienen una región meristemática prolongada y células más grandes. Hartig (56) describió extensiones semejantes de regiones de división celular para varias especies de dicotiledóneas herbáceas y leñosas. Bindloss (56) demostró esto en una comparación de tomates enanos y normales. En los tomates normales, la zona de división celular se extendió 1500 mm. más abajo en el tallo que en el renuevo enano. Sin embargo no observó diferencia en el tamaño final de la célula en los dos tipos de plantas de tomate, aunque las células de los enanos se elongaron más rápido. Otros trabajos han demostrado que en varias especies la extensión de la zona de división celular en la región subapical del renuevo es un fenómeno inducido por ácido giberélico. Goodin (56) supuso que la producción de fibra perivasculare en el tallo adulto puede explicar el hábito de crecimiento erecto en Hedera helix. Las diferencias en filotaxia, forma de la hoja y crecimiento de renuevos observados en las formas juvenil y adulta, pueden atribuirse a diferencias en la actividad de las regiones apical y subapical de los meristemas.

El estudio anatómico de Stein & Fosket (50) ha demostrado que el área del renuevo apical de la forma madura de Hedera helix, es dos veces más grande que aquella de la juvenil y que la división celular en el meristemo -- subapical es mucho más extensa en el juvenil.

Existen trabajos en vid y Citrus que revelan que las hojas de las plantas juveniles y adultas difieren una de otra en que el área encerrada por venaciones llega a ser más pequeña con la edad, es decir, la proporción de tejido fibrovascular en las hojas aumenta con la edad de la planta proveniente de semilla (60).

Respecto a la anatomía del tallo juvenil de Ficus pumila se reporta que - la peridermis en los tallos juveniles está compuesta de pelo suberizado, felógeno y felodermis de 1 a 2 capas celulares. Las lenticelas de tipo - estructural presentadas por Malus y Persea se presentan con tejido complementario o de relleno, compuesto de células suberizadas. La corteza consiste de células de parénquima, de 1 a 3 capas celulares continuas de anillos de esclerénquima perivasculares (macroescleroides) al exterior y las -
 • fibras de floema al interior.

Los paquetes vasculares son colaterales y los rayos vasculares multiseriados. El floema consiste de los tubos de tamiz de células acompañantes, - parénquima y fibras.

En el tallo maduro de Ficus pumila la peridermis, corteza, floema, xilema y médula son similares en el tipo de células pero difieren en su número -

que es más grande que el de los tallos juveniles. El anillo de esclerénquima perivascular (macroescleroides) de la corteza tiene más capas de células que el juvenil (12).

3.1.3 Características Fisiológicas

El concepto fisiológico de juvenilidad postula que el meristemo apical, - aunque constantemente origina células nuevas, lleva a cabo un proceso de maduración, lo que hace suponer que están involucradas sustancias de crecimiento diferentes. Una hipótesis probable es que la juvenilidad es causada por la presencia de sustancias que emanan desde la semilla o desde el sistema radicular juvenil. Las causas del cambio en la actividad del meristemo apical (responsable al parecer de las características morfológicas y fisiológicas de una fase de crecimiento), se pueden agrupar en dos categorías más o menos distintas: A) una supone que la clase de estructuras producidas por el meristemo están determinadas por los materiales que llegan a éste del balance de la planta o por el efecto de cambios en el medio externo, el meristemo mismo no cambia durante la vida de la planta; éste no envejece; B) la otra hipótesis supone que la edad del meristemo cambia el carácter de éste durante la vida de la planta. Hay meristemos jóvenes y meristemos adultos o meristemos viejos. Aunque la actividad de cada uno es afectada por el ambiente interno y externo la respuesta varía porque el meristemo juvenil es diferente en carácter, comparado con el meristemo adulto (47).

En relación a lo que se reporta en la literatura, es importante aclarar los términos Meristemo y Zona de Crecimiento. Un meristemo es un tejido de división celular permanente y no cambia durante la vida de la planta; los meristemos no envejecen. Mientras que la zona de crecimiento incluye división celular, alargamiento o elongación celular, y diferenciación. Por lo tanto la segunda hipótesis reportada carece de validez alguna.

3.2 DURACION DEL PERIODO JUVENIL

El periodo juvenil varía de 1 a 2 meses para plantas anuales, de 1 a 2 -- años en ciertas especies arbustivas, de algunos cuantos años en frutales, de 30 a 40 años en ciertos árboles forestales y de cientos de años en bambú.

Los antecedentes genéticos y el ambiente influyen significativamente sobre la duración del periodo juvenil, y este último es una característica inherente en progenies de perennifolias leñosas, aunque al respecto no se han llevado a cabo estudios genéticos en cuanto a su duración (68, 69, - 79).

Un periodo juvenil tan largo impone serias restricciones sobre todo para el desarrollo de árboles frutales.

Se ha reportado que el periodo juvenil de especies de Poncirus y Citrus varía de 7 a 8 años (77). La floración anormal de las plantas de Citrus

muy juveniles, especialmente en toronja (Citrus paradisi), se da cuando la planta tiene de pocos meses a un año de edad y por lo regular en los meses de invierno y principios de primavera (Dic. - Mar.) en el eje principal de la planta nace una flor terminal simple; estas flores son frecuentemente anormales en estructura y raramente producen fruto, aunque -- ocasionalmente llega a madurar el fruto que contiene semillas. El crecimiento vegetativo después de la floración continúa en uno o más renuevos de los brotes axilares. Estas plantas normalmente no vuelven a florecer hasta que ha transcurrido su fase juvenil la cual puede prolongarse por muchos años (21).

Normalmente las plantas de Citrus florecen por primera vez entre los 5 y los 10 años de edad. Frost (21) menciona que se requieren por lo menos de 5 a 6 años desde la germinación de la semilla para la fructificación más temprana. E.M. Savage (21) estimó que el tiempo requerido para la -- floración de algunos árboles provenientes de semilla es el siguiente:

Tangerina	(<u>Citrus reticulata</u> , Blanco).	De 5 a 7 años
Naranja dulce	(<u>Citrus sinensis</u> , (L), Osbeck)	De 6 a 7 años
Toronja	(<u>Citrus paradisi</u> Macf.)	De 7 a 8 años
Tangelo	(<u>Citrus paradisi</u> X <u>Citrus reticulata</u>)	De 5 a 8 años

Son pocas las plantas, especialmente las de toronja y tangelo, que llegan a requerir períodos considerablemente más largos (21).

Entre otras plantas de las que se ha reportado la duración del período juvenil destacan:

Roble: Jost (21) señala el caso de un roble que florece normalmente por primera vez entre los 60 y 80 años de edad.

Hiedra (Hedera helix): Las plantas provenientes de semilla son juveniles y permanecen en esa condición por 10 años o más, hasta que se produce la forma adulta.

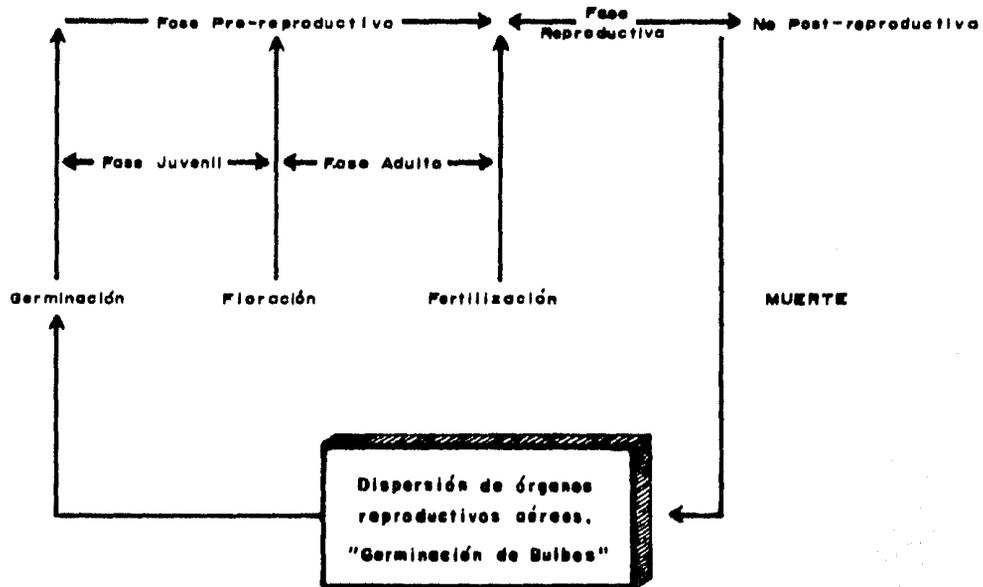
Rosal (Rosa sp.): De Vries (14) reportó para el híbrido "rosa-té" una duración del período juvenil de aproximadamente 27 días.

Nogal Pecanero (Juglans regia L.): Sparks & Payne (55) mencionan que la juvenilidad puede durar hasta 15 años. Wolstenholme et al (75) dicen que es dudoso que las plantas nativas de nogal pecanero que crecen en riberas bajas inicien su fructificación antes de los 10 años; asimismo Vines (75) establece que para los que crecen en el bosque, la edad mínima para la floración es de 20 años.

Vid (Vitis vinifera): La fase juvenil de la planta de vid es corta y durante ella se desarrollan los primeros 10-15 nudos del re-nuevo; los nudos producidos de ahí en adelante son zarcillos y potencialmente fructíferos (39).

Porro (Allium porrum): En algunas herbáceas bianuales también se ha destacado la importancia del período juvenil, Boscher (4) menciona que la fase juvenil del porro es determinante para la producción de energía. Resume su ciclo de desarrollo como se presenta en el esquema 1.

CICLO REPRODUCTIVO DE *Allium porrum* L. (Boscher, 1981).



"La duración de la fase juvenil puede ser variable."

ESQUEMA No. 1

Boscher (4) considerando la variabilidad de la duración de la fase juvenil del poro, menciona que se puede comparar la distribución reproductiva de un individuo en función de la duración de su fase juvenil: la energía de todos sus órganos reproductivos y de sus estructuras accesorias es significativamente más alta en individuos cuya fase juvenil dura de 12 a 24 meses, que en aquellos en los cuales es más corta (10 meses).

3.2.1 Influencia del Ambiente

Las condiciones ambientales (climáticas, edáficas y prácticas culturales) que promueven o restringen el crecimiento, tienden a acortar o alargar el período juvenil de las plantas. La floración en las Apomicticas* se asocia con un cierto tamaño, independientemente de si se alcanza más tarde o más temprano lo cual se verá influido por el ambiente (62).

Higazy (62) estudiando la fase juvenil de herbáceas en relación al efecto de "vernalización" o al fotoperíodo, concluyó que las plantas tienen que alcanzar un tamaño mínimo, con cierto número de hojas antes de que el tratamiento llegue a ser efectivo. La intensidad luminosa aparentemente fue el factor primario que limitó el crecimiento vegetativo, aunque también otros factores como la humedad y los nutrientes tienen influencia sobre -

* Reproducción sin fecundación (Partenogénesis).

el crecimiento y afectaron, en mayor o menor grado, la duración del período juvenil.

Visser (62) observó que el alto porcentaje de la primera floración de árboles, coincidía con un número relativamente grande de horas luz, pero esto no necesariamente significa que la luz, como tal, fue el factor determinante, sino sirve para ilustrar que el período juvenil está influenciado por los factores ambientales.

Parece que el efecto de cualquier factor ambiental en la duración del período juvenil depende del grado al cual limita o promueve el crecimiento.

En plantas propagadas por estaca se ha observado que la variabilidad del medio determina el grado de correlación entre vigor y período juvenil, y ésta dependerá del tamaño de la población y de las propiedades de la planta (66, 67).

El crecimiento del abedul (Betula verrucosa) en períodos ininterrumpidos de fotoperíodo largo, o manzanos silvestres (Malus hupehensis) en atmósfera enriquecida con CO₂ aceleran el crecimiento vegetativo y acortan el tiempo requerido para alcanzar la fase madura (33, 69).

El período juvenil de rosales desarrollados bajo diferentes temperaturas correlaciona positivamente con la altura de la planta y la aparición del botón floral; los períodos juveniles más cortos corresponden con pocos --

días a la primera floración, aunque la relación es menos próxima con renuevos más cortos a primera floración. La altura de la planta en relación a la aparición del primer botón floral, correlaciona positivamente con la longitud del renuevo en primera floración; sin embargo estas relaciones son poco afectadas por la temperatura (15).

3.2.2 Influencia de Factores Genéticos

La duración del período juvenil es controlado genéticamente y por lo tanto es heredado. Aunque hay variación considerable dentro de cualquier población de plantas, la duración promedio de la juvenilidad es característica de las especies.

Se ha demostrado que la herencia del período juvenil está determinada por la herencia de un número de factores que controlan el desarrollo de la planta (69, 76). Se ha observado floración precoz con un número de especies de pino. El abedúlo que normalmente florece después de 5 a 10 años, produce progenies con una fase juvenil de solo 2 años cuando se seleccionan padres precoces. Durante la generación de manzanos resistentes a la verrucosis, las especies de Malus usadas como fuente de resistencia, han transmitido también la característica de la fase juvenil corta, de modo que la generación con el tiempo lo ha reducido a menos de 3 años. Ciertos cultivares o selecciones de manzanos y perales también transmiten una fase juvenil corta a sus progenies. Spangelo et al (78) observó una aparente influencia citoplásmica en la duración de la fase juvenil en ciertas --

combinaciones de manzanos. Sin embargo Vondracek (78), encontró una influencia no citoplásmica en la duración de la fase juvenil.

Visser (78) encontró que la duración del período juvenil de una progenie - está directamente relacionado con la duración del período juvenil de los - padres; y además las plantas con un período vegetativo corto también tendrán un período juvenil corto. Las diferencias en crecimiento aparentemente permanecen a lo largo del período juvenil, y por ello pueden detectarse en cualquier intervalo de dicho período, no descartando la posibilidad de que se reflejen diferencias genéticas de suficiente confiabilidad que sirvan de base para una preselección efectiva. La alta correlación significa entre el grado de juvenilidad y la duración del período juvenil en plantas individuales o en grupos de progenies usadas por Visser (63) en su experimento, permite concluir que estos 2 parámetros están genéticamente relacionados.

Tydeman (61, 65) intentó la producción de variedades de manzano de floración tardía y confirmó que el tiempo de floración está relacionado al tiempo de "rompimiento del brote" el cual es heredado poligénicamente. Entre las relaciones genéticas que se dan, concluyó que la duración del período juvenil es claramente susceptible a la influencia por patrones enanizantes y varía marcadamente de planta a planta y de familia a familia. Visser - (63) observó que la duración del período juvenil en manzano de una progenie, está determinado cuantitativamente por la duración del período vegetativo de los padres.

El grado al cual se reduce o promueve el crecimiento, prolonga o acorta el periodo improductivo de plantas y variedades. En manzanos se ha demostrado que la duración promedio del periodo juvenil de una progenie de planta, está determinado genéticamente por la precocidad de los padres; por lo tanto las plantas florecen más temprano o más tarde dependiendo del tiempo -- que los padres tarden en ser reproductivos, concluyendo que la precocidad de una planta adulta depende de la duración de su periodo juvenil (63).

Es posible que las diferencias en el desarrollo prematuro de la planta, no afecten el desarrollo del brote, así como a la floración. Se ha demostrado que existen correlaciones significativas bastante altas entre la precocidad y la producción de plantas propagadas en la fase adulta y su periodo juvenil previo. Esto claramente señala un importante componente genético en la variabilidad del periodo juvenil. Además la proximidad de la relación inversa entre el periodo juvenil y el vigor, indica que la variación en el diámetro del tallo está también determinada genéticamente.

Visser & De Vries (67) observaron en manzanos y perales una relación similar en el tipo de floración e influencia del periodo juvenil el cual fue -- más largo cuando el precedente había sido más corto, los que se asocian -- con factores genéticos, indicado por la alta correlación significativa encontrada entre los diámetros de tallos de perales antes y después de la -- propagación, y por las correlaciones entre diámetros de tallos de perales injertados en 3 patrones.

Puede suponerse que el modo de herencia del período juvenil es enormemente aditivo en progenies de manzano y peral. Se ha observado que entre variedades varía considerablemente el período juvenil que transmiten a su progenie, es decir, varían en cuanto a la extensión de precocidad que transmiten. Se ha observado también que las variedades de manzano son más precoces que las variedades de peral en términos de período juvenil inducido a sus progenies (69).

Por otra parte varios autores mencionan que cada especie requiere de un tamaño mínimo para su floración. Se ha visto que en especies heterocigóticas este carácter es variable, principalmente dependiendo del número de hojas genéticamente determinado y modificaciones semejantes por el ambiente, por ejemplo en Rosales y probablemente en otras heterocigóticas, el número de hojas, longitud de entrenudo, número de pétalos, etc., sugieren una base multigénica debido al hecho de que pudieron ser observados varios períodos juveniles.

3.2.3 Crecimiento

Varios autores reportan que las características de la juvenilidad no solo son exhibidas por las plantas jóvenes sino también por los renuevos de la parte basal de árboles adultos de muchas especies (43).

Passecker (75) propuso el término "topófisis" para referirse al paso gradual de juvenilidad que se presenta en las plantas perennes en dirección -

ascendente, es decir, del área de la corona a la parte más madura (Esquema 2).

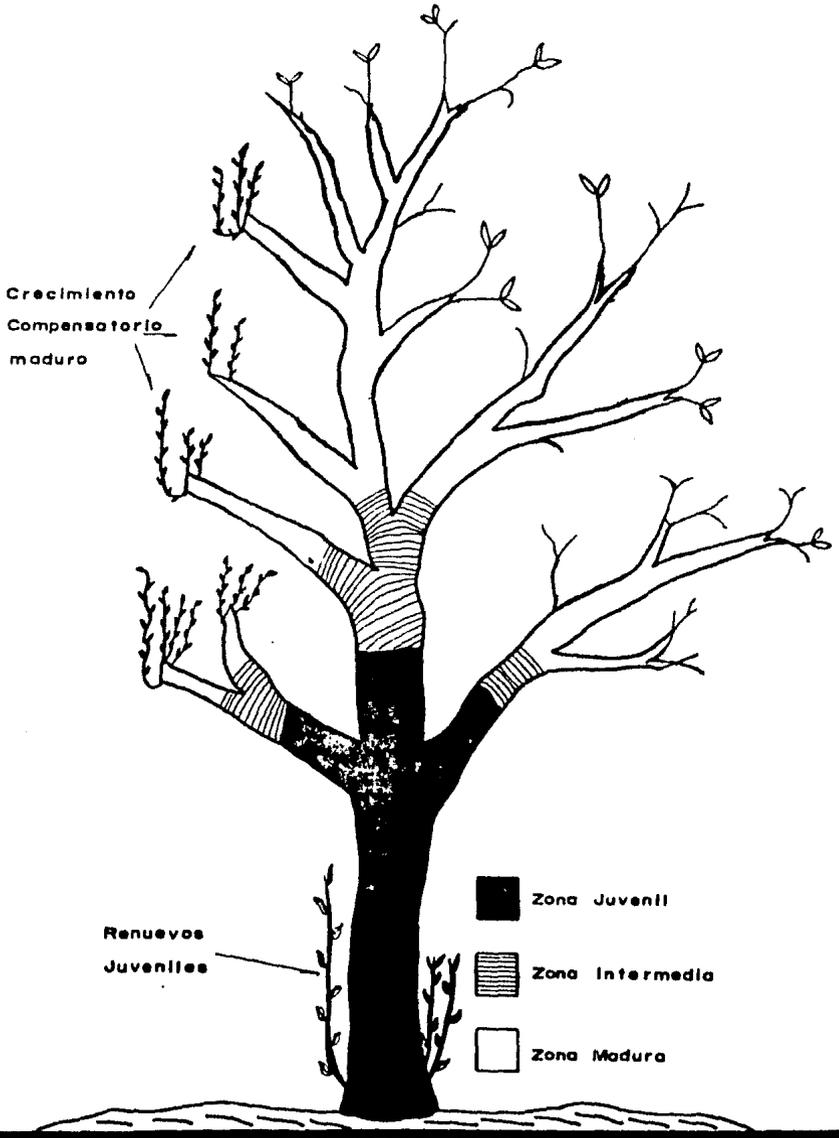
En un árbol con una altura determinada, el período juvenil se manifiesta - primeramente en la corona de la raíz, y a pesar de que estos tejidos que se están desarrollando son cronológicamente más viejos la mayoría son juveniles por estar en la porción de la planta más próxima a la transición del renuevo con la raíz. Los renuevos que aparecen como brotes en esta área - son morfológicamente más fuertes pero fisiológicamente juveniles.

Los efectos de topófisis en ocasiones se observan en los patrones de abscisión de hojas en plantas de Haya y Roble, durante el otoño. La parte juvenil más baja del árbol retiene sus hojas más grandes mucho mejor que la zona adulta.

La condición juvenil persiste en los brotes latentes de la base del árbol, puesto que se pueden obtener renuevos juveniles forzando el desarrollo de estos brotes, y en muchos casos de los renuevos adventicios que se desarrollan en las porciones maduras, sobre todo en árboles frutales, ya que éstos exhiben características juveniles (37, 50, 75).

El crecimiento juvenil se manifiesta en diferentes grados dependiendo de - la especie de planta. Por ejemplo en Citrus, no todas las partes del árbol pasan por la fase juvenil al mismo tiempo. Frost (21) observó que el tronco de una planta espinosa y la porción próxima de sus ramas principales re

"EFECTOS DE TOPOFISIS EN EL ARBOL".



ESQUEMA No. 2

tenfan por más tiempo la habilidad para producir renuevos espinosos. Por otro lado, los renuevos de las ramas superiores muestran una tendencia hacia la reducción progresiva en espinosidad y aumento en floración. El crecimiento de espinas y de grandes hojas estrechas son características normalmente asociadas con el crecimiento juvenil de la planta. Aunque la espinosidad excesiva se considera como un carácter juvenil, algunas espinas persisten indefinidamente en la mayoría de los cultivares. Por lo tanto, existe la posibilidad de que el aumento de espinosidad pueda simplemente ser debido al aumento en vigor de la planta causado por la aplicación exógena de algún regulador de crecimiento (21, 60).

Schwabe & Al-Doorf (53) señalan que en Ribes nigrum los brotes más bajos son intrínsecamente capaces de formar indicios de floración. La altura a la cual una planta mantiene condiciones juveniles varía con la especie de planta. Fisher (17) señala que el multinacimiento de palmas produce brotes laterales (chupones) en su etapa juvenil e inflorescencias de brotes laterales en su fase adulta.

3.2.4 Influencia del Sistema Radical en la Respuesta a Floración

Se ha señalado que los factores que favorecen el crecimiento rápido de la planta acortan el período juvenil a consecuencia de divisiones celulares rápidas que permiten en la planta aumentar la distancia entre renuevos del tallo y la raíz, sugiriendo que ésta última de alguna manera mantiene el período juvenil de las plantas. Se presenta una estrecha relación entre -

el período juvenil y la distancia alcanzada entre los renuevos del tallo - con respecto al sistema radicular. Se han estudiado los efectos de la raíz de Ribes nigrum demostrando que la proximidad de las raíces puede suprimir la inducción a la floración (53, 76).

Hay evidencias de que las giberelinas presentes en la raíz inhiben la floración en la mayoría de las plantas (excepto en algunas gimnospermas), y - que éstas exhiben un movimiento ascendente en la planta que es lento y limitado a ciertas distancias, por lo que es necesario una separación espacial entre renuevos y raíz para que la floración se pueda dar.

Una explicación de la transición del estado juvenil al maduro es que el - "factor juvenil" gradualmente llega a agotarse de tal forma que la planta carece o es suministrada en forma inefectiva conforme aumenta la distancia del ápice al sistema radicular (34, 75, 76).

Este efecto inhibitorio de la raíz ha sido demostrado al encontrar una sus tancia con actividad semejante a la de las giberelinas en relación a su mo vimiento ascendente lento y limitado a ciertas distancias. Ello ha permitido sugerir dos posibilidades: 1) que la raíz es una fuente de giberelinas que afecta la iniciación floral y que no está implicada tan sólo una - especie molecular sino más bien varias especies de giberelinas; y 2) que la raíz es sólo un almacén (o una demanda) de varias especies moleculares de giberelinas que son trasladadas vfa floema en forma de precursores producidas ya sea en las hojas o en la punta de la planta, y cuyo movimiento

acropétalo es lento y limitado. Esta última posibilidad está en armonía con la idea de que la producción de giberelinas ocurre en los cloroplastos de las células fosotintéticas (53).

En Hedera helix parece que la presencia de raíces adventicias próximas al --ápice del renuevo inhiben la floración, así lo demuestra el hecho de que las enredaderas postradas que producen raíces adventicias en los nudos permanecen siempre juveniles.

