



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL
Facultad de Ciencias Agrarias
Maestría en Cultivos Intensivos



Efecto del asperjado foliar con auxinas (AIA) y citocininas (BAP) sobre la acumulación de biomasa en *Impatiens* 'New Guinea' (*Impatiens hawkeri* Bull)

Tesis sometida a consideración por la Facultad de Ciencias Agrarias,
Universidad Nacional del Litoral como requisito parcial para optar por el grado de:

Magister en Cultivos Intensivos

Tesista:

Ing. Agr. Jorge Jose Molinari

Director:

Dr., M. Sc., Ing. Agr. Adalberto Di Benedetto

Cátedra de Floricultura – FAUBA

Codirector:

M.Sc., Ing. Agr. Marcela Buyatti

Cultivos Intensivos – FCA – UNL

Esperanza, Noviembre de 2018

ÍNDICE GENERAL

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Origen de la especie.....	2
1.2. Características	2
1.3 Propagación.....	3
1.4 Ecofisiología del crecimiento.....	5
1.4.1 Desarrollo del sistema radical adventicio.....	5
1.4.2 Restricción radical.....	10
1.4.3 Acumulación de biomasa.....	12
1.4.4 Producción de fotoasimilados.....	13
1.4.5 Partición de fotoasimilados.....	14
1.4.6 Floración.....	14
1.4.7 Balance hormonal post-trasplante.....	15
1.5 Factores ambientales y culturales.....	17
1.5.1. Temperatura.....	17
1.5.2 Radiación fotosintéticamente activa (PAR).....	18
1.5.3 Agua.....	18
1.5.4 Nutrientes.....	19
2. OBJETIVOS.....	20
3. HIPÓTESIS.....	21

4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	21
5. RESULTADOS	25
5.1 <i>Acumulación de biomasa en la etapa de pre-trasplante</i>	25
5.1.1 <i>Área foliar</i>	25
5.1.2 <i>Peso fresco-seco</i>	30
5.2 <i>Acumulación de biomasa en la etapa de post-trasplante</i>	40
5.2.1 <i>Área foliar</i>	40
5.2.2 <i>Peso fresco-seco</i>	41
5.2.3 <i>Análisis histológico</i>	50
6. DISCUSIÓN	52
6.1 <i>Acumulación de biomasa pre-trasplante</i>	52
6.2 <i>Acumulación de biomasa pos-trasplante</i>	57
7. CONCLUSIONES.....	62
8. BIBLIOGRAFÍA.....	63

INDICE DE FIGURAS

- Figura 1: Área foliar total expandida al final de la etapa de enraizamiento en esquejes de *I. hawkeri*, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete y quince días del inicio del experimento durante el proceso de enraizamiento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Se indica el valor del error estándar y la mínima diferencia significativa (MDS = 18,18 cm² planta⁻¹). 26
- Figura 2: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg L⁻¹ BAP sobre el área foliar total al final de la etapa de enraizamiento en esquejes de *I. hawkeri*, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A) y quince (B) días del inicio del experimento. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observados después de la aplicación de BAP en relación con los testigos sin tratamiento. 27
- Figura 3: Área foliar individual al final de la etapa de enraizamiento en esquejes de *I. hawkeri*, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete y quince días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Se indica el valor del error estándar y la mínima diferencia significativa (MDS = 4,42 cm² hoja⁻¹). 27
- Figura 4: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg L⁻¹ BAP sobre el área foliar total al final de la etapa de enraizamiento en esquejes de *I. hawkeri*, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A) y quince (B) días del inicio del experimento. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observados después de la aplicación de BAP en relación con los testigos sin tratamiento. 28
- Figura 5: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg L⁻¹ BAP sobre RLAER (A, B) y RLA (C, D) en esquejes de *I. hawkeri*, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A, C) y quince (B, D) días del inicio del experimento. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observados después de la aplicación de BAP en relación con los testigos sin tratamiento. 30
- Figura 6: Dinámica de acumulación de peso fresco durante la etapa de enraizamiento, en esquejes de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A) y quince (B) días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Se indica el valor de la mínima diferencia significativa (MDS₃₀ = 4,69 y 4,86 g planta⁻¹; MDS₄₅ = 7,12 y 7,65 g planta⁻¹ respectivamente para las cosechas a 30 y 45 días desde el inicio del experimento. 31
- Figura 7: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg L⁻¹ BAP sobre el peso fresco en esquejes de *I. hawkeri*, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A) y quince (B) días del inicio del experimento. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observados después de la aplicación de BAP en relación con los testigos sin tratamiento. 31

Figura 8: Dinámica de acumulación de peso seco de parte aérea durante la etapa de enraizamiento, en esquejes de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A) y quince (B) días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Se indica el valor de la mínima diferencia significativa (MDS₃₀ = 0,15 y 0,14 g planta⁻¹; MDS₄₅ = 0,17 y 0,16 g planta⁻¹ respectivamente para las cosechas a 30 y 45 días desde el inicio del experimento.

