

Efecto de la vernalización de bulbos reutilizados sobre la calidad de la flor de lirio (*Lilium* sp.) en la Sabana de Bogotá

Effect of reused bulb vernalization on lily flower quality (*Lilium* sp.) in the Bogota Plateau

Orlando Auzaque-Rodríguez¹, Helber Enrique Balaguera-López², Javier Giovanni Álvarez-Herrera^{2,4} y Gerhard Fischer³

RESUMEN

En Colombia el cultivo de lirio ha adquirido gran importancia, pero su expansión está condicionada al costo elevado de los bulbos. El bulbo para producción de flor es importado; este produce flor de calidad solamente en la primera cosecha, por lo que el productor debe comprar nuevamente material para poder mantener sus programas de siembra. Sin embargo, con la vernalización del bulbo que queda después del corte de la flor se pueden obtener más flores de buena calidad. Por tanto, el objetivo del trabajo fue evaluar el efecto de la vernalización sobre la calidad de flor de lirio. Se utilizó un diseño completamente al azar. Se sometieron bulbos del híbrido asiático Castello a 10 tratamientos compuestos por la interacción de tres tiempos (4, 6 y 8 semanas) y tres temperaturas de vernalización (-2, 3 y 14°C) más un testigo comercial (bulbos importados). Este último fue el mejor tratamiento, seguido de la vernalización de bulbos a 3°C durante 8 semanas, con el que se obtuvieron plantas más precoces, menos flores sin abrir, mayor porcentaje de flores calidad Extra, Súper *3 botones y mayor vida en florero, lo que puso de manifiesto la importancia de la vernalización en la producción de lirio.

Palabras clave: vida en florero, precocidad, temperatura, almacenamiento, floración.

ABSTRACT

Lily production has lately acquired great importance in Colombia, but its expansion is limited by the high cost of the bulbs, which are imported, and only produce quality flowers in the first harvest. This determines the constant purchase of new material in order to keep up with the planting programs. However, vernalization of the bulbs that are left after flower cutting allows further production of good quality flowers. In this context, the aim of this study was to evaluate the effect of bulb vernalization on lily flower quality. Applying a completely randomized design, bulbs of Asian hybrid Castello were treated with 10 different combinations of vernalization times (4, 6 and 8 weeks) and temperatures (-2, 3 and 14°C), and compared to a commercial control (imported bulbs). The latter exhibited the best results, followed by the bulbs vernalized at 3°C for 8 weeks, which produced earlier ripening plants that bore less unopened flowers, super *3 buds and a higher percentage of extra quality flowers with longer vase life. These results reveal the importance of vernalization in lily production.

Key words: vase life, precocity, temperature, storage, flowering.

Introducción

El *Lilium* es uno de los seis géneros de bulbos de flores más importantes del mundo (Streck y Schuh, 2005) al cual pertenece el lirio (*Lilium* sp.). La comercialización de esta especie incluye presentaciones como flores cortadas frescas, plantas con flores en macetas, jardines y paisajes (De Hertogh, 1996). No obstante, Colombia solo produce flor de corte. El país presenta actualmente un incremento representativo en las áreas de producción de lirio y en la comercialización, pasando de 2 ha en el año 2000 a 15 ha para 2008.

Por otro lado, la vernalización es un proceso fisiológico en donde se adquiere la capacidad de competencia por

parte de las plantas para florecer (García *et al.*, 2006), o su aceleración (Chouard, 1960) mediante la utilización de un tratamiento con frío durante la fase de semilla hidratada o de planta joven (Azcón-Bieto y Talón, 2000). Trae, entre otras, ventajas como la rapidez y la uniformidad en la floración (Kimani *et al.*, 1994). Después de la vernalización las plantas no siempre inician la floración, pero adquieren la competencia para hacerlo (Sung y Amasino, 2004), por lo que el lirio necesariamente debe ser vernalizado para florecer (Streck y Schuh, 2005). En este caso, tratamientos con bajas temperaturas se aplican a los bulbos (Lee *et al.*, 1996).

La duración del periodo de vernalización y el rango de temperaturas efectivas difieren entre especies y variedades

Fecha de recepción: 10 de diciembre de 2008. Aceptado para publicación: 19 de febrero de 2009

¹ Programa de Maestría en Ciencias Agrarias, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

² Grupo de Investigaciones Agrícolas, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja.