Al parecer, en el caso anterior, es posible que el efecto de las raíces pueda atribuirse a las giberelinas que aparentemente son suministradas por las mismas a los ápices del renuevo. Además el cambio de fase frecuentemente se da cuando la enredadera llega a estar libre de su soporte.

En cuanto a la importancia que la raíz local tiene con respecto al ápice del renuevo en el cambio de fase de Hedera helix, se reporta que la separación de estas dos regiones por crecimiento del renuevo provoca el cambio de fase juvenil hacia adulto (17, 20).

Fisher (17) concluyó que la localización de las raíces no puede ser de importancia en el desarrollo heteroblástico en palmas. Los datos obtenidos por Mullins et al (39) en cultivo de tejidos en vid, apoyan lo establecido en --cuanto a que la distancia entre raíces y el ápice del renuevo es un factor --que controla la expresión de los caracteres adultos o juveniles. Conforme --el ápice del renuevo llega a estar más remoto de las raíces como consecuencia

del crecimiento, se presentan cambios hormonales, en particular los niveles de giberelinas en los ápices parecen declinar conforme aumenta la distancia de las raíces.

En la planta la extensión del eje principal va concomitante con un aumento de la distancia entre la punta del renuevo y la raíz. Para vid, se reportó que los ápices de renuevo mantenidos en cultivo de tejidos crecían activamente cuando fueron conservados en las proximidades del sistema radicular y la morfología de las plantas adultas gradualmente retomó la forma juvenil. Cuando las plantas rejuvenecidas se transfirieron al invernadero y se cultivaron en forma normal, se reinstaló la separación espacial de las raíces y los ápices de los renuevos en crecimiento y la morfología adulta pronto apareció (39).

Mullins et al (39) reportaron que la morfología del renuevo en vid "Cabernet Sauvignon" fue modificada enormemente cuando se cambiaron las relaciones espaciales entre las raíces y el ápice del renuevo.

3.2.4.1 Importancia de las Giberelinas

Se ha establecido que los niveles altos de giberelinas endógenas pueden prevenir la floración (52), y que dichas hormonas presentes en los ápices de plantas leñosas juegan un papel importante en el mantenimiento de la juventud (50). Schwabe & Al-Doorf (53) realizaron bioensayos en Ribes nigrum y encontraron actividad semejante a la de las giberelinas en raíces de renue

vos juveniles y adultos, en cantidades significantes, observándose menor cantidad en los adultos y siendo mucho mayor en los renuevos juveniles.

La actividad parecida a la de las giberelinas puede estar confinada a las regiones más bajas, al menos en los renuevos más grandes. Por lo tanto se establece que dicha actividad puede detectarse solamente en raíces, y en los renuevos próximos a ellas (53).

Trabajos recientes han proporcionado evidencias de que el ácido Giberélico (GA_3) está presente en ápices de Hedera helix en altos niveles, comparado con otras giberelinas, y que los ápices juveniles contienen niveles más altos de giberelinas endógenas (principalmente GA_3) que los ápices adultos o maduros.

La aplicación exógena de giberelinas a las plantas puede causar diversos efectos según la especie de que se trate. Scurfield & Moore (60) trabajando con Eucalyptus melliodora observaron que con la aplicación de giberelinas, las hojas adquirieron su forma adulta. Pharis & Morf observaron que Ipomea caerulea retuvo la forma juvenil de hojas estrechas después de ser asperjadas con giberelinas.

Mientras que algunos reportes mencionan que las giberelinas influyen en la ontogenia de la planta, en Citrus la tendencia no es definitiva y por ello, la observación de la forma de hojas y espinas como respuesta al tratamiento de giberelinas no es una medida definitiva de juvenilidad (60). En Ribes

nigrum el ácido giberélico fue completamente efectivo previniendo la inducción a floración en fotoperíodo largo o corto y bajo diferentes formas de aplicación (53).

3.3 RELACIONES DE ALGUNOS PARAMETROS DEL VIGOR DE LA PLANTA CON EL PERIODO JUVENIL

3.3.1 Relación con el Diámetro del Tronco (Vigor de la Planta)

Visser (62) encontró una correlación negativa altamente significativa entre el período juvenil y el diámetro del tronco en manzanos y perales. Reportó el período juvenil más corto en árboles más gruesos sugiriendo que la correlación es establecida con su crecimiento cuantitativo. En injertos no se observa dicha relación debido a la influencia de la interacción vástago-patrón (62). Además, considerando la influencia del período juvenil en la producción de árboles del mismo diámetro, éste aumenta cuando el período juvenil es más corto (66). En manzano se ha observado una correlación negativa entre el período juvenil, diámetro y producción media por árbol, haciendo suponer que tanto la precocidad (expresada por el período juvenil), como la producción del árbol parecen depender del vigor.

En plantas injertadas parece que los patrones enanizantes tienen un efecto de promoción específico al principio de la floración; este efecto es cuantitativo y cualitativo, ya que el crecimiento vegetativo por sí mismo generalmente no promueve floración más rápida de plantas juveniles, sino que se observa un efecto contrario (62).

La relación inversa entre el vigor de la planta y el período juvenil ha sido observada en Manzano, Peral, Albaricoquero y Cerezo. Esta relación puede estar influenciada por el ambiente durante el período juvenil, que por lo general es más corto bajo condiciones favorables.

El vigor de la planta y la duración del período juvenil parecen ser esencialmente hereditarios, ya que el comportamiento de un clon probado es similar a aquel de la planta original con respecto a su crecimiento y precocidad, es decir, los árboles propagados son productivos más pronto cuando el período juvenil de la planta original fue corto (66).

En Peral y en Manzano, las plántulas que inicialmente son más gruesas tienden a ser generativas más pronto que algunas más delgadas o viceversa, plantas con período juvenil corto frecuentemente presentan tallos más gruesos que -- aquellas con período juvenil largo. El coeficiente de correlación entre el diámetro del tallo y el período juvenil de Manzano y Peral va disminuyendo -- con el tiempo, según las determinaciones hechas después de 3, 4, 5 y 6 años (68).

3.3.2 Relación con la Altura de la Planta

Existe una relación entre el tamaño de la planta y el período juvenil, y varía según la especie. De Vries (14) reporta que en "Rosa-Té" se presenta -- una relación entre altura y período juvenil similar a la establecida en manzano y peral, esto es, las plantas más grandes (y en frutales las más gruesas)

sas) tienen el período juvenil más corto. Sin embargo, cuando se midió la longitud de las plantas que presentaron primordios florales, las plantas más cortas tuvieron los períodos juveniles más cortos.

Ribes nigrum exhibe un tipo de crecimiento poco común en donde el período juvenil se presenta anualmente. En esta especie no puede inducirse la formación de botones florales en la axila de las hojas de los renuevos con menos de 15 nudos, aún en plantas maduras. De forma similar en Humulus lupulus la longitud del renuevo debe ser de 30 a 32 nudos antes de responder a la inducción de día corto para la floración. En ambos casos la planta madura es semejante a un arbusto, pero cada renuevo tiene que alcanzar esta condición se paradamente cada estación. Se piensa que esto está relacionado con la necesidad de crecer "más allá" de una cierta distancia debido a la influencia -- hormonal procedente de la raíz (giberelinas).

Zimmerman (80) señala que en perales, las plantas más pequeñas presentan el período juvenil más corto, pero en manzanos reporta una relación completamente negativa entre tamaño de la planta y la duración del período juvenil.

3.3.3 Relación con la Herencia

Los factores hereditarios contribuyen a la duración del período juvenil y -- pueden transmitirse por ambas formas de propagación.

En un experimento sobre "Precocidad y Productividad de Plantas Propagadas de

Manzano y Peral, Dependientes del Período Juvenil", Visser & De Vries (67) reportaron que el período juvenil para manzano varió entre 4 y 10 años; y -- para peral entre 7 y 12 años, y concluyeron que el efecto del período juve-- nil sobre la productividad disminuye con el tiempo.

Hay una relación hereditaria entre la duración del período juvenil y la pro-- ductividad inicial en los árboles propagados por injerto..

Zimmerman (79) encontró que el período juvenil medio varió considerablemente en las especies de Manzana apomictica, dependiendo de la paternidad de la -- progenie.

3.4 FINALIZACION DEL PERIODO JUVENIL

La juvenilidad está caracterizada por un crecimiento vigoroso y una gran do-- minancia apical, características que van disminuyendo gradualmente conforme el árbol aumenta en tamaño, enramaje y complejidad. Existen razones para -- creer que esto se debe al aumento en competencia entre los puntos de creci-- miento. Borchert (75) menciona que la mayoría de los cambios que acompañan a la maduración y envejecimiento de los árboles, son consecuencias naturales del aumento en su complejidad del crecimiento.

Con el aumento de divisiones celulares contínuas y del enramado, la influen-- cia juvenil es diluida de modo que se desarrolla una zona intermedia o de -- transición. Finalmente la parte más alta del renuevo gufa establece la capa

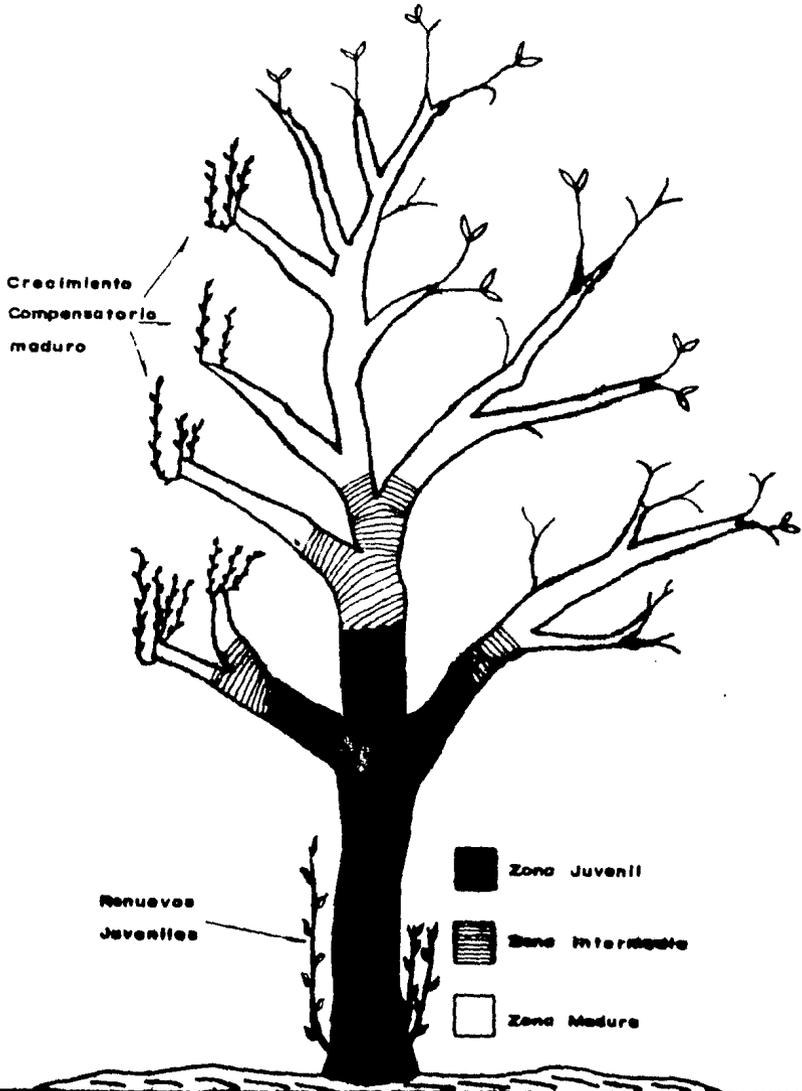
idad de floración. Las primeras flores del árbol se dan en las zonas periférica y superior, especialmente en renuevos de longitud y grosor favorables, con altas reservas alimenticias almacenadas (Esquema 3).

Regularmente se acepta que la floración indica el fin del período juvenil y que es el primer signo de la fase adulta. El fin del período juvenil y la primera aparición de flores pueden no coincidir y cuando no lo hacen, el período intermedio puede ser referido como de transición. No obstante, dicho período comúnmente es considerado como parte del período juvenil debido a que es posible identificar el fin del período juvenil sólo por la producción de flores. Por esta razón, la falta de floración de las plantas en el "período juvenil" puede ser indistinguible de aquella que resulta de otros factores, aún cuando el período juvenil haya finalizado (75, 78) (Esquema 4).

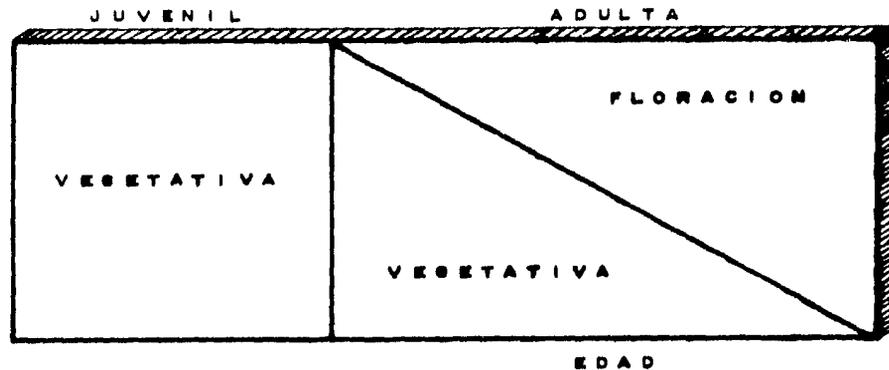
No es posible determinar el verdadero término de la fase juvenil, puesto que la edad a la cual comienza la floración depende de factores genéticos, culturales y ambientales, y las relaciones entre estos son complejas, de modo que todas ellas afectan directamente el tamaño de la planta y directa o indirectamente el inicio de la floración (78, 80).

La juvenilidad puede ser terminada experimentalmente mediante tratamientos físicos o químicos, aunque muchas especies no responden a estos tratamientos. Muchos árboles no pueden florecer a menos que se sometan a tratamientos tales como temperaturas frías de suficiente duración, fotoperíodo apropiado o reducción de la competencia (como en especies forestales).

PASO GRADUAL DE JUVENILIDAD (TOPOFISIS)



ESQUEMA No. 3



Dibujo utilizado por Zimmerman (1972) para ilustrar las fases juvenil y adulta de la planta.

Los rectángulos indican el porcentaje del árbol que es capaz de florecer.

ESQUEMA No. 4

Las plantas juveniles experimentan el proceso de maduración cuando son capaces de responder al estímulo de floración mediante procesos de inducción, en virtud de que su período juvenil ha terminado. Pero la verdadera planta juvenil por lo regular no florece ni con la exposición a las condiciones ambientales apropiadas (33, 62,75, 76).

La terminación de la juvenilidad puede explicarse como una madurez del punto de crecimiento. Esta puede ser el resultado de la dilución de alguna sustancia responsable de la condición juvenil. Se ha especulado que la terminación de la fase juvenil puede ser debido parcialmente a la acumulación de un nivel suficiente de auxinas en el meristemo apical, para que se pueda llevar a cabo la receptibilidad para la inducción a floración.

Algunas investigaciones mencionan que la inducción de la floración por ácido giberélico es un efecto permanente que se lleva a cabo por estimulación de la mitosis en el meristemo apical. Otros trabajos suponen que los cambios en los niveles de giberelinas juegan un papel importante en el cambio de fase. Parece que los niveles bajos de giberelinas endógenas promueven el cambio de la condición juvenil a la condición adulta; las células meristemáticas del ápice del renuevo adulto llegan a ser intrínsecamente diferentes en sus respuestas, de aquellas de ápices juveniles, como resultado del cambio de fase (20, 33, 78).

3.5 REDUCCION DEL PERIODO JUVENIL

Uno de los inconvenientes para los fruticultores es el largo periodo juvenil de las plantas, y éste puede ser acortado genéticamente o fisiológicamente escogiendo padres de productividad temprana, o proporcionando condiciones óptimas de crecimiento; sin embargo, los padres de producción tardía no siempre pueden evitarse, y aún si esto fuera posible, un número determinado de plantas de una progenie tendrían aún un periodo juvenil relativamente largo.

El periodo juvenil puede ser acortado considerablemente en el vivero controlando el ambiente bajo el cual se desarrollan las plantas e implementando varias prácticas culturales, ello permite mejorar en forma notable la producción frutícola (65, 66, 78). En el manzano el periodo juvenil se ha logrado acortar proporcionándole condiciones óptimas de crecimiento e injertándolo en un patrón precoz (63, 68).

El acortamiento del periodo juvenil se ha manejado considerando que las plantas necesitan experimentar un cierto número de ciclos de crecimiento y latencia antes de alcanzar la fase adulta. Potapenko (78) cultivó plantas de cerezo en macetas y encontró que sólo 1/4 de las plantas florecieron al inicio del cuarto periodo de crecimiento.

Existe una opinión contradictoria entre los diversos investigadores relacionada con la reducción del periodo juvenil, pues algunos opinan que esto no es posible por ningún medio, mientras que otros mencionan que puede ser redu

cido al promover el crecimiento vegetativo de la planta. Con tratamientos para mantener crecimiento continuo se indujo floración más rápida en plantas de Pinus taeda, Betula verrucosa, y en especies de Azalea. Al parecer, la floración temprana puede obtenerse cultivando los árboles y promoviendo su crecimiento hasta un cierto tamaño crítico y aplicando entonces tratamientos favorables para inducción de la floración, los cuales serán diferentes de acuerdo a la especie. Es decir, el camino más efectivo para reducir el período juvenil es cultivar las plantas de tal manera que alcancen un cierto tamaño tan rápido como sea posible (34, 48, 62).

Se ha reportado que en frambuesa los renuevos menores de 15 nudos no responden a tratamientos inductivos, y en manzanos el injerto de plantas en patrones enanizantes comúnmente lleva a una floración más temprana. El injerto de plantas en árboles productivos, el "anillamiento", el "marcaje", inversiones de corteza, poda de raíz, y aspersiones con retardantes de crecimiento, pueden estimular la floración temprana cuando se aplican a plantas más viejas, significando que estos métodos han sido efectivos durante el período de transición posterior al período juvenil (53, 78).

Se ha demostrado que en Pinus el período juvenil puede acortarse alargando el período de crecimiento de verano, y prolongando la latencia de invierno; mientras que en manzano no se ha encontrado ningún tratamiento que acorte el período juvenil. Sin embargo, se ha reportado que la duración del período juvenil en algunas especies, y principalmente en ésta, es una seria desventaja para los fruticultores, por lo que sería de gran utilidad su acortamiento (35, 61).

Existen dos opiniones en cuanto a la reducción del período juvenil del manzano: Tydeman (61) menciona que dicho período no puede ser reducido mediante podas, nutrición ni prácticas culturales; Visser (66) encontró que el período juvenil de manzanos puede ser considerablemente acortado por medios genéticos y técnicos, usando progenitores conocidos por transmitir un período juvenil corto o proporcionando condiciones óptimas de crecimiento, preselección por vigor en el vivero y desechando las plantas indeseables lo más pronto -- posible.

3.5.1 Acción del Ambiente sobre la Reducción del Período Juvenil

Los factores ambientales a menudo manipulados para controlar el crecimiento y que influyen también en la reducción del período juvenil son: luz (fotoperíodo e intensidad luminosa), temperatura, agua y nutrientes. La manipulación de alguno o algunos de estos factores ha servido para lograr que las -- plantas adquieran su tamaño crítico para la floración, y en otros casos para acelerar el crecimiento de la planta, aplicando posteriormente tratamientos específicos de inducción a floración (76, 78).

3.5.1.1 Luz

Zimmerman (76) cultivó en invernadero plantas de Malus hupehensis hasta una altura de 2.74 m. bajo condiciones de día largo y éstas florecieron 9.5 meses después de la siembra. En otro trabajo sobre Malus pumila se reportó -- que las plantas forzadas a crecer bajo condiciones de invernadero florecie-

ron en 16 meses. Furr et al (21) concluyeron que el género Citrus es indifere nte al fotoperíodo.

El tratamiento de inducción a floración es necesario para que las plantas al cancen su madurez y puedan florecer. Por ejemplo, se reporta que para Betu- la verrucosa fueron necesarios días largos, y para Ribes sp. días cortos. En Larix leptolepis se observó floración aproximadamente a los 3 años de haber sido sembradas. Bajo condiciones de campo esta planta alcanza la condición reproductiva a la edad de 5 a 10 años, de modo que el período juvenil fue -- considerablemente acortado (48, 76).

Lammerts (78) observó que el durazno propagado por semilla se desarrolla nor malmente bajo condiciones de luz contínua con una temperatura mínima arriba de 18°C y fertilizadas semanales, floreciendo en 2 años, comparado a lo nor mal que es de 4 a 5 años. Doorembos (78) mencionó que Senn aumentó el creci miento de abedul, abeto y Caragana con fotoperíodos contínuos, y que la últi ma floreció casi en un año. Se observó que aumentando el fotoperíodo, aumen tó la floración en plantas de Cryptomeria japonica de 3 años de edad, el mis mo tratamiento inhibió la floración de Pinus densiflora de un año de edad -- (78)

También se ha intentado, sin éxito, acortar el período juvenil utilizando -- sustancias químicas. La regulación de la temperatura y el fotoperíodo provo caron la ruptura temporal del período juvenil en plantas de vid de 9 a 18 me ses de edad (77). Furr et al (21) observaron floración terminal en plantas

de vid de 18 meses de edad pero no persistió y revirtieron nuevamente a la fase juvenil.

3.5.1.2 Temperatura

Kolomiyetz & Ivanova (78) reportaron que el duraznero y almendro pasan por su período juvenil en un año si la estación de crecimiento es de por lo menos 160 días largos con una temperatura mínima de 15°C Buslova (78) observó que los manzanos florecen en su tercer año si las condiciones de invierno no son cambiadas y la temperatura es mantenida por lo menos a 15°C.

La floración precoz de toronja (Citrus paradisi Macf.) es también influenciada por la temperatura. A veces se forma una flor terminal simple el primer año, después del cual la planta no florece otra vez hasta que tiene de 5 a 10 años de edad. Hield et al (78) reportaron que estas plantas no florecieron hasta que tuvieron 6 ó más nudos. Las flores siempre se formaron en el brote terminal original. Las temperaturas diurnas (20-26°C) y nocturnas (7°C) permitieron la floración pero las altas temperaturas del día la inhibieron aunque las temperaturas nocturnas fueran bajas.

3.5.1.3 Nutrientes

La fertilización adecuada parece ser un factor importante en la floración temprana de árboles. Varios investigadores han reportado que el fertilizante ha promovido la floración en árboles frutales. La fertilización es impor

tante, principalmente por su contribución para el crecimiento de las plantas por lo tanto para un inicio más temprano de la floración. Saure (78) comparó 4 progenies de manzano del mismo parentesco cultivadas en diferentes años, como las condiciones de crecimiento fueron mejoradas por un aumento de la -- fertilización especialmente nitrogenada, así como por la modificación de -- otras prácticas culturales, el tiempo para la floración del 50% de la progenie se redujo a menos de 5 años, siendo la normal mayor a los 7 años.

3.5.2 Otros Factores

La mayoría de los intentos reportados para reducir el período juvenil de árboles o de variedades que son lentos para entrar a producción, se han basado en métodos empíricos tales como: anillamientos, podas pesadas de punta (copa), o raíz, restricción del sistema radicular en macetas pequeñas, atrofia de la planta, suspensión del agua y nutrientes, trasplante frecuente, control artificial del fotoperíodo, sometimiento a temperaturas bajas, injerto sobre patrones enanizantes, acodo de plantas, y varias combinaciones de estos métodos, aplicación de retardantes de crecimiento, etc. Los efectos de estos - tratamientos, en general son algo problemáticos ya que en la mayoría de los casos los resultados han sido negativos.

Se sabe que las sustancias químicas inhibidoras del crecimiento promueven la floración de árboles adultos; sin embargo no es claro su posible efecto en - la reducción del período juvenil (76). Zimmerman (78) concluyó que los efectos positivos de éstos se presentan cuando el árbol ya está en el período de transición.

Ballard (78) reportó que estrangulando las ramas de manzano y peral de 5 a 6 años de edad, se redujo su período juvenil. Hedrick & Welling (78) anillaron manzano de 11 a 12 años de edad a 30 cm. del suelo y obtuvieron buena floración al año siguiente. Kemmer & Thiele (62) afirmaron que al restringir el crecimiento por anillamiento se promovió la floración de manzanos sin injertar o injertados en el patrón M9, concluyendo que el efecto de este tratamiento se presentó cuando el árbol ya estaba en su período de transición. Dennis (78) reportó que el anillamiento promovió la floración en manzanos pero no en perales, y fue más efectivo en manzanos más viejos. Way (78) indicó que el anillamiento en manzanos de 4, 5, ó 7 años de edad fue más efectivo induciendo floración más temprano que en plantas de 3 años de edad. Furr, Cooper y Reece (78) reportaron que el anillamiento apresuró la floración de plantas juveniles de Citrus. Más del 60% de los árboles anillados de 7 años de edad florecieron un año después del tratamiento, mientras que de los de 3 años de edad florecieron únicamente el 3%. Mencionan también que los tratamientos de junio y agosto fueron efectivos, e inefectivos los de octubre y enero. Fogle (78) obtuvo floración en ramas anilladas de ciruelo dulce de 4 años de edad.