32

Figura 9: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg L⁻¹ BAP sobre el peso seco total en esquejes de *I. hawkeri* sin enraizar, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A) y quince (B) días del inicio del experimento. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observados después de la aplicación de BAP en relación con los testigos sin tratamiento.

33

Figura 10: Dinámica de acumulación de peso seco en el sistema radical durante la etapa de enraizamiento, en esquejes de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A) y quince (B) días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Se indica el valor de la mínima diferencia significativa (MDS₃₀ = 0,08 y 0,11 g planta⁻¹; MDS₄₅ = 0,11 y 0,09 g planta⁻¹ respectivamente para las cosechas a 30 y 45 días desde el inicio del experimento.

33

Figura 11: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg L⁻¹ BAP sobre el peso seco de raíces en esquejes de *I. hawkeri* sin enraizar, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A) y quince (B) días del inicio del experimento. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observados después de la aplicación de BAP en relación con los testigos sin tratamiento.

34

Figura 12: Relación entre el peso seco de parte aérea (PSA) y el peso seco del sistema radical (PSR) durante la etapa de enraizamiento, en esquejes de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A) y quince (B) días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. La probabilidad que la pendiente de la línea de regresión sea cero fue P < 0,001. La línea de regresión fue PSA = 3,25 PSR + 0,132 (r² = 0,853).

35

Figura 13: Relación entre la tasa de asimilación neta (NAR) (A) o la relación de área foliar (RLA) (B) y la tasa de crecimiento relativo (RGR) en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete o quince días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. La probabilidad que la pendiente de la línea de regresión sea cero fue P < 0,001 en todas las situaciones. Las líneas de regresión fueron NAR7 = 340,49 RGR - 16,21 (r² = 0,860); NAR15 = 280,35 RGR - 8,50 (r² = 0,989); LAR7 = -2.683,80 RGR + 810,52 (r² = 0,574) y LAR15 = -2.663,10 RGR + 788,63 (r² = 0,911). ♦ - ●: Testigos sin tratamiento.

38

Figura 14: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg L⁻¹ BAP sobre RGR, NAR, LAR y NAR en esquejes de *I. hawkeri*, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A, C, E y G respectivamente) y quince (B, D, F y H respectivamente) días desde el inicio del experimento. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observados después de la aplicación de BAP en relación con los testigos sin tratamiento.

39

Figura 15: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg L⁻¹ BAP sobre el área foliar total (A), el área foliar individual (B), RLA (C) y RLAER (D), en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del trasplante. Las plantas fueron

IV

asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observados después de la aplicación de BAP a 5, 50 o 100 mg L⁻¹ en relación con los testigos sin tratamiento.

41

Figura 16: Dinámica de acumulación de peso fresco desde el trasplante hasta la etapa de venta comercial en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Se indica el valor de la mínima diferencia significativa (MDS₆₀ = 3,83 g planta⁻¹; MDS₉₀ = 7,57 g planta⁻¹; MDS₁₂₀ = 10,30 g planta⁻¹ respectivamente para las cosechas a 60, 90 y 120 días desde el inicio del experimento.

42

Figura 17: Dinámica de acumulación de peso fresco desde el trasplante hasta la etapa de venta comercial en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días desde el inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Se indica el valor de la mínima diferencia significativa (MDS₆₀ = 0,23 g planta⁻¹; MDS₉₀ = 0,41 g planta⁻¹; MDS₁₂₀ = 0,55 g planta⁻¹ respectivamente para las cosechas a 60, 90 y 120 días desde el inicio del experimento.

42

Figura 18: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg L⁻¹ BAP sobre el peso fresco (A) y el peso seco (B), en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observados después de la aplicación de BAP a 5, 50 o 100 mg L⁻¹ en relación con los testigos sin tratamiento.

43

Figura 19: Relación entre el peso seco de parte aérea (PSA) y el peso seco del sistema radical (PSR) desde trasplante hasta el estadio de venta comercial en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. La probabilidad que la pendiente de la línea de regresión sea cero fue P < 0,001. La línea de regresión fue PSA = 4,08 PSR + 0,279 (R² = 0,714).

43

Figura 20: Peso seco particionado en raíces, tallos y hojas al final del experimento en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días desde el trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Se indica el valor del error estándar para raíces y parte aérea. Las letras minúsculas indican diferencias significativas (P < 0,05) entre tratamientos.

44

Figura 21: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg L⁻¹ BAP sobre RGR (A), NAR (B), LAR (C) y LAP (D) en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observados después de la aplicación de BAP a 5, 50 o 100 mg L⁻¹ en relación con los testigos sin tratamiento.

46

Figura 22: Relación entre la tasa de asimilación neta (NAR) (A) o la relación de área foliar (LAR) (B) y la tasa de crecimiento relativo (RGR) en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. La probabilidad que la pendiente de la línea de regresión sea cero fue P < 0,001 en ambos casos. Las líneas de regresión fueron NAR = 378,85 RGR - 0,25 (R² = 0,977) y LAR = 857,45 RGR + 289,07 (R² = 0,093). ♦: Testigo sin tratamiento.

