

DIFERENCIACION FLORAL EN ESPECIES FRUTALES PERENNES

Eulogio Pimienta Barrios¹

INTRODUCCION

El conocimiento de las fechas en que empieza y ocurre el proceso de la diferenciación floral, constituye una información valiosa para definir la época adecuada para la aplicación de algunas prácticas de manejo (riego, poda, fertilización, aplicación de reguladores de crecimiento, etc.). Sin embargo, a pesar de la importancia que reviste el conocimiento del tiempo en que ocurre este evento del ciclo reproductivo, es relativamente reducido el número de investigaciones relacionadas con la diferenciación floral en especies frutales perennes (Mullins, 1979); además, se observa que la mayoría de la información disponible se ha generado en frutales caducifolios que se desarrollan en clima templado y solamente en forma aislada se mencionan estudios de diferenciación floral en especies frutales creciendo en climas subtropicales y tropicales (Jackson y Sweet, 1972).

Lo anterior probablemente se deba a que las especies frutales perennes presentan algunas limitaciones para llevar a cabo este tipo de estudios, pues la mayoría de las especies, con excepción del olivo, no presentan iniciación floral en respuesta a estímulos ambientales específicos (fotoperíodo, vernalización, etc.); además, estas especies presentan inconvenientes de tamaño, fase juvenil larga, floración una vez al año, etc., que dificultan su manejo en invernaderos, cámaras de crecimiento y normalmente requieren de períodos largos para llevar a cabo las observaciones (Jackson y Sweet, 1972; Mullins, 1979).

El objetivo de esta revisión de literatura es describir parte de la información relacionada con la diferenciación floral en especies frutales perennes, y compararla con resultados de trabajos de investigación que se han realizado en diferentes especies frutales y localidades en México.

¹ Investigador. Programa de Fruticultura. Campo Agrícola Experimental San Luis Potosí. CIANOC-INIA-SARH.

INICIACION FLORAL

Iniciación floral es definida como la transformación del meristemo vegetativo a un eje potencialmente reproductivo (Rappaport y Sachs, 1979). Las observaciones de la iniciación floral en especies frutales han sido al nivel anatómico (Tufts y Morrow, 1925; Brooks, 1940; Bustamante, 1980; Pimienta y Garza, en prensa) e histoquímico (Buban y Simón, 1978; Buban y Faust, 1982), notándose ausencia de información fisiológica y bioquímica (Bernier et al., 1981).

Los estudios anatómicos, aunque escasos, son interesantes debido que han revelado que en especies frutales perennes los primordios florales se diferencian de posiciones del meristemo diferentes a las de la mayoría de las plantas anuales y bianuales. En la mayoría de las plantas superiores, los primordios florales se originan a partir de divisiones periclinales de la segunda capa de túnica (T-2) (Esau, 1965; Foster y Gifford, 1974); por el contrario, en dos especies frutales (almendro y durazno) en que se han realizado estudios anatómicos al momento de la iniciación floral, se indica que al transformarse el meristemo vegetativo a reproductivo, se presenta reducción en el número de capas de la túnica, quedando finalmente la túnica formada por solamente una capa de células (T-1); de esta manera, a diferencia de la mayoría de las plantas superiores, los primordios florales se originan de las células del cuerpo cercanas a la capa uniseriada de la túnica (Brooks, 1940; Pimienta y Garza, en prensa).

Los métodos histoquímicos han sido empleados por un gran número de investigadores para caracterizar cambios en meristemos en transición en plantas anuales y bianuales. Con estos métodos es posible detectar y localizar cambios en la cantidad y distribución de ácidos nucleicos y proteínas, así como actividad enzimática (Cutter, 1971; Jacquard et al., 1972; Bernier et al., 1981). En general, se informa que los meristemos vegetativos se caracterizan histoquímicamente porque las tinciones que se realizan en éstos para localizar ácidos nucleicos, carbohidratos o proteínas muestran mayor afinidad con las células que se localizan en la periferia (zona periférica) de los meristemos y menor afinidad con las células del centro del meristemo (zona central). Al momento de transformarse en reproductivos, se observa que la afinidad por las tinciones

es uniforme en el meristemo, desapareciendo la zonación histoquímica entre las zonas periférica y central (Cutter, 1971; Lin, 1975).

Los estudios histoquímicos en especies frutales son recientes y han sido realizados por Buban y colaboradores (Buban y Simón, 1978; Buban y Faust, 1982). Las observaciones realizadas por estos autores han sido orientadas a evaluar los niveles de histonas, ADN y ARN, en meristemos de manzano durante su transición del estado vegetativo al reproductivo, encontrándose en condiciones favorables para que los meristemos vegetativos se transformen en reproductivos (meristemos que se desarrollan en espolones sin frutos), un contenido uniforme y alto de ADN y ADN+ARN, en contraste con meristemos que no se transforman en reproductivos (meristemos que se desarrollan en espolones con frutos), en los que se reduce el contenido de ácidos nucleicos y se incrementa el de nucleohistonas (Buban y Simón, 1978). Estas observaciones han conducido a Buban y colaboradores a sugerir que los cambios en histonas en los meristemos de manzano se correlacionan con la capacidad de esta especie para iniciar la formación de flores.

Los estudios bioquímicos realizados en especies anuales revelan que durante el cambio de meristemo vegetativo en reproductivo, se presentan incrementos en proteínas y ácidos nucleicos (Halperin, 1978). Este tipo de observaciones no se han informado en especies frutales; sin embargo, observaciones indirectas, basadas en el uso de inhibidores de la síntesis de ARN, sugieren la posibilidad de que cambios bioquímicos similares ocurran en meristemos de especies frutales.

FACTORES QUE AFECTAN LA INICIACION FLORAL

En especies frutales se han identificado numerosos factores que promueven o inhiben la iniciación floral. Es ampliamente conocido que diversos tratamientos que reducen el crecimiento vegetativo tales como anillado, poda de raíces, uso de patrones enanos, tensiones ambientales en el suelo (sequía y salinidad), aplicación de compuestos químicos que inhiben la biosíntesis de giberelinas (ALAR, CCC), remoción de hojas jóvenes, calidad y cantidad de luz, etc., estimulan la iniciación floral (Luckwill, 1970; Jackson y Sweet, 1972; Sachs, 1977; Sachs y Hackett, 1982). Por el

contrario tratamientos que favorecen niveles bajos de carbohidratos, predominancia de hojas jóvenes, frutos con semillas, sombreado y promotores del crecimiento del tipo de las giberelinas inhiben la iniciación floral (Goldschmidt y Monselise, 1970; Jackson y Sweet, 1972; Grochowska, 1973; Sachs, 1977). En la siguiente parte de este escrito se discutirá la función de los diversos factores que se reconocen como promotores e inhibidores de la iniciación floral.