Por otro lado, varios autores no han obtenido (o si lo han hecho ha sido con restricciones) floración más temprano por anillamiento de plantas. Fritzsche (78) indujo floración en manzanos anillados de 4 a 11 años de edad, pero sólo en ramas adultas o durante el período de transición. Stephens (78) reportó que la estrangulación y el anillamiento no indujeron floración en plantas de pino blanco de 14 años de edad, pero que el anillamiento fue efectivo

en ramas de árboles de 22 años de edad. Graves (78) usó la "inversión de -- corteza" para inducir la fructificación más temprano en nogal de 9 años de edad.

3.5.3 Importancia del Uso de Patrones

El período juvenil corresponde con el grado de precocidad que muestran las variedades padres en el huerto. Esto confirma la relación entre el período vegetativo de variedades de manzano y el período juvenil medio de sus progenitores. Puede haber excepciones a esta regla, como es el caso de "Golden - Delicious" y "Odin", de las cuales se ha reportado que son muy precoces cuando se injertan en el patrón M9, pero que transmiten un período juvenil relativamente largo a sus progenies; un caso similar se encuentra en perales "Bo ne Louise". Es posible que excepciones semejantes resulten de una interacción específica entre vástago y patrón. Los progenitores escogidos para la propagación preferentemente deben combinar características de precocidad y productividad (68, 69).

Tydeman (61) trabajando con plantas provenientes de semilla injertadas en el patrón enanizante M9 fue capaz de reducir el período juvenil de manzano en aproximadamente un año, aunque no se pudo saber si este efecto fue atribuible o no a las características individuales del patrón M9 como tal, o directamente a su carácter enanizante y precoz. Esta práctica tiene la desventaja de que muchos clones de este patrón llevan enfermedades virósas y pueden infectar las nuevas plantas.

Algunos reportes indican que los manzanos injertados en patrones de plantas apomicticas de Malus sikkimensis tienen un periodo juvenil más corto que -- cuando se injertan en el M9; y además existe la ventaja que las plantas apomicticas estan libres de virus, por lo que no es necesario mantener la planta original (7). Karnatz (78) probó 5 especies de manzanos apomicticos en una investigación sobre la reducción del periodo juvenil y encontró que Malus sieboldii (Rehd) y Malus hupehensis fueron las especies más apropiadas; ambas crecieron bien y tuvieron un periodo juvenil relativamente corto. Algunas plantas de Malus sieboldii florecieron más o menos a los 8 meses después de la germinación.

3.5.4 Labores Culturales

La provisión de condiciones óptimas de crecimiento y reducción de la competencia disminuye enormemente el periodo juvenil de las plantas. Por ejemplo para Picea pugnens crecida bajo condiciones naturales la edad mínima para alcanzar su periodo adulto es de 20 años y en Picea glauca de 30 años. Cuando estos árboles se desarrollan en plantaciones bien controladas de áreas cálidas el periodo juvenil se reduce a 15 y 18 años respectivamente. En otras plantas es posible una reducción similar si se cultivan bajo condiciones -- ideales.

Se ha establecido que las prácticas culturales manejadas adecuadamente promueven el crecimiento y reducen el periodo juvenil en manzanos y perales, -- así un alto porcentaje de manzanos floreció a los 7 años. Es necesario que

la planta alcance su tamaño crítico para florecer el cual se logra más lentamente bajo condiciones poco favorables de crecimiento, como podrían ser las áreas enhierbadas. Se ha reportado que los manzanos y perales más espaciados producen más altos porcentajes de árboles que florecen más pronto, siendo en promedio mucho más gruesos que las plantas menos espaciadas (14, 62, - 75). Saure (75) mencionó que cuando las progenes de manzano de un mismo "parentesco" se plantaron en años sucesivos, el período juvenil medio de cada progenie sucesiva fue más corto; lo que se debió a los cambios en las prácticas culturales que aumentaron el crecimiento de cada progenie. En Malus toringoides el período juvenil puede reducirse acelerando el crecimiento de las plantas en el invernadero antes de la plantación definitiva (79).

El período juvenil medio para manzano y peral fue reducido por más de 3 años en el período comprendido entre 1950 y 1964. Esto puede atribuirse al mejoramiento de las condiciones de crecimiento especialmente en el vivero ya que se desarrollaron plantas más grandes al momento de trasplante final. Al final de los 60's, la altura de las plantas fue de 2 m. o más después de 2 estaciones de crecimiento en el vivero (68). En vid, estimulando el crecimiento inmediatamente después de la siembra se redujo el período juvenil de 2 años, hasta 3 meses (35). Zimmerman (80) reportó que la plantación de Perales directamente en el huerto originó floración más temprana que aquellos cultivados en "macetas o bolsas" un verano antes de plantarse en el huerto. En general, la floración más temprana puede obtenerse si los Perales se plantan directamente en el huerto en un buen sitio y son cultivados con buenas prácticas culturales.

La correlación general del tamaño de la planta con la floración temprana señala la importancia de proporcionar condiciones culturales óptimas de modo - que el potencial genético para el crecimiento de cada planta de peral se exprese completamente; con esto se origina el período juvenil más corto de cada planta.

3.5.5 Selección

Existe una relación entre precocidad (en términos de período juvenil) y productividad (producción anual), en la que se puede notar que las plantas de - una progenie con el mismo período juvenil difieren en productividad, lo cual se explica en función de la variabilidad, y por ello para la selección se -- prefiere el desarrollo de plantas en el vivero bajo condiciones uniformes de crecimiento (14, 66, 67, 68).

El cultivo en el vivero y la selección pueden acortar el período juvenil en manzanos y perales, y los padres pueden transmitir la característica de un período juvenil corto a sus descendientes (76, 80). Visser et al (68) preseleccionaron plantas de manzano y peral en el huerto por vigor y hábito de -- crecimiento y mencionan que esta selección jugó un papel importante en la reducción del período juvenil.

Respecto a otras posibilidades de selección, se reporta que las diferencias en la aserración de las hojas de plantas jóvenes de manzano pueden usarse como criterio para preseleccionar un número limitado de plantas generativas -

precoces. Otros trabajos demuestran que el grado de juvenilidad, estimado - por síntomas juveniles, puede aprovecharse también como criterio de selección (66).

Respecto al cultivo y selección en el vivero, Visser (63) concluye que:

- A) Deben evitarse las cruzas entre las variedades de manzano de producción - tardía, ya que se encontró una correlación altamente significativa entre el período juvenil de los padres y el de las progenies.
- B) Aunque se ha encontrado en plantas más viejas alta correlación significativa entre el grado de juvenilidad y el período juvenil, esto no significa que también sea válido para plantas mucho más jóvenes.
- C) Como la estación de producción de fruto de los padres, determina la estación de producción de fruto de la progenie, mucho más significativamente que su período juvenil, la preselección en base a síntomas juveniles entre plantas, independientemente de su origen, predispone al grupo seleccionado hacia una estación de fruto "temprana" y al grupo eliminado hacia una estación tardía.

Entre manzanos de otoño e invierno se pueden encontrar variedades con excelentes propiedades; una cruce entre una variedad semejante y una temprana ofrece mejores oportunidades de obtener plantas de buena calidad aunque la proporción de plantas precoces puede ser más pequeña. Especialmente es este ca

so, la preselección por "caída precoz de la hoja" (color) durante otoño, sería útil como un método para aumentar la proporción de plantas seleccionadas por maduración temprana.

El hecho de que la duración media del período juvenil de una progenie correlacione fuertemente con su grado medio de juvenilidad, indica que esta característica también puede usarse como criterio de selección, ya que el tiempo promedio de floración de una progenie también parece tener relación con su período juvenil medio. El tiempo de la aparición del brote floral (asociado con el tiempo de floración) puede ser otra posibilidad para preselección (65).

La selección de plantas con pocos o sin síntomas de juvenilidad o aquellas con la aparición del brote floral temprano, puede originar un aumento múltiple de plantas precoces y una disminución similar de plantas tardías. Tydeman (65) presentó evidencias en cuanto a la asociación entre la aparición -- del brote floral y el tiempo de floración demostrando que la primera seguramente puede usarse como criterio de selección temprana del tiempo de floración. La selección en Manzanos por la aparición del brote floral y por caída de la hoja aumentan significativamente la proporción de plantas de floración y maduración temprana.

Un largo período juvenil ofrece mejores oportunidades de sobrevivencia de -- las flores que un período corto. La selección temprana de plantas con período juvenil corto, puede ayudar a acortar el ciclo de cultivo en el vivero. - Las características que pueden tener valor para la preselección temprana en

manzanos y perales, han sido estudiadas por varios investigadores. Visser - (78) menciona que el vigor de crecimiento medido por el diámetro del tallo - de plantas de 2 a 3 años de edad es la característica más confiable; aunque se ha reportado que con la selección temprana en base a diámetro del tallo - se corre un gran riesgo de descartar plantas con período juvenil corto (66, 76, 78).

El valor de la preselección de plantas de peral en base a diámetro del tallo puede aumentar en proporción a la precocidad a la cual esta selección pudiera darse, es decir, la preselección funciona bien sólo cuando la duración -- del período juvenil correlaciona con el diámetro del tallo (80).

Visser ha defendido el uso del vigor de la planta, estimado por el diámetro del tallo para selección temprana de manzanos y perales con un período juvenil corto. Zimmerman (80) señaló que el diámetro del tallo, como un índice para la selección temprana, puede ser efectivo para todas las plantas establecidas en un año dado; sin embargo como la presión de selección aumenta, el número de plantas con el período juvenil corto deseado que serían descartadas llegaría a ser tan grande como para refutar el propósito de la preselección.

Por otro lado se ha señalado que la preselección por un período juvenil corto es posible en el vivero escogiendo plantas que presentan una relación entre el vigor y la duración del período juvenil, y propagándolas vegetativamente. Visser (80) indica que la preselección debe darse en el vivero. Señala

la que la preselección después que las plantas son establecidas en el huerto no disminuye la cantidad de terreno necesario, pero que el trasplante retrasa la floración. Visser et al (76) con relación al período juvenil de manzano y peral, mencionan que es mayor el período juvenil del peral posiblemente debido a una menor presión de selección por precocidad. Sobre este punto, - hacen notar que después de 20 años de selección y con el uso de mejores condiciones de crecimiento, estas especies redujeron su período juvenil a 4.3 años para manzanos, y 6 para perales. Los perales son por herencia menos -- eficientes que los manzanos; esto puede atribuirse como se ha mencionado, a una presión de selección mayor con manzano que con peral.

La preselección en manzanos también mejora la posibilidad de descubrir variedades precoces, y de esta forma contribuir para acortar el período de protección de las selecciones propagadas (66, 68).

Algunas variedades de manzanos transmiten un período juvenil cuya magnitud es bastante predecible. Es posible por lo tanto, originar un período juvenil - más corto para una progenie por selección apropiada de los progenitores. Esto no solo acorta el ciclo de mantenimiento en el vivero, sino que como ya - se ha mencionado, aumenta las oportunidades de descubrir individuos precoces (69).

En otras especies de plantas, por ejemplo en rosales uno de los principales intentos en la reproducción es el que se enfoca a una más alta producción de flores, mediante la selección con período juvenil más corto, de tal forma -

que puedan producir el triple de flores en el mismo intervalo que las plantas con periodos juveniles largos. Un ejemplo clásico es el híbrido "Rosaté" del cual la mayoría de las plantas florecen a pocas semanas después de la germinación, y la selección principal se hace por características de floración (14).

3.5.6 Injertos

La reducción del periodo juvenil ha sido realizada injertando vástagos de plantas juveniles en árboles maduros. El injerto entre las formas juveniles y maduras ha proporcionado algunas pautas para el conocimiento de la terminación del periodo juvenil. Algunos autores afirman que la floración de vástagos injertados se da de 1 a 2 años más pronto que en las plantas padres, mientras que otros no establecen aceleración de la floración por injertos.

Aunque no han aparecido reportes del efecto de vástagos injertados en algún patrón, se sabe que los primeros retienen la condición fisiológica de la edad de la planta madre por algún tiempo, y cuando esta condición es agotada el renuevo expresa su condición inherente de esta condición fisiológica (28, 29, 33, 48).

Si una rama madura de Hedera helix es injertada en un patrón juvenil, la rama madura primero desarrollará renuevos juveniles pero a las pocas semanas de crecimiento, la juvenilidad desaparece gradualmente y la rama otra vez llega a ser madura. Este resultado apoya la hipótesis de que los nuevos bro

tes en el vástago maduro primero utilizan algunos factores juveniles presentes en el patrón, y que maduran gradualmente cuando éstos llegan a agotarse (33, 34).

Se han efectuado injertos de vástagos juveniles en árboles adultos de Citrus, fundamentalmente para probar dos hipótesis:

- 1) Que las hojas del adulto pueden producir alguna sustancia que es necesaria para la formación de flores y que normalmente no es producida en las hojas de árboles juveniles.
- 2) Que estas sustancias "formadoras de flores" pueden moverse de un lado a otro de la unión del injerto desde la planta adulta hasta el vástago juvenil (injertado).

Al respecto se encontró que vástagos juveniles anillados injertados en árboles adultos florecieron, en cambio los vástagos juveniles no anillados injertados en árboles adultos no lo hicieron. Este fenómeno se atribuye a que posiblemente una "sustancia de floración" es transferida al otro lado de la -- unión del injerto en aquellos casos en donde la rama juvenil fue anillada. - La floración pudo haber sido una respuesta al anillamiento, por lo que se -- concluyó que en cierto grado, el anillamiento fue el tratamiento efectivo -- apresurando la floración en árboles juveniles, siendo menos efectivo en plantas de tres años que en plantas de siete años. Evidentemente, la barrera de la edad para la floración en plantas juveniles de Citrus no es insuperable,

pero aparentemente conforme aumenta la edad llega a ser menos difícil efectuar los cambios preparatorios requeridos antes de que la floración pueda ocurrir (21).

Se ha afirmado que el injerto de vástagos de plantas provenientes de semilla en la corona de árboles viejos en producción induce más pronto la producción del vástago injertado.

Aunque es más costoso y laborioso, los manzanos injertados en un patrón débil aceleran la floración; esto se lleva a cabo con brotes del ápice de la planta porque estos tienden a florecer más temprano que los que se localizan más abajo. Visser (62) logró reducir el período juvenil de manzanos injertándolos en el patrón M9; la duración promedio fue de 5.7 y 7 años para las plantas injertadas y no injertadas respectivamente. En un experimento posterior (64) injertó manzanos en el mismo patrón M9 y perales sobre:

El patrón de membrillo "A"

El patrón de membrillo "A" más un injerto intermedio de "Beurre Hardy"

El patrón de membrillo "A" más un injerto intermedio de "Passe Crassane"

y observó una tendencia evidente hacia una productividad temprana en la fase adulta cuando el período juvenil fue más corto y viceversa cuando fue más largo. Esta tendencia fue similar para manzanos y perales, los cuales solo difirieron de los manzanos en que florecieron más tarde por su período juvenil más largo, lo que pudo ser debido a que éstos generalmente crecen más lentos que los manzanos y por lo tanto tardan más para alcanzar el tamaño crítico requerido para floración.

La floración temprana en manzanos puede obtenerse mejor injertando ápices de plantas de 4-5 años de edad en patrones (48).

Schmidt (79) comparó la duración del período juvenil de progenies de varias especies apomicticas de manzano, siendo las progenies de Malus sargentii las que tuvieron el período juvenil más corto, y Malus sieboldii el más largo.

Varios autores han afirmado que el injerto en árboles en producción induce la floración más pronto del vástago (79):

Hedrick & Wellington reportaron que los manzanos injertados iniciaron la fructificación en 4-5 años, mientras que las plantas no injertadas lo hicieron hasta los 8-9 años.

Kemmer reportó que 1 de los 33 vástagos de manzano injertados en árboles en producción floreció 3 años después del injerto.

Zwintzcher injertó en la corona de árboles en producción vástagos tomados - de diferentes partes del manzano en años sucesivos. Los injertos -- florecieron casi 7.5 años como promedio, mientras que las plantas no injertadas florecieron en 9-9.5 años.

Vondracek observó que injertando vástagos de manzano en coronas de árboles más viejos en fructificación el período juvenil se redujo casi 2 años.

Snyder & Harmon injertaron plantas de vid de 4-5 meses de edad en patrones o vid en producción. Los renuevos producidos el mismo verano dieron flores la siguiente primavera y el fruto maduro se cosechó 18 meses después (a partir de la germinación de la semilla); una ganancia de 1 a 2 años sobre los métodos ordinarios usados.

Mientras algunos autores mencionan que es posible una reducción del período juvenil a través del injerto, otros han reportado que no es posible, pero -- los datos son limitados: así, Fritzsche (62) concluyó que la práctica del - injerto no apresura la floración de manzanos, a menos que sean injertados de varios años. Kemmer (62) injertando perales sobre un patrón de membrillo no promovió la floración. Tydeman (79) observó que 2 vástagos de manzano injer tados en un árbol productivo florecieron 3 años después (y 5 años después de la germinación). Zakharova & Potapenko (79) mencionan que en vástagos de 2 años de edad no se pudo inducir la floración más temprano injertándolos en - la corona de árboles vigorosos de "Antovka". Schwabe & Al-Doorf (53) obser- varon que del 50 al 70% de vástagos de plantas juveniles de Ribes nigrum in- jertados en renuevos adultos inició floración; mientras que los vástagos de plantas adultas injertados en patrones juveniles no lo hicieron. Michurin - (79) afirmó que injertando vástagos juveniles en patrones enanizantes o en - coronas de árboles en producción, se retrasa la floración.

La efectividad del injerto de plantas en patrones enanizantes para acortar - el período juvenil se ha cuestionado por muchos años, y al menos en manzanos no se apoya claramente la visión de que esta práctica sea efectiva, sin em--

bargo, en la mayoría de los casos el procedimiento no es económicamente justificable (7, 79).

3.5.7 Reguladores del Crecimiento

Los reguladores del crecimiento de las plantas han sido ampliamente usados para mimetizar los efectos de las fitohormonas y estudiar el mecanismo por el cual éstos regulan la expresión del genoma durante el desarrollo de la planta. Esto se debe al hecho de que muchos acontecimientos del desarrollo específico pueden iniciarse por la adición de un regulador particular (49).

Se sabe que los reguladores del crecimiento afectan la respuesta a la floración, apresurándola o retardándola, en varias especies. El Antable & Wareing (59) observaron que la floración de algunas especies de día corto (Pharbitis nil, Chenopodium rubrum), es acelerada por retardantes de crecimiento.

En algunas especies como la fresa, se ha postulado que una hormona actúa simultáneamente como promotor de crecimiento vegetativo e inhibidor de la floración (52).

3.5.7.1 Retardantes del crecimiento

Njokú (41) aplicó 2 inhibidores del crecimiento (CCC y AMO 1618)* a Ipomea

* Retardantes de Crecimiento

CCC	(2-cloroetil) trimetil amonio clorado
AMO 1618	2- Isopropil-4-dimetil amino-5-metil fenil-1-piperidina carboxilato.

purpurea y observó que causaron enanismo considerable de la planta cuando és ta fue alimentada con azúcares. En Loium tumulentum el CCC* lleva a cabo - una acumulación de carbohidratos, lo que se explica porque estas sustancias inhiben la síntesis de Acido Giberélico (GA₃) y estas hormonas participan en el catabolismo de los azúcares. Brooks & Jonkers reportaron que el retardante de crecimiento SADH* redujo el crecimiento de plantas juveniles de peral y manzano silvestre, pero no observaron efectos en la inducción de la floración temprana. En manzanos los retardantes de crecimiento como el SADH* se han usado para reducir el período juvenil e inducir floración 1 ó 2 años antes de lo normal (34). Bruinsma, reportó que el SADH* retardó el crecimiento de manzanos de 5 años de edad, al año siguiente del tratamiento 5 de 23 - plantas tratadas florecieron. Otros reportes indican que el SADH retarda - el crecimiento de manzanos y perales, pero promueve la floración en los últimos.

De Zeew & Leopold (41) reportaron que la aplicación de ANA* a plantas juveniles de col "bruselas" permitió la floración. Especularon que la terminación del período juvenil puede ser en parte debido a la acumulación de un nivel - suficiente de auxinas en el meristemo apical para lograr la receptabilidad - hacia la inducción a floración por tratamiento frío.

* Retardantes de Crecimiento

CCC	(2-cloroetil) trimetil amonio clorado
SADH	Acido succínico 2,2-dimetil hidrazida
ANA	Acido Naftalen acético

El retardante de crecimiento CCC indujo enanismo e inhibición de la biosíntesis de giberelinas en Hedera juvenil. Después de 12 semanas las plantas tratadas fueron analizadas debido a que presentaron supresión de la elongación del entrenudo. Ahí pareció estar el efecto del retardante de crecimiento sobre el número de hojas nuevas producidas, o sobre algún rasgo característico de un tipo de crecimiento juvenil, excepto el alcance de un hábito de crecimiento erecto. Esto supone que fue una consecuencia directa del efecto del CCC en la elongación del entrenudo (20).

Dennis (41) reportó que al drenar el suelo con CHLORMEQUAT* y CBBP* no se retardó el crecimiento de manzanos y tampoco apresuró la floración en perales.

Dayton (41) asperjó plantas triploides de manzano con 25 ppm. de TIBA*; 15 días después florecieron completamente.

Kender (41) reportó que 100 ppm. de ETEPHON* apresuraron la floración de manzanos de 3, 4 y 5 años de edad.

* Retardantes de Crecimiento

CHLORMEQUAT	(2-cloro etil)-trimetil amonio clorado
C B B P	(2,4-dicloro benzil-tributil fosfonium clorado)
T I B A	2,3,5-ácido tri-iodobenzoico
ETEPHON	Acido (2-cloro etil) fosfónico

En Hedera helix el Ancymidol sólo a 0.125 y 0.250 mg/bote redujo la altura completa de la planta, longitud del entrenudo y número de brotes axilares.

El alto nivel de Ancymidol reduce la relación renuevo/raíz en un 50% indicando que hay mayor efecto en renuevos que en raíces. El sitio de acción del retardante de crecimiento en la reducción de la altura de la planta de Hedera depende de la dosis; por ejemplo a 0.125 mg/bote reduce la altura total y disminuye la longitud del entrenudo, pero no el número de nudos; esto indica que la actividad mitótica se reduce sólo en el meristemo subapical. Sachs et al (8) demostraron que la reducción del crecimiento en la altura de la planta fue debido a una reducción en la división celular de la región subapical. A 0.250 mg/bote se reduce el número de nudos, altura completa, longitud del entrenudo, indicando que la actividad mitótica se reduce en ambos meristemas: apical y subapical.

Se ha mencionado que el Ancymidol inhibe la biosíntesis de giberelinas. En Hedera el sistema radicular es una fuente muy importante de sustancias parecidas a las giberelinas, para el renuevo. Al respecto se menciona que el Ancymidol, mientras que inhibe la biosíntesis, está reduciendo la cantidad de giberelinas en el renuevo, causando así la reducción en la altura de la planta. Coobaugh & Hamilton (8) demostraron que el Ancymidol inhibe la biosíntesis del ácido giberélico, inhibiendo la oxidación enzimática de Kaurene a Kaurenol. Shieve & Sisler (8) demostraron la actividad reducida del ácido giberélico en plantas tratadas con Ancymidol, y por tratamiento de Co-Acido abscísico. Sugieren que el ácido abscísico puede contrarrestar la inhibición

provocada por el Ancymidol en la síntesis de ácido giberélico o alternativa_{mente}, que el ácido abscísico puede sustituirse por el ácido giberélico en la promoción de la actividad mitótica en los meristemas apical y subapical. Sin embargo, la primera posibilidad parece improbable ya que Coobaugh demostró que el ácido abscísico inhibe, antes que promover, la oxidación de kaurene a kaurenol. Suponiendo que la segunda alternativa sea correcta, la respuesta mínima al ácido abscísico solo, indica que las Citocininas actúan para promover división celular en los meristemas subapical y apical a un grado significativo solo cuando el ácido giberélico es limitante (8).

3.5.7.2 Giberelinas

En la mayoría de las plantas leñosas tratadas con giberelinas no se ha observado algún efecto sobre la inducción a la floración; aunque en algunas plantas se ha encontrado que la aplicación de ácido giberélico sustituye el efecto del fotoperíodo requerido para la inducción a la floración.