47

V

Figura 23: Relaciones entre RLAER (A), RLA (B), RGR (C), NAR (D) y el coeficiente β de la allometría raíces: parte aérea (E) vs. Peso Seco Raíces en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Las ecuaciones de regresión son: RLAE = 0,019 Peso Seco Raíces + 0,0047 (R² = 0,691; P < 0,001); RLA = 0,265 Peso Seco Raíces + 0,075 (r² = 0,700; P < 0,001); RGR = 0,0242 Peso Seco Raíces + 0,009 (R² = 0,644, P < 0,001); NAR = 9,696 Peso Seco Raíces + 3,032 (R² = 0,638; P < 0,001); Coeficiente β = -0,585 Peso Seco Raíces + 0,546 (R² = 0,606; P < 0,001). Se indica el valor de los controles sin tratamiento (•).

49

Figura 24: Cambios en el espesor foliar al final del experimento en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Se indica el valor del error estándar y la mínima diferencia significativa (MDS = 13,19 μ m hoja⁻¹).

50

Figura 25: Distribución relativa de tejidos en el limbo foliar (epidermis, espacios intercelulares y parénquima) al final del experimento en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después.

51

Figura 26: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg L⁻¹ BAP sobre el espesor foliar (A) y la proporción de espacios intercelulares (B), en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observados después de la aplicación de BAP a 5, 50 o 100 mg L⁻¹ en relación con los testigos sin tratamiento.

51

Figura 27: Relación entre la tasa de asimilación neta (NAR) y el espesor foliar (EF) (A) o el porcentaje de espacios intercelulares (EI) (B) en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. La probabilidad que la pendiente de la línea de regresión sea cero fue P < 0,001 en ambos casos. Las líneas de regresión fueron NAR = 0,012 EF + 1,19 (R² = 0,641) y NAR = 0,100 EI + 0,098 (R² = 0,708). ♦: Testigo sin tratamiento.

52

INDICE DE CUADROS

- Cuadro 1: Evolución de la temperatura mínima-máxima y radiación fotosintéticamente activa (PAR) durante el desarrollo de los experimentos 25
- Cuadro 2: Cambios en la tasa de expansión de área foliar relativa (RLAER) y en la tasa de aparición de hojas (RLA) en esquejes de *I. hawkeri* durante la etapa de enraizamiento, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete y quince días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre tratamientos para cada momento de asperjado con AIA. Las letras mayúsculas indican diferencias significativas para cada tratamiento entre momentos de asperjado. 29
- Cuadro 3: Cambios en el contenido de materia seca (CMS), relación raíces: parte aérea y cambios en los estimadores de crecimiento utilizados para caracterizar la acumulación de biomasa seca (RGRRaíces, RGRTotal, NAR, LAR y LAP) durante la etapa de enraizamiento, en esquejes de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete y quince días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. La variación + de cada valor indica el error estándar. Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre tratamientos para cada momento de asperjado con AIA. Las letras mayúsculas indican diferencias significativas para cada tratamiento entre momentos de asperjado. 36
- Cuadro 4: Cambio en el área foliar total e individual al final del experimento y en los estimadores de crecimiento utilizados para caracterizar la expansión de área foliar relativa (RLAER, RLA) desde el trasplante hasta la etapa de venta comercial, en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre tratamientos. 40
- Cuadro 5: Cambios en los estimadores de crecimiento utilizados para caracterizar la acumulación de biomasa seca (RGR, NAR, LAR y LAP) entre trasplante y el estadio de venta comercial, en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre tratamientos. 45
- Cuadro 6: Cambios en el contenido de materia seca (CMS), relación raíces: parte aérea y en las alometrías utilizadas para caracterizar la partición de biomasa seca desde el trasplanta hasta el estadio de venta comercial, en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días desde el inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. La variación + de cada valor indica el error estándar. Las letras indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($P < 0,05$). 48