En las primeras teorías que se desarrollaron para explicar los mecanismos que controlan la iniciación floral se asignó un papel importante a los niveles de carbohidratos y nitrógeno. Una de las teorías más populares fue propuesta por Krauss y Kraybill; sin embargo, esta teoría no perduró debido a que en algunos casos se encontró que el contenido de nitrógeno era notablemente mayor en las ramas fructíferas, además el aislamiento e identificación de las primeras fitohormonas y el efecto de algunas de ellas en la diferenciación floral de piña y mango, condujo a la consideración de que las fitohormonas pudieran también estar involucradas en los procesos de diferenciación (Martínez-Zaporta, 1964).

Sin embargo, estudios recientes en plantas anuales y perennes han llevado a reconsiderar la importancia de los carbohidratos en los procesos de iniciación floral (Allsop, 1965; Schwabe, 1971; Grochowska, 1973; Williams, 1973; Sachs, 1977; Zeev Even-Chen y Sachs, 1980; Sachs y Hackett, 1982). Por ejemplo, observaciones realizadas en manzano por Grochowska (1973) en las que relacionó la cantidad de almidón en los espolones de manzano y su capacidad de iniciación floral, mostraron que un nivel alto de almidón no puede ser considerado como una causa directa de la iniciación floral; este autor sugiere que los niveles de carbohidratos deben considerarse como un indicador de la dirección de los procesos metabólicos que resultan en la variación de los niveles de auxinas y giberelinas en tejidos vecinós. Sachs (1977) considera que un punto débil en los estudios del tipo de los realizados por Grochowska, es que en las observaciones sobre la relación entre carbohidratos e iniciación floral no se incluyen análisis de la variación nutricional en los sitios de iniciación floral, que específicamente son los meristemas vegetativos; además, que en estos trabajos no se llevan a cabo fraccionamientos en que se diferencien e identifiquen carbohidratos del protoplasma y de la pared celular.

A pesar de las contradicciones existentes, es ampliamente conocido que tratamientos o prácticas de manejo que incrementan los niveles de carbohidratos (anillado, injertación en patrones débiles, poda de raíces, etc.) aceleran la iniciación floral en ramas y aún en árboles completos (Jackson y Sweet, 1972), aunque es importante señalar que estas prácticas tienen efectos adicionales al de estimular la acumulación de carbohidratos, ya que generan tensión en la planta (heridas) que también inducen cambios endógenos de algunas hormonas, tales como el etileno.

Un factor esencial en la iniciación floral de especies frutales, es la presencia de hojas maduras. Observaciones en diferentes especies frutales, han mostrado que la eliminación de hojas antes del período de iniciación evita la transformación de meristemos vegetativos en reproductivos (Furr y Armstrong, 1956; Jackson y Sweet, 1972; Ga'ash, 1975). Por este motivo, la defoliación de ramas en diferentes épocas se ha usado como método para determinar el tiempo de iniciación floral (Scaramuzzi, 1953; Furr y Armstrong, 1956; Ga'ash, 1975; Jona y Casale, 1976). Luckwill (1970) considera que las hojas maduras estimulan la iniciación floral, debido a que son fuente de hormonas promotoras de floración, las cuales tienen efectos antagónicos a las giberelinas, que en la mayoría de los frutales inhiben la iniciación floral (Bradley y Crane, 1960; Monselise y Halevy, 1964; Luckwill, 1970; Jackson y Sweet, 1972; Painter y Stemberge, 1972; Tromp, 1982). En pera se han observado incrementos en la iniciación floral de 10 al 90% al incrementarse el número de hojas por espolón (Huett, citado por Landsberg y Thorpe, 1975). Jabar Al-niemi y Petrov (1976) encontraron que una relación alta en el número de hojas por fruto incrementaba la iniciación floral en yemas de manzano. Sin embargo, debe tenerse en consideración que las hojas jóvenes, a diferencia de las maduras, inhiben la diferenciación floral debido principalmente a que las hojas jóvenes en desarrollo son "demandas metabólicas" que compiten con otras demandas en la planta, en este caso los meristemos; además, son sitio de síntesis de giberelinas, las cuales inhiben la diferenciación floral. De esta manera, la presencia de hojas jóvenes en la planta crea condiciones adversas o aumenta la resistencia de los meristemos vegetativos a transformarse en reproductivos. Por el contrario, la presencia de hojas maduras en la planta crea condiciones favorables para estimular el cambio

de meristemas vegetativos a reproductivos, debido a que estas hojas desde el punto de vista metabólico actúan como "fuente", es decir, sintetizan fotosintetizados que son transportados y utilizados por sitios de demanda. La mayor disponibilidad de carbohidratos y la reducción en la síntesis de giberelinas observada al madurar las hojas, reducen la resistencia de los meristemas a transformarse en reproductivos. Estas consideraciones, confirman la importancia en la iniciación floral de los daños que ocurren en hojas maduras ocasionados por plagas, enfermedades, granizo u otro agente que pueda causar defoliación. Por este motivo, es conveniente mantener la sanidad de las hojas maduras, aún después de la cosecha.

Los frutos con semilla tienen un efecto opuesto al de las hojas. Fulford (1966) encontró que en árboles de manzano la tasa de formación de primordios florales es menor en espolones con frutos que en espolones sin fruto. Esta evidencia circunstancial llevó a Fulford a sugerir que el efecto de los frutos en la formación de yemas florales fue consecuencia de factores hormonales en lugar de competencia por nutrimentos. Observaciones posteriores realizadas por Chan y Cain (1967), demostraron que semillas presentes en el fruto estaban relacionadas con la iniciación floral: estos investigadores encontraron que en una variedad de manzano que producía frutos sin semilla no se presentaba inhibición de la diferenciación floral, al contrario de otra variedad que producía frutos con semilla, en la que presentaba inhibición de la diferenciación. En un trabajo similar en pera, Griggs et al. (1970) encontraron efecto de la presencia de semillas en la inhibición de la iniciación floral, aunque en esta especie el efecto fue menor que en manzano. Se ha mencionado que la síntesis de giberelinas en las semillas es aparentemente la causa de la inhibición de la iniciación floral (Luckwill, 1970; Hoad, 1978; Monselise y Goldschmidt, 1982; Buban y Faust, 1982).

En el caso de especies frutales subtropicales y tropicales es difícil relacionar la presencia de frutos con semilla y la inhibición de la iniciación floral, debido a que en especies como mango, cítricos y aguacate la iniciación floral no coincide con los estadios finales de desarrollo del fruto como ocurre con la mayoría de frutales de clima templado (manzano, durazno, chabacano, etc.) (Monselise y Goldschmidt, 1982).