³ Departamento de Agronomía, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

⁴ Autor de correspondencia. jgalvarezh@gmail.com

Auzaque-Rodríguez 2009

(Bernier *et al.*, 1981). Unas pocas semanas son suficientes para promover la floración, pero periodos más largos pueden acelerar este proceso, hasta que el punto de respuesta de la vernalización sea saturado; generalmente este suele requerir más de 6 semanas (Taiz y Zeiger, 2002). La vernalización debe ser mantenida de uno a tres meses, y entre más sea la duración, la respuesta se incrementa (Bernier *et al.*, 1993). La duración mínima para cualquier efecto observable varía de 4 a 8 semanas, según la especie (Salisbury y Ross, 1994). Especies como *Lunaria biennis* requieren 9 semanas y *Apium graveolens* y *Secale cereale* necesitan solo 6 (Ramin y Atherton, 1991). No obstante, la duración del tratamiento de frío generalmente es mayor a la reducción del tiempo que se necesita para alcanzar la floración (Collins y Smith, 1975).

Comercialmente el órgano de propagación del lirio es el bulbo, el cual presenta un alto costo de adquisición, y es este el factor más importante que limita la expansión del cultivo. Actualmente, en la Sabana de Bogotá, el material vegetal para producción de flor de corte de lirio debe ser importado y mantenido en cadena de frío hasta su siembra en campo. Este bulbo sembrado produce flor de calidad de exportación solamente en la primera cosecha, y el bulbo que queda después del corte de la flor produce flores de baja calidad, por lo que se desecha, y el productor de lirio debe comprar nuevamente material para poder mantener sus programas de siembra, lo que incrementa los costos de producción y disminuye la rentabilidad del cultivo.

Por lo anterior, el objetivo de esta investigación fue evaluar el efecto de la vernalización de bulbos reutilizados sobre la calidad de la flor de lirio.

Materiales y métodos

La investigación se realizó en la finca Santa Inés de la compañía Agrícola El Cactus S.A., ubicada en la vereda La Cuesta del municipio de Madrid, Cundinamarca, a una altitud de 2.680 msnm. La temperatura máxima promedio dentro del invernadero de cubierta plástica fue de 28°C y la mínima de 7°C. Los análisis de laboratorio se realizaron en el Laboratorio de Fisiología Vegetal de la Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá.

Se utilizó un diseño experimental completamente al azar con 10 tratamientos compuestos por la interacción de 3 tiempos de vernalización (4, 6 y 8 semanas) y 3 temperaturas de vernalización (-2, 3 y 14°C) más un testigo comercial (bulbos importados sometidos a tratamientos de mejoramiento de calidad de la flor de corte de lirio

como engrosamiento de bulbo y almacenamiento en frío), con tres repeticiones; consecuentemente se utilizaron 30 unidades experimentales (UE). Cada UE estuvo compuesta por 12 bulbos de lirio.

Se utilizaron bulbos del híbrido de lirio asiático Castello. Se efectuó la siembra de los bulbos importados (calibre 14/16). Una vez obtenida la floración (semana 15 después de la siembra), se cosechó la flor, se dejaron los bulbos en campo 6 semanas con el fin de que los asimilados de la parte del tallo con la cual quedan después del corte se traslocaran hacia el bulbo. Luego se recogieron los bulbos, se clasificaron por tamaño y se escogieron aquellos de calibre 12/14, con el fin de garantizar la homogeneidad del material vegetal para los tratamientos.

Los bulbos se sometieron para la temperatura de -2°C en cuarto frío durante los tiempos propuestos. Para los tratamientos de 3°C se almacenaron en un cuarto frío ubicado en las instalaciones de la finca. Los tratamientos a 14°C fueron dejados en un cuarto oscuro, fresco y seco. Después de someter los bulbos a los tratamientos se procedió a sembrarlos en un invernadero de cubierta plástica.

Los bulbos fueron sembrados a 10 cm de profundidad en camas de suelo de 0,8 m de ancho debidamente adecuadas. La distancia de siembra fue 12,5 x 12,5 cm en cuadro. El tutorado se instaló cuando las plantas tenían alrededor de 40 cm de longitud, con el fin de evitar pérdidas de calidad por torcedura de tallos. El corte de la flor se hizo cuando el primer o los dos primeros botones florales mostraron el color característico bien definido, que fue entre la semana 15 a la 22, dependiendo de los tratamientos.