RESUMEN

La necesidad de optimizar la productividad en plantas ornamentales en maceta se halla afectada por el efecto negativo que la restricción al sistema radical generado por el tamaño del contenedor impone a las plantas tanto durante la fase de propagación como en el pos-trasplante. Dado que los mecanismos involucrados responden, entre otros factores, a cambios en la síntesis y translocación de auxinas y citocininas, el uso de estos dos reguladores hormonales aportados exógenamente son parte de la oferta tecnológica comercial. Sin embargo, las relaciones causa-efecto y dosis-respuesta de aplicaciones exógenas de ácido indolacético (AIA) y 6-bencilaminopurina (BAP) han sido recientemente exploradas y no existen datos concluyentes para la mayor parte de las especies ornamentales cultivadas en maceta incluyendo a *Impatiens* 'New Guinea' (*Impatiens hawkeri* Bull). Los objetivos de este proyecto fueron: (a) evaluar el efecto de diferentes concentraciones y momentos de aplicación de AIA y BAP sobre el proceso de enraizamiento de esquejes herbáceos en *I. hawkeri*, (b) evaluar el efecto de diferentes dosis de AIA y BAP sobre la acumulación de biomasa en *I. hawkeri* durante el pos-trasplante y (c) relacionar los cambios anatómicos, morfológicos y fisiológicos con la modulación del crecimiento en respuesta a aplicaciones de AIA y BAP en la etapa de pre- y pos-trasplante. Se diseñaron dos experimentos; en el primero se enraizaron esquejes provenientes de un cultivador comercial, en un sustrato orgánico y se asperjaron a los siete y quince días del inicio del experimento con diferentes dosis de ácido indolacético (AIA) (0, 5, 50 y 100 mg.L⁻¹). Una semana después de las aplicaciones de AIA se asperjaron, sobre cada uno de los lotes anteriores, concentraciones crecientes de BAP (6-bencilaminopurina) (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹). En el segundo experimento, esquejes ya enraizados fueron trasplantados a razón de una planta por maceta rígida de 1.200 cm³ rellenas con un sustrato orgánico. Una semana después se asperjaron con diferentes dosis de ácido indolacético (AIA) (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) seguidas por aplicaciones de BAP (6-bencilaminopurina) (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) siete días después. Los resultados mostraron que (a) aunque el proceso de enraizamiento de esquejes herbáceos de *I. hawkeri* puede desarrollarse a partir de las auxinas endógenas presentes en el inicio del proceso, el asperjado foliar con AIA estimuló la aparición de raíces, (b) cuando el asperjado con AIA exógeno se retrasó, se redujo la acumulación de biomasa durante el período de enraizamiento, (c) el asperjado con BAP facilitó el proceso de enraizamiento en las etapas tardías de desarrollo de raíces adventicias posiblemente estimulando procesos asociados con la expansión del área foliar fotosintetizante y la producción de fotoasimilados, (d) se han observado incrementos en la acumulación de biomasa pos-trasplante en plantas de *I. hawkeri* como consecuencia del asperjado foliar con AIA o BAP; los mismos estuvieron asociados con un incremento en NAR, (e) los cambios en la anatomía de la hoja (espesor foliar, proporción de espacios intercelulares) facilitaron la difusión y fijación del dióxido de carbono ambiental y favorecieron la producción de fotoasimilados, (f) bajo condiciones de restricción radical que se generan en un contenedor, el mayor tamaño del sistema radical indicaría la participación de las citocininas en el proceso de acumulación de biomasa aérea. La similitud entre las

respuestas a cada regulador hormonal junto con la ausencia de una interacción importante AIA-BAP permite dos alternativas de manejo independientes al productor de *I. hawkeri* para incrementar su productividad comercial.

Palabras clave: Cultivo en macetas, planta ornamental, propagación, reguladores de crecimiento.

SUMMARY

The goal to optimize ornamental pot plant productivity is negatively affected by the root restriction syndrome during both plant propagation and pot culture. The physiological mechanism involved included both synthesis and translocation of auxins and cytokinins. However, the plant response to different indolacetic acid (AIA) and 6-benzylaminopurine (BAP) concentration sprays have been only recently explored, for which the response of most ornamental pot plant included *Impatiens* 'New Guinea' (*Impatiens hawkeri* Bull) are lacking. The aims of this work were to analyse the effects of an exogenously shoot-applied auxin and a cytokinin, separately or successively, on the pre-transplant rooting or the post-transplant biomass accumulation of *I. hawkeri* through the anatomical, morphological and physiological changes observed. Two experiments were performed. The first experiment included non-rooting cuttings from a commercial source. Seven or fifteen days after transplantation, all leaves were sprayed to run-off at sunset with different concentrations of IAA (0, 5, 50, or 100 mg L⁻¹). One week later, cuttings were sprayed with different BAP concentrations (0, 5, 50, or 100 mg L⁻¹). For the second experiment, rooting cuttings of *I. hawkeri* were pot transplanted. Seven days after transplantation, they were sprayed with different concentrations of IAA (0, 5, 50, or 100 mg L⁻¹) followed by different BAP concentrations (0, 5, 50, or 100 mg L⁻¹) one week later. Results showed that (a) a single AIA dose increased root growth, (b) a weekly AIA delay application decrease biomass accumulation during nursery, (c) a BAP spray facilitate pre-transplant biomass accumulation through a higher leaf area expansion and photo assimilate production, (d) as a result of both AIA and BAP spray, the higher NAR the higher post-transplant biomass accumulation, (e) leaf anatomical changes (leaf thickness, intercellular spaces) let a higher carbon dioxide diffusion and fixation with a correlative increase in photo assimilates, (f) under a pot root restriction, a higher root system would be related to a higher cytokinin synthesis. In summary, similarities between responses to either hormone, together with the lack of any IAA - BAP interaction, provide two independent routes for commercial growers to increase the productivity of *I. hawkeri* ornamental plants by using early foliar sprays.

Keywords: Pot plant, ornamental plant, nursery, growth regulators.