En Humulus lupulus la aplicación de ácido giberélico retrasa la floración -- (alarga el período juvenil) y consecuentemente aumenta el número de flores, mientras que la aplicación de inhibidores del crecimiento, que al parecer inhiben la síntesis de giberelinas, aceleran la floración (reducen el período juvenil).

Estos resultados permiten confirmar la hipótesis de que la inducción a la floración (terminación del período juvenil) se relaciona con una reducción --

y/o transporte de las giberelinas hacia las partes aéreas (59).

Pharis et al (41) indujeron floración en plantas muy jóvenes de especies de coníferas en las Taxidiaceae y Cupressaceae, por aplicación de varias giberelinas. Sin embargo en especies de manzano, Karnatz (75) no pudo inducir floración temprana por aplicación de ácido giberélico. Wahdf & Ram (75) -- promovieron floración en plantas de Kalanchoe pinnata P. de 3 a 9 meses de edad por tratamiento con giberelinas. Estas plantas normalmente florecen -- después de 2 años.

En contraste con los resultados en ciertas coníferas, se ha reportado que -- las giberelinas causan reversión a la forma juvenil de crecimiento en Aca--
cia melanoxylo R., Hedera helix, Citrus, pera "Bartlett", ciruelo, almen--
dro y albaricoquero. En frutales esta reversión fue detectada por la pro--
ducción de espinas en árboles en producción de algunas especies (79). Lang
(50, 51) reportó que la aplicación de aproximadamente 21 mg. de ácido gibe--
rélico a plantas de Samolus parviflorus en un período de 3 semanas, fue --
efectiva induciendo la floración en condiciones no inductivas.

El ácido giberélico y el fotoperíodo largo promueven elongación del tallo --
en fuchsia; si el día largo reduce los niveles endógenos de giberelinas, --
también puede retardar y no promover la elongación, a menos que ésta sea --
causada por factores no relacionados con el metabolismo de las giberelinas.
Guttridge & Thompson (52) explicando los efectos del Acido Giberélico en --
fresa, mencionan que la inducción a floración es controlada por el efecto --

inhibitorio de una giberelina natural; se debe suponer que mientras el ácido giberélico y otras giberelinas promueven elongación del tallo, las giberelinas nativas no lo hacen. También demostraron que las giberelinas A₁, A₂, A₄, A₅, A₇ y A₉ inhibieron la floración pero no causaron respuestas vegetativas anormales. La giberelina A₈ tuvo poco efecto (o nulo) en el crecimiento vegetativo en frutales, pero redujo la floración considerablemente. Otros autores mencionan que el GA₈, puede ser un precursor de las giberelinas activas; esto es, el GA₈ puede ser sintetizado en una parte de la planta y traslocado a otras donde es convertido a su forma activa; por lo tanto una de las giberelinas conocidas pudo "reunir" los requisitos de inhibidor natural de la floración en Fresa (52)

Algunos autores indican que los inhibidores de la floración pueden ser sustancias parecidas a las giberelinas; otros han observado el efecto contrario (en Lolium). Según Evans (52) el inhibidor en Lolium se produce en las hojas en condiciones no inductivas y se trasloca al meristemo apical donde bloquea la acción del estímulo floral proveniente de las hojas que reciben el tratamiento inductivo.

Aunque el modo primario de acción de las giberelinas se desconoce, se puede suponer que diversos procesos están involucrados en la promoción de la floración, por un lado; y la inhibición por el otro.

Otros apoyan la noción de que altos niveles de giberelinas pueden inhibir la floración. Los retardantes químicos del crecimiento y los niveles más bajos

de giberelinas naturales, promueven la floración en muchas especies, y estos efectos promotorios son revertidos por aplicaciones simultáneas de ácido giberélico (52).

Los ápices juveniles contienen niveles más altos de giberelinas que los ápices adultos en Hedera helix, y el rejuvenecimiento puede ser inducido por ácido giberélico exógeno (19). Al respecto Mullins et al (39) menciona que hay evidencias para suponer que éste se encuentra en las concentraciones de sustancias de crecimiento endógenas. Dentro de las evidencias del papel que juegan las giberelinas en la juvenilidad, se señala que las que se producen en las raíces parecen ser inhibidores naturales de la floración en muchas plantas leñosas. En Hedera helix la estabilización de la fase adulta requiere niveles más bajos de giberelina efectiva. Esto puede realizarse - inhibiendo la acción de las giberelinas (con ácido abscísico), o inhibiendo la síntesis de giberelinas con retardantes químicos de crecimiento (76).

Si bien es cierto que la aplicación de ácido giberélico induce juvenilidad, la ausencia o deficiencia de éste puede inducir la condición madura (20). - Se ha reportado que la aplicación de la antigiberelina AMO 1618 no tuvo propiedades de retardante de crecimiento cuando se aplicó a Hedera helix juvenil, y el CCC aunque causó enanismo, se encontró que promueve un aumento de sustancias semejantes a las giberelinas. Sin embargo, Frydman & Wareing (20) mencionan que la observación de la transición natural involucra el "cese" de producción de raíces adventicias, junto con el reporte de que la remoción de raíces de la fase juvenil disminuye los niveles de sustancias se-

mejantes a las giberelinas en ápices de renuevos juveniles, lo que sugiere que la maduración puede ser verdaderamente favorecida por una reducción en el nivel de giberelinas en los ápices del renuevo.

Una explicación de estos resultados puede ser que el sitio de maduración es el meristemo apical, mientras que el sitio de acción de los retardantes de crecimiento es a menudo en el meristemo subapical donde las giberelinas promueven división celular y elongación de tallo. Sin embargo, Mahmoud & Steponkus (8) reportaron una disminución en el número de nudos en Chrysanthemum usando dosis altas del retardante de crecimiento FOSFON. Esto indica que -- tanto el meristemo apical como el subapical son los sitios de acción para la reducción de la actividad mitótica por los retardantes de crecimiento; aunque esto aún no está comprobado.

Se dice que los tejidos de raíces adventicias basales y laterales de Hedera helix sintetizan sustancias parecidas a las giberelinas. Ambos tipos de raíces parece que son capaces de sintetizar un compuesto parecido al ácido giberélico (GA₃). Hay evidencias de la presencia de una sustancia con propiedades cromatográficas y biológicas similares a las del ácido giberélico en brotes apicales y hojas de las fases juvenil y adulta en esta especie.

Se ha descubierto que las estacas juveniles enraizadas de esta especie contienen niveles altos de actividad parecida a la del ácido giberélico. La remoción del ápice de la raíz (punta de la raíz) en estas estacas causa una desaparición de la actividad de tales sustancias en la raíz restante, tallos y

ápices de la planta. Este efecto, parece correlacionar con la elongación -- del entrenudo de las estacas, lo cual sugiere que tales sustancias (que no se identifican como GA₁ ni GA₃) pueden ser metabolizadas a otra giberelina, posiblemente en el tejido de la raíz, y traslocada a otro tejido para promover la respuesta.

Crozier & Reid (19) han observado que el GA₁₉ es convertido a GA₁ en Phaseolus coccineus y han sugerido que el tejido apical de la raíz es el sitio de este proceso de conversión.

Algunos investigadores establecen que el tejido de la raíz está íntimamente relacionado con el mantenimiento del nivel de sustancias parecidas a las giberelinas. El mayor crecimiento y los entrenudos más largos de la fase juvenil pueden ser un reflejo de la proximidad de las raíces y por consiguiente los niveles más altos de giberelinas. Existe la posibilidad de que conforme la enredadera aumenta en longitud la cantidad de giberelinas que alcanza el ápice del renuevo, puede declinar, lo que puede ser un factor importante en la maduración de Hedera helix (19)

En algunos trabajos se ha sugerido que las diferencias en los niveles de sustancias endógenas parecidas a las giberelinas, en las 2 fases de crecimiento de esta planta, pueden ser las responsables de las diferencias observadas en el tipo de crecimiento, longitud de entrenudo y hábito de crecimiento, y que las giberelinas pueden tener un papel importante en la regulación de la maduración en esta especie (20).

También se ha demostrado que las sustancias que contrarrestan la acción de las giberelinas (ácido abscisico) o alteran la biosíntesis de éstas (retardantes de crecimiento) pueden servir para estabilizar la forma madura en Hedera. Esta estabilización involucra bajos niveles de giberelinas activas en la planta, y éstos pueden ir acompañados por la inactivación de las giberelinas o por la alteración en la biosíntesis de éstas (20, 51).

Hay varios reportes acerca de la inhibición de la floración inducida por -- las giberelinas (ácido giberélico) (51, 52, 53):

En Chfcharos, retrasó la floración.

En Kalanchoe, inhibió la iniciación floral

En fresa, inhibió la iniciación de las inflorescencias y promovió elongación.

En Duraznero, Albaricoquero, Cerezo, Almendro y Ciruelo, indujo inhibición -- del desarrollo de brotes florales y vegetativos.

En Perales y Manzanos, se estableció un efecto inhibitorio similar.

En Frutales hay una inhibición específica de la formación del brote lateral y no una inhibición del crecimiento general (52).

En Poinsettia, causó de 2 a 3 meses de retraso en la iniciación a floración en plantas que recibieron tratamientos inductivos de días cortos.

En ácido giberélico también previno la iniciación a floración de Cestrum -- nocturnum (52)

En Fuchsia hybrida, la aplicación continua solamente inhibió el primordio -- floral y aceleró el desarrollo vegetativo de brotes axilares. Los mayo-- res efectos de la inhibición de la floración en esta planta son:

- (1) Inhibe la floración pero no el desarrollo.
- (2) A medida que se aumenta la dosis de ácido giberélico disminuye el número de ciclos inductivos de días largos.
- (3) La inhibición inducida persiste muchos días después de la aplicación, - aún cuando las plantas son conservadas en días largos, no hay una relación cuantitativa directa entre la dosis de ácido giberélico y el retraso de la floración.
- (4) El ácido giberélico es más efectivo cuando se aplica al brote apical, - que en hojas maduras fotoperiódicamente más sensibles.
- (5) El ácido giberélico para ser efectivo debe ser aplicado antes que ocurran los cambios morfológicos en los brotes axilares receptores y probablemente antes, o al menos de acuerdo con la llegada del estímulo floral de las hojas.
- (6) El efecto del ácido giberélico no puede ser duplicado por dosis equivalentes de auxinas, antiauxinas, citocininas u otros cuya actividad sea semejante a la de las giberelinas.

La inhibición inducida por ácido giberélico en Fuchsia, probablemente ocurre en el meristemo receptor, mientras que la promoción ocurre en las hojas donadoras. Dóstal (52) presenta una interpretación más compleja de la acción inhibidora del ácido giberélico en la floración en Lilac. Menciona que la - - aplicación de ácido giberélico a hojas jóvenes, después del crecimiento del renuevo, tuvo más bajo efecto inhibitorio de las hojas tratadas en los meristemas terminales en el momento cuando tal inhibición es requerida para la - - formación del brote. Aparentemente en Lilac es necesario un cierto número -

de brotes para la floración; Dóstal no eliminó la posibilidad de que el ácido giberélico es traslocado desde las hojas y actúa directamente en el meritemo terminal.

Zeevart & Lang (52) mencionan que el efecto promotorio del ácido giberélico en la floración de Bryophyllum daigremontianum es sobre las hojas. Basándose en estudios de injertos con hojas tratadas con ácido giberélico propusieron que:

- Es necesario un cierto nivel de ácido giberélico para la síntesis de la hormona responsable de la floración.
- La síntesis de ésta, normalmente comienza en las hojas siguiendo la transferencia de plantas de días largos a días cortos o en plantas tratadas con ácido giberélico en condiciones de días -- cortos.

Recientemente se reportó que los efectos del ácido giberélico en palmas tratadas de 3 a 5 veces, el peciolo y la vaina mostraron un aumento en longitud probablemente debido a la promoción del crecimiento intercalario de esas regiones de la primera a la quinta hoja. La longitud del tallo es más o menos alargada en la segunda y tercera hoja, aunque el número de pares pinados es bajo de la primera a la cuarta hoja en el tratamiento mayor de ácido giberélico.

El efecto del ácido giberélico en el desarrollo de la hoja en palma no se -- puede explicar adecuadamente, aunque este está obviamente bloqueando el desa

rollo de pliegues primarios. Los pliegues primarios del peciolo de la hoja forman la pinación (17).

Respecto a los efectos del ácido giberélico en palmas, Fisher (17) menciona que: a) presentan evidencias del papel del ácido giberélico en el control de la forma de la hoja en palmas; b) indican la posibilidad de que una fase juvenil inducida en palmas adultas puede ser útil en la propagación vegetativa de especies de palma comercial; y c) ofrecen un instrumento experimental -- para la comprensión del desarrollo complejo de las hojas de palma.

Sin embargo, el efecto más impresionante del ácido giberélico en palmas es la producción de hojas "antes pinadas" iniciando con la tercera o cuarta hoja.

3.5.7.3 Citocininas

En relación a las citocininas, se acepta que son sintetizadas en la raíz; -- principalmente la zeatina y ribosil-zeatina son transportadas vía xilema hacia las hojas en especies leñosas; poco es lo que se conoce que pueda definir claramente su papel en el metabolismo y crecimiento de la hoja. Se ha descubierto que las hojas en desarrollo de Picea, Ginkgo y Salix tienen baja actividad de citocininas al principio, con el envejecimiento se detectan niveles más altos de zeatina y ribosil-zeatina que hacia el final de la estación de crecimiento. En especies deciduas estas citocininas se pierden cuando ocurre la abscisión de la hoja; mientras que en especies perennifolias su destino parece estar establecido (28).

Las citocininas han sido implicadas como factores de la división celular, - pero su intervención en el control de este proceso celular en plantas intactas no ha sido comprobado. Sin embargo se ha demostrado que son potentes - movilizadores de elementos, y es de esperarse su influencia en la división celular en el meristemo apical y/o subapical a través de este mecanismo (8).

Se menciona que si las citocininas pueden actuar separadamente en las plantas por medio de su efecto de movilización, entonces se puede esperar que su aplicación a una parte localizada de la planta puede mover los nutrientes a aquel sitio de otra parte más remota.

Se ha detectado actividad semejante a la de las citocininas en tejido de -- rafe de Citrus sinensis, observándose bajos niveles de citocininas polares durante la fase de crecimiento activo del renuevo. En las hojas más viejas y más bajas, se ha detectado en los tejidos juvenil y adulto, un patrón similar de aumento, seguido por una disminución de las citocininas no polares (de acuerdo a su movimiento). Aunque las hojas juveniles contienen niveles más altos de citocininas no polares, los niveles son particularmente bajos.

Las citocininas polares y no polares parecen ser las responsables de la actividad de las citocininas en ambos tejidos juvenil y adulto de Citrus sinensis. En el tejido del renuevo, aparentemente las citocininas polares están presentes en muy bajas concentraciones durante la fase de crecimiento activo del renuevo y proliferación. Hay una limitación en plantas adultas que impide el crecimiento extensivo de renuevos y rafces.

Aunque en plantas de Citrus sinensis injertadas la diferencia en la edad fisiológica es limitada a los vástagos, se imprime a los patrones una influencia promotora o inhibitoria en plantas juveniles o adultas respectivamente. Las plantas injertadas, adultas y juveniles de "Pickstone valencia" mantienen una relación raíz/renuevo similar de lo que se puede suponer de que el crecimiento de la raíz en estas plantas fue una respuesta encaminada a mantener un balance de esta relación. Involucrar a las raíces en las diferencias en vigor vegetativo puede ser importante en aquellas raíces que se piensa son el sitio de la síntesis de ciertas fitohormonas de la planta - - (28).

Aunque la naturaleza exacta del mecanismo es desconocida, parece que el vástago en plantas injertadas de Citrus sinensis puede influenciar la producción de citocininas en la raíz. Otro factor que contribuye a la diferencia en el crecimiento del vástago de plantas juveniles y adultas es el mayor crecimiento de la hoja completa, es decir, número de hojas, área y masa. Algunos investigadores han presentado evidencias del efecto promotorio de las citocininas sintéticas en el desarrollo de la hoja; reportaron aumentos en el área, porcentaje de materia seca, y constituyentes químicos en hojas tratadas con benzyladenina.

Hendry et al (28, 29) mencionan que los dos tipos de raíces, juveniles y -- adultas, de Citrus sinensis pudieron haber suministrado citocininas para el crecimiento del renuevo y los dos tipos de hoja (variando de acuerdo a la posición y edad cronológica en la planta), solamente las raíces fibrosas y

Las hojas superiores mostraron marcadas diferencias en la actividad de cito-
cinenas entre plantas injertadas juveniles y adultas. La planta injertada
adulta contuvo niveles altos de cito-cinenas no polares en las hojas superio-
res que las plantas juveniles injertadas después del comienzo del crecimien-
to; la marcada diferencia de niveles de cito-cinenas de la hoja adulta, pue-
de haber sido causada por su mayor utilización durante el metabolismo de la
hoja, y las cito-cinenas producidas en la raíz pueden haber sido traslocadas
a los brotes, antes que a las hojas, creando una situación competitiva simi-
lar como se postuló que ocurre entre frutos y hojas en Vid.

Van Staden & Brown (28) monitorearon las cito-cinenas endógenas en brotes de
árboles de Salix. Establecieron que las cito-cinenas polares aumentan ini-
cialmente, pero conforme ocurrió la hinchazón del brote, éstas disminuyeron.

Si es correcto que los bajos niveles de cito-cinenas no polares extraíbles -
se establecen en el crecimiento activo de tejidos, entonces se puede con-
cluir que durante el desarrollo del brote inicial, se utilizan más cito-cini-
nas en brotes juveniles que en brotes adultos; y que generalmente los bajos
niveles de cito-cinenas presentes durante el crecimiento del renuevo no es -
de importancia para el concepto de cito-cinenas involucradas en las diferen-
cias del crecimiento juvenil/adulto, pero puede ser útil para confirmar que
los tejidos con crecimiento activo albergan niveles bajos de cito-cinenas lo
que implica que los bajos niveles de cito-cinenas no necesariamente reflejan
la inactividad de éstas en el tejido, sino al contrario, que están siendo -
activamente metabolizadas.

Si las citocininas están involucradas en las discrepancias de crecimiento - juvenil-adulto, esto es por medio de brotes actuando más fuerte como citocininas internas mientras están latentes y/o cuando están acelerando el crecimiento (29).

Varios investigadores han trabajado sobre las fluctuaciones estacionales en los niveles de citocininas de hojas de árboles decíduos, pero poco se sabe acerca de los cambios estacionales de estas hormonas en las hojas de árboles "siempre verdes". Lorenzi et al (28) encontró en Picea sitchensis datos que apoyan que las citocininas acumuladas durante la maduración de la hoja y su envejecimiento son metabolizadas durante la estación de crecimiento posterior. En Limón, una acumulación similar de citocininas fue reportada con la maduración y envejecimiento de las hojas.

Hendry et al (29) encontraron en Citrus actividad de citocininas en hojas - maduras colectadas durante todo el año; éstas presentaron dos zonas de actividad, una polar y la otra no polar. Según la estación las citocininas de las hojas maduras cambiaron cuantitativamente y cualitativamente: en primavera, alto nivel de citocininas polares y bajo nivel de no polares; a principios de verano la situación fue inversa, lo que sugiere una posible interconversión; a mediados de verano declinó ésta actividad aproximadamente al mismo nivel como el de los compuestos no polares y ambos permanecieron relativamente bajos el resto de la estación.

En relación a los cambios en citocininas endógenas con respecto al desarro-

llo de la hoja durante los meses de verano, cuando se da la máxima extensión del renuevo, se encontraron diferencias cuantitativas y cualitativas entre hojas de diferente edad y etapa de desarrollo. Cuando las hojas alcanzaron su área máxima, su contenido de citocininas aumentó, lo que sugiere que durante las primeras etapas de crecimiento de la hoja las citocininas se utilizan rápidamente (28, 29).

Parece que los cambios en los niveles de citocininas de hojas de árbol, en relación a la estación, siguen un patrón similar, independientemente de si son gimnospermas o angiospermas, caducifolias o perennifolias.

Se ha reportado que en gimnospermas y angiospermas perennifolias, esta disminución de citocininas se asoció con el aumento en el nivel de citocininas no polares. En Citrus las citocininas disminuyeron rápidamente en las hojas maduras durante el crecimiento del renuevo, es decir, que conforme su nivel -- disminuye en la hoja madura, parece como si fueran utilizadas dentro de la misma hoja o "enviadas" al desarrollo del renuevo (28, 29).

3.5.7.4 Interacción Giberelinas-Acido Abscísico

Respecto a otras sustancias, algunos investigadores han demostrado que las hojas maduras de las plantas leñosas sintetizan inhibidores, incluyendo el ácido abscísico, el cual es traslocado a los ápices de la planta donde funciona como regulador del crecimiento (50, 51). Sustancias similares pueden sintetizarse en las hojas de Hedera helix madura, y traslocarse a los ápices

donde actúan estabilizando la forma madura.

Reportes más recientes indican que Ribes nigrum pudo inducirse a florecer a pesar de las condiciones de luz continua, por la aplicación de ácido abscísico y de otros inhibidores del crecimiento (53). El ácido abscísico puede inducir floración de plantas maduras en días largos, pero en plantas juveniles de días cortos la inhibición de la juvenilidad no puede ser vencida.

Una sustancia en particular semejante al ácido abscísico, presente en el tejido de la hoja adulta de Hedera helix puede inhibir la actividad de la hormona juvenil (Giberelinas); las variaciones recíprocas en las hormonas juvenil y adulta, giberelinas y ácido abscísico respectivamente, son las responsables de la iniciación y mantenimiento de los dos estados alternativos (20).

La interacción Giberelina-Acido abscísico, está involucrada en el control de varios procesos en el desarrollo de la planta.

El sistema ácido giberélico-ácido abscísico, interacciona para el control del desarrollo morfológico de ápices maduros de Hedera helix. La cantidad de ácido abscísico en relación a ácido giberélico es importante en el control de la forma de crecimiento y no los niveles absolutos de estas hormonas.

La aplicación exógena de ácido giberélico puede controlar el desarrollo hete-

roblástico en Hedera, y los retardantes del crecimiento como el ácido abscísico pueden estabilizar la forma madura de crecimiento (50, 51).

Cuando se aplica ácido giberélico sólo a plantas de Hedera causa reversión de maduro a juvenil; las dosis bajas de ácido abscísico no contrarrestan la reversión, las dosis altas son 100% efectivas en la prevención del efecto del ácido giberélico; lo cual se cree que puede deberse al rápido metabolismo del ácido abscísico en el tejido de la planta. También se menciona que el ácido abscísico sólo, no tiene efecto en la forma de crecimiento de renuevos maduros, lo que hace suponer que solo un pequeño porcentaje de éste aplicado en ese momento, alcanza el meristemo subapical y el ápice del renuevo en forma activa en un momento determinado. Es probable que el sitio de acción del ácido giberélico sea el meristemo subapical y el ápice del renuevo. Hasta el momento, se desconoce el mecanismo o el sitio de la interacción ácido giberélico-ácido abscísico, pero se ha demostrado que es necesario mantener un suministro constante de ácido abscísico para estabilizar la forma madura de Hedera (51, 52).

El ácido abscísico tiene efectos importantes en la floración, así como también en otros procesos fisiológicos. El Antably & Wareing (52) demostraron que -- promueve la floración en 3 plantas de días cortos: Pharbitis nil, Chenopodium rubrum y Ribes nigrum bajo condiciones no inductivas; Evans (52) ha demostrado que inhibe la floración en Lolium (planta de días largos) en condiciones de días cortos. En ambos casos el ácido abscísico parece afectar los brotes receptores antes que a las hojas. Otros han demostrado también que el ácido

abscísico actúa como antagonista del ácido giberélico en la elongación de coleptilos de avena.

Se menciona que el ácido abscísico tiene marcado efecto en la regulación del cierre estomatal. También se ha reportado que no tuvo efecto en el crecimiento y diferenciación de Hedera helix juvenil o en plantas adultas tratadas con ácido giberélico, lo que atribuyen al uso de bajas concentraciones de éste, - porque en altas concentraciones causó senescencia y abscisión de la hoja. -- Sin embargo se reportó que pudo haber sido a causa del método de aplicación - utilizado, por lo que existe la posibilidad que cuando el ácido abscísico y el ácido giberélico son aplicados a una planta por una técnica de "hoja mojada", el ácido abscísico modifica la asimilación del ácido giberélico.

El ácido abscísico puede estar actuando por medio de un mecanismo capaz de reducir el nivel de ácido giberélico activo en las células apicales de Hedera helix (20, 50, 51).