Al momento de la cosecha se midió la longitud de tallo mediante medición directa con flexómetro, desde el cuello de la raíz hasta el extremo apical del tallo; calidades comerciales: porcentaje de flores producidas pertenecientes a cada una de las calidades comerciales basados en la tabla 1; precocidad: días desde el momento de la siembra hasta el corte de la flor. En la poscosecha se midió la vida en florero (desde el día en que se puso el tallo con todos sus botones florales hasta el día que se marchitó el último botón floral). Para esto, tan pronto llegó la flor del cultivo se clasificó y se puso en solución de hidratación (tiosulfato de plata [STS]) para su preservación y posterior puesta en florero.

Se realizó un análisis de varianza y se llevó a cabo la prueba de comparación de medias de Tukey al 5%. Para el análisis de los datos se empleó el paquete estadístico SAS v. 8e.

TABLA 1. Criterios para determinar las calidades comerciales de las flores de lirio en el efecto de la vernalización de bulbos sobre la calidad de la flor de lirio.

Grado de calidad	Longitud ¹	No. de botones ²	Torcedura de tallo	Estado fitosanitario
Extra	> 65 cm	4 o más	No	Bueno
Súper *3 botones	55-64 cm	3	No	Bueno
Súper *2 botones	55-64 cm	2	Leve. Máximo 10° con relación al eje vertical	Bueno
Nacional	< 55 cm	1 o más	Leve. Máximo 10° con relación al eje vertical	Bueno

¹Longitud, se mide desde la base del tallo clasificado hasta el ápice del botón floral más alto.

²Longitud mínima de botón 2,5 cm.

Resultados y discusión

Se presentaron diferencias altamente significativas en la precocidad. La mayor respuesta se obtuvo con los bulbos importados, seguidos de los bulbos almacenados a 3°C durante 8 semanas, mientras que los bulbos sometidos a 14°C durante 8 semanas presentaron la menor precocidad (Fig. 1). Costa y Días (1967) afirman que la vernalización artificial induce uniformidad y precocidad en la floración, acorde a los bulbos de lirio vernalizados a 3°C durante 8 semanas que fueron los más precoces (después del testigo comercial) en alcanzar el momento del corte, por tanto, con este tratamiento se obtienen flores a los 123 d después de la siembra.

Stuart (1954) afirma que el almacenamiento de los bulbos a temperaturas elevadas (21°C o más) o bajas (-0,5°C) los mantiene latentes y retarda la floración. Sin embargo, se observó que la temperatura de -2°C fue la responsable de la mayor precocidad, por tanto, esta temperatura no le indujo latencia al bulbo, por el contrario, aceleró el desarrollo del cultivo, situación que no ocurrió cuando se aumentó la temperatura de vernalización a 14°C.

En concordancia, el tiempo de exposición del bulbo de lirio a la vernalización también favoreció la precocidad: cuanto más se expuso a este estímulo, más se acortó el ciclo de cul-

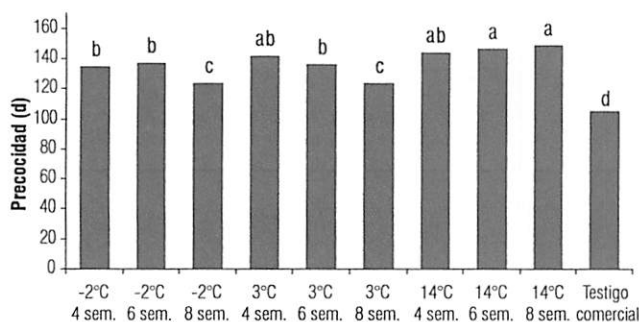


FIGURA 1. Precocidad en el efecto de la vernalización de bulbos sobre la calidad de la flor de lirio. Promedios con letras distintas indican diferencias significativas según la prueba de Tukey ($P \leq 0,05$).

tivo. Esto quizá obedeció a un aumento en la movilización de reservas a los brotes, lo cual generó una brotación más rápida, que induce una floración más precoz y disminución en el ciclo de cultivo, tal como lo afirma Moe (1979). De igual manera, Wilkins (1980) plantea que al incrementar el tiempo de vernalización en los bulbos de lirio se obtiene una floración más uniforme y una mayor cantidad de flores, mientras que en bulbos no vernalizados la floración se retarda, pues no hay conversión de almidón a azúcares solubles antes de la siembra (Nardi *et al.*, 2004).