Luz y agua son dos factores ambientales importantes en la iniciación floral. Con respecto a la luz, estudios preliminares revelaron que el sombreado de los árboles de manzano reduce la formación de yemas florales (Autcher et al., 1926; Paddock y Charles, 1928). Observaciones más precisas realizadas por Cain (1971) mostraron una relación directa entre la intensidad luminosa y la iniciación floral en manzano y no se presentó formación de flores en espolones que recibieron menos del 40% de la luz disponible. En durazno y pera se ha registrado que el sombreado reduce severamente la floración (Cappellins y Monastera, 1971). Es importante mencionar que la poda de formación y el arreglo de las hileras en el huerto son prácticas orientadas a reducir el efecto del sombreado.

Aunque el efecto de la luz en la iniciación floral es relativamente claro, en el caso del agua su efecto es bastante controvertido. Algunos investigadores han informado que la reducción en la disponibilidad de agua durante el período de iniciación floral, incrementó la floración en el año siguiente (Aldrich y Work, 1932; Degman et al., 1933); por el contrario, otros investigadores han mostrado el efecto positivo del agua en la iniciación floral (Brown, 1953; Hanin et al., 1969). Sin embargo, a pesar de estas controversias es ampliamente conocido que la reducción de humedad disponible en el suelo es usada por agricultores para reducir la diferenciación floral en algunas variedades de cítricos (Jackson y Sweet, 1972). Es probable que las controversias anteriormente citadas sean debidas a los diferentes niveles o tensiones de humedad del suelo y a las condiciones fisiológicas en que se encontraban las plantas al realizar las observaciones.

En relación con la nutrición mineral, se ha encontrado que el nitrógeno y el fósforo estimulan la iniciación floral en diferentes especies frutales (Baxter, 1970; Jackson y Sweet, 1972). Sin embargo, existen evidencias de que el nitrógeno retrasa la iniciación floral y el desarrollo de las yemas en manzano, aparentemente como consecuencia de que este elemento prolonga el crecimiento vegetativo (Hill-Cottingham y Williams, 1967). En mango, las aspersiones de urea antes de la iniciación floral retrasan el inicio de este proceso (Shawky et al., 1978). Las deficiencias de elementos minerales pueden también inhibir la iniciación. Las deficiencias de nitrógeno, fósforo, cobre, zinc y potasio inhiben la

iniciación en especies frutales de hoja perenne (Chandler, 1962). Trabajos recientes realizados en mango, revelaron que las aspersiones de nitrato de potasio incrementaron la formación de yemas florales (Astudillo y Bondad, 1978). Observaciones realizadas en Veracruz, México, indicaron que el nitrato de potasio estimula la iniciación floral, probablemente a través de la estimulación de la síntesis endógena de etileno (López et al., 1984).

El fotoperíodo es un factor que regula la inducción de la iniciación floral en algunas especies anuales y bianuales (Schwabe, 1971; Zeevaart, 1976). Sin embargo, la mayoría de las especies frutales han mostrado insensibilidad a la inducción floral por efecto del fotoperíodo (Jackson y Sweet, 1972).

Una idea ampliamente aceptada por investigadores en el área de diferenciación floral de plantas anuales, bianuales y perennes, es que el crecimiento vegetativo es antagónico al reproductivo. Esta idea es avalada por el hecho de que diversos tipos de prácticas culturales (riego, aplicación de nitrógeno, poda) y la aplicación de giberelinas, que tienen en común estimular el crecimiento vegetativo primario, inhiben la iniciación floral en un gran número de especies frutales (Jackson y Sweet, 1972; Sachs, 1977; Sachs y Hackett, 1982). Por el contrario, la injertación en patrones enanos, sequía, poda de raíces, anillado, salinidad, etc., que reducen el crecimiento, favorecen la diferenciación floral (Sachs, 1977). Lo anterior confirma la observación de que en la mayoría de las especies frutales, el final del crecimiento vegetativo coincide con la iniciación floral (Jackson y Sweet, 1972).

Existen, sin embargo algunas controversias. Por ejemplo, trabajos con retardantes del crecimiento han mostrado que no en todos los casos se requiere la inhibición del crecimiento vegetativo para estimular la formación de flores y se ha llegado a sugerir que los dos efectos son independientes (Luckwill, 1970). Batjer et al. (1964) encontraron que las aspersiones en el tercio inferior de árboles de manzano con el retardante B-9 incrementó la producción de yemas florales en todo el árbol, aunque el efecto de inducción del crecimiento vegetativo fue observado solamente en la parte aplicada.

Este tipo de observaciones han conducido a Sachs (1977) a desarrollar la hipótesis de la desviación nutrimental. De acuerdo a esta hipótesis, la inducción causa la activación de la zona central del meristemo, a través de una disponibilidad mayor de factores nutrimentales. Una mayor disponibilidad de nutrimentos puede ser el resultado de las siguientes causas: 1) incremento en la captación de luz o del área foliar y 2) reducción en la utilización de nutrimentos por demandas competitivas, lo cual puede ser logrado por la inhibición de la actividad del meristemo medular, expansión foliar o por remoción de hojas jóvenes. En resumen, este autor concluye que la iniciación de la diferenciación floral por factores químicos o ambientales puede ser un resultado indirecto de influencias en el suministro de asimilados y en la distribución de éstos. Evidencias recientes han mostrado que el incremento en el suministro de asimilados a los ápices es importante para inducir floración en diferentes especies de plantas (Bodson, 1977; Quedado y Friend, 1978; Ramina et al., 1979; Zeev Even-Chen y Sachs, 1980). Aunque existen algunas observaciones que apoyan la hipótesis de Sachs, éstas se han realizado con plantas anuales y no existen estudios similares con especies frutales; aunque las experiencias empíricas y experimentales con especies frutales coinciden en apoyar la hipótesis de desviación nutrimental.

Una posibilidad que se ha manejado para explicar el control de la floración está apoyada en factores hormonales. En el caso de especies frutales la mayoría de las evidencias relacionadas con factores hormonales son observaciones basadas en la aplicación de reguladores de crecimiento en plantas intactas. De esta manera, se ha encontrado que el ácido giberélico es un inhibidor eficiente de la iniciación floral en frutales caducifolios (Bradley y Crane, 1960; Luckwill, 1970; Jackson y Sweet, 1972; Painter y Stembridge, 1972; Tromp, 1982), cítricos (Monselise y Havely, 1964; Goldschmidt y Monselise, 1970) e incluso en Opuntia (Pimienta y Engleman, 1981). Por el contrario, la iniciación floral es estimulada por retardantes químicos del crecimiento (Luckwill, 1970; Choudhuri y Rudra, 1971; Jackson y Sweet, 1972; Weaver, 1976; Suryanarayana y Rao, 1978; Rappaport y Sachs, 1979). Es importante mencionar que los retardantes de crecimiento inhiben la síntesis endógena de giberelinas (Salisbury y Ross, 1978), aunque no se puede descartar que los retardantes cumplan su cometido

a través de su afecto en otras funciones metabólicas de la planta.