Trabajos más recientes han indicado que cuando el ácido abscísico y el Ancymidol se aplicaron juntos, el primero contrarrestó la reducción en la longitud del entrenudo y el número de nudos; además no se observaron cambios morfológicos regularmente asociados con maduración en Hedera helix como: forma de la hoja, filotaxia, presencia de raíces aéreas y hábito de crecimiento. Aún - cuando el ácido abscísico solo, tiene poco o nulo efecto en la altura de la planta, longitud del entrenudo, o número de nudos, éste llega a vencer los -- efectos de la inhibición del ancymidol en estos parámetros, y por lo tanto, -

probablemente es capaz de restaurar la actividad mitótica en ambos meristemas: apical y subapical. Por otro lado, el aumento sustancial en diámetro del tallo inducido por ácido abscísico solo, sugiere que las citocininas pueden estar involucradas en el control de la división celular en el cambium o corteza. Otros experimentos indican que el ácido abscísico solo, aumenta el área de la hoja significativamente, sugiriendo que las citocininas pueden estar involucradas en el control de la división celular y/o expansión celular en las hojas de Hedera helix (8)

Se ha mencionado que el ácido abscísico aplicado solo, disminuye el número de brotes axilares y aumenta el diámetro del tallo. En otros casos ha causado pequeños pero significativos aumentos en el número de nudos.

IV. RELACION PERIODO JUVENIL - PERIODO ADULTO

Durante su desarrollo un organismo presenta un período juvenil de crecimiento vegetativo seguido por un período adulto de crecimiento reproductor. En plantas perennes la transición a este último se manifiesta primeramente en las partes más jóvenes, mientras que las partes cronológicamente más viejas pueden retener el carácter juvenil. Esto puede verse con facilidad en Hedera helix que presenta diferencias morfológicas conspicuas entre sus períodos juvenil y adulto: la zona basal juvenil de una planta madura produce cada año - renuevos con hojas palmeadas, características del período juvenil; mientras que las partes más distantes (cronológicamente más jóvenes) adultas, forman renuevos con hojas enteras ovadas, características del período adulto; sin embargo las hojas en ambas fases son de la misma edad cronológica.

En su ontogenia normal, desde la germinación de la semilla hasta la floración, muchas clases de plantas herbáceas y leñosas presentan los períodos juvenil y adulto más o menos bien definidos, distinguidos por sus diferencias morfo-fisiológicas manifiestas en el meristemo apical. Estas características cambian a medida que la planta "envejece".

Las fases juvenil y adulta poseen características distintivas propias; la mayoría de estas cambian gradualmente conforme la planta va madurando. También conforme la planta envejece se dan otras características en el tipo de crecimiento.

Para distinguir estos 2 fenómenos, se ha aplicado el término "maduración" a la transición del estado juvenil al adulto, mientras que el término "envejecimiento" se ha usado para indicar la pérdida de vigor asociado con el desarrollo de la planta. Por lo tanto, la "maduración" se refiere solamente al desarrollo de plantas que provienen de semilla (propagación sexual). Los árboles jóvenes propagados vegetativamente de árboles maduros experimentan el proceso de "envejecimiento".

Otro término usado para describir la floración en plantas jóvenes (propagadas vegetativamente) es la "precocidad". Este término indica la floración en una fase temprana poco común, y se aplica a una planta proveniente de semilla con un período juvenil muy corto o a un árbol propagado vegetativamente, el cual comienza a producir poco después de la propagación (79).

Un factor que parece sumamente importante en el proceso de desarrollo de la planta para llegar a la maduración es el "alcance" de un tamaño crítico. Por ejemplo, hay varias especies que necesitan alcanzar una altura mínima del tallo, como se ha demostrado experimentalmente en Ribes nigrum, Humulus lupulus, Betula verrucosa, Larix leptolepis y otras, donde parece que hay una correlación entre el alcance de un tamaño crítico y la transición a la condición -- adulta de floración. Sin embargo, existen algunas dudas acerca de que si es el tamaño por sí mismo el responsable del cambio de juvenil a adulto, o si el tamaño mismo está correlacionado con algún otro factor que determina este cambio. Ahora, la transición de juvenil a adulto tiene lugar en la región de crecimiento del renuevo apical y aparentemente no se extiende a la región ba-

sal (más vieja) del tallo, la cual se sabe que permanece siempre juvenil en Hedera helix, y muchos árboles forestales.

Para una mejor comprensión de la transición de juvenil a adulto se han considerado 2 posibilidades generales:

- 1) El cambio en el ápice del renuevo es controlado por el tejido del tallo - ya diferenciado; por ejemplo, el cambio en el ápice del renuevo puede depender de un gradiente establecido en el tallo, el cual a su vez puede depender de la distancia entre el ápice del renuevo y la raíz.
- 2) El ápice del renuevo puede no estar directamente afectado por la altura - del tallo, pero puede comportarse como una unidad autónoma que experimenta cambio después de que se dan cierto número de divisiones celulares, de modo que el cambio está correlacionado con la altura del tallo pero no de terminado por este último.

Robinson & Wareing (48) concluyeron que:

- A) Los ciclos anuales de crecimiento y latencia a través de los cuales pasa normalmente un árbol, no son esenciales para la transición de la condición juvenil a la adulta, la cual parece que se da cuando el árbol ha alcanzado un tamaño crítico; y una vez alcanzado, son necesarias ciertas - condiciones particulares para que cada especie lleve a cabo la floración.
- B) Los cambios en el ápice del renuevo son determinados por algún mecanismo intrínseco al ápice del renuevo mismo, antes que por las condiciones pre-

valecientes dentro de las partes diferenciadas de la planta. De ser así, entonces aparentemente los ápices se comportarían como unidades autónomas que experimentan la transición de juvenil a adulto después de un cierto tiempo, aunque parece improbable que este tiempo sea cronológico como tal, y que determine este cambio; es más probable que el cambio se dé después de que el ápice del renuevo haya pasado por cierto número de divisiones celulares. Esta conclusión está también apoyada por el hecho de que la parte basal de la mayoría de las plantas leñosas permanece juvenil, aún cuando las partes superiores llegan a ser adultas. Esto indica que el cambio se da solamente en la región apical del renuevo, esto es, en el tejido capaz de experimentar división celular.

Cuando se toman vástagos de árboles en producción y se injertan en un patrón joven de crecimiento vigoroso, los vástagos probablemente crecen vigorosos -- por pocos años y durante este período la floración puede reducirse considerablemente hasta que se haya desarrollado otra vez un renuevo "envejecido"; sin embargo, esta reducción temporal, o esta ausencia de la floración, no significa que se haya dado una reversión de adulto a juvenil. Por ello se hace necesario distinguir entre:

El estado de "madurez para florecer", el cual se da con el alcance de la fase adulta; y las condiciones dentro del renuevo favorables para la floración, las cuales no son determinadas solamente por cambios endógenos, -- como el envejecimiento, sino también por factores ambientales externos -- (48).

4.1 CRECIMIENTO DE LA PLANTA

Las plantas pueden clasificarse en anuales, bianuales y perennes, dependiendo del período de tiempo requerido para completar su ciclo biológico. Estas variaciones son adaptaciones a las condiciones naturales del ambiente en que se desarrollan las plantas.

Las plantas anuales pasan, desde la germinación de la semilla hasta la floración y producción de semillas, por una sola estación de crecimiento y luego mueren.

Las plantas bianuales tienen un ciclo de vida de 2 años y requieren de frío. Las semillas germinan en el verano o en el otoño y durante la misma estación las plantas permanecen en estado juvenil o vegetativo. Se vuelven latentes durante el invierno. El estímulo que reciben por las bajas temperaturas estimula la transición al estado reproductivo. En la segunda estación producen flores y frutos y luego mueren.

Las plantas perennes viven más de 2 años y presentan una regeneración anual de su ciclo vegetativo-reproductivo. Los ciclos siguientes de crecimiento y letargo están relacionados con cambios climatológicos, ya sea de cálido a frío o de húmedo a seco. Las herbáceas perennes son aquellas en que el brote muere durante el invierno o el período de sequía. Las plantas sobreviven en esos períodos de reposo como estructuras subterráneas especializadas, tales como bulbos, rizomas o coronas. Las leñosas perennes continúan aumentando su

tamaño cada año mediante el crecimiento del tallo y de la raíz o del cámbium lateral, o bien por ambas formas.

En general, el ciclo biológico comprende los periodos vegetativo (juvenil) y reproductivo (adulto). El periodo vegetativo abarca el crecimiento de la planta por el alargamiento de las raíces y el tallo, el aumento en volumen y la expansión de las hojas; mientras que en el periodo reproductivo, cesa el alargamiento del tallo y algunos puntos de crecimiento se diferencian en yemas florales, que finalmente producen flores, frutos y semillas (27).

La diferenciación del crecimiento característico del periodo juvenil al característico del periodo adulto es dependiente de señales ambientales entre las que pueden destacarse el fotoperíodo y la vernalización.

4.1.1 Efectos del Fotoperíodo y de la Vernalización

4.1.1.1 Fotoperíodo

El fotoperíodo es el periodo de horas luz y oscuridad durante un lapso de 24 horas (día).

La iniciación de la floración en Hedera helix no es afectada por el fotoperíodo, pero su crecimiento vegetativo es promovido por días cortos y retardado por días largos (46). Humulus lupulus requiere de días largos para iniciar la floración; la luz continua previene la floración de los renuevos iluminados, mientras que un fotoperíodo similar al día más corto del año, rápidamente

induce la latencia. El Humulus lupulus cultivado es una planta de día corto, pero bajo fotoperíodos muy cortos se induce la latencia y se previene su floración. El fotoperíodo crítico de esta planta depende de la temperatura, puede ser más largo conforme la temperatura disminuye, comportamiento similar al de otras especies de día corto como Xantium. Además, la cercana relación entre la fecha de floración de Humulus lupulus, y la latitud del área de crecimiento, sugiere que el fotoperíodo es probablemente uno de los factores decisivos que determinan la fecha de floración normal de cualquier especie, en interacción con la temperatura y la fecha a la cual se alcanza la madurez para florecer (59). En plantas adultas de Ribes nigrum se ha observado que florecen cuando son expuestas a días cortos, mientras que las plantas juveniles no lo hacen (53). En rosas, proporcionando la suficiente luz, la formación del botón floral no se ve afectada por la temperatura. Moe & Kristoffersen (15) reportaron que a 3 niveles de luz, aumentó el porcentaje de renuevos "ciegos" con el aumento de temperatura en "Baccara" (15).

4.1.1.2 Vernalización

La vernalización es una condición que presentan las plantas bianuales y perennes latentes impuesta por las bajas temperaturas invernales, requerida para reiniciar el crecimiento y sensibilizándolas a la inducción floral por el fotoperíodo.

Curtis & Chang (74) observaron que en apio los meristemas terminales del tallo pueden vernalizarse; sin embargo no se conoce el sitio exacto de la plan-

ta que recibe el estímulo de la vernalización, pero se cree que el ápice del tallo, o los brotes, son los órganos que lo perciben.

Se ha demostrado que las hojas pueden vernalizarse. Wellensiek (74) menciona que las hojas de las plantas adultas requieren de más frío para la vernalización completa. La vernalización de la hoja se puede dar mediante 2 posibilidades:

- 1a. Toda la hoja es vernalizada, originando la producción de un estímulo a floración el cual es traslocado para la regeneración de la nueva planta.
- 2a. Cada célula meristemática está sujeta a vernalización y produce la condición vernalizada por mitosis para la regeneración de la nueva planta.

Se ha observado que las hojas adultas de plantas en su período de transición o adulto pueden manifestar la condición de vernalización pero no promueven un buen desarrollo de los brotes; mientras que las hojas juveniles de las mismas plantas pueden ser vernalizadas y promover además el desarrollo de los brotes. Este comportamiento apoya la segunda posibilidad mencionada.

En Hedera helix las temperaturas altas aumentan apreciablemente la longitud de los renuevos, reducen su número y promueven reversiones al tipo de crecimiento juvenil (57).

Mientras el frío induce floración en brotes de Brassica oleracea, hay una etapa juvenil durante la cual el frío es inefectivo. Esto se refleja en la prác

tica de vernalización de plantas pequeñas de col, las cuales crecen vegetativamente por toda una estación (71).

En rosales las altas temperaturas originan intervalos más cortos entre dos cosechas, pero los tallos son más débiles y más delgados; y las bajas temperaturas tienen un efecto opuesto: intervalos más largos entre cosechas y tallos más firmes. La longitud de la parte foliar del renuevo y del tallo aumentan con la disminución de la temperatura, pero el tiempo para alcanzar esa longitud aumenta simultáneamente. A más baja temperatura, las plantas más tardíamente inician sus fases de crecimiento primario de renuevo o crecimiento de tallo (15).

En un estudio sobre el efecto de la temperatura sobre el número de hojas y -- área foliar en rosales, se reportó que después de la germinación, las plantas desarrollaron más hojas a altas temperaturas que a bajas temperaturas. Sin embargo, el número final de hojas fue el mismo a diferentes temperaturas; alcanzándose más pronto conforme la temperatura fue más alta.

En rosal, las bajas temperaturas aumentan la longitud de la parte aérea del renuevo, el número de hojas y el área foliar, mientras que las altas temperaturas inducen lo contrario. De Vries & Smeets (15), observaron que las plantas fueron más pequeñas conforme la temperatura disminuyó.

Algunos investigadores han demostrado que con el aumento de la temperatura en cultivos de rosales, la longitud del renuevo y el intervalo entre dos cosechas

disminuye; el tallo aumenta con la temperatura. También se ha observado en - rosal, chfcharo y cereales que el período juvenil se reduce a temperaturas -- más altas (15).

4.1.2 Importancia de la Hoja

Algunos autores mencionan que la retención de las hojas durante los meses de invierno se considera como una característica juvenil de plantas decíduas y - perennes. Los árboles jóvenes pueden retener todas sus hojas, mientras que - los especímenes adultos sólo pueden mudar las hojas de la porción terminal on togénicamente más vieja (5).

Se ha mencionado que en olivo las hojas promueven el enraizamiento principal- mente cuando se trata de estacas juveniles. Estas estacas pueden poseer una mayor habilidad para utilizar carbohidratos y otras sustancias suministradas por la hoja para el proceso de enraizamiento. También es posible que las ho- jas y brotes de los dos períodos de crecimiento, juvenil y adulto, produzcan cantidades diferentes de una sustancia dada o diferentes sustancias, contribu- yendo así a un enraizamiento desigual (43).

Varios investigadores han hecho mediciones en hojas juveniles y adultas de va rias especies y han demostrado que existen diferencias significativas en sus propiedades de absorción, las cuales influyen notablemente sobre la temperatu- ra y las relaciones hídricas óptimas (6). Las hojas juveniles y adultas de - Piper betle presentan diferentes absorbencias específicas determinadas por la

presencia de pigmentos, e inespecíficas, debido sólo al contenido de celulosa y agua. La absorbencia específica generalmente es más baja para las hojas juveniles, que aparecen verde-amarillentas debido a su más bajo contenido de clorofila. La absorbencia inespecífica es más pronunciada cerca del infrarrojo (750-1350 nanómetros); entre los 800 y 2000 nanómetros, esta absorción depende principalmente del contenido de agua y del grosor de la hoja. Para Piper betle se reporta que la absorción de luz de hojas juveniles es más baja que la de las adultas. Si la temperatura de la hoja se calcula para valores definidos de la energía incidente y se determinan parámetros como: resistencia estomática, geometría de la hoja, velocidad del viento, humedad relativa del aire y temperatura del aire, se encuentran diferencias características entre la temperatura de la hoja y la temperatura del aire; por ejemplo, a una velocidad del viento de 2 m./seg y una alta radiación completa de onda corta, la hoja madura es 2°C más caliente que las juveniles. A bajo consumo de radiación esta diferencia se reduce a 0.5°C; a más baja velocidad del viento las diferencias de temperatura entre hojas juveniles y adultas tiende a ser más grande.

Por otra parte se menciona que las hojas de Piper betle parecen estar protegidas contra la tensión causada por el calor. Las hojas juveniles tienen una cutícula débilmente desarrollada que las hace exponerse al daño por sequía o alta temperatura de la hoja; lo que conduce a una excesiva pérdida de agua. El calor de la hoja y la alta reflectividad en el espectro visible y en el infrarrojo, pueden prevenir el calentamiento y mantener balanceadas las relaciones hídricas, especialmente en las hojas juveniles (6).

También dentro de las propiedades de la hoja, Wolstenholme et al (75) menciona que en nogal pecanero a pesar de las condiciones intensamente sombreadas, las hojas juveniles tienen la habilidad de sobrevivir; cuando alcanzan el estado maduro el sombreado tiene menor efecto y las hojas rápidamente mueren. - Aparentemente existe algún carácter protector bioquímico o morfológico en las hojas juveniles que les permite sobrevivir en bajas intensidades luminosas lo que puede ser una de las razones del largo período juvenil del nogal pecanero.

4.1.2.1 Desarrollo de la Hoja

Las diferencias en la forma de la hoja pueden deberse a:

- a) El tamaño del meristemo principal del ápice juvenil que da origen a una hoja más grande y más elaborada.
- b) El plastocrón más grande, y el más lento desarrollo de la hoja (56).

Se dice que las hojas adultas son casi 1.5 veces más gruesas que las juveniles, siendo esto parcialmente debido a la presencia de tres capas de células de parénquima en lugar de dos (3). Trabajos en Hedera helix han demostrado que las diferentes capacidades fotosintéticas encontradas en hojas juveniles y adultas, fueron causadas por diferentes conducciones residuales, las cuales incluyen propiedades anatómicas de la hoja, así como la actividad del aparato fotosintético (32).

El desarrollo de otras características en la hoja, como la resistencia a enfermedades, ha sido investigado recientemente en nogal (Juglans nigra L.) y se -

ha observado que las menores lesiones se asocian con las hojas juveniles. Sin embargo el mecanismo de resistencia de la hoja juvenil aún no está entendido, pero indica la posibilidad para originar resistencia a enfermedades. Quizá - alguna sustancia química esta presente en concentraciones considerables en te jidos juveniles que involucra la resistencia a enfermedades. Para nogal se - reporta que las lesiones más pequeñas se observaron en la mayor parte de las hojas jóvenes; y el tamaño de estas lesiones aumentó en forma proporcional -- con la madurez de la hoja (10).

4.1.2.2 Fotosíntesis

Algunos trabajos mencionan que las especies presentan diferencias en cuanto a la eficiencia fotosintética, ya que varios genes están involucrados en el pro ceso. Ha sido reconocida la alta eficiencia fotosintética de ciertas hierbas tropicales -semejantes al maíz-. Esas especies aparentemente carecen de fotorrespiración y fijan el CO_2 en el ciclo C-4. Se ha establecido en varios documentos que las células mesófilas y del haz vascular de las especies C-4 como el maíz, tienen cloroplastos morfológicamente distintos. Los cloroplastos de las células del haz vascular son más grandes, acumulan almidón y carecen de grana. Las células mesófilas tienen cloroplastos más pequeños que con tienen grana pero no acumulan almidón (11, 26).

Los cambios diferenciales en la fotosíntesis y fotorrespiración, con el tiempo pueden ser un factor que contribuya a la productividad diferencial (11).

Por otra parte, existen reportes que indican que en plantas de maiz se presenta variabilidad genética relacionada con el tipo fotosintético y se ha visto que aquéllas con crecimiento más lento, tienen más alta tasa fotosintética -- que las de crecimiento más rápido. Los requerimientos a cada paso del proceso fotosintético genéticamente controlado, pueden ser únicos de modo que cualquier alelo alternativo se puede presentar en muy baja frecuencia (11).

En Hedera helix la fotosíntesis neta se obtiene a bajas intensidades lumínicas, y sólo alcanza 2/3 del tipo de las hojas adultas. Cuando la capacidad fotosintética está relacionada con el peso seco o con el contenido de clorofila, la diferencia entre ambos tipos de hoja es significativa. Las hojas adultas muestran por unidad de área más alta respiración en la oscuridad que las juveniles. El influjo de CO₂ en hojas juveniles se restringe por las más bajas conducciones estomáticas y residuales.

Todos los parámetros comparados de hojas juveniles y adultas de Hedera helix difieren de la misma manera como lo hacen los genotipos de hojas de sombra y hojas de sol. Schramm (3) reportó en 1912 que los árboles juveniles nunca -- son capaces de producir hojas de sol (caracterizadas morfológicamente), aunque fueran de un árbol de sol y fuesen expuestas a la luz fuerte.

Con respecto a las características anatómicas y fotosintéticas, las hojas de la fase juvenil de Hedera helix que crece en condiciones de sombra se parecen a aquellas típicas plantas de sombra, mientras que las hojas de la fase adulta de la misma planta se pueden caracterizar como típicas hojas de sol (3, 32).

Defoliación

Como resultado de investigaciones previas se ha considerado que varios factores promueven el proceso de abscisión. Un factor importante en la abscisión de la hoja en algunos árboles deciduos es la edad de la hoja y se considera - la probabilidad de que la combinación de dos o más factores pueden ser los -- responsables de la abscisión en una especie (5).

Antiguamente, la abscisión se utilizaba como un indicador de la senectud de - la planta. En algunos trabajos, los cambios en el contenido de RNA en la re- gión de abscisión en el cultivo de tejido de haba se asociaron con la absci- sión de la hoja. También se ha demostrado la efectividad de las flores o los frutos en la inducción de la senescencia de la hoja (5, 36).

La separación final de los órganos de la planta puede ocurrir por:

- 1) Disolución de la lamela media
- 2) Disolución de la lamela media y pared celular primaria
- 3) Desintegración de una o más capas de células

Myers (5) reportó que la abscisión de la hoja de Coleus sp. se debía a la des- integración de células. Borman et al, reportaron que esta forma de separa- ción se presentaba en la abscisión del tallo de plantas de algodón en cultivo de tejidos; y en la abscisión del peciolo de Phaseolus vulgaris (Welster (5)).

La separación de la hoja en roble se efectúa por desintegración de la capa de

células próximas a la capa de separación. Facey (5) estableció que la división celular en la zona de abscisión, que muchas veces va precediendo o acompañando cambios químicos en la pared celular, con frecuencia es asociada con la separación de la hoja. Sin embargo la división celular no es un pre-requisito para la separación de la hoja en todas las plantas (5). En algunos casos hay un alargamiento o elongación de las células directamente involucradas con la separación. Esas células pueden mostrar varias formas y parecer un "bulbo" o tubo de células.

Existe cierta variación en el tiempo y el patrón de abscisión de la hoja en robles juveniles. Se ha observado el desarrollo de la hoja durante primavera-verano y se han reportado pequeños cambios en la ontogenia de la hoja normal hasta noviembre, cuando las hojas se secan en la rama, con peciolo marchitados y con un color oscuro. Todo el tejido próximo a la región de abscisión aparece necrótico. En el punto de la unión del peciolo con el tallo en la zona de abscisión, el eje lateral presenta una leve hinchazón. Un análisis de la región de abscisión de las hojas completamente desarrolladas de roble juvenil muestra una región de abscisión diferente y más ancha. La región de células pequeñas de parénquima de pared delgada, poco a poco cambian a maduras y más grandes en el peciolo y el tejido del tallo. Prevalecen los cristales en el tejido bajo el peciolo, el tallo, y la región de abscisión durante el verano. Además se presentan numerosos grupos de "braquiescleroides" en el lado próximo de la región de abscisión, en donde en el lado abaxial de esta región hay un leve alargamiento que corresponde al del área hinchada en la base del peciolo (5).

Hay extrema variabilidad en el tiempo y patrón de cambios citológicos que originan la separación final de la hoja en robles. Berkley (5), reportó que la división celular irregular, muchas veces acompaña el proceso de abscisión en varias especies de Quercus, sin embargo otros trabajos reportan que la división celular va precediendo o acompañando la abscisión de la hoja en dos especies de Quercus.

En cítricos la zona de abscisión se localiza entre el peciolo y el tallo, y entre la lámina foliar y el peciolo; en muchas especies los peciolos también son heridos (60).

Schwabe & Al-Doorf (53) estudiando el efecto del tamaño o edad de la planta de Ribes nigrum en la inducción a floración, observaron la defoliación y encontraron que en plantas con 26 nudos, fueron retenidas ocho hojas en la punta o en la base de la planta, y notaron que el 80% de las plantas con 8 hojas cerca de la punta, fueron inducidas, y que de las que presentaban hojas basales solamente se indujo el 70%. Observaron también que los renuevos totalmente defoliados, probablemente incapaces de percibir el estímulo del día corto, no florecieron; lo que significa que ciertas hojas son necesarias para la percepción del estímulo fotoperiódico.

En otros experimentos de defoliación combinados con la remoción de brotes de Ribes nigrum, se ha reportado que con la remoción del 75% de las hojas y brotes axilares a lo largo del renuevo, dejando solo las 5 hojas superiores y sus yemas, se obtuvo el 50% de inducción; pero cuando las 5 hojas y la yema -

izquierda estuvieron a la mitad del renuevo, sólo se indujo el 20% de floración. Cuando las 5 hojas y los brotes fueron los más viejos cerca de la base del tallo no hubo inducción de floración. Sin embargo, aunque la defoliación severa originó reducción de la floración, la posición de las hojas y yemas pareció ser de mayor importancia (53).