Estos resultados coinciden con los encontrados por Nardi *et al.* (2004), quienes sometieron bulbos de *L. longiflorum* a 0, 9, 11, 14, 19, 23, 28, 29, 34, 38, 42, 45 y 56 d efectivos de vernalización, y encontraron que el frío promueve la movilización de reservas de azúcares y nitrógeno, indispensables para la nutrición de la planta en la emergencia. El aumento en la duración de la vernalización redujo el periodo de siembra a emergencia y de emergencia a cosecha, lo que concuerda con lo encontrado por Erwin y Eagles (1998). También, bulbos de lirio del híbrido asiático *Lilium x elegans* Thunb., almacenados a 5°C durante 0, 2, 4, 6, 8 y 10 semanas, mostraron que el tiempo requerido para la brotación y la floración disminuyó con el tiempo de vernalización, aunque se necesitaron más de 4 semanas de frío para inducir estas respuestas (Lee *et al.*, 1996).

Resultados similares observaron Wang y Roberts (1970), quienes trabajaron la emergencia en un cultivar de *Lilium longiflorum* vernalizado a 4,4°C durante 0, 3, 6 y 9 semanas, encontrando que los días para la emergencia del bulbo disminuyeron en función del tiempo de almacenamiento, pero las concentraciones de nitrógeno proteico y aminoácidos libres aumentaron. También concluyeron que el almacenamiento del bulbo durante 6 semanas a 4,4°C es suficiente para superar la dormancia, lo que refleja la reducción en tiempo de emergencia de la yema, que fue solo de 37 d, en comparación con 80 d para los bulbos no vernalizados.

Para la altura de plantas se presentaron diferencias altamente significativas. La mayor altura se logró con los bulbos

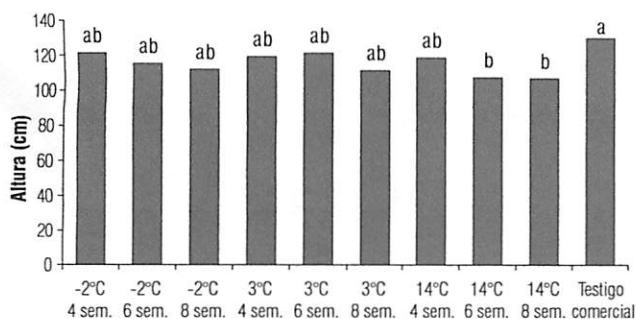


FIGURA 2. Longitud de tallo en el efecto de la vernalización de bulbos sobre la calidad de la flor de lirio. Promedios con letras distintas indican diferencias significativas según la prueba de Tukey ($P \leq 0,05$).

comerciales, seguidos muy de cerca con el almacenamiento de los bulbos a -2°C durante 4 semanas y, contrariamente, la menor altura se obtuvo cuando el almacenamiento fue a 14°C durante 8 semanas (Fig. 2). La longitud de tallo es considerado uno de los indicadores más importantes de calidad, siendo esta última más alta cuando la longitud es mayor (Schiappacasse *et al.*, 2006).

A pesar de esto, la longitud del tallo de todos los tratamientos fue suficiente para cumplir con la calidad comercial, la cual exige un mínimo de 65 cm. Sin embargo, si se quiere lograr la máxima altura de las plantas de lirio es suficiente con el almacenamiento en frío durante 4 semanas, aunque se evidenció que la altura fue favorecida por la mayor exposición de los bulbos a la vernalización.

La baja temperatura es una importante señal ambiental para la elongación de tallos y la subsecuente floración de muchas plantas. La vernalización induce cambios fisiológicos y bioquímicos en las plantas, las bajas temperaturas son percibidas en la activa división celular, y la región meristemática de los tallos es particularmente sensible a este estímulo (Metzger, 1990), proceso en el cual están implicadas las giberelinas (GA), las cuales sufren cambios drásticos en el metabolismo durante y después de la percepción de las bajas temperaturas, como se ha encontrado en *Thlaspi arvense* (Metzger, 1990) y *Raphanus sativus* (Nakayama *et al.*, 1995).

En concordancia, estudios recientes sobre genes que codifican enzimas encargadas de la biosíntesis de GA muestran que varios estímulos ambientales, entre ellos el frío, son factores importantes que controlan la expresión de estos genes (Jackson *et al.*, 2000); por tanto, el crecimiento del tallo se ve favorecido por la acción de las GA, que se sintetizan en mayor cantidad y aumentan la sensibilidad

de la planta por acción de la vernalización (Oka *et al.*, 2001). Del mismo modo, cambios en la remodelación de la cromatina inducen la expresión de genes (Sung y Amasino, 2004).