1. INTRODUCCIÓN

El objetivo general de obtener plantas con buena ramificación en cultivos producidos en contenedor, adquiere real importancia que, para el caso de *Impatiens* 'Nueva Guinea' (*Impatiens hawkeri* Bull), por el hecho de que la aparición de flores se produce en las axilas de estas ramificaciones y que el desarrollo y longevidad de las flores dependen del nivel de reservas de la planta (López & Runkle, 2008a; Currey & Lopez, 2013). Gran parte de la popularidad de *I.* 'Nueva Guinea' está relacionada con el tamaño de sus flores, el amplio rango de colores y las diferentes tonalidades y variegaciones del follaje (Strefeler & Quené, 1985). La floración en *I.* 'Nueva Guinea' depende de diversos factores que incluyen el genotipo, la temperatura, la irradiancia fotosintéticamente activa (PAR), el programa de riego y fertilización y el número de esquejes por maceta (Bailey, 1996).

La productividad biológica de especies ornamentales en maceta depende de la oferta agroclimática (modificada parcial o totalmente por el uso de sistemas de climatización de invernaderos) y del metabolismo de la planta dentro de los límites que le impone su genotipo; el objetivo final de un establecimiento comercial es alcanzar la máxima productividad y calidad de producto, con la mayor homogeneidad de individuos posible. El uso de sistemas de propagación agámica en muchas especies permite homogeneizar el lote de plantas desde el punto de vista genético pero obliga a utilizar esquejes herbáceos que deben desarrollar un nuevo sistema radical adventicio (Chen *et al.*, 2003; Zhang *et al.*, 2012).

El objetivo de optimizar las fases de crecimiento en especies de ornamentales en maceta y la presencia de múltiples fuentes de estrés, que impiden que se alcance la máxima tasa de expansión foliar, plantea la necesidad de estudiar los mecanismos involucrados cuando las plantas se cultivan en contenedores y, proponer alternativas culturales que minimicen sus efectos. Dado que situaciones de estrés cultural pos-trasplante tales como la disminución del crecimiento asociado con el tamaño limitante del contenedor y/o la baja calidad del sustrato de crecimiento afectan negativamente la productividad del cultivo y afecta su rentabilidad comercial; es esperable que el asperjado con auxinas-citocininas revierta parcialmente ese efecto; aunque el resultado final depende de la dosis aplicada, es un aspecto sobre el que todavía hoy no existen datos concluyentes para el cultivo de *I.* 'Nueva Guinea'.

1.1. Origen

El género *Impatiens* tiene una distribución cosmopolita, aunque la mayor parte de su historia evolutiva es desconocida. Los análisis sobre diversificación, tiempo de divergencia estimado y biogeografía histórica indican que las especies existentes se originaron en el sudeste de China y comenzaron a diversificarse en el Mioceno temprano. Hasta el Plioceno temprano, la tasa de diversificación neta dentro del género fue baja. A partir de ese momento, sin embargo, se originó aproximadamente el 80% del linaje de *Impatiens*. Este género es originario de los trópicos en Asia y África e incluye más de 1.000 especies (Lens *et al.*, 2012). Las especies asociadas con *I. hawkeri* se hallan localizadas en el sudeste del archipiélago Asiático. El ancestro más reciente de *I.* 'Nueva Guinea' se dispersó desde China hasta el sudeste del archipiélago asiático (Janssens *et al.*, 2009). En sus áreas originarias, crece en ambientes umbrosos o semi-sombreados en bosques de montaña o piedemonte, particularmente a lo largo de los márgenes de arroyos y ríos a altitudes entre 400 y 3150 m (Grey-Wilson, 1980).

Los híbridos conocidos como 'Nueva Guinea' son el resultado de la hibridación de diversas especies originarias de esa zona (Jones & Smith, 1966; Grey-Wilson, 1980; Stephens, 1998; Tabak & von Wettberg, 2008). *I. hawkeri* fue introducida en Europa en 1886 e inmediatamente se volvió popular, sin embargo, en la década de 1890 prácticamente desapareció del mercado debido al ataque de la arañuela de la Begonia. En 1970, una exploración financiada por el Longwood Gardens y el Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA) la redescubrió. La popularidad de *I.* 'Nueva Guinea' a nivel mundial (incluso en Argentina) se ha incrementado desde su introducción a los Estados Unidos en 1972.

1.2. Características

I. hawkeri es una hierba perenne, usualmente de 0,5 a 1 m de altura, con tallos decumbentes a erectos, a veces con raíces en los nudos superiores. Hojas de lámina lineal a lineal-elíptica, elíptica, lanceolada y oblonga, pubescentes o glabras, de color verde oscuro con un dejo de rojo a púrpura en verticilos de 3 a 7, con 4 a 14 pares de venas laterales y una fina pubescencia. La base de las hojas es profundamente cuneada. Las flores se inician a partir del meristema axilar de la planta; la posición del primer nudo floral determina el número de brotes vegetativos que pueden evolucionar hacia tallos florales. Las flores son solitarias, una por cada yema axilar, terminales sobre la parte superior del

tallo, de color blanco, rosa, lila, púrpura, naranja, rojo pálido, escarlata o magenta con brácteas basales de 2,5 mm de longitud (Grey-Wilson, 1980).