Con respecto a otros reguladores de crecimiento, son muy aisladas las evidencias que indican control de la diferenciación por algunos de estos compuestos. En durazno, se ha encontrado que el ácido abscísico, inhibidor de crecimiento, estimula la iniciación floral (Ga'ash, 1975). Weaver (1976) menciona que la aplicación de ANA^{1/} en árboles de litchi reduce el crecimiento vegetativo y estimula la diferenciación floral. En vid se ha encontrado que las citocininas estimulan la iniciación floral (Buttrose, 1974; Mullins, 1979).

Es importante hacer notar que en un número reducido de especies frutales la iniciación floral es controlada por hormonas específicas. La piña y el mango son estimulados a formar flores con la aplicación de concentraciones altas de auxinas (Abeles, 1973). Debe también señalarse que recientemente se ha confirmado que las concentraciones altas de auxinas tienen efectos similares al etileno, debido a que las auxinas estimulan la biosíntesis de etileno (Yu et al., 1979).

Luckwill (1970) apoya el concepto del control hormonal de la floración, sugiriendo que las giberelinas y las citocininas juegan un papel importante en la iniciación floral en manzano. Su hipótesis se apoya en el hecho de que las yemas mantienen su condición vegetativa, cuando existe crecimiento de otros órganos vegetativos, principalmente el de hojas nuevas, que son un sitio importante de síntesis de giberelinas. Cuando se reduce el crecimiento vegetativo primario, declina el suministro de giberelinas a las yemas, condicionando que los meristemas pasen a la condición potencial de iniciar la floración. Sin embargo, Luckwill considera que a fin de que proceda la iniciación es necesaria una liberación parcial del letargo de estos meristemas, lo cual aparentemente se logra mediante las citocininas que se movilizan de la raíz a la parte aérea, a través del flujo transpirativo en el xilema. Cleland y Ben-Tal (1982) sugieren que uno de los mayores efectos de los factores hormonales consiste en incrementar la fuerza de la fuente ("source strenght") en las hojas o la fuerza de la demanda ("sink strength") en los ápices, de esta manera se origina

^{1/}Acido naftalenacético

un incremento en el movimiento de asimilados, a los ápices de los tallos, necesarios en la transición de los meristemas vegetativos en reproductivos. Estas ideas son contradictorias, debido a que en un número amplio de especies frutales se ha demostrado que la sequía estimula la iniciación floral, a pesar de que esta condición ambiental reduce la fuerza de la demanda y de la fuente. Sin embargo, existe la posibilidad de que la sequía, al reducir el crecimiento vegetativo y por consiguiente la formación de hojas jóvenes, que son sitio de síntesis de giberelinas, podría traer como consecuencia una menor disponibilidad endógena de esta hormona, lo cual incrementaría la sensibilidad de los meristemas vegetativos a ser inducidos a formar flores.

TIEMPO DE INICIACION Y DIFERENCIACION DE PARTES FLORALES

El tiempo de iniciación floral varía entre especies y localidades (Felker et al., 1983) y es influenciado por el clima, las condiciones del sitio y las prácticas de manejo, por lo que la fecha en que ocurre la iniciación floral cambia cada año (Kramer y Kozlowski, 1979). Algunas variaciones en el tiempo de iniciación se han registrado para diferentes sitios de un mismo brote. En manzano, por ejemplo, las flores se inician más tarde en las yemas terminales de los brotes que en los espolones (Zeller, citado por Kramer y Kozlowski, 1979). En la mayoría de los frutos caducifolios, la iniciación de la diferenciación se presenta en el año anterior (primavera o verano en el hemisferio norte) a la apertura de las flores (Tufts y Morrow, 1925; Rasmussen, 1929; Brooks, 1940; Kramer y Kozlowski, 1979; Bustamante, 1980; Felker et al., 1983). En contraste, en cítricos, mango, aguacate, olivo, litchi y nopal tunero, la iniciación floral se presenta en el mismo año en que ocurre el desarrollo del fruto (Abbot, 1935; Schroeder, 1951; Chandler, 1962; Shukla y Bajpai, 1974; Buttrose y Alexander, 1978; Ravishankar et al., 1979; Pimienta y Engleman, 1981).

ANORMALIDADES EN LA DIFERENCIACION DE PARTES FLORALES

Se han encontrado anomalías en la diferenciación de partes florales en diferentes especies frutales. Una de las anomalías más comunes es la proliferación de carpelos (carpelodía), en cerezo dulce

(Philp, 1933; Micke et al., 1983), durazno (Tucker, 1934; Pimienta y Garza, en prensa), manzano (Lammerts, 1941; Braun, 1969) y chabacano (Ramírez, 1974).

Condiciones de tensión ambiental (temperaturas altas, sequía, falta de frío invernal) y agentes patógenos se mencionan en la literatura como causantes de anomalías florales. La proliferación de carpelos en cerezo dulce y durazno se atribuyen a la presencia de temperaturas altas en verano (Philp, 1933; Tucker, 1934; Micke et al., 1983). Las deficiencias o falta de frío durante el reposo invernal ha sido mencionado por Lammerts (1941) como causante de la formación de carpelos múltiples en durazno y nectarino. Tratamientos de sequía indujeron la formación de carpelos dobles en chabacano (Ramírez, 1974) y durazno (Bustamante, 1980). En olivo, Hartman y Panetsos (1961) indican que condiciones de sequía en el suelo inducen la formación de flores estaminadas como consecuencia del aborto de los pistilos.

Las anomalías florales son comunes en plantas infectadas por virus. Proliferación de partes del gineceo es frecuente en manzanos afectados por virus (Braun, 1969). La modificación de las anteras en estructuras similares a pétalos se informa en cerezo dulce afectado por virus (Parish et al., 1976).

De las anomalías anteriormente citadas, la carpelodía es también una de las más comunes en plantaciones comerciales en México. Esta anomalía es frecuente en plantaciones de durazno y ha llegado a ser un problema de importancia económica en la Costa de Hermosillo y Acaxochitlán, Hidalgo. También se ha detectado carpelodía en manzano, sin embargo, en esta especie no ha llegado a ser un problema de importancia.

ESTUDIOS DE DIFERENCIACION FLORAL EN ESPECIES FRUTALES PERENNES EN MEXICO

En esta parte de la revisión se presentará información sobre estudios de diferenciación floral realizados en durazno, mango, manzano, nopal y aguacate en diferentes localidades de México.