En tulipán se encontró que, a medida que se aumentó la duración de la vernalización (15 y 60 d) aumentó la elongación del tallo y disminuyó el ciclo de crecimiento (Cocozza, 1974). En esta misma especie, cuando los bulbos fueron sometidos a 2°C durante 0, 3, 6, 9, 12, 15, 18 y 30 semanas, se observó que sin vernalización no hubo brotación, y que la longitud del tallo fue directamente proporcional al tiempo de vernalización (Inamoto *et al.*, 2000). Estos resultados indican que la vernalización es indispensable para una buena altura en esta especie.

En la producción de flor, se obtuvo mayor porcentaje de calidad extra con el testigo comercial ($P \leq 0,01$), luego le siguió el tratamiento de los bulbos almacenados a -2°C durante 8 semanas, mientras que el menor porcentaje se logró con los tratamientos de 14°C ; para la calidad súper *3 botones el mejor tratamiento fue el de 3°C durante 8 semanas ($P \leq 0,01$) y para súper *2 botones se obtuvo mayor respuesta con el almacenamiento a -2°C durante 4 semanas ($P \leq 0,05$). La calidad nacional fue favorecida por 14°C y 4 semanas ($P \leq 0,01$) y el mayor porcentaje de tallos sin flor se vio en plantas cuyo bulbo fue almacenado a 14°C por 8 semanas ($P \leq 0,01$). El testigo comercial no presentó flores de calidad nacional ni tallos sin flor, siendo el tratamiento con mejor comportamiento seguido del tratamiento de los bulbos vernalizados a 3°C durante 8 semanas (Fig. 3).

Lo recomendable es lograr obtener altos porcentajes del grado extra y bajos porcentajes del grado nacional y súper *2 botones. La calidad comercial que predominó fue la súper *2 botones, seguida de la súper *3 botones, nacional, y luego extra, aunque esta última fue superada por el porcentaje de tallos sin flor, lo que en cierta manera explica que la mayoría de los tratamientos no lograron inducir la floración necesaria.

En los tratamientos de vernalización donde el porcentaje de tallos sin flor fue bajo, es probable que se hayan presentado procesos de regulación epigenética, los cuales requieren un proceso metabólico activo que garantice el proceso de división celular y la replicación del DNA (Thomashow, 1999). En el lirio es posible que ocurra un fenómeno similar al de los ecotipos de invierno anual de *Arabidopsis* que requieren vernalización y largos días para florecer; no obstante, en esta especie ya se ha identificado un gen que actúa como

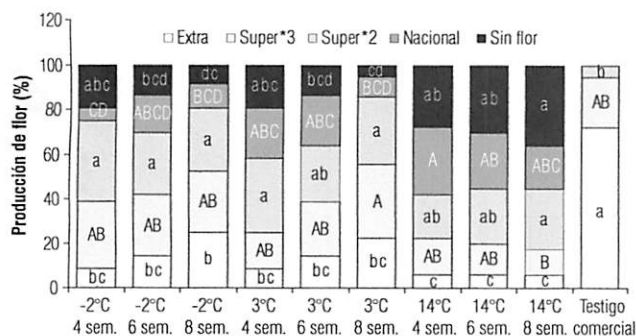


FIGURA 3. Producción de flor en el efecto de la vernalización de bulbos sobre la calidad de la flor de lirio. Promedios con letras distintas en la misma serie indican diferencias significativas según la prueba de Tukey ($P \leq 0,05$).

represor de la floración denominado Flowering locus C (FLC) y es altamente expresado en meristemos apicales sin vernalización (Dennis *et al.*, 2006).

Las diferencias en calidad se deben probablemente a que la formación de flores maduras depende del suministro de carbohidratos (Van der Meulen-Muisers *et al.*, 2001), por lo que antes de la cosecha las inflorescencias se suplen con carbohidratos de la fotosíntesis. Después de alcanzar la inflorescencia, estos asimilados se distribuyen entre las yemas florales, y la proporción de asimilados absorbidos por cada yema está correlacionada con la capacidad de síntesis de estos productos por parte de los órganos fuente (Ho, 1988). En *Lilium* las yemas florales expresan alta dependencia de los órganos fuente, posiblemente relacionada con el incremento en el crecimiento de los tejidos florales (Clement *et al.*, 1996).