4.1.3 Efecto de las Podas

Un gran número de investigadores han reportado que las podas inducen el desarrollo de estructuras juveniles. Se han investigado los efectos de la poda en la inducción del desarrollo de brotes latentes de la porción más baja del tronco del árbol que se considera retiene su carácter juvenil aún cuando la porción superior de la planta es adulta. Pueden también desarrollarse brotes adventicios inducidos en la porción adulta de la planta. Por ejemplo, la poda severa y desbrotamiento causa en manzano y algunos otros árboles, la formación de "esferoblastos", que son pequeños cuerpos leñosos redondos en la corteza, sobre los cuales pueden formarse los brotes adventicios (46).

El recortamiento de los renuevos principales o poda de ramas, juntos o separados, retardaron la floración en manzano; los árboles no podados florecieron más rápido. Aparentemente la influencia desfavorable de la poda sobre la floración se debe a su acción retardando el crecimiento (62).

Para obtener fácilmente renuevos de raíz (una característica de juvenilidad), el crecimiento de la porción basal del árbol es forzado continuamente por po-

das. También se ha reportado que las podas severas pueden conducir a un rejuvenecimiento de plantas adultas (20, 33). Las podas severas en la forma arbustiva de Hedera helix probablemente causan reversión a juvenilidad (45). En Ribes nigrum se observó que cuando se podaron los renuevos a 8 nudos basales ninguno floreció (53). Cuando la rama primaria de una planta tratada con ácido giberélico, se cortó, se desarrolló una rama secundaria del brote lateral superior y mostró características juveniles (51). El olivo silvestre (acebuche) se ha observado que permanece enano y juvenil por más de 50 años como resultado del sobrepastoreo por ovejas y cabras (43).

Hay concordancia general que la poda retrasa la floración de árboles frutales provenientes de semilla. Tydeman demostró que la poda de ramas pequeñas principales de manzanos injertados en los patrones M9 y M12 retrasó la floración. Karnatz, menciona que la poda retrasó más la floración en plantas no injertadas que injertadas en M9. Crane, observó que el ciruelo siempre florece en sus ramas superiores durante los primeros años, no obstante, practicó la poda y no obtuvo mucha floración hasta que las plantas tuvieron por lo menos 6 años de edad.

Las podas de raíz y el trasplante se considera que retrasan la floración de las plantas porque restringen su crecimiento. Sin embargo, con las podas de raíz en plantas jóvenes estas desarrollan un sistema radicular enramado. Holst (79) reportó que la poda de raíz estimuló la floración de plantas de abeto blanco de 10 años de edad, pero no indujo floración en las plantas de 8 años de edad de pino rojo. Stephens (79) reportó que la poda de la raíz no indujo floración en plantas de pino blanco de 7 y 14 años de edad.

4.2 DIFERENCIAS BIOQUIMICAS

Robbins (47), discutiendo los procesos fisiológicos de la maduración mencionó que la forma adulta es el estado constante o estable de la planta.

Hedera helix es una planta que muestra tres etapas morfológicamente distintas juvenil, de transición y adulta, estas características la han hecho el modelo ideal para examinar las diferencias bioquímicas asociadas con la maduración y senectud. Se encuentran diferencias cualitativas y cuantitativas de RNA y -- proteínas con esos cambios y recientemente se estableció que las actividades de ciertas enzimas oxidativas y ribonucleasas, también fueron influenciadas.

En un análisis de proteínas en hojas de las 3 formas de Hedera helix la maduración fue evidenciada por un descenso cuantitativo en las proteínas solubles - totales conforme la planta cambia gradualmente de la forma juvenil a la adulta. La disminución de globulina y aumento de albúmina se asocian con la maduración, lo que indica que estas fracciones están involucradas en este proceso biológico. Las diferencias en estas proteínas se asocian con la senescencia; sin embargo, se restringe a las globulinas en tejidos juveniles y a la albúmina en la forma adulta.

Las diferencias morfológicas y fisiológicas entre las formas juvenil y adulta de Hedera helix, indican que debe existir una diferencia significativa entre ellas en cuanto a la actividad de los genes (49).

También puede ser que en Hedera helix la transición del estado juvenil al -- adulto pueda depender de la presencia de niveles reducidos de giberelinas en los ápices del renuevo, posiblemente debido al aumento en la distancia entre las dos regiones (ápice y raíz) conforme la enredadera aumenta en longitud. - Sin embargo, una vez que el ápice del renuevo alcanza la condición adulta, el mantenimiento de este estado no depende solo del suministro continuo de los ni-- veles reducidos de giberelinas de otras partes de la planta, sino aparentemen-- te también involucra ciertos cambios estables en el metabolismo de células me-- ristemáticas del ápice del renuevo adulto, después la condición adulta es re-- tenida aún cuando los renuevos adultos sean enraizados en forma de estacas, o injertados en patrones juveniles (20).

Existen evidencias, incluyendo el injerto recíproco y la defoliación que indi-- can que las hojas completamente desarrolladas de la forma madura pueden fun-- cionar en la estabilización de sus caracteres morfológicos (de la forma madu-- ra). Allsopp (50), mencionó que la transición de juvenil a adulto en varias plantas depende de un aumento en el tamaño del meristemo del renuevo.

Así como la reversión de Hedera helix adulta a condición juvenil puede ser in-- ducida con éxito por la aplicación de pequeñas cantidades de ácido giberélico, se puede anticipar que otras sustancias pueden acelerar el cambio de juvenil a adulto (46).

En base a los efectos observados en Eucallyptus, Thuja y Cupressus, se ha pos-- tulado que la respuesta de las plantas leñosas a las giberelinas puede depen--

der del estado de desarrollo ontogénico de la especie en particular. Para algunas plantas en la etapa juvenil las giberelinas pueden apresurar la manifestación de la fase adulta, y para otras en estado adulto, pueden causar reversión a la forma juvenil (60).

Finalmente en la interpretación del fenómeno de la juvenilidad descrito en relación a las hormonas producidas en las raíces, contrasta con la interpretación de Robinson & Wareing de la juvenilidad en plantas, a las cuales atribuyen el cambio de madurez a transformación apical autónoma (53).

Por otra parte, aunque se ha escrito mucho sobre la juvenilidad, no está claro que la edad o el tamaño sean el criterio principal de juvenilidad. El estudio de Logman & Wareing (53) en abedúl, indica que el tamaño es el factor más importante en esas especies. Algunos trabajos con manzano, indican que las plantas más altas florecen primero. Mangelsdorf, reportó que en caña de azúcar se requirieron de 2 a 3 nudos para obtener una respuesta fotoinductiva positiva. Nasr & Wareing mencionan que Ribes nigrum es una planta de días cortos. Sin embargo otros autores establecen que renuevos cortos de Ribes nigrum con menos de 20 nudos no iniciaron floración después de 11 meses de tratamiento de días cortos (35). En Humulus lupulus, la floración no puede inducirse en uniones más cortas de 12 a 25 nudos de acuerdo a la variedad (59).

La nutrición general de la planta es muy importante para su buen crecimiento y desarrollo y en relación a la juvenilidad, mucho mejor sea la nutrición de la planta, su período juvenil es más corto.

Njokú (41) en sus trabajos anteriores (1957), menciona que la nutrición mineral parece tener efectos de retardadores de la lobación de la hoja.

El movimiento de sustancias nitrogenadas hacia órganos de crecimiento como inflorescencias, ápices de tallo o frutos, es una expresión resultante de la traslocación. Mothes (36), mencionó que la cinetina puede causar la traslocación de nitrógeno y algún otro nutriente hacia la parte tratada en hojas de tabaco - mencionó que la cinetina es similar al agente movilizador natural de la planta, que son las citocininas.

En Ipomea purpurea, la glucosa, fructosa, sacarosa y rafinosa produjeron aumentos significativos en la lobación de la hoja. Se observó que aumentando la concentración de sacarosa se presentó un aumento en la lobación. Estas plantas fueron por lo regular más cortas y más gruesas que los testigos (sin azúcares); en apariencia parecían plantas de sol, mientras que los testigos con sus hojas más delgadas y tallos más elongados presentaron características de plantas cultivadas en sombra.

Los azúcares, en la lobación de la hoja y peso seco de Ipomea purpurea muestran un efecto similar al de la alta intensidad luminosa en plantas cultivadas en maceta e indican que el efecto de luz puede deberse a un aumento en la concentración de azúcar en los tejidos de la planta.

Njokú (41) concluyó que el efecto de la alimentación con azúcares en el aumento de la lobación de la hoja, es simplemente resultado del crecimiento realiza

do. Sin embargo al respecto hay cierta incertidumbre ya que han aparecido -- algunos reportes que mencionan que la alta nutrición con protefna, promueve - el crecimiento pero retarda la lobación de la hoja; y por otra parte, experi-- mentos con retardadores del crecimiento mencionan que estos promueven la loba-- ción de la hoja disminuyendo el crecimiento. Njokú reportó que cuando Ipomea purpurea fue alimentada con una mezcla de aminoácidos, en forma de caseína hi-- drolizada, la planta presentó un gran crecimiento; pero la protefna por sí mis-- ma no tuvo efecto en la lobación de la hoja.

Las plantas alimentadas con azúcares desarrollan entrenudos más cortos; el - - efecto de los azúcares que promueven la producción de más hojas adultas, es de -- cir, aceleran el desarrollo heteroblástico, es similar al efecto de la alta -- intensidad luminosa, lo cual fue demostrado también por Njokú (41).

La nutrición con carbohidratos desempeña un papel importante en el desarrollo heteroblástico. En Ipomea purpurea la nutrición con protefna tiene un efecto opuesto.

Njokú (41), fue incapaz de elucidar el argumento de que la nutrición de protef-- na actúa por medio de su efecto en el balance entre carbohidratos y protefna - en la planta. Al respecto Njokú en experimentos anteriores concluyó que la al-- ta nutrición de protefna actúa por medio de su efecto en la producción de ho-- jas, de modo que se presenta una mayor competencia entre hojas jóvenes. Las - plantas de Ipomea purpurea con nutrición protéica fueron más grandes, con el - eje primario más grueso y probablemente el ápice más largo; lo que dificulta -

aceptar el hecho de que el tamaño "regula" el efecto de la nutrición y otros factores en el desarrollo heteroblástico. Sobre esto, Allsopp revisó evidencias relacionadas con el cambio en el tamaño del ápice del renuevo y para la correlación de éste con el desarrollo heteroblástico; de esta revisión y de su propio trabajo en Marsilea concluyó que el desarrollo heteroblástico es controlado por cambios en el tamaño del ápice -nutrición mejorada- produciendo un ápice más largo el cual lleva a cabo la formación del tipo de hoja adulta. -- Njokú (41) estableció que el tamaño del ápice del renuevo y el desarrollo heteroblástico están correlacionados durante la ontogenia de la planta. Concluyó que para Ipomea purpurea los resultados de sus experimentos anteriores y demás experimentos revisados, relacionados con la nutrición de proteína; así como -- las medidas del diámetro apical, son variantes con vistas a que la producción de hojas adultas está en función del tamaño apical.

Allsopp (50, 51) postuló que las condiciones internas como el aumento en el suministro de carbohidratos, causan alteraciones estables en el patrón de la actividad apical que se manifiesta por la transición de juvenil a adulto. Presentó evidencias que indican que un nivel particular de nutrición (suministro interno de carbohidratos) es necesario para el mantenimiento de la condición madura, y que la reducción por debajo de un nivel crítico origina una reversión a la condición juvenil en Marsilea drummondii.

Rogler & Hackett (50) encontraron que las plantas maduras de Hedera helix conservadas a baja intensidad luminosa, crecieron lentamente. Mencionan también que puede darse una interacción entre: giberelinas y metabolismo de carbohidratos en la estabilización de la forma madura de Hedera helix.

V. LA JUVENILIDAD Y LA PROPAGACION VEGETATIVA

La propagación de las plantas puede ser sexual (por semilla) y asexual (vegetativa).

La propagación asexual consiste en la producción de individuos a partir de porciones vegetativas de las plantas y es posible porque en muchas de éstas los órganos vegetativos tienen la capacidad de regeneración. Las porciones de tallo tienen la capacidad de formar nuevas raíces y las partes de raíz pueden generar un tallo nuevo. Las hojas pueden generar tallos y raíces nuevas. Un tallo y una raíz (o dos tallos), cuando se les combina de modo adecuado por medio de injerto, forman una conexión vascular continua.

Se pueden desarrollar plantas nuevas partiendo de una sola célula, y a través de sucesivas divisiones mitóticas. Las células de la médula del tabaco y de la raíz de zanahoria en cultivo de tejidos, han generado plantas completas -- idénticas a aquellas de donde procedió la célula inicial.

La propagación vegetativa tiene importancia especial, porque la composición genética (genotipo) de la mayoría de los cultivares de los frutales y de las plantas ornamentales más valiosas, es sumamente heterocigota y las características que distinguen a esos tipos se pierden de inmediato al propagarlos por semilla. También es indispensable en la reproducción de plantas que no producen semillas viables, como algunos plátanos, higueras, naranjos y vides.

En algunas especies la propagación es más fácil, rápida y económica por medios vegetativos que por semilla.

Algunas plantas cultivadas a partir de semilla tienen un período juvenil largo y durante ese tiempo la planta no solo puede dejar de florecer y fructificar, sino también mostrar otras características morfológicas inconvenientes, por -- ejemplo tener espinas, que no se presentan cuando la propagación se hace con - material vegetativo en estado adulto. Por otra parte, puede resultar útil man tener indefinidamente ese estado juvenil para facilitar la propagación de esta cas difíciles de enraizar (27).

La propagación asexual es un método comercial importante para la generación de grandes cantidades de plantas genéticamente uniformes. Las plantas leñosas co munmente son propagadas por estacas, y por lo tanto, se forman las raíces ad- venticias para una propagación próspera. Algunos investigadores han observado que la facilidad de formación de raíces adventicias declinó con la edad del - "patrón" padre, lo cual es un problema importante porque las características - deseables frecuentemente no son expresadas hasta después de que la planta ha - alcanzado la madurez.

La respuesta que presentan las estacas juveniles comparada con la de estacas - adultas, tiene una gran importancia en la propagación de plantas. El principio no ha sido ampliamente explotado porque una planta casi siempre sale de su es- tado juvenil antes de que sea reconocido su valor como cultivar.

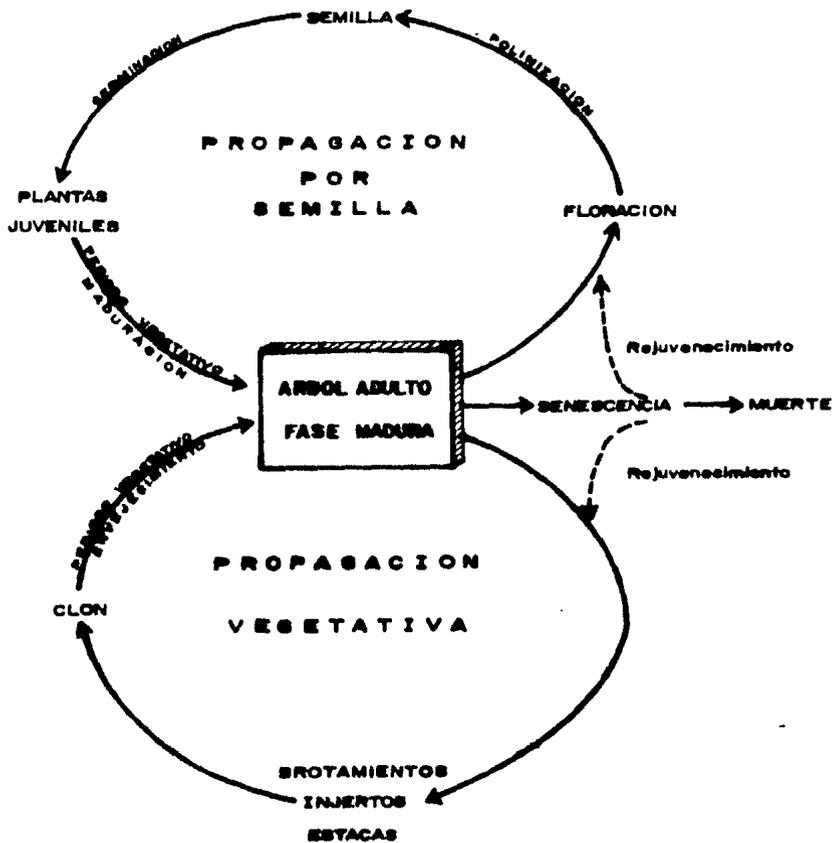
Existen en la literatura reportes que indican que un fenómeno similar a la condición juvenil se puede presentar en el material vegetativo tomado en forma de estacas de patrones viejos que han florecido por muchos años o que producen un grupo determinado de renuevos aéreos cada año.

La fase juvenil de plantas leñosas es un fenómeno que ha intrigado a los fisiólogos por un lado, y por otro, ha acarreado desventajas para los productores de plantas (12, 37, 53, 63).

De acuerdo a Wolstenholme et al (75), el árbol adulto (fase madura) se puede propagar por semilla (sexualmente) o vegetativamente (asexualmente). Solamente el período vegetativo, asociado con la germinación de la semilla, es juvenil (esquema No. 5).

Hasta ahora, en la propagación de plantas ha aumentado el interés en prolongar la juvenilidad, o en revertir el proceso, obligando a que los tejidos maduros regresen a juveniles, ya que el material que se está propagando es adulto. Esta conversión es muy difícil puesto que la etapa adulta alcanzada es relativamente estable (50, 51).

Las formas para reproducir árboles frutales están seriamente comprometidas por la persistencia de la juvenilidad, comparada con una especie anual; por lo tanto, el fruticultor, teniendo hecha una cruce particular entre 2 padres, debe esperar varios años antes de que pueda empezar a "ensayar" la planta híbrida resultante, principalmente en relación a la calidad de sus frutos y a la regu-



Representación de los fases de crecimiento juvenil y adulto ; y ciclos de propagación sexual (por semilla) y asexual (propagación vegetativa).

ESQUEMA No. 5

laridad, precocidad y prolificidad de carga (67, 75).

Una característica del fenómeno del cambio de fase en plantas leñosas es que -- una vez que se ha alcanzado el estado adulto, la reversión al estado juvenil no se da fácilmente como resultado de la propagación vegetativa, aunque claramente la reversión se da durante la propagación sexual normal, la planta produce semillas y estas dan origen a plantas juveniles. Por lo tanto, estacas de renuevos adultos de Hedera helix pueden ser enraizadas y bajo ciertas condiciones pueden continuar su crecimiento por muchos años como arbustos mostrando caracteres -- adultos; de forma similar, los vástagos tomados de ramas adultas de árboles forestales e injertados en patrones pueden continuar reteniendo sus caracteres -- adultos incluyendo la habilidad de floración (39, 45, 72, 75).

Lyrene (37) menciona que el fácil enraizamiento de estacas de "mirtilo" puede - obtenerse explotando la "reversión a juvenilidad" en cultivo de tejidos; además menciona que puede ser posible un segundo método para obtener estacas juveniles de mirtilo si la juvenilidad persiste en la base de las plantas revertidas a juveniles en cultivo de tejidos, como persisten en la base del árbol de Manzano. Si la juvenilidad persiste en la base del mirtilo derivado de cultivo de teji--dos, las plantaciones podrán conservarse juveniles podando las plantas hasta el raz del suelo cada invierno. Las estacas de fácil enraizamiento pueden obtenerse cada año del crecimiento de renuevos.

5.1 ENRAIZAMIENTO DE ESTACAS

La formación de raíces involucra una secuencia de eventos histológicos, cada uno con requerimientos específicos de fitohormonas. Se ha establecido que las auxinas y citocininas tienen diferentes efectos en la formación de raíces adventicias dependiendo de la etapa de desarrollo. Dore & Girovard (11) reportaron el enraizamiento adventicio como un proceso de 4 pasos:

- 1o. Desdiferenciación o "Remeristemación"
- 2o. Iniciación o comienzo como células iniciales para dividirse y formar levemente grupos organizados (raíces iniciales)
- 3o. Diferenciación del primordio de la raíz
- 4o. Elongación

Sircar & Chatterjee (12) observaron a nivel histológico 5 distintas etapas de enraizamiento en hipocotilos de Vigna, en las cuales el ácido giberélico y el ácido indol acético alternadamente promovieron o inhibieron la formación de raíces adventicias; y también usaron el término "remeristemación" para describir la transición de células diferenciadas a células de una condición meristemática.

Se ha reportado que las raíces adventicias en estacas de tallo de muchas plantas leñosas se originan de varios tejidos (12). Por ejemplo:

<u>ESPECIE</u>	<u>ORIGEN DE LA RAIZ</u>
<u>Camellia sinensis</u>	Cerca del cambium vascular
<u>Chamaecyparis</u> spp.	Haces vasculares
<u>Hedera helix</u>	Haz de floema - parénquima
<u>Vaccinum corymbosum</u>	Cambium, floema, callos
<u>Ligustrum vulgare</u>	Protuberancias de lenticelas
<u>Carya illinoensis</u>	Floema y callo de corteza, callo basal, y callo del cambium, cerca de los indicios de hoja
<u>Larix</u> spp.	Indicios de brotes

Se ha reportado que la formación de raíces adventicias en plantas leñosas generalmente se originan en el floema secundario joven, pero también aparecen de haces vasculares, cambium o médula. Algunos investigadores han asociado el origen de las raíces adventicias de especies de difícil enraizamiento al tejido del callo; otros han correlacionado el enraizamiento pobre de las estacas de tallo de ciertas especies leñosas, con la esclerificación extensa. Al respecto - Beakbane (12) menciona que las paredes gruesas lignificadas del tejido de esclerénquima son barreras fisiológicas o mecánicas para la formación de raíces adventicias en especies de Fagus, Prunus y Quercus. Otros investigadores postulan que las diferencias en la capacidad de enraizamiento están relacionadas con la facilidad de iniciación de raíces más que con la restricción del desarrollo del primordio de la raíz por el esclerénquima (12).

Actualmente la investigación se ha enfocado al estudio de la formación de raíces adventicias como un proceso de desarrollo, involucrando secuencias de eventos -

histológicos con cada etapa y teniendo diferentes requerimientos de sustancias de crecimiento.

5.1.1 Factores de Enraizamiento

Varios investigadores establecen que los factores de enraizamiento como: - - a) tipo de auxina, b) época de corte, c) tipo de estaca, d) período de crecimiento de la estaca, e) número de hojas por estaca, y f) heridas causadas juegan un papel muy importante en la formación de raíces adventicias.

5.1.1.1 Tipo de Auxina

Las diferencias en el enraizamiento adventicio entre estacas juveniles y maduras de Ficus pumila puede atribuirse parcialmente al nivel endógeno de auxinas.

Otros factores como las relaciones auxinas/citocininas, y auxinas/ácido giberélico, cofactores e inhibidores, pueden estar involucrados en el enraizamiento de estacas, ya que las aplicaciones de ácido indol butírico exógeno no superan las diferencias en formación de raíz entre material juvenil pretratado con ácido indol butírico, contra material adulto pretratado también con ácido indol butírico (11)

En olivo el porcentaje de estacas juveniles enraizadas es alto sin la aplicación de auxinas y no aumenta con el tratamiento de éstas, indicando que la ma

yorfa de las estacas tienen la cantidad mínima de auxina endógena requerida - para enraizamiento. Para estacas adultas el porcentaje de enraizamiento aumentó con la aplicación de auxina (43).

La facilidad de enraizamiento de las estacas juveniles de olivo durante todo el año las hace muy apropiadas para la propagación comercial, permitiendo así que la fructificación de los árboles resultantes no se retrase tanto, comparada con aquella de árboles derivados de estacas adultas (43).

Davies Jr. et al (12) menciona que el enraizamiento de estacas maduras de Ficus pumila con brote de hoja, tratadas con ácido indol butírico, los grupos de células especializados no son una barrera para la iniciación y desarrollo de raíces adventicias, esto apoya fuertemente las diferencias fisiológicas antes que a las anatómicas.

Porlingis & Therios (43) trataron estacas de olivo juveniles y adultas con -- ácido indolbutírico a diferentes dosis y encontraron que el porcentaje de enraizamiento y el número de raíces por estaca enraizada fue más alto en estacas juveniles que en estacas adultas a todos los niveles de concentración de auxina. La concentración de auxina no afectó el porcentaje de enraizamiento de estacas juveniles, y la óptima para estacas adultas fue de 250 a 2000 ppm. en primavera y de 4000 ppm. en otoño. Más allá de estos niveles, se observó una tendencia a la disminución del enraizamiento, indicando una tolerancia reducida de las estacas adultas a las altas concentraciones de auxina. Encontraron que el número de raíces por estaca enraizada aumentó progresivamente -

con el aumento de la concentración de ácido indolbutírico hasta 8000 ppm.; solamente en primavera el número de raíces de las estacas adultas permaneció constante en un rango de 2000 a 8000 ppm. En primavera se dió una interacción entre concentración de auxina y fase de crecimiento.