Probablemente uno de los casos más interesantes es el estudio sobre diferenciación floral que se realizó en el durazno "siempreverde" en la

región subtropical de Tetela del Volcán, Morelos (Garza, 1982). Esta forma de durazno se caracteriza por presentar hábitos de crecimiento, floración y fructificación que difieren notablemente del durazno caducifolio cultivado en otras regiones de México. Sus características más relevantes son las siguientes: presenta crecimiento continuo durante todo el año, con leves reducciones durante los meses secos del año (Sánchez, 1975); la formación de flores y frutos ocurre durante todo el año, distinguiéndose dos épocas de floración abundante, una de ellas en primavera y la otra en verano (Díaz, 1974).

La floración de primavera da origen a una cosecha en verano y la de verano a una en invierno. Este último período de cosecha es el más importante para los productores de la zona, debido al precio de los frutos en el mercado. La presencia de flores y frutos durante todo el año, es consecuencia precisamente de que la iniciación floral ocurre durante todo el año, presentándose con mayor intensidad en los meses de abril y mayo, que son los meses secos del año (Garza, 1982; Pimienta y Garza, en prensa).

Las observaciones anatómicas revelaron que los brotes de este tipo de durazno presentaron un gradiente acrópeto de diferenciación, por este motivo en un brote se distinguen yemas florales en diferentes estadios de diferenciación floral. La diferenciación de las yemas florales y los gametofilos ocurrió en períodos relativamente cortos (50 a 70 días) (Garza, 1982).

Otro aspecto importante de este durazno es que frecuentemente la yema apical de los brotes se transforma en floral. Este comportamiento difiere del durazno caducifolio, ya que en éste generalmente se presenta abscisión de la yema apical al cesar el crecimiento del brote (Jackson y Sweet, 1972).

El que este durazno "siempreverde" presente iniciación floral en diferentes épocas del año y su período de diferenciación floral sea de aproximadamente 2 meses, lo hacen de comportamiento similar al de algunas especies de frutales tropicales y subtropicales como cítricos (Gurcharam *et al.*, 1947), aguacate (Osuna, 1982) y mango (Gazit, 1960).

En frutales caducifolios creciendo en clima templado se presenta un período de descanso entre la iniciación floral y la antesis, debido a que la organogénesis floral se inicia en verano y continúa durante el otoño e invierno, evitándose de esta manera la coincidencia entre el crecimiento vegetativo y el reproductivo, por lo que se reduce la competencia por nutrientes entre ambos tipos de crecimiento. En el durazno "siempreverde" se presenta coincidencia durante el año entre el crecimiento vegetativo y el reproductivo y, en algunas épocas, con el desarrollo de frutos. Esta condición genera competencia por nutrientes, que posiblemente sea una de las causas del agotamiento prematuro de las plantaciones comerciales en algunos huertos de la región de Tetela del Volcán, Morelos.

Otra posible limitación de la vida productiva de este durazno es su número reducido de brotes laterales. La brotación lateral reducida está relacionada con el número bajo de yemas vegetativas presentes en los brotes debido a la alta tasa de transformación de yemas vegetativas en florales y al fenómeno de caída de yemas. El crecimiento vegetativo se localiza en los ápices de los brotes, en contraste con los duraznos que se desarrollan en climas templados, cuya brotación lateral se presenta a lo largo del brote principal.

Observaciones del proceso de diferenciación floral se han llevado a cabo en frutales de hueso (durazno, chabacano y ciruelo) en Chapingo, México. En el caso del durazno, se han realizado observaciones en selecciones criollas y en la variedad cultivada "Flordasun", que es una variedad desarrollada en Florida que presenta requerimiento bajo de frío. En ambos duraznos se observó que la iniciación de la diferenciación ocurrió en la primera quincena de junio y al final del otoño la mayoría de las yemas se encontraban diferenciadas. En ocasiones estas yemas florales abren en otoño y amarran frutos, los que no logran un desarrollo normal debido a las temperaturas bajas de Chapingo (Pimienta y Garza, en prensa). En el caso de chabacano y ciruelo se encontró que la diferenciación de partes florales empieza en verano y se prolonga durante el otoño y los primeros meses de invierno.

Otra especie de clima templado en la que se estudió la diferenciación floral, es el manzano. Este estudio se realizó en una mutación espontánea

que se originó en un árbol de la variedad 'Starking Delicious', que presentaba como característica sobresaliente el tener requerimiento bajo de frío. En este caso se comparó la diferenciación floral entre la mutación y la planta a partir de la cual se originó. Se encontró que tanto en el mutante como en la planta madre la iniciación y la formación de las partes florales ocurrió sin diferencias notables; sin embargo, a partir de la primera semana de marzo (1982), se registraron las primeras diferencias, las cuales básicamente consistieron en que en el mutante se inició la gametogénesis más temprano. Esta diferencia aparentemente es la causa de la brotación más temprana en este mutante, que en la planta de la cual se originó (Luis, 1982).

En el nopal tunero se han llevado a cabo observaciones sobre el proceso de diferenciación floral, las que se sumarizan a continuación.

Estudios anatómicos y morfológicos de areolas, revelaron que la diferenciación floral empieza cuando el meristemo vegetativo (que presenta forma de domo) se aplana, y simultáneamente empieza a emerger, de su posición sumergida en la areola. Cuando la yema floral emerge totalmente de la areola ya se encuentran diferenciados los primordios de sépalos, pétalos, estambres, y carpelo. La fecha de iniciación de la diferenciación varía con la forma, la localidad y las temperaturas que prevalecen al final de la estación de invierno. Por lo general, en las formas de maduración temprana de frutos ('reina', 'chapeada'), la iniciación de la diferenciación ocurre al final de febrero y principios de marzo; en las de maduración intermedia ('amarilla', 'blanca'), durante la segunda y tercer semana de marzo y en las tardías ('cristalina', 'fafayuco', 'charola') al final del mes de marzo y principios de abril. Sin embargo, cuando prevalecen temperaturas bajas durante los meses de febrero y marzo, se retrasa la diferenciación floral de las formas de maduración temprana, llegando a traslaparse con las de maduración intermedia. Esto conduce al retraso en la maduración de los frutos, en las formas de maduración temprana (Pimienta et al., en prensa).

La diferenciación de las partes florales requiere de 50 a 60 días y ocurre en el mismo año en que el fruto se desarrolla. Este comportamiento contrasta con otras especies frutales de clima templado (manzano, peral,

durazno), que presentan la diferenciación floral en el año anterior al desarrollo del fruto (Tufts y Morrow, 1925; Felker et al., 1983). El olivo es una excepción ya que la diferenciación floral ocurre después del letargo invernal, en el mismo año en que el fruto se desarrolla (Hackett y Hartmann, 1963). En este aspecto el nopal es similar al olivo.