Sin embargo, la variabilidad en los estados de desarrollo de la flor tiene su origen en la variación de las condiciones ambientales, ya que la propagación vegetativa elimina las causas genéticas. Esto se evidencia en que los bulbos producidos para propagación no son de tamaño completamente uniforme, como causa de la variación del clima, incluyendo la falta de uniformidad del medio ambiente durante la vernalización artificial (Fisher y Lieth, 2000). Los bulbos que se almacenaron a 14°C durante 8 semanas presentaron la mayor cantidad de plantas con tallos sin flor, lo que pone de manifiesto la importancia de la vernalización para inducir la floración.

Dentro de los tratamientos de vernalización, 3°C durante 8 semanas presentó el mayor porcentaje de floración; esto indica que se reprimió de forma más eficiente el gen FLC encargado de inhibir la floración (Michaels y Amasino, 2000), pues se garantizó la síntesis de suficiente concentra-

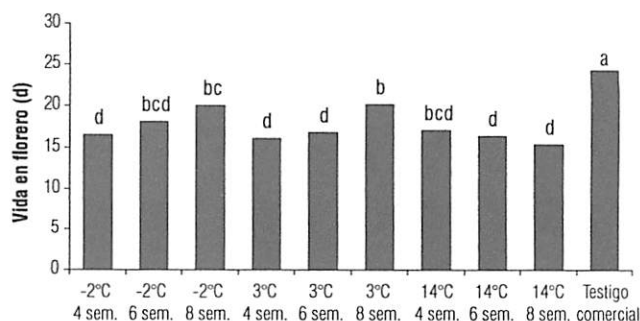


FIGURA 4. Vida en florero en el efecto de la vernalización de bulbos sobre la calidad de la flor de lirio. Promedios con letras distintas indican diferencias significativas según la prueba de Tukey ($P \leq 0,05$).

ción de GA que, según Salisbury y Ross (1994), sustituyen la necesidad de largos períodos de frío para que el lirio pueda florecer en mayor porcentaje y en un menor tiempo. Resultados similares se obtuvieron en *Allium cepa*, en donde tratamientos con frío a 5°C (0, 25, 35 y 45 d de vernalización) aumentaron el porcentaje de florecimiento; además, cuanto mayor fue el período de vernalización, mayor fue el porcentaje de umbelas florecidas. Las plantas sometidas a 45 d de vernalización mostraron 51,49% de floración, mientras que el testigo solo 8,75%, alcanzando su plena floración dos meses después (Reghin *et al.*, 2005).

Se presentaron diferencias altamente significativas en la duración en poscosecha de la flor de lirio. La mayor duración en florero fue conseguida con flores producidas con el testigo comercial, seguida de las flores producidas de bulbos que fueron almacenados a 3°C durante 8 semanas, y las flores con menor duración poscosecha son el resultado de los bulbos almacenados a 14°C durante 8 semanas (Fig. 4).

La variación en la longevidad de las flores individuales dentro de las inflorescencias del lirio es relativamente pequeña, a pesar de grandes diferencias en el grado de desarrollo de las yemas florales cosechadas (Van der Meulen-Muisers *et al.*, 2001). Consecuentemente, el estado de madurez de las yemas es marcado por el contenido de carbohidratos en los tépalos, con lo cual yemas más maduras contienen más carbohidratos (Van der Meulen-Muisers *et al.*, 2001). La falta de apertura de las yemas de lirio podría estar asociada a la falta de carbohidratos, como se ha encontrado en inflorescencias de otras especies bulbosas (Spikman, 1989).

La longevidad de los lirios, así como en otras flores de corte, es una importante característica de poscosecha. En general, la vida en florero oscila entre 5 y 14 d, dependiendo del cultivar y la manipulación en poscosecha, y es determina-

da principalmente por el marchitamiento, el color de los pétalos y la caída de los mismos, proceso regulado por el etileno (Woltering y Van Doorn, 1988).