El control ambiental relacionado con el crecimiento de estas ramificaciones afecta la producción de flores. La fuerte dominancia apical observada con fotoperíodos largos, como los encontrados en la época de producción primavero-estival, disminuyen el desarrollo de ramificaciones laterales y consecuentemente de las yemas florales; los modelos de distribución de fotoasimilados se producen a partir de cambios en la longitud del día e involucrarían la participación de diferentes hormonas (auxinas, giberelinas y citocininas) (Fujinuma & Di Benedetto, 2009).

La producción de *I.* 'Nueva Guinea' se inicia a partir de esquejes enraizados, excepto para los híbridos F₁ 'Spectra'. El número de genotipos disponibles aumenta continuamente, mostrando una variedad de colores aunque con mayor predominancia de rojos (30-35%), rosados puros o bicolor (45-50%), lavanda (10-15%) y blanco (5%) (Bailey, 1995). Después del color, su alta capacidad de producir flores, limitada por el fotoperíodo y las temperaturas, es la segunda característica que define los programas de mejoramiento (Arisumi & Cathey, 1976; Simmonds, 1985)

1.3. Propagación

Muchas especies ornamentales se propagan agámicamente. La principal ventaja es mantener la uniformidad genética, aunque también pueden incluirse la falta de un estado juvenil (en especies arbustivas y arbóreas) antes de la floración y menores ciclos de producción. El propagador de *I.* 'Nueva Guinea' enraiza esquejes durante el invierno y la primavera temprana en invernaderos climatizados (Korczynski *et al.*, 2002; Faust, 2004). El objetivo de un propagador es producir un esqueje enraizado de alta calidad maximizando el crecimiento radical, la biomasa total y la relación raíz/tallo, pero minimizando la elongación del tallo para que los esquejes muestren un crecimiento con baja dominancia apical (López & Runkle, 2008a; Pramuk & Runkle, 2005; Currey *et al.*, 2012).

El ambiente ideal para la propagación vegetativa es aquel que mantiene hidratado los esquejes, minimiza las situaciones de estrés, previene enfermedades y promueve una rápida formación de raíces capaces de soportar el crecimiento y la transpiración de los esquejes. La mayor parte de las especies que se propagan vegetativamente completa el proceso de enraizamiento dentro de las 2-3 semanas siguientes si las condiciones ambientales son apropiadas.

Los factores del ambiente críticos para manejar durante el enraizamiento incluyen (López & Runkle, 2008):

- 1) El control de la intensidad de luz
- 2) Un suministro hídrico continuo de agua
- 3) El mantenimiento de un nivel de humedad ambiental alto
- 4) El mantenimiento de temperaturas óptimas en el aire y el sustrato
- 5) La limitación del movimiento de aire alrededor de las hojas

El tamaño óptimo de los esquejes de *I. hawkeri* para propagar agámicamente se encuentra entre 2-2,5 cm y la temperatura de enraizamiento sugerida es de 20°C a 26°C. La aparición de las primeras raíces entre 8 y 18 días, dependiendo del genotipo, pero los propágulos son trasplantados a la maceta final entre las 4 y 6 semanas desde el inicio del enraizamiento (Donnelly & Fisher, 2002). Es una especie muy sensible a la salinidad. Por otro lado, el pH del medio de crecimiento debe ubicarse entre 5,8 y 6,2. Se pueden presentar síntomas de toxicidad por micronutrientes si el pH es demasiado bajo. El número de esquejes enraizados que se trasplantan finalmente dependen del tamaño del contenedor (1, 2, 3-4 o 5-6 esquejes en macetas de 1.000 - 1.200, 1.500, 2.000 o 3.000 cm³ respectivamente) (Bailey, 1995).

La radiación fotosintéticamente activa es un factor relevante en el control del enraizamiento de *Impatiens*, Currey & López (2012) han sugerido que a partir del quinto día de inicio de la propagación, la mayor proporción de biomasa es invertida en hojas y tallos más que en raíces cuando el nivel de irradiancia era limitante (2,5 mol m⁻² día⁻¹). Los esquejes creciendo en 8,5 y 15,6 mol m⁻² día⁻¹ mostraron los mayores valores en la relación raíces/parte aérea. Esto indicaría que la producción de biomasa radical y aérea es un proceso de desarrollo coordinado durante la propagación. El área foliar total se incrementó en los esquejes durante los 14 días de experimento siendo mayor a medida que se incrementaba la irradiancia PAR, lo que se pudo atribuir a un mayor número de hojas expandidas. Las hojas creciendo en alta irradiancia incrementaron la proporción de parénquima en empalizada y el espesor foliar (menores valores de SLA). Lambers *et al.* (2008) han indicado que las hojas sometidas a bajos valores de irradiancia PAR tienden a ser destinos mayores para los fotoasimilados, en comparación con el resto de los órganos de la planta. En *I. 'Nueva Guinea'* esta información general fue reafirmada debido a los mayores valores de LAR (relación de área foliar) en plantas propagadas bajo los efectos de valores bajos irradiancia PAR. No se encontraron respuestas diferentes relacionadas con la calidad de luz (Currey & López, 2013). Aunque, Donnelly & Fisher (2002) no encontraron diferencias significativas con respecto a la calidad comercial (largo, biomasa

fresca y seca) ni en el tamaño del sistema radical de los esquejes enraizados de *I. 'Nueva Guinea'* bajo diferentes niveles de radiación PAR, sugirieron que la ausencia de diferencias podrían estar asociadas con la calidad inicial de los esquejes y en la duración e intensidad de los tratamientos con luz suplementaria.