El proceso de la diferenciación floral fue inhibido por la aplicación de ácido giberélico (GA3) y sombreado artificial de cladodios. Ambos tratamientos fueron eficaces cuando se aplicaron antes o al momento en que se presentó el aplanamiento del meristemo vegetativo. Aparentemente este es el primer informe en que se indica que las giberelinas son capaces de inhibir la diferenciación floral en el género Opuntia, aunque es ampliamente conocido que las giberelinas inhiben la diferenciación floral en otras especies frutales como manzano, ciruelo, cítricos, etc. (Jackson y Sweet, 1972).

La inhibición de la diferenciación por ácido giberélico, fue acompañada por un incremento en la formación de espinas por areola. Las plantas de nopal en la fase juvenil se caracterizan por presentar brotes cilíndricos con un número alto de espinas por areola. Este número se reduce cuando pasan a la fase adulta, indicando la capacidad de las plantas de formar flores (Batista, 1982). Esta observación sugiere que el ácido giberélico, además de inhibir la diferenciación floral, causó reversión a la fase juvenil, similar a la inducida por la aplicación de giberelinas en plantas maduras de Hedera helix (Rogler y Hackett, 1975).

Observaciones del proceso de la diferenciación floral en tejocote revelaron que en esta especie ocurre un patrón similar al registrado en nopal, sin embargo, las observaciones fueron realizadas usando microscopio de disección, por lo que es posible que se hayan tenido algunos errores de interpretación, siendo necesaria su verificación.

Osuna (1982) estudió la diferenciación floral del aguacate en la variedad cultivada "Fuerte", en la región de Atlixco, Puebla. En este trabajo se evaluó el desarrollo de las yemas florales que se forman en verano y que abren en septiembre, así como las flores que se desarrollan en el período de otoño-invierno, y que abren durante los meses de enero y fe-

brero. En el caso de la diferenciación que ocurre en verano, encontró que las inflorescencias se diferencian a partir de las yemas apicales y axilares de brotes formados en primavera, encontrándose que la elongación de los ejes de la inflorescencia ocurre en el mes de julio, la diferenciación de partes florales en agosto y la formación del saco embrional y los granos de polen en la última quincena de agosto y primera de septiembre.

Las inflorescencias que se diferencian en el período otoño-invierno se originan de yemas apicales y axilares de la brotación de primavera, que no se diferenciaron en inflorescencias durante el verano, aunque lo más común es que las inflorescencias se formen a partir de la yema apical. La elongación de los ejes de las inflorescencias ocurrió durante los meses de septiembre, octubre y noviembre; la formación de las partes florales en octubre, noviembre y diciembre; y, el desarrollo de los gametofitos (grano de polen y saco embrional) en diciembre y enero.

BIBLIOGRAFIA

- Abbot, C.E. 1935. Blossom bud differentiation in citrus trees. Amer. J. Bot. 22: 458-476.
- Abeles, F.B. 1973. Ethylene in Plant Biology. Academic Press, N.Y. 302 p.
- Aldrich, W.W., and R.A. Work. 1932. Preliminary report of pear tree responses to variations in available soil moisture in clay adobe soil. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 29: 181-187.
- Allsop, A. 1965. The significance for development of water supply, osmotic relations and nutrition. In: A. Lang (ed). Encyc. Plant Physiol. 15 (1): 504-552.
- Astudillo, E.O., and N.D. Bondad. 1978. Potassium nitrate-induced flowering of "Carabao" mango shoots at different stages of maturity. Philip. J. Crop Sci. 3 (3): 147-152.
- Autcher, E.C., A.L. Schorader, F.S. Lagasse, and W.W. Aldrich. 1926. The effect of shade on the growth, fruit-bud formation and chemical composition of apple trees. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 23: 368-382.

- Batista R., J.J. 1982. Caracteres morfológicos en clones de plantas adultas y juveniles de nopal (Opuntia amyclaea, Tenore). Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.
- Batjer, L.P., M.W. Williams, and G.C. Martin. 1964. Effects of N dimethylamibe succinamic acid (8.9) on vegetative and fruit characteristics of apples, pears and sweet cherries. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 85: 11-19.
- Baxter, P. 1970. The flowering process: a new theory. In: D.J. Carr (ed). Plant Growth Substances. Springer-Verlag. Berlin. p. 775-779.
- Bernier, G., J.M. Kinet, and R.M. Sachs. 1981. The Physiology of Flowering. Vol. II C.R.C. Press, Inc. Boca Raton, Fla. 231 pp.
- Bodson, M. 1977. Changes in the carbohydrate content of the leaf and the apical bud during transition to flowering. Planta 135: 19-23.
- Bradley, V.W., and J.C. Crane. 1960. Gibberellin-induced inhibition of bud development in some species of Prunus. Science 31 (3403): 825-826.
- Braun, A.C. 1969. Abnormal growth in plants. In: F.C. Steward (ed). Plant Physiology V.B. Academic Press, New York and London p. 379-416.
- Brooks, M.R. 1940. Comparative histogenesis of vegetative and floral apices in Amygdalus communis, with special reference to the carpel. Hilgardia 13 (5): 249-305.
- Brown, D.S. 1953. The effects of irrigation on flower bud development and fruiting in apricot. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 61: 119-134.
- Buban, T., and I. Simón. 1978. Cytochemical investigations in apices of apple buds with special reference to flower initiation. Acta Hort. 80: 193-198.
- Buban, T., and M. Faust. 1982. Flower bud induction in apple trees: internal control and differentiation. Hort. Rev. 4: 174-203.

- Bustamante, M.A. 1980. Influence of different irrigation regimes on flower bud formation and development in peach trees. M.S. Thesis, University of California, Davis.
- Buttrose, S.M. 1974. Climatic factors and fruitfulness in grapevines. Hort. Abst. 44 (6): 319-326.
- _____, and D. Mc E. Alexander. 1978. Promotion of floral initiation in 'Fuerte' avocado by low temperature and short daylength. Scientia Horticulturae 8: 213-217.
- Cain, J.C. 1971. Effects of mechanical pruning of the apple hedgerows with a slotting saw on lighth penetration and fruiting. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 96: 664-667.
- Cappellins, P., and F. Monastera 1971. The effects of light on flower differentiation and metabolism in pears and peaches. Hort. Abst. 43: 3491.
- Chan, B.G., and J.C. Cain. 1967. The effect of seed formation on subsequent flowering in apple. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 91: 63-68.
- Chandler, W.H. 1962. Frutales de Hoja Perenne. Trad. J.L. de la Loma. UTEHA. México. 666 p.
- Choudhuri, M.J., and P. Rudra. 1971. Physiological studies on chemical control of growth and flowering (Mangifera indica L.). Indian Agric. 15: 127-135.
- Cleland, F.C., and Ben-Tal. 1982. Hormonal regulation of flowering and sex expression. In: W.J. Meudt (ed). Strategies of Plant Reproduction. BARC Symposium 6. Granada.
- Cutter, E.G. 1971. Plant Anatomy: Experiment and Interpretation. Part II. Organs. Addison-Wesley Publishing Co. London. 343 pp.
- Degman, E.S., J.R. Furr, and J.R. Magness. 1933. Relation of soil moisture to fruit bud formation in apples. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 29: 199-201.