Smith & Chiu (54) reportan que una solución del 1% de ácido indolbutírico fue la concentración óptima para promover enraizamiento en estacas juveniles de nogal pecanero.

Otros reportes mencionan que los diferentes compuestos fenólicos en combinación con auxinas promueven raíces adventicias. Se ha reportado para nuevos cultivos "in vitro" de diferentes patrones de Malus una acción sinérgica entre auxina y fluoroglucinol en la "rizogénesis". Especialmente en especies leñosas, los compuestos fenólicos no muestran ningún efecto de promoción cuando se aplican solos. Es evidente que la eficiencia de un compuesto fenólico determinado varía con la especie de planta (72).

Wellander & Huntrieser (72) encontraron una interacción significativa en las dos fases de crecimiento de Malus con diferentes concentraciones de fluoroglucinol; éste estimuló el enraizamiento pero las concentraciones óptimas fueron distintas para cada fase de crecimiento, en la fase adulta el mejor porcentaje de enraizamiento se dió con 10^{-4} M. de fluoroglucinol, mientras que con 10^{-3} M. se inhibió el enraizamiento y sobrevivencia obtenidos. También mencionan que hay una acción sinérgica en la rizogénesis entre el ácido indolbutírico y el fluoroglucinol. El efecto de promoción en la formación de raíces

adventicias depende de las concentraciones de ácido indolbutírico y fluoroglu-
cinol y de la fase de crecimiento del material madre de los renuevos.

Se ha supuesto que los compuestos fenólicos actúan a través de la inhibición
o activación del sistema de oxidación del ácido indolacético "in vivo", lo --
que conduce a cambios en el nivel endógeno de auxina (72).

Davies Jr. & Joiner (11) reportaron que el ácido indolbutírico estimuló la --
formación de raíces adventicias en estacas con brote de hoja, juveniles y -
adultas de Ficus pumila. A altos niveles de ácido indolbutírico se redujo la
longitud de la raíz en ambas formas y la calidad de la raíz fue más pobre en
estacas juveniles. Las mejores respuestas para estacas juveniles se obtuvie-
ron a una dosis de 1000 a 1500 mg/litro, y para estacas maduras con 2000 y -
3000 mg/litro, considerando el número de raíces, longitud y calidad.

El ácido giberélico redujo la longitud y la calidad de la raíz cuando se apli-
có a estacas pretratadas con ácido indolbutírico. En estacas juveniles sin -
pretratamiento con ácido indolbutírico, el ácido giberélico redujo la longitud
de la raíz, pero no tuvo efectos en estacas con brote de hoja sin pretratamien-
to de ácido indolbutírico.

Hay reportes que indican que las estacas maduras de Ficus pumila no enraizan
tan eficientemente como el material juvenil. Por lo tanto, las estacas madu-
ras tratadas con ácido indolbutírico requieren de niveles más altos de auxina
endógena y más tiempo para obtener el máximo enraizamiento que las juveniles.

Las estacas maduras pueden tener niveles más bajos de auxinas, u otros químicos endógenos necesarios para estimular la iniciación de la raíz. Hay evidencias que indican que los niveles endógenos de auxina actúan como un posible factor limitante en la iniciación de raíces (11).

El ácido indolbutírico aumenta la formación de raíces adventicias en estacas juveniles y adultas (de Ficus pumila) estimulando la iniciación de la actividad del cambium; las raíces iniciales y el primordio de la raíz, son los indicios de la formación de todo un sistema radicular.

Por otra parte, la inhibición del enraizamiento por ácido abscísico en Ficus pumila juvenil y madura, se debe a que las citocininas inhiben las fases de preinducción del enraizamiento con un menor efecto inhibitorio en las fases más tardías.

En Ficus pumila el proceso de formación de raíces adventicias se da más fácil en estacas juveniles que en maduras. El ácido indolbutírico estimula iniciación de la raíz y bien puede afectar directa o indirectamente la elongación del primordio radicular (12).

5.1.1.2 Epoca de Corte

Estudios sobre los cambios de estación en la habilidad de enraizamiento en --olivo, reportan que los efectos de las fases de crecimiento y la estación de plantación son significativos sobre el porcentaje de enraizamiento y que su -

interacción también es significativa. ↓ Se observó que el porcentaje de enraizamiento de estacas adultas varió marcadamente con la estación, obteniendo el máximo enraizamiento en verano y el mínimo en otoño e invierno. El porcentaje de estacas juveniles enraizadas fue alto y relativamente constante durante el año, con algo de reducción en otoño.

Los efectos de los cambios de estación sobre el número de raíces por estaca de olivo enraizada, fueron pronunciados en estacas juveniles y adultas.

Las variaciones estacionales de intensidad luminosa y su relación con la fotosíntesis, pueden contribuir a los cambios estacionales de enraizamiento; aunque hay evidencias que están involucrados otros factores adicionales los cuales fluctúan en forma similar (43).

Sparks & Prokorny (54) reportaron que la habilidad de enraizamiento de nogal pecanero se llevó a cabo en junio, pero disminuyó en julio y no se obtuvo enraizamiento en octubre y diciembre.

Smith & Chiu (54) reportaron un mejor enraizamiento de estacas juveniles de nogal pecanero en la mayor parte de las concentraciones de ácido indolbutírico cuando las estacas se tomaron durante febrero, junio y agosto. En las estacas juveniles tratadas con ácido indolbutírico al 1% se produjeron significativamente más raíces por estaca. El número de raíces por estaca adulta fue considerablemente menor que el obtenido con estacas juveniles se obtuvo en febrero: con el 0.5% de ácido indolbutírico se obtuvo el 71% de enraizamiento.

También se obtuvo buen enraizamiento en junio y agosto, y casi no lo hubo durante abril, octubre y diciembre. El porcentaje de enraizamiento de estacas adultas fue más alto durante junio y agosto, con poco o nulo enraizamiento en febrero, abril, octubre y diciembre. La falta de enraizamiento en abril, octubre y diciembre va asociada con la ausencia del follaje en la estaca. Las estacas que tuvieron follaje en febrero, junio y agosto originaron un enraizamiento significativo.

Las estacas juveniles de nogal pecanero enraizan mucho más fácilmente que las adultas propagándolas en febrero, ya que se produce la mayor cantidad de raíces lo que origina un sistema radicular más vigoroso (54).

5.1.1.3 Período de Crecimiento de la Estaca

El porcentaje de enraizamiento y el número de raíces es mayor en estacas tomadas de renuevos que aparecen de la base del árbol disminuyendo progresivamente conforme aumenta la distancia del suelo al renuevo.

La mayoría considera que la habilidad de las estacas para enraizar está asociada con juvenilidad (45). Generalmente las estacas de plantas en fase de crecimiento juvenil enraizan más fácilmente que las de fase de crecimiento -- adulto. La Hedera helix juvenil y la Hibiscus roja son fáciles de enraizar - (30).

Investigaciones con muchas especies han demostrado que la habilidad para formar raíces en estacas disminuye con el aumento de la edad. No obstante, la -

porción más baja de la planta proveniente de semilla (la más próxima al sistema radicular), permanece juvenil, y los brotes o chupones que aparecen en esta área retienen la capacidad para iniciar raíces (75).

En la propagación de plantas, los efectos de "topofisis" pueden ser efectivamente usados para obtener estacas de las porciones más juveniles (las más bajas) de los árboles. En algunos árboles los renuevos que pueden ser usados aparecen de unas callosidades basales, semejantes a verrugas, llamadas "esferoblastos"; en otros árboles, los brotes o chupones también pueden inducirse. Las podas pesadas reducen la distancia entre el renuevo y la raíz y originan enraizamiento más fácil de estacas en muchas especies (75).

El estado juvenil persiste en los brotes de la base del árbol de Manzano, y puede perpetuarse una fuente de renuevos juveniles con habilidad de enraizamiento podando las plantas cada Invierno (37).

En olivo, como en muchas otras plantas, la alta capacidad de enraizamiento va asociada con la juvenilidad, que se presenta en los renuevos de la base del árbol, y disminuye gradualmente conforme aumenta la distancia del suelo al renuevo (43).

Porlingis & Therios (43), mencionan que la pequeña respuesta de estacas adultas de olivo a las auxinas, número de hojas y estación, muestran que algunos factores (o factor) internos limitan la formación de raíces por ausencia, inhibición o por restricción mecánica. Los cofactores de enraizamiento pueden

estar ausentes en estacas adultas de olivo, como en Hedera helix y en Malus -- robusta.

En nogal pecanero el problema más grande es el bajo porcentaje de estacas enraizadas que sobrevive al primer período de latencia, sin embargo, se ha descubierto que las estacas de la fase juvenil sobreviven mucho mejor que las estacas de la fase adulta, y que esto no es debido a las diferencias en el agotamiento de las reservas de carbohidratos almacenados (75).

5.1.1.4 Número de Hojas por Estaca

El follaje parece ser necesario para que se pueda dar el enraizamiento, por lo tanto, una "sustancia" del enraizamiento debe ser sintetizada en las hojas.

Estudios del efecto del número de hojas en el enraizamiento de estacas juveniles y adultas de olivo, establecen que 2 hojas por estaca juvenil y 4 por estaca adulta son suficientes para obtener un alto porcentaje de enraizamiento. También se ha reportado que el porcentaje de enraizamiento, número de raíces y peso fresco de raíces por estaca enraizada es más alto en estacas juveniles -- que en estacas adultas con el mismo número de hojas. Evidencias adicionales muestran que el número de raíces por estaca enraizada aumenta con el incremento en el número de hojas, pero el aumento correspondiente es mucho más pequeño en estacas adultas que en juveniles; la interacción entre fase de crecimiento y número de hojas es significativa. Los cambios de peso fresco de raíces en relación al número de hojas por estaca, siguen un patrón similar (43).

5.2 INJERTOS

Stoutemyer & Britt (57) mencionan que la mayor cantidad de tejido maduro en el vástago injertado, disminuye las reversiones al crecimiento juvenil. Concluyen que las reversiones a la forma juvenil de Hedera helix, están influenciadas -- por la cantidad de tejido maduro presente en la combinación del injerto inicial.

Visser (63) concluyó que la interacción entre el patrón y el vástago es similar para plantas y variedades de manzano; en ambos casos el vástago produce -- más temprano o más tarde dependiendo del patrón que sea usado.

Visser & De Vries (67) mencionan que el período juvenil de la planta proveniente de semilla determina la productividad inicial del injerto. Se ha observado una relación inversa significativa entre el diámetro del tallo y el período in productivo en árboles injertados.

Schwabe & Al-Doorf (53) encontraron que vástagos de plantas juveniles de Ribes nigrum injertados en patrones adultos florecieron de un 50 a un 70%; mientras que vástagos de renuevos adultos injertados en patrones adultos o en patrones juveniles no florecieron.

Sparks & Payne (55) hicieron injertos en nogal pecanero para evaluar el efecto de troncos juveniles contra troncos adultos, a la susceptibilidad al daño por heladas. En el vivero injertaron, en troncos de plantas juveniles, vástagos - de "Gloria grande" y "Summer" de 30 a 45 cm. de altura. También fueron injer-

tados vástagos leñosos no juveniles en la raíz de la planta de 7 a 10 cm. abajo del suelo, y las plantas usadas como patrones fueron de 4 años de edad. En los dos tipos de injertos (aéreo y subterráneo) se les forzó para que dieran plantas con troncos juveniles (injertos de raíz), y plantas con troncos maduros (injertos aéreos). Observaron que la base del tronco (el área más susceptible de dañarse) de las plantas resultantes del injerto de raíz, fue juvenil; en las plantas resultantes de los injertos aéreos fue adulto. Concluyeron que los injertos en troncos de plantas juveniles a 30 cm. o más arriba del suelo, pueden minimizar, si no es que prevenir, el daño de invierno en troncos de nogal pecanero.

La teoría moderna de juvenilidad implica que el injerto de vástagos juveniles en plantas maduras, es una técnica con poco (si es que tiene) efecto en la maduración de vástagos juveniles, ya que el cambio de juvenil a maduro se da localmente en brotes individuales, o ápices, los cuales se comportan como unidades autónomas. En Nogal Pecanero los brotes de los renuevos que crecen de la planta injertada, inicialmente retienen características juveniles (75).

5.3. MICROPROPAGACION

Se ha reportado que el callo de porciones de tallo de la planta juvenil de Hedera helix en cultivo de tejidos, crece más rápido que aquellos de tallos adultos. El callo de las etapas de transición fué de vigor intermedio. Estos reportes partieron del supuesto que los meristemas de las fases juvenil y adulta son diferentes (22).

Las fases juvenil y adulta aparecen en el meristemo apical, y los tejidos de los cuales se deriva el callo, se originan en última instancia desde el meristemo apical. Además un meristemo en cultivo de tejidos no puede actuar como lo hace "in situ".

Entre las diferencias de callos juveniles y callos adultos Robbins & Hervey (47) reportan que en Hedera helix destacan 2 de suma importancia: 1) la mayor inestabilidad o tendencia del callo juvenil a variar y 2) su más grande adaptabilidad (del callo juvenil) a medios de cultivo desfavorables, propiedad - que puede asociarse con su inestabilidad.

En vid, también se ha reportado que las porciones superiores del renuevo de ciertos cultivares originan renuevos con morfología juvenil cuando se cultivan "in vitro". Se ha confirmado que el cultivo "in vitro" de porciones superiores de renuevo de un clon adulto de vid, conduce a la formación de renuevos con morfología juvenil (39).

El patrón del manzano A2 (Malus silvestris L. Var. doméstica Bork) puede ser fácilmente propagado "in vitro" en las fases de crecimiento juvenil y adulta, y los renuevos enraizados también se aclimatan bien cuando se transfieren a condiciones no estériles (72).

El uso de la micropropagación de árboles frutales está en progreso en muchos lugares del mundo. Varias investigaciones se han llevado a cabo para refinar las condiciones para un alto porcentaje de enraizamiento de renuevos de manzano cultivados "in vitro".

Es obvio que hay variaciones entre diferentes vástagos y patrones en la habilidad para enraizar. Los patrones son generalmente conservados en fase de crecimiento juvenil por podas pesadas, mientras que los vástagos injertados están en fase de crecimiento adulto. Esto probablemente es una explicación del porqué los patrones por lo regular enraizan más fácilmente que las plantas injertadas en el procedimiento de la micropropagación.

En experimentos recientes con el patrón de manzano A2 en diferentes fases de crecimiento, se obtuvo un alto porcentaje de enraizamiento y sobrevivencia combinando la aplicación de ácido indolbutírico y fluoroglucinol. Experimentos repetidos con renuevos de M26 adultos, mostraron que este no respondió de la misma forma como A2. Excepto por un bajo porcentaje de enraizamiento, los renuevos produjeron un poco de callo. Puesto que la producción extensiva de callo es perjudicial para la sobrevivencia de las plantas durante la aclimatación, se han establecido condiciones modificadas de cultivo para mejorar la rizogénesis y reducir la formación de callo (73).

Wellander (73) estableció que hay grandes diferencias entre el patrón M26 - (Malus pumila Mill.) y A2 (Malus silvestris L. Var. doméstica) con respecto a su sensibilidad a la aplicación exógena de auxina; establece también que esto puede reflejar diferencias en contenido endógeno de auxina y/o metabolismo de éstas. Parece posible que los efectos de crecimiento del patrón pueden reflejar la sensibilidad a la aplicación exógena de auxina; esto es porque A2 es un patrón de crecimiento vigoroso mientras que M26 es enano. Lane & Mc Dougal (73) reportaron que el patrón M9 produce gran número de callo cuando

el renuevo micropropagado es constantemente expuesto a auxinas. Los niveles endógenos de éstas pueden también explicar las diferencias entre el material adulto y el juvenil.

La cantidad de callo producido durante el proceso de enraizamiento no solamente depende del nivel de hormonas y el tiempo de exposición sino también - de la composición del medio base. Delfel & Smith (73) demostraron la importancia de las condiciones de cultivo en el crecimiento de callo en Cephalotaxus harringtonia, principalmente en lo que concierne a nutrientes; por ejemplo la adición de nitrato de amonio al medio de cultivo aumenta el crecimiento si todos los demás componentes están a niveles óptimos, pero disminuye si éstos son subóptimos.

Wellander (73) observó que el fluoroglucinol, el tratamiento de oscuridad, y los elementos minerales afectan la formación de callo, enraizamiento y sobrevivencia de plántulas a niveles supra-óptimos de hormona, y concluyó que cuando las condiciones son desfavorables, los elementos minerales juegan un papel importante o determinante.

5.4. REVERSION A JUVENILIDAD

Se ha reportado que varios tratamientos inducen la reversión de adulto a juvenil; Robbins (45) supuso que ésta resulta de la disminución o pérdida de algún (os) sistema(s) metabólico (s) o la ganancia de uno o más, o una combinación de ganancia y pérdida. Doorembos (45) injertó la forma juvenil de Hedera

helix en una forma adulta y viceversa; y encontró que el patrón juvenil indujo al vástago injertado adulto caracteres juveniles en grado variable. Experimentos de defoliación indicaron que la reversión de adulto a juvenil fué - estimulada por las hojas de la forma adulta.

Frank & Renner (44) reportaron que en un renuevo juvenil cultivado en el mismo medio nutritivo con un renuevo adulto, se revirtieron de renuevos adultos al estado juvenil. Supusieron que las raíces y hojas de la forma juvenil sintetizan "una sustancia" que causa en el meristemo adulto, la producción de - características fisiológicas y estructurales juveniles. Las hojas del adulto, por otra parte, forman material que inhibe la acción de dicha sustancia. Las cantidades absolutas y relativas de estos dos tipos de sustancias que alcanzan el meristemo, determinan si desarrolla caracteres juveniles o adultos.

Goebel (45) y otros, consideraron que los cambios en la nutrición causan una reversión de Hedera helix adulto a juvenil. Furlani (45) asoció la forma juvenil de esta planta con un rápido crecimiento inducido por hábitats húmedos y luz reducida.

Algunos reportes establecen que la planta adulta puede inducirse a revertir a la etapa juvenil o inestable, mediante algunos tratamientos como rayos "X", tratamientos de frío, con porciones de partes juveniles en cultivo de tejidos, injertos, podas y tratamientos químicos (60). Algunas características asociadas con la reversión son: producción de antocianinas, cambios en la forma de la hoja, filotaxia y forma del tallo.

En el proceso de reversión a juvenilidad se ha implicado también la nutrición. Allsopp (41), en su trabajo en Marsilea encontró que disminuyendo la concentración de minerales se produce una reversión a la formación de hojas juveniles, y concluyó que generalmente la nutrición aumentada acelera el desarrollo heteroblástico. Demostró que un nivel particular de carbohidratos es necesario para mantener la condición madura, y la reducción por debajo de un nivel crítico origina una reversión a la condición juvenil en Marsilea drummondii.

Frank & Renner (45) reportaron que cuando colocaron porciones de las formas juvenil y adulta de Hedera helix, cultivadas en el mismo medio nutritivo, -- las plantas adultas produjeron crecimiento juvenil, lo que hizo suponer que la forma juvenil excreta sustancias que son absorbidas por la forma adulta, y que éstas la hacen revertir a forma juvenil. Cuando las porciones juveniles y adultas fueron enraizadas separadamente, no se dieron cambios en la fase de crecimiento. Estos resultados dan una idea del control hormonal en el cambio de fase, en el cual la sustancia producida por las plantas juveniles se difundió en la solución del cultivo y fué tomada por la forma madura induciendo -- así la reversión.

5.4.1. Efecto de los Reguladores del Crecimiento

a) Giberelinas

Se ha encontrado que las giberelinas causan reversión a la forma juvenil de -- crecimiento en Acacia melanoxylon R., Hedera helix, pera "Bartlett", ciruelo,

almendro, y albaricoquero. En Cítricos esta reversión fué indicada por la aparición de espinas en la planta.

Se sabe que las plantas adultas de Hedera helix pueden forzarse a revertir a la condición juvenil con aplicaciones repetidas de ácido giberélico y otras ciertas giberelinas. Aplicaciones de giberelinas también han causado reversión a la forma juvenil en Cítricos y varias especies de Prunus (56, 75,79).

Varios investigadores han reportado que las aplicaciones de ácido giberélico a la forma madura de Hedera helix inducen reversión morfológica a la forma de crecimiento juvenil. La existencia de una forma transicional permite analizar la respuesta al ácido giberélico en términos de características individuales de reversión. Este análisis revela un cambio secuencial en las características juveniles en respuesta al aumento de la dosis de ácido giberélico. La inducción de la formación de raicillas aéreas es la característica más -- sensitiva a las dosis bajas, y otras características, incluyendo la producción de antocianinas, filotaxia 2/2 y forma juvenil de la hoja, se van presentando a mayores dosis (20, 22, 44, 45, 50, 51). Robbins (46) concluyó que el tratamiento con ácido giberélico indujo una reversión a juvenilidad, la cual no dependió de la presencia contfnua de ácido giberélico en los tejidos, aplicado en forma exógena. Reportó que el tratamiento a Hedera helix estimuló el crecimiento especialmente de las ramas axilares, cambió la forma de -- las hojas, aceleró la formación de inflorescencias, aumentó su número, pero no indujo estructuras juveniles; situación que atribuyó a la época del año y a la condición de la planta y a la condición de la planta cuando fué tratada.

La reversión de plantas adultas a plantas juveniles mediante la aplicación de ácido giberélico es evidente en base a las diferencias anatómicas observadas entre estas 2 formas; la planta adulta es análoga a una planta enana, en la cual la división celular no se extiende en la región subapical. Las células maduras más próximas al ápice originan entrenudos más cortos. La aplicación de ácido giberélico origina la extensión de la división celular causando así la reversión al estado juvenil (56).

Se ha demostrado que la aplicación externa de ácido giberélico o de sal de potasio pueden llevar a una rejuvenilidad de plantas de Hedera helix adulta, el efecto de rejuvenecimiento del ácido giberélico no parece ser absoluto. Al respecto, se ha reportado que aunque un renuevo puede desarrollar totalmente un carácter juvenil, varios otros renuevos en el mismo individuo permanecen típicamente adultos y algunos desarrollan hojas, las cuales son anormales (20).

Frydman & Wareing (20) demostraron que el ácido giberélico induce elongación de entrenudos en estacas adultas y juveniles de Hedera helix, desarrollo de hojas anormales por la supresión de la dominancia apical. Se supone que estos efectos son causados por estimulación del meristemo subapical. La estimulación en esta región, que induce la elongación de entrenudos, puede influenciar el primordio de la hoja causando alteraciones en la forma final de la hoja. Estos investigadores también reportan 2 efectos del ácido giberélico: 1) un efecto transitorio en los meristemos subapicales de ambas fases de crecimiento de Hedera helix; y 2) un efecto permanente en el meristemo apical de fase adulta.

En varios sentidos de análogo el efecto del ácido giberélico en plantas sensitivas al fotoperiodo. Algunos autores mencionan que la respuesta al ácido giberélico aplicado en forma externa parece ser debida a una reanudación de la actividad metabólica en el meristemo subapical, efecto conocido como - - "trascendental".

Algunos trabajos con vid y cítricos revelan que las hojas de plantas juveniles y adultas difieren en que el área encerrada por venaciones llega a ser - más pequeña con la edad, es decir, la proporción de tejido fibrovascular en las hojas aumenta con la edad de la planta proveniente de semilla, por lo - tanto, si las giberelinas causan una reversión a la fase juvenil en especies de Citrus, el área de las venaciones de las plantas tratadas debe ser más -- grande.

En experimentos donde se trató la toronja "Webb Red Blush" con ácido giberélico se observó un aumento en el crecimiento de espinas, y presencia de gran des hojas estrechas, características asociadas con plantas juveniles. En -- plantas de Citrus tratadas con ácido giberélico, las hojas fueron más estrechas, ahuecadas y de color verde pálido. Algunas hojas (principalmente en - limón) tendieron a ser de forma distorsionada, principalmente la hoja del -- ápice.

En cítricos las giberelinas aumentan dramáticamente el número de hojas, mostrando pérdida de un lado de la zona de abscisión, y pérdida parcial del ala o estípula, ausencia completa de la segunda zona de abscisión y pérdida completa del ala o estípula (en cítricos las zonas de abscisión se dan entre el

tallo, y entre el foliolo y el peciolo). El efecto no es tan pronunciado en -
 hojas de "Naranja Valencia" las cuales tienen estípulas o alas muy estrechas;
 y en el limón el cual carece de estas estructuras. Sin embargo estas 2 espe-
 cies tienen una segunda zona de abscisión bien definida.