El incremento de la vida en florero tiene alta relación con el aumento del tiempo de almacenamiento y con una mayor exposición a las bajas temperaturas. Esto se debe a la acción antagonista que ejerce el frío sobre la síntesis de etileno (Woltering y Van Doorn, 1988). Además, la máxima duración fue de 24 d, tiempo máximo reportado para la flor de lirio sin tratamientos poscosecha (Funnell y Heins, 1998), y se convierte en un tiempo muy valioso para la comercialización y para el comprador de lirios. Este resultado indica que no es necesario el almacenamiento en frío de la flor de lirio en poscosecha. El almacenamiento de flores de lirio a bajas temperaturas trae consigo problemas graves, como el amarillamiento acelerado de las hojas, la abscisión de las mismas, el incremento del aborto de yemas y la reducción en la longevidad de la flor (Funnell y Heins, 1998).

Conclusiones

El testigo comercial con bulbos importados presentó mejores resultados que los tratamientos con bulbos reutilizados. No obstante, dentro de los bulbos de lirio reutilizados, aquellos que fueron almacenados a 3°C durante 8 semanas mostraron los mejores resultados en cuanto a precocidad, longitud de tallo floral, calidades comerciales de flor y vida en florero, lo que hace que la siembra de bulbos reutilizados sometidos a vernalización sea factible.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la compañía Agrícola El Cactus S.A. por el apoyo económico y logístico para la realización de este trabajo, así como a la Escuela de Posgrado de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá, por su colaboración.

Literatura citada

Azcón-Bieto, J. y M. Talón. 2000. Fisiología y bioquímica vegetal. McGraw-Hill/Interamericana, Barcelona, España.

Bernier, G., A. Havelange, C. Houssa, A. Petitjean y P. Lejeune. 1993. Physiological signals that induce flowering. *Plant Cell* 5, 1147-1155.

Bernier, G., J. Kinet y R. Sachs. 1981. The physiology of flowering. Vol I. The initiation of flowers. CRC Press, Boca Raton, FL.

Clement, C., M. Burrus y J.C. Audran. 1996. Floral organ growth and carbohydrate content during pollen development in *Lilium*. *Amer. J. Bot.* 83, 459-469.

Chouard, P. 1960. Vernalization and its relations to dormancy. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 11, 191-238.

Cocozza, M. 1974. Research concerning the effects of bulb vernalization and plastic film covers on tulip flowering. *Acta Hort.* 43, 53-70.

Collins, W. y D. Smith. 1975. Vernalization as a factor influencing the rate of development in subterranean clove (*Trifolium subterraneum* L.). *Aust. J. Agric. Res.* 26, 959-966.

Costa, C. y M. Días. 1967. Comparação do método de frigorificação vs. florescimento em condições naturais e suas conseqüências para o melhoramento da cebola nas condições de estado de São Paulo. Relatório de Ciências do Instituto de Genética, ESALQ, USP 1, 94-97.

De Hertogh, A. 1996. Marketing and research requirements for *Lilium* in North America. *Acta Hort.* 414, 17-24.

Dennis, E., C. Helliwell y W. Peacock. 2006. Vernalization: spring into flowering. *Dev. Cell* 11, 1-7.

Erwin, J. y G. Eagles. 1998. Influence of simulated shipping and rooting temperature and production year on easter lily (*Lilium longiflorum* Thunb.). development. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 123(29), 230-233.

Fisher, P. y J. Lieth. 2000. Variability in flower development of Easter lily (*Lilium longiflorum* Thunb.): model and decision-support system. *Comput. Electron. Agric.* 26, 53-64.

Funnell, K. y R. Heins. 1998. Plant growth regulators reduce post-production leaf chlorosis of potted asiflorum lilies. *HortScience* 33, 1036-1037.

García, F., J. Caselles y M. Santamarina. 2006. Introducción al funcionamiento de las plantas. Editorial UPV, Valencia, España.

Ho, L. 1988. Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 39, 355-378.

Inamoto, K., T. Hase, M. Doi y H. Imanishi. 2000. Effects of duration of bulb chilling on dry matter distribution in hydroponically forced tulips. *Scientia Hort.* 85, 295-306.

Jackson, S., P.E. James, E. Carrera, E. Prat y S.B. Thomas. 2000. Regulation of transcript levels of a potato gibberellin 20-oxidase gene by light and phytochrome B. *Plant Physiol.* 124, 423-430.

Kimani, P.M., J.L. Karinki, R. Peters y H.D. Rabinowitch. 1994. Potential of onion seed production in a tropical environment. *Acta Hort.* 358, 341-349.

Lee, S.J., Y.A. Kim y H.J. Wang. 1996. Effect of bulb vernalization on the growth and flowering of asiatic hybrid lily. *Acta Hort.* 414, 229-234.