- Díaz, D.H. 1974. Vegetative and reproductive growth habits of evergreen peach trees in México (Summary). Proc. XIX Inter. Hort. Congress, Varsovia. Vol. 1 B p. 525.
- Esau, K. 1965. Plant Anatomy. 2nd. ed. John Wiley and Sons. New York. 767 pp.
- Felker, F.C., H.A. Robitaille, and F.D. Hess. 1983. Morphological and ultrastructural development and starch accumulation during chilling of sour cherry flower buds. Amer. J. Bot. 70 (3): 376-386.
- Foster, S.A., and E.M. Gifford. 1974. Comparative Morphology of Vascular Plants. W.H. Freeman and Company. San Francisco. 751 pp.
- Fulford, R.M. 1966. The morphogenesis of apple buds. IV. The effect of fruits. Ann. Bot. 30: 597-606.
- Furr, J.R., and W.W. Armstrong. 1956. Flower induction in "Marsh" grape fruit in the Coachella Valley, California. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 67: 176-182.
- Ga'ash, D. 1975. Regulations of fruiting in deciduous fruit trees, with special reference to bud differentiation of peach. Ph.D. Thesis. Hebrew University. Jerusalem.
- Garza G., J.M. 1982. Estudio de la diferenciación floral en el durazno (Prunus persica L. Barsch) siempreverde de Tetela del Volcán. Morelos. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.
- Gazit, S. 1960. Initiation and development of flower buds in various mango varieties. Ph.D. Thesis. Hebrew University. Jerusalem.
- Goldschmidt, E.E., and S.P. Monselise. 1970. Hormonal control of flowering in citrus and some other woody perennials. In: D.J. Carr (ed). Plant Growth Substances. Springer-Verlag. p. 758-776.
- Griggs, W.H., G.S. Martín, and B.T. Iwakiri. 1970. The effect of seedless versus seeded fruit development on flower bud formation in pear. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 95 (2): 243-248.

- Grochowska, M.J. 1973. Comparative studies on physiological and morphological features of bearing spurs of the apple tree. I. Changes in starch content during growth. J. Hort. Sci. 48: 347-356.
- Gurcharam, S., S. Randhawa, and H.S. Dinsa. 1947. Time of blossom-bud differentiation in Citrus. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 50: 165-171.
- Hackett, W.P., and H.T. Hartmann. 1963. Morphological development of buds of olive as related to low temperature requirement for inflorescence formation. Bot. Gaz. 124: 383-387.
- Halperin, W. 1978. Organogenesis at the shoot apex. Ann. Rev. Plant Physiol. 29: 239-262.
- Hanin, V.F., E.A. Lessik, and A.P. Boldyreu. 1969. The effects of rainfall during the critical periods of growth on apple yields at Miccurinsk. Hort. Abst. 41: 5622.
- Hartman, H.T., and C. Panetsos. 1961. Effects of soil moisture deficiency during floral development on fruitfulness in the olive. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 78: 209-217.
- Hill-Cottingham, D.G., and R.R. Williams. 1967. Effect of time of application of fertilizer nitrogen on the growth, flower development and fruit set of maiden trees, Var. Lord Lambourne, and on the distribution of total nitrogen within the tree. J. Hort. Sci. 43: 310-338.
- Hoad, G.V. 1978. The role of seed derived hormones in the control of flowering in apple. Acta Hort. 80: 93-103.
- Jabar Al-Niemi, and A. Petrov. 1976. The effect of foliage on fruit development and flower bud initiation in the apple cultivar Jonathan. Hort. Abst. 49 (2): 1107.
- Jackson, D.I., and G.B. Sweet. 1972. Flower initiation in woody plants Hort. Abst. 42: 9-24.
- Jacqmar, A., J.P. Miksche, and G. Bernier. 1972. Quantitative studies of nucleic acids and proteins in the shoot apex of Sinapsis alba

- during the transition from the vegetative to the reproductive conditions. Amer. J. Bot. 59 (7): 719.
- Jona, R., and L. Casale. 1976. Studies on the time of flower induction in Golden Delicious apple. Hort. Abst. 47 (5): 4291.
- Kramer, P.J., and T.T. Kozlowski. 1979. Physiology of Woody Plants. Academic Press. p. 113-162.
- Lammerts, E.W. 1941. An evaluation of peach and nectarines in terms of winter chilling requirements and breeding possibilities. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 39: 205-211.
- Landsberg, J.J., and M.R. Thorpe. 1975. The mechanisms of apple bud morphogenesis analysis and model. Ann. Bot. 39: 689-699.
- Lin, J. 1975. Ontogeny, histochemistry and ultrastructure of the vegetative and floral apices of Adonis aestivalis L. (Rannunculaceae). Ph. D. Dissertation, University of California.
- López M., L.R., R. Mosqueda V. y E. Pimienta B. 1984. El nitrato de potasio como promotor de etileno endógeno y la inducción floral de mango (Mangifera indica) cv. Manila. Resúmenes del X Congreso Nacional de Fitogenética. Instituto Tecnológico Agropecuario de Aguascalientes No. 20. Aguascalientes, Ags. p. 110.
- Luckwill, L.C. 1970. The control of growth and fruitfulness of apple tress. In: L.C. Luckwill and C.V. Cutting (eds). Physiology of Tree Crops. Academic Press, Inc. London. p. 237-254.
- Luis A., A. 1982. Estudio fenológico y morfológico en selecciones de manzano (Malus pumila, Mill) de requerimiento bajo de frío. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.
- Martínez-Zaporta, F. 1964. Fruticultura, Fundamentos y Prácticas. Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas. Madrid. España. 1003 pp.

- Micke, C.W., J.F. Doyle, and J.T. Yeager. 1983. Doubling potential of sweet cherry cultivars. Calif. Agric. 37 (3-4) 24-25.
- Monselesse, S.P., and E.E. Goldschmidt. 1982. Alternate bearing in fruit trees. Hort. Rev. 4: 128-172.
- _____, and A.H. Halevy. 1964. Chemical inhibition and promotion of citrus flower bud induction. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 84: 141-146.
- Mullins, M.G. 1979. Regulation of flowering in the grapevine (Vitis vinifera L.). In: F. Skoog (ed). Proceedings of the 10th International Conference on Plant Growth Substances. Springer-Verlag. Berlin. p. 334-340.
- Osuna T. E. 1982. Estudio de la diferenciación floral y la expresión de dicogamia en la variedad "Fuerte" de aguacate (Persea americana, Mill) en la región de Atlixco, Puebla. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.
- Paddock, W., and F.G. Charles. 1928. The effect of shade upon fruit-bud differentiation. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 25: 195-197.
- Painter, J.W., and G.E. Stemberge. 1972. Peach flowering response as related to time of gibberellin application. Hort Science 7 (4): 389-390.
- Parish, C.L., P.W. Cheney, and E.W. Anthon. 1976. Blossom anomaly in sweet cherry. In: Virus and noninfectious disorders of stone fruits in North America. Agric. Handbook No. 437: 211-212.
- Philp, G. 1933. Abnormalities in sweet cherries blossoms and fruits. Bot. Gaz. 44: 815-820.
- Pimienta B., E. y E.M. Engleman. 1981. Estudio del desarrollo de la yema floral y el fruto en nopal. Resúmenes del III Congreso Nacional de Fruticultura. Guadalajara, Jal. p. 222.