Mediante la aplicación de ácido giberélico a cítricos se ha observado que éste
 causa un aumento en la longitud de las espinas de plantas tratadas. En algu-
 nas plantas las espinas tienden a curvarse de la punta como una "garra".

El ácido giberélico causa aumento significativo en el tamaño de las venaciones
 en "naranja de ombligo", limón y toronja, indicando así el retroceso a juveni-
 lidad, es decir, la planta adulta de Citrus, revierte a su forma juvenil como
 resultado del tratamiento con ácido giberélico. En base al aumento en el tama-
 ño de las venaciones y cambios de otros caracteres se concluyó que el ácido gi-
 berélico verdaderamente provoca reversión a juvenilidad en Citrus (60).

Fisher (17) señala que el ácido giberélico exógeno, temporalmente causa a la -
 planta en fase adulta una reversión a la fase juvenil. Muchas especies dicoti-
 ledóneas con desarrollo heteroblástico de la hoja muestran una respuesta simi-
 lar al ácido giberélico. Se ha demostrado en Acacia la reversión a la produc-
 ción de hojas juveniles por un corto periodo después del tratamiento con ácido
 giberélico. Este mismo investigador señala que una implicación inmediata de -
 la juvenilidad inducida por giberelinas es su aplicabilidad en la propagación
 vegetativa de Palmas. El tratamiento de tallos de Palma en la fase adulta con
 ácido giberélico, puede causar que el desarrollo de los brotes sea vegetativo

antes que reproductivo, y puede ser un medio para la inducción de chupones en un tallo adulto. Este método puede tener aplicación directa en la propagación o reproducción de la palma datilera comercial (Phoenix dactylifera) y muchas palmas ornamentales (17).

b) Acido Abscísico y otros

Los ejes principales de estacas adultas de Hedera helix tratadas con ácido -- abscísico retuvieron características maduras. Sin embargo, algunas de éstas a 15°C. desarrollaron menor reversión juvenil del brote lateral basal. En plantas adultas tratadas con ácido abscísico y una mezcla de ácido giberélico y ácido abscísico, se observó que después de 20 semanas muchas de las ramas -- de plantas adultas tratadas sólo con ácido giberélico presentaron características de rejuvenecimiento total o parcial, mientras que en plantas tratadas -- con la mezcla se igualó el número de estos renuevos. Las plantas juveniles -- que respondieron completamente al ácido giberélico, en un corto período de -- crecimiento, respondieron en forma similar a la mezcla de ácido giberélico-ácido abscísico (20, 53).

VI. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Se puede establecer que la juvenilidad es de interés para propagadores de -- plantas, lo que brinda un periodo amplio que puede ser aprovechado en la re-producción de material vegetativo.

1. La juvenilidad únicamente se presenta en plantas que provienen de semilla, ya que el periodo juvenil es considerado como el lapso que transcurre desde la germinación de la semilla hasta la aparición del primer botón floral.

No se puede determinar con exactitud el verdadero fin de la fase juvenil sin embargo hasta ahora, la producción de flores es el primer signo visible de la fase adulta. El cambio de juvenil a adulto y la floración son dos procesos diferentes, pues primeramente debe darse el "cambio" (fase transicional) y posteriormente la floración.

2. Entre las características más notorias para distinguir las fases de crecimiento madura y juvenil de una planta pueden citarse las morfológicas, que están relacionadas con la forma de las estructuras de la planta y - que a simple vista se pueden detectar, por ejemplo la forma de la hoja, características de ésta, la espinosidad en algunas especies, hábito de crecimiento en otras, etc.
3. La duración del periodo juvenil es variable para cada planta y puede du

rar desde algunos días, hasta más de cien años en ciertas plantas. Aún dentro de una misma especie es bastante variable pues se considera que dicho periodo está influenciado por factores genéticos y condiciones ambientales principalmente.

Hay una estrecha relación del ambiente (luz, temperatura, humedad relativa, etc.) con el alcance de un tamaño crítico que permita a la planta florecer. Este es alcanzado por la planta a lo largo del periodo juvenil, incluyendo el transicional. La relación entre la duración del periodo juvenil y los factores genéticos, es característica de las especies determinada por la herencia de un número de factores que controlan el desarrollo de la planta, por lo tanto es variable entre familias y entre especies.

4. Las expresiones morfológicas y fisiológicas descritas de la juvenilidad no solamente están presentes en plantas juveniles, sino también en los "chupones" que aparecen en la parte basal de árboles adultos; lo cual indica que la juvenilidad es retenida en esa zona, y a medida que crece se dan cambios graduales en los puntos de crecimiento terminales de tal forma que éstos son los que llegan a ser adultos, y la base del árbol permanece juvenil. Los efectos de juvenilidad disminuyen conforme a la altura del árbol, siendo los máximos en la base cerca de la corona de la raíz y los mínimos en las ramas superiores o de la punta.
5. Las giberelinas de la raíz inhiben la floración en base a dos líneas de

evidencia: 1) la separación espacial entre la raíz y el renuevo; esto concuerda con la idea de que se hable del alcance de un "tamaño crítico" para la floración; y 2) la concentración de sustancias semejantes a las giberelinas en cuanto a su transporte lento y limitado a ciertas distancias; prueba de ello es que primeramente la dominancia apical de renuevos se reduce gradualmente o se pierde debido a la competencia entre los puntos de crecimiento y la parte superior establece la capacidad de floración, pero antes ha ocurrido el cambio de juvenil a adulto (fase transicional).

Se tiene conocimiento de que el mecanismo enzimático para la producción de giberelinas se localiza en los cloroplastos de las células fotosintéticas de la planta, por lo tanto, queda por esclarecer o comprobar si dichas giberelinas presentes en la raíz son producidas ahí mismo o provienen de la traslocación de precursores de las mismas producidos en la parte aérea y que al llegar a la raíz, ésta los convierte en una forma más activa.

6. En la transición de juvenil a adulto, fisiológicamente la planta cambia de un estado metabólico inestable a un estado metabólico relativamente estable del meristemo apical. Para esto, es muy importante hacer notar que los meristemas son tejidos de división celular permanentes, por lo tanto no cambian durante la vida de la planta, es decir, no envejecen.

Los niveles endógenos de ciertas hormonas reguladoras del crecimiento en

la planta tienen influencia en la maduración; hasta el momento se ha comprobado que en ambos periodos (juvenil y adulto) se presentan diferentes niveles de una hormona específica (giberelinas), incluso en el mismo individuo.

Se dice que la inhibición de la floración por giberelinas, puede llevarse a cabo mediante la aplicación de una sustancia antagónica como lo es el ácido abscísico, pero esto es relativo pues la madurez inducida por aplicación de retardantes químicos de crecimiento no es clara. Una explicación lógica de esto es que la maduración se lleva a cabo en el meristemo apical, mientras que el sitio de acción de los retardantes de crecimiento es a menudo en el meristemo subapical en donde las giberelinas promueven división celular y elongación de tallo (aunque más bien que meristemos apical y subapical, podría considerarse zona de crecimiento, pues esta incluye conjuntamente la división celular, alargamiento o elongación celular y diferenciación).

Otras hormonas se limitan a sus funciones específicas contribuyendo así con el desarrollo de la planta, tal es el caso de las citocininas, las cuales intervienen en el desarrollo de la hoja, y además la planta las utiliza como movilizadores de fotoasimilados.

7. Los términos para referir el estado fisiológico de la planta son: maduración y envejecimiento. El primero se refiere al cambio de estado que experimentan las plantas provenientes de semilla; mientras que el segundo

es utilizado para distinguir el cambio que se da en plantas propagadas - asexualmente.

8. La propagación vegetativa es de gran interés, su conocimiento y práctica permite perpetuar material deseable disminuyendo la variabilidad entre - una población y obteniendo producción más temprano; sin embargo el principal inconveniente de ésta, es la incapacidad de las plantas para desarrollar suficientes defensas para enfrentar alguna condición adversa (por ejemplo, ataque de enfermedades), la cual podría acabar con la población, ya que todos los individuos son genéticamente idénticos. Los factores - climáticos y edáficos pueden modificar el comportamiento de una planta - que ha sido propagada vegetativamente por varias generaciones, originando una leve variabilidad entre individuos. También se pueden presentar (esporádicamente) cambios genéticos ocasionados por variaciones ambientales.
9. La propagación vegetativa utilizando la forma juvenil asegura un mejor - enraizamiento del material que se está propagando; sin embargo, aunque el principio no ha sido ampliamente explotado, ya se han hecho intentos para conservar el estado juvenil, o bién, inducir la reversión del estado maduro al juvenil, pero aún se desconoce la causa del cambio de metabolismo. Estos intentos han arrojado diversos resultados, de acuerdo a la(s) variable(s) que se esté (n) manejando.
10. La forma más sencilla de propagar material vegetativo es aprovechando los

efectos de "topóffisis" en el árbol, esto consiste en forzar el crecimiento de las yemas latentes (que originarán chupones, cuya capacidad de enraizamiento es máxima) localizadas en la base del árbol, mediante la supresión de la dominancia apical, y una vez que se hayan desarrollado pueden ser tomadas en forma de estacas, asegurando de esta forma un fácil - enraizamiento de las mismas.

11. Durante el enraizamiento de estacas (juveniles y adultas) se han utilizado algunos reguladores del crecimiento, los cuales aparentemente han ayudado a aumentar el porcentaje de enraizamiento.

12. Entre los métodos de propagación vegetativa (estacas, injertos, acodos, cultivo de tejidos, etc.) el material juvenil tiene mayores ventajas sobre el material adulto.

VII. BIBLIOGRAFIA

1. ADAMS, R.P., PALMA, M.M., & MOORE, W.S., 1981. Volatile oils of mature and juvenile leaves of Juniperus horizontalis: chemosystematic - significance. PHYTOCHEMISTRY 20 (11) : 2501-2502
2. ALEXANDER, A.C., & MONTALVO - ZAPATA, R., 1972. Studies on the activity of C.P. 41845 in early-juvenile sugarcane. CROP. SCI.12(5): 667-680.
3. BAUER, H., & BAUER, U., 1980. Photosynthesis in leaves of the juvenile -- and adult phase of ivy (Hedera helix). PHYSIOL. PLANT. 49(4);366-372.
4. BOSCHER, J., 1981. Reproductive effort in Allium porrum: relation to the length of the juvenile phase. OIKOS 37(3):328-334.
5. BOSTRACK, J.M., & DANIELS, R.R., 1969. Leaf retention: a seasonal study of the abscission region of juvenile oak trees. PHYTOMORPHOLOGY 19 (1): 17-21.
6. BRUNNER, U., & ELLER, B.M., 1977. Spectral properties of juvenile and adult leaves of Piper betle and their ecological significance. PHYSIOL. PLANT. 41 (1): 22-24
7. CAMPBELL, A.I., 1961. Shortening the juvenile phase of apple seedlings. NATURE 191 (4787): 517

8. CLARK, J.R., & HACKETT, W.P., 1981. Interaction of ancymidol and benzylandenine in control of growth of juvenile Hedera helix. PHYSIOL. PLANT. 53 (4): 483-486.
9. CLARK, J.R., CAMPBELL, A., 1983. The development of juvenile and adult english ivy when grown alone and together in solution culture. HORTSCIENCE 18 (4) : 440-441.
10. CLINE, S., & NEELY, D., 1984. Relationship between juvenile-leaf resistance to anthracnose and the presence of juglone and hydrojuglone glucoside in black walnut. PHYTOPATHOLOGY 74 (2) : 185-188.
11. DAVIES, F.T., JR., & JOINER, J.N., 1980. Growth regulator effects on adventitious root formation in leaf bud cuttings of juvenile and mature Ficus pumila. J.AMER. SOC. HORT. SCI. 105 (1): 91-95.
12. DAVIES, F.T., JR., LAZARTE, J.E., & JOINER, J.N., 1982. Initiation and development of roots in juvenile and mature leaf bud cuttings of Ficus pumila L. AMER. J. BOT. 69 (5) : 804-811.
13. DE SOUZA GONCALVES, P., VASCONCELLOS, M.E., CANDEIRA VALOIS, A.C., E. BARCELLOS DA SILVA, E., 1980. Heredabilidade, correlações genéticas e fenotípicas de algumas características de clones juvenes de seringueira. PESQ.AGROP.BRAS. 15 (2): 129-136.

14. DE VRIES, D.P., 1976. Juvenility in hybrid tea-roses. EUPHYTICA 25(2): 321-328.
15. DE VRIES, D.P., & SMEETS, L., 1979. Effects of temperature on growth - and development of hybrid tea-rose seedlings. SCIENTIA HORTICULTURAE 11 (3): 261-268.
16. FARMER, R.E., JR., 1980. Germination and growth characteristics of - Parnassia asarifolia. BULL. TORREY BOT. CLUB 107 (1): 19-23.
17. FISHER, J.B., 1976. Induction of juvenile leaf form in a palm (Caryota mitis) by gibberellin. BULL. TORREY BOT. CLUB 103 (4):153-157.
18. FOSTER, A.A., & FARMER, R.E., JR., 1970. Juvenile growth of planted - Northern red oak: effects of fertilization and size of planting stock. TREE PLANTERS' NOTES 21 (1) : 4 - 7
19. FRYDMAN, V.M., & WAREING, P.F., 1973. Phase change in Hedera helix L. II.- The possible role of roots as a source of shoot gibberellin-like substances. J. EXP. BOT. 24 (83): 1139-1148.
20. FRYDMAN, V.M., & WAREING, P.F., 1974. Phase change in Hedera helix L. III.- The effects of gibberellins, abscisic acid and growth retardants on juvenile and adult ivy. J. EXP. BOT. 25 (85): 420-429.

21. FURR, J.R., COOPER, W.C., & REECE, P.C., 1947. An investigation of - flower formation in adult and juvenile citrus trees. AMER. J. BOT. 34 (1) : 1-8.
22. GOODIN, J.R., 1963. "In vitro" growth rates of Hedera: a response to gibberellin and temperature. AMER. J. BOT. 50 (6-II) : 614.
23. GROSH, B.N., & MILLIKAN, D.F., 1970. Proteins in the leaves of different forms of Hedera helix L. PLANT & CELL PHYSIOL. 11 (6) : 817-818.
24. HANSEN, E.A., DICKINSON, R.E., 1979. Water and mineral nutrient transfer between root systems of juvenile Populus. FOREST. SCI. 25(2): 247-252.
25. HANSON, W.D., 1971. Selection for differential productivity among juvenile maize plants: associated net photosynthetic rate and leaf - area changes. CROP. SCI. 11 (3) : 334-339.
26. HANSON, W.E., & GRIER, R.E., 1973. Rates of electron transfer and of - non-cyclic photophosphorylation for chloroplasts insolated from maize populations selected for differences in juvenile productivity and in leaf widths. GENETICS 75 (2) : 247 - 257.
27. HARTMAN, H.T., & KESTER, D.E., 1980. Proggación de plantas: principios y prácticas. Editorial C.E.C.S.A. México, D.F. pp; 238-270, 299-336

28. HENDRY, N.S., VAN STADEN, J., & ALLAN, P., 1982. Cytokinins in citrus. I.- Fluctuations in the leaves during seasonal and developmental changes. SCIENTIA HORTICULTURAE 16 (1): 9-16
29. HENDRY, N.S., VAN STADEN, J., & ALLAN, P., 1982. Citokinins in citrus. II.- Fluctuations during growth in juvenile and adult plants. SCIENTIA HORTICULTURAE 17 (3): 247-256
30. HESS, C.E., 1961. A comparative analysis of root initiation in easy-and difficult-to-root cuttings. PLANT PHYSIOL. 36 (Supl.) : xxi
31. HILL, Thomas A., 1977. Hormonas reguladoras de crecimiento vegetal. Serie: "Cuadernos de biología" Ediciones Omega, S.A. Barcelona, España. 74 p.
32. HOFLACHER, H., & BAUER, H., 1982. Light acclimation in leaves of the juvenile and adult life phases of ivy (Hedera helix). PHYSIOL. PLANT. 56 (2): 177-182.
33. JANICK, J., SCHERRY, R. W., WOODS, F.W., RUTTAN, V.W., 1974. Juvenility, in PLANT SCIENCE. ed. by W.H. Freeman and Co., San Francisco California, U.S.A., pp: 151-152.
34. JANICK, J., 1979. Juvenility, in HORTSCIENCE, ed. by W.H. Freeman and Co., San Francisco California, U.S.A., pp: 155-157

35. JONKERS, H., 1971. An international experiment on juvenility in apple. EUPHYTICA 20 (1): 57-59
36. LEOPOLD, A.C., & KAWASE, M., 1964. Benzyladenine affects on bean leaf - growth and senescence. AMER. J. BOT. 51 (3): 294-298.
37. LYRENE, P.M., 1981. Juvenility and production of fast-rooting cuttings from blueberry shoot cultures. J. AMER. SOC. HORT. SCI. 106 (3): 396-398.
38. MILLIKAN, D.F., & SANIEWSKI, M., 1973. Quantitative differences in ascorbic acid oxidase and phenolase activities and auxin content of different forms of Hedera helix L. PLANT & CELL PHYSIOL. 14 (1): 213-215
39. MULLINS, M.G., NAIR, Y., & SAMPET, P., 1979. Rejuvenation in vitro: induction of juvenile characters in an adult clone of Vitis vinifera L. ANN. BOT. 44 (5): 623-627
40. NICHOLS, J. W. P., MORRIS, J.D., & PEDERICK, L.A., 1980. Heretability - estimates of density characteristics in juvenile Pinus radiata wood. SILVAE GENET. 29 (2): 54-61
41. NJOKU, E., 1971. The effect of sugars an applied chemicals on heteroblastic development in Ipomea purpurea grown in aseptic culture. AMER. J. BOT. 58 (1): 61-64

42. PEREIRA, J.P., DE F. MORAES, V.H., DE CARVALHO, C.J.R., E MARTINS E SILVA, H., 1979. Enxertia meristemática de seringueira. I.- Viabilidade potencial e resultados obtidos em ensaios exploratórios. PESQ. -- AGROPEC. BRAS. 14 (1): 63-68.
43. PORLINGIS, I.C., & THERIUS, I., 1976. Rooting response of juvenile and adult leafy olive cuttings to various factors. J. HORT. SCI. 51 (1): 31-39.
44. ROBBINS, W.J., 1957. Physiological aspects of aging in plants. AMER. J. BOT. 44 (3): 289-294.
45. ROBBINS, W.J., 1957. Gibberellic acid and the reversal of adult Hedera to a juvenile state. AMER. J. BOT. 44 (9) : 743-746
46. ROBBINS, W. J., 1960. Further observations on juvenile and adult Hedera. AMER. J. BOT. 47 (6): 485-491
47. ROBBINS, W.J., & HERVEY, A., 1970. Tissue culture of callus from seedling and adult stages of Hedera helix. AMER. J. BOT. 57 (4): 452-457
48. ROBINSON, L.W., & WAREING, P.F., 1969. Experiments on the juvenile-adult phase change in some woody species. NEW PHYTOL. 68 (1): 67-68.

49. ROGLER, C.E., & DAHMUS, M.E., 1974. Gibberellic acid-induced phase change in Hedera helix as studied by deoxyribonucleic acid-ribonucleic acid hybridization. PLANT. PHYSIOL. 54 (1): 88-94
50. ROGLER, C.E., & HACKETT, W.P., 1975. Phase change in Hedera helix: induction of the mature to juvenile. Phase change by gibberellin A₃. -- PHYSIOL. PLANT. 34 (2): 141-147.
51. ROGLER, C.E. & HACKETT, W.P., 1975. Phase change in Hedera helix: stabilization of the mature form with abscisic acid and growth retardants. PHYSIOL. PLANT. 34 (2): 148-152
52. SACHS, R.M., KOFRANEK, A.M., & SHIOW-YING, S., 1967. Gibberellin-induced inhibition of floral initiation in Fuchsia. AMER. J. BOT. 54 (7): 921-929
53. SCHWABE, W.W., & AL-DOORF, A.H., 1973. Analysis of a juvenile-like condition affecting flowering in the black currant (Ribes nigrum) J. EXP. BOT. 24 (82): 969-981
54. SMITH, M.W., & CHIU, Hwei-jen, 1980. Seasonal changes in the rooting of juvenile and adult pecan cuttings. HORTSCIENCE 15 (5): 594-595.
55. SPARKS, D., & PAYNE, J.A., 1977. Freeze injury susceptibility of non-juvenile trunks in pecan. HORTSCIENCE 12 (5): 497-498.

56. STEIN, O.L., & FOSKET, E.B., 1969. Comparative developmental anatomy of shoots of juvenile and adult Hedera helix. AMER. J. BOT. 56 (5): 546-551
57. STOUTEMYER, V.T., & BRITT, O.K., 1961. Effect of temperature and grafting on vegetative growth phases of algerian ivy. NATURE 189 (4767): - 854-855
58. THIERET, J.W., 1977. Notes: juvenile leaves in Oklahoma Marsilea (Marsileaceae). SIDA 7(2): 218-219
59. THOMAS, G.G., & SCHWABE, W.W., 1969. Factors controlling flowering in -- the hop (Humulus lupulus L.). ANN. BOT. 33 (132): 781-793
60. THORPE, T.A., & HIELD, H.Z., 1970. Gibberellin and rejuvenation in Ci--trus. PHYTON 27 (1): 63-68
61. TYDEMAN, H.M., 1961. Rootstock influence on the flowering of seedling -- apples. NATURE 192 (4797): 83
62. VISSER, T., 1964. Juvenile phase and growth of apple and pear seedlings. EUPHYTICA 13 (2): 119-129.
63. VISSER, T., 1965. On the inheritance of the juvenile period in apple. - EUPHYTICA 14 (2): 125-134

64. VISSER, T., 1967. Juvenile period and precocity of apple and pear seedlings. EUPHYTICA 16 (3): 319-320
65. VISSER, T., & SCHAAP, A.A., 1967. Pre-selection for juvenile period flowering and picking time in apple seedlings. EUPHYTICA 16 (1): - 109-121
66. VISSER, T., 1970. The relation between growth, juvenile period and fruiting in apple seedlings and its use to improve breeding efficiency. EUPHYTICA 19 (3): 293-302
67. VISSER, T., & DE VRIES, D.P., 1970. Precocity and productivity of propagated apple and pear seedlings as dependent on the juvenile period. EUPHYTICA 19 (2): 141-144
68. VISSER, T., VERHAEGH, J.J., & DE VRIES, D.P., 1976. A comparison of apple and pear seedlings with reference to the juvenile period I. Seedling growth and yield. EUPHYTICA 25 (2): 343-351
69. VISSER, T., 1976. A comparison of apple and pear seedlings with reference to the juvenile period II. Mode of inheritance. EUPHYTICA 25 (2): 339-342
70. WAIN, R.L., 1980. El control químico del crecimiento de plantas, en - "Los reguladores de las plantas y los insectos" CONACYT. México, D.F. pp: 13-25

71. WARNE, L.G.G., 1961. Juvenile stage in cultivated forms of Brassica -
oleracea. NATURE 192 (4805): 889
72. WELANDER, M., & HUNTRIESER, I., 1981. The rooting ability of shoots -
raised "in vitro" from the apple rootstock A₂ in juvenile and adult
growth phase. PHYSIOL. PLANT. 53 (3): 301-306
73. WELANDER, M., 1983. "In vitro" rooting of the apple rootstock M26 in --
adult and juvenile growth phases acclimatization of the plantlets.
PHYSIOL. PLANT. 58 (3): 231-238
74. WELLENSIEK, S.J., 1961. Leaf vernalization. NATURE 192 (4807): 1097-1098
75. WOLSTENHOLME, B.N., MALSTRUM, H.L., & ROMBERG, L.D., 1979. Juvenility
and its implications: with special reference to pecan. Part I. -
PECAN QUARTERLY 13 (4): 4-7, 10
76. WOLSTENHOLME, B.N., MALSTROM, H.L., & ROMBERG, L.D., 1980. With special
reference to pecan juvenility and its implications Part II. PECAN
QUARTERLY 14 (1): 4-6, 9-10
77. YADAV, I.S., JALIKOP, S.H., & SINGH, H.P., 1980. Recognition of short -
juvenility in Poncirus. CURR. SCI. 49 (13): 512-513
78. ZIMMERMAN, R.H., 1972. Juvenility and flowering in woody plants: a review
HORTSCIENCE 7 (5): 447-455

79. ZIMMERMAN, R.H., 1972. Length of the juvenile period in some apomictic crabapples. HORTSCIENCE 7(5): 490-491
80. ZIMMERMAN, R.H., 1977. Relation of the pear seedling size to length of the juvenile period. J. AMER. SOC. HORT. SCI. 102 (4): 443-447
81. _____ 1983. Contributions to botany: Notes. SIDA 10 (2): 188-191