Metzger, J.D. 1990. Comparison of biological activities of gibberellins and gibberellin-precursors native to *Thalaspia arvensis* L. *Plant Physiol.* 94, 151-156.

Michaels, S.D. y R.M. Amasino. 2000. Memories of winter: vernalization and the competence to flower. *Plant Cell Environ.* 23, 1145-1153.

Moe, R. 1979. Effect of precooling at 5 or -1°C on shoot growth, flowering, and carbohydrate metabolism in tulip bulbs. *Scientia Hort.* 10, 187-201.

Nakayama, M., H. Yamane, H. Nojiri, T. Yokota, I. Yamaguchi, N. Murofushi, N. Takahashi, T. Nishijima, M. Koshioka, N. Katsura y M. Nonaka. 1995. Qualitative and quantitative analysis of endogenous gibberellins in *Raphanus sativus* L. during cold

- treatment and the subsequent growth. *Biosci. Biotech. Biochem.* 59, 1121-1125.
- Nardi, C., G.A. Buriol, R.A. Bellé, N.A. Streck y M. Schuh. 2004. Vernalização afeta a mobilização de reservas de açúcares e nitrogênio e a emergência de plantas de lírio (*Lilium longiflorum* Thunb.) 'Snow Queen' *Cienc. Rural* 34, 1027-1033.
- Oka, M., Y. Tasaka, M. Iwabuchi y M. Mino. 2001. Elevated sensitivity to gibberellin by vernalization in the vegetative rosette plants of *Eustoma grandiflorum* and *Arabidopsis thaliana*. *Plant Sci.* 160, 1237-1245.
- Ramin, A.A. y J.G. Atherton. 1991. Manipulation of bolting and flowering in celery (*Apium graveolens* L. var. *dulce*). II. Juvenility. *J. Hort. Sci.* 66(6), 709-717.
- Reghin, M.Y., R.F. Otto, J.R. Olinik, C.F.S. Jacoby y R.P. Oliveira. 2005. Vernalização em bulbos e efeito no rendimento e potencial fisiológico de sementes de cebola. *Hort. Brasil.* 23(2), 294-298.
- Salisbury, F.B. y C.W. Ross. 1994. *Fisiología vegetal*. Grupo Editorial Iberoamérica S.A., México D.F.
- Schiappacasse C.F., S.G. Carrasco y C.F. Carrasco. 2006. Efecto de cuatro niveles de sombreamiento sobre la calidad de vara y bulbo de dos cultivares de *Lilium* spp.). *Agric. Téc. (Chile)* 66(4), 352-359.
- Spikman, G. 1989. Development and ethylene production of buds and florets of cut freesia inflorescences as influenced by silver thiosulphate, aminoethoxyvinylglucine and sucrose. *Scientia Hort.* 39, 73-81.
- Streck, N.A. y M. Schuh. 2005. Simulating the vernalization response of the 'Snow Queen' lily (*Lilium longiflorum* Thunb.). *Sci. Agric.* 62(2), 58-64.
- Stuart, N.W. 1954. Moisture content of packing medium, temperature and duration of storage as factors in forcing lily bulbs. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 95(5), 554-558.
- Sung, S. y R.M. Amasino. 2004. Vernalization and epigenetics: how plants remember winter. *Curr. Opin. Plant Biol.* 7, 4-10.
- Taiz, L. y E. Zeiger. 2002. *Plant physiology*. 3rd ed. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, MA.
- Thomashow, M.F. 1999. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.* 50, 571-599.
- Van Der Meulen-Muisers, J.M., J.C. Van Oeveren, H. Linus, W. Van Der Plas y J.M. Van Tuyl. 2001. Postharvest flower development in Asiatic hybrid lilies as related to tepal carbohydrate status. *Postharvest Biol. Technol.* 21, 201-211.
- Wang, S.Y. y A.N. Roberts. 1970. Physiology of dormancy en *Lilium longiflorum* Thunb. 'Ace'. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 95(5), 554-58.
- Wilkins, H.F. 1980. Easter Lilies. pp. 327-352. En: Larson, R.A. (ed.). *Introduction to floriculture*. Academic Press, San Diego, CA.
- Woltering, E.J. y W.G. Van Doorn. 1988. Role of ethylene in senescence of petals morphological and taxonomical relationships. *J. Exp. Bot.* 39, 1605-1616.