- Pimienta B., E. y J.M. Garza, G. 1984. Diferenciación floral en el durazno (Prunus persica L. Batsch) "siempreverde" de Tetela del Volcán, Morelos. Agrociencia (En prensa).
- Pimienta B., E., E.M. Engleman y P.R. Ceja (en prensa). Algunos aspectos del ciclo reproductivo del nopal tunero. En: La Investigación Básica en el Conocimiento y Evaluación de los Recursos Genéticos. Jardín Botánico U.N.A.M. y S O M E F I (eds).
- Quedado, R., and D.J.C. Friend. 1978. Participation of photosynthesis in floral induction of the long-day plant Anagallis aruensis L. Plant Physiol. 62: 802-806.
- Ramina, A., W.P. Hackett, and R.M. Sánchez. 1979. Flowering in Bougainvillea. A function of assimilate supply and nutrient diversion. Plant Physiol. 64: 810-813.
- Ramírez, H. 1974. Effect on apricot of water stress at different times during the season. M.S. Thesis University of California Davis.
- Rappaport, L., and R. Sachs. 1979. Physiology of Cultivated Plants. Course Notes. Plant Science 102. University of California Davis.
- Rasmussen, J.F. 1929. The period of bud differentiation in "Baldwin" and "Mc Intosh" apples. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 27: 255-260.
- Ravishankar, H., M.M. Rao, and K.M. Bojappa. 1979. Fruit-bud differentiation in mango "Alphonso" and "Totapuri" under mild tropical raining conditions. Scientia Horticulturae 10: 95-99.
- Rogler, L.E., and W.P. Hackett. 1975. Phase change in Hedera helix: induction of the mature to juvenile phase by giberellin. Az. Physiol. Plant. 34: 141-147.
- Sachs, R.M. 1977. Nutrient diversion: an hypothesis to explain the chemical control of flowering. Hort Science 12 (3): 220-222.

- _____, and W.P. Hackett. 1982. Source-sink relationships and flowering. In: Werner J. Meudt (ed). Strategies on Plant Reproduction. BARC Symposium number 6. Allanheld, Osmun Publishers Granada. p. 263-272.
- Salisbury, F.B., and C.W. Ross. 1978. Plant Physiology. 2nd. ed. Wadsworth Publishing Company, Inc. Belmont, California. 422 pp.
- Sánchez G., F. 1975. Estudio preliminar del durazno (Prunus persica L., Batsch) 'siempreverde' (de guía) en el Noroeste del estado de Morelos Tesis Profesional. Escuela Nacional de Agricultura, S.A.G. Chapingo, México.
- Scaramuzzi, F. 1953. Ricerche sulla differenziazione delle gemme in alcune specie aboree da frutto. Nuovo G. Bot. Ital. 60: 1-101.
- Schroeder, C.A. 1951. Flower bud development in the avocado. Calif. Avoc. Soc. Yearbook. p. 159-163.
- Schwabe, W.W. 1971. Physiology of vegetative reproduction flowering. In: F.C. Steward (ed). Plant Physiology, VIA. Academic Press, New York. p. 233-241.
- Shawky, I., Z. Zidan, A. El-Tomi, and D. Dahshan. 1978. Effect of urea sprays on time of blooming, flowering malformation and productivity of "Taimour" mango tree (Summary). Egyptian J. of Horticulturæ 5 (2): 133-142.
- Shukla, R.K. and P.N. Bajpai. 1974. Blossom bud differentiation and ontogeny in litchi (Litchi chinensis, Sonn) (Summary). Indian J. Hort. 31 (3): 226-228.
- Suryanarayana, V., and V.M. Rao. 1978. Effect of growth retardants on certain biochemical changes in relation to flowering. Hort. Abst. 48 (12): 10971.
- Tromp, J. 1982. Flower-bud formation in apple as affected by various gibberellins. J. Hort. Sci. 57 (3): 277-282.

- Tucker, R.L. 1934. Notes on sweet cherry doubling. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 32: 300-302.
- Tufts, W.P. and E.B. Morrow. 1925. Fruit bud differentiation in deciduous fruits. Hilgardia 1: 1-12.
- Weaver, R.J. 1976. Reguladores del Crecimiento de las Plantas en la Agricultura. Edit. Trillas. México. 622 p.
- Williams, M.W. 1973. Chemical control of vegetative growth and flowering of apple trees. Acta Hortic. 34: 167-173.
- Yu Y-B., D. Adams, and S.F. Yang. 1979. Regulation of auxininduced ethylene production in mung bean hypocotyls: role of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. Plant. Physiol. 63: 589-590.
- Zeev Even-Chen, and R.M. Sachs. 1980. Photosynthesis as a function of short day induction and gibberellic and treatment in Bougainvillea "San Diego Red". Plant Physiol. 65: 65-68.
- Zeevaart, J.A.D. 1976. Physiology of flower formation. Ann. Rev. Plant. Physiol. 27: 321-348.

Próximamente se enviarán a los socios de la SOMEFI, los números 3 y 4 de la revista GERMEN, con el siguiente contenido:

Número 3 ANTECEDENTES DE LA INVESTIGACION AGRICOLA EN MEXICO
Y SUS REPERCUSIONES
Joaquín Ortiz Cereceres

RECURSOS GENETICOS PARA EL MEJORAMIENTO DE MAIZ EN
MEXICO. PRIMERA PARTE: ANALISIS GENERAL
Rafael Ortega Paczka

Número 4 UTILIZACION DE ESPECIES SILVESTRES PARA EL MEJORA-
MIENTO DE LOS CULTIVOS
H.T. Stalker (Trad. al español por Jorge Acosta G.;
revisado y editado por Porfirio Ramírez V:)

La Sociedad Mexicana de Fitogenética
agradece al Colegio de Postgraduados,
el apoyo brindado para la impresión
de este número de la Revista Fitotec-
nia.

IMPRESO EN TALLERES GRAFICOS
DEL COLEGIO DE POSTGRADUADOS
CHAPINGO, MEX.