Currey *et al.* (2013) propagaron esquejes de geranio (*Geranium x hortorum*) asperjados foliarmente con benciladenina (BA) y encontraron una menor senescencia foliar y enraizamiento durante la propagación, aunque este último efecto negativo pudo ser parcialmente superado con la aplicación de ácido indolacético (AIA). Incrementando la irradiancia PAR mediante el uso de lámparas de alta presión de sodio, encontraron una mayor tasa fotosintética y acumulación de biomasa total. Sin embargo, no existen estudios detallados sobre la respuesta de esquejes de *I. hawkeri* durante la etapa de propagación en respuesta al uso combinado de reguladores hormonales tales como auxinas (AIA) y citocininas (6, bencilaminopurina: BAP).

1.4. Eco-fisiología del crecimiento

1.4.1. Desarrollo del sistema radical adventicio

El desarrollo de raíces adventicias es una etapa esencial para la propagación vegetativa de especies ornamentales, hortícolas y frutales. A diferencia de las raíces laterales, que se forman sobre las raíces primarias, las raíces adventicias se forman sobre diversos órganos de la planta (hipocótilo, tallos y hojas). Una diferencia primaria entre raíces laterales y adventicias es que las primeras se originan sobre células del periciclo, mientras que las últimas se originan sobre tejido cambial o a partir de otras células con actividad meristemática (Dodueva *et al.*, 2014; Legue *et al.*, 2014).

Para promover el desarrollo del sistema radical durante la propagación, los fotoasimilados acumulados o los generados por fotosíntesis en ese período deben sostener la iniciación y crecimiento de nuevas raíces (Davis, 1988). Una disminución de la intensidad de luz es una estrategia para minimizar la pérdida de agua por transpiración y permitir el desarrollo del callo meristemático basal en los esquejes durante las etapas iniciales de propagación. Sin embargo, la disminución de la integral de radiación impide alcanzar la máxima tasa fotosintética y limita, finalmente, el crecimiento de las raíces (Loach, 1988). El uso de luz suplementaria ha sido sugerido en situaciones geográficas limitantes con respecto a la oferta de radiación PAR durante la propagación (Graper & Healy, 1991; Pramuk & Runkle, 2005; Oh *et al.*, 2010; Hutchinson *et al.*, 2012). López & Runkle (2008a), Currey & Lopez (2012) y Currey *et al.* (2012) mostraron que un

incremento en la integral de radiación PAR durante la propagación de los esquejes de *I. 'Nueva Guinea'*, incrementó el crecimiento de las raíces y la calidad del plantín enraizado. De la misma forma se encontró un incremento en el área foliar expandida, el número de hojas y el peso seco total de hojas, de tallos y de raíces con un aumento de la integral de radiación PAR. Las nuevas hojas disminuyeron también la relación de área foliar (LAR) y el área foliar específica (SLA). Estos resultados sugieren una alta plasticidad morfológica y fisiológica de los esquejes de *I. hawkeri* durante el proceso de enraizamiento.

Currey & López (2013) encontraron un incremento en la tasa fotosintética y en la acumulación de biomasa con mayores irradiancias PAR durante la propagación. El incremento en el área foliar de los esquejes durante el proceso de enraizamiento estuvo también asociado con un incremento en el espesor foliar como resultado de una mayor proporción de parénquima en empalizada de la hoja. A partir de los valores encontrados por Currey & López (2012) en la relación de área foliar (LAR) en *I. 'Nueva Guinea'*, se ha sugerido que, en baja irradiancia, las hojas tienden a ser destinos más importantes en relación con otros órganos (Lambers *et al.*, 2008). En alta irradiancia, estos autores observaron una mayor partición hacia las raíces.

El desarrollo del sistema radical es el resultado de una interacción entre la disponibilidad de fotoasimilados generados por la irradiancia fotosintéticamente activa que recibe la planta y los niveles hormonales (básicamente la relación entre auxinas y citocininas) (Aloni *et al.*, 2006; Hartig & Beck, 2006; Chapman & Estelle, 2009; Gana, 2010; Su *et al.*, 2011; Bielach *et al.*, 2012; Aloni, 2013).

La propagación agámica comercial incluye el uso de auxinas para estimular el crecimiento de un nuevo sistema radical; esta práctica está apoyada por el hecho que el crecimiento de raíces se halla bajo control directo de esta hormona (Duan *et al.*, 2006; Pop *et al.*, 2011; Saini *et al.*, 2013; Agulló-Antón *et al.*, 2014; Pacurar *et al.*, 2014). El proceso de neo-formación de raíces es estimulado por las auxinas mientras que el mismo se ve inhibido por el uso de citocininas (Aloni *et al.*, 2006; Fukaki & Tasaka, 2009). Se han encontrado respuestas antagónicas de ambas hormonas en la regulación del desarrollo de raíces (Müller & Sheen, 2008; Muraro *et al.*, 2013).

Está claro que las auxinas endógenas, tales como el ácido indolacético (AIA), juegan un rol central en el enraizamiento adventicio (De Klerk *et al.* 1999; Rahman *et al.*, 2007; Dubrosky *et al.*, 2008, 2011; De Smet, 2007, 2012; Ding & Frimi, 2010; Laskowski, 2013; Lavenus *et al.*, 2013; Saini *et al.*, 2013; Yoshida *et al.*, 2013; Negishi *et al.*, 2014; Pacurar *et al.*, 2014;). Las auxinas endógenas son sintetizadas en los ápices vegetativos de los tallos y se movilizan basípetamente a través del floema

(Garrido *et al.*, 2003). El agregado de AIA exógeno se acumula en la base de los esquejes sin enraizar. Sin embargo, existen diferencias entre especies fáciles o difíciles de propagar agámicamente. Los propágulos difíciles de propagar pueden metabolizar AIA más rápidamente, acumulando menores concentraciones de AIA libre o tienen menores tasas de transporte basal de AIA dentro de los tallos (Kerk *et al.*, 2000). En estas, existen mayores concentraciones de factores inhibitorios del enraizamiento y/o células iniciales de primordios de raíces adventicias menos sensibles a la auxina o con menor capacidad de re-diferenciación celular (Wilson, 1994).

En esquejes de clavel, Agulló-Antón *et al.* (2014) encontraron que el estímulo que desencadenaba la iniciación de las raíces adventicias en *Dianthus caryophyllus*, se producía dentro de las primeras horas de la separación de la planta que les dio origen, debido a la eliminación del sistema vascular que induce la acumulación de auxinas cerca de la zona de corte (Guerrero *et al.* 1999, Garrido *et al.* 2002). Aunque el estímulo fue independiente de la aplicación exógena de auxinas, se observó que el tratamiento aceleraba la división celular en el cambium e incrementaba las actividades de degradación de carbohidratos en la base del tallo, contribuyendo al establecimiento de un nuevo primordio de raíz adventicia en la base del mismo.

Si los bajos niveles de AIA libre en la base del esqueje son el factor limitante en la formación de raíces (Xu *et al.*, 2005; Vidoz *et al.*, 2010), es esperable que el agregado de AIA exógeno u otras auxinas sintéticas estimulen el enraizamiento (Boerjan *et al.*, 1995; De Klerk *et al.* 1999). Ahakami *et al.* (2009) encontraron un temprano incremento de AIA en la base de esquejes de *Petunia x híbrida* con dos picos (a las 2 y 24 horas del corte) y una importante declinación posterior. El uso del ácido naftil ftalámico (NPA), un antagonista de la síntesis de AIA que bloquea las primeras divisiones transversales durante la formación de raíces, suprimió completamente el pico de acumulación de AIA a las 24 horas del corte e inhibió severamente la formación de raíces.

La aplicación basal de auxinas puede no incrementar la concentración de AIA en las células específicas asociadas con el primordio de raíz adventicia, dependiendo de cuanto de la auxina exógena es transportada dentro del esqueje (van Berkel *et al.*, 2013). Además la auxina aplicada basalmente necesita redistribuirse dentro del esqueje, y ser re-transportada a la base del mismo a través del sistema de transporte basípeto (Cambridge & Morris, 1996; Ford *et al.*, 2002).

Por otro lado, existe una sensibilidad diferencial al agregado exógeno de esta hormona durante el proceso de desarrollo de un primordio de raíz adventicia. La formación de raíces adventicias puede ser dividida en tres fases (Wiesman & Riov, 1994; de Klerk *et al.*, 1999; Bellini *et al.*, 2014; Legue *et*

al., 2014; Negishi *et al.*, 2014). La primera fase es la re-diferenciación de una subpoblación de células localizadas normalmente en el cambium (Drisch & Stahl, 2015) que se vuelve receptiva para responder al estímulo rizogenético generado por la auxina (Acosta *et al.*, 2009); esta fase persiste hasta las primeras divisiones de las células iniciales de los primordios de raíz adventicia y presenta una alta sensibilidad a las auxinas. La segunda fase incluye el periodo de inducción de raíces adventicias, estas células activadas se convierten en iniciales de primordios radicales; se caracteriza por una activa división celular, un incremento en la sensibilidad a los inhibidores metabólicos y ausencia de sensibilidad al AIA. La fase final que determina la formación de la raíz adventicia es el establecimiento de un primordio de raíz con conectividad vascular con el tallo; se halla asociada con procesos de elongación celular, una disminución en la sensibilidad a inhibidores y a una falta de respuesta a la aplicación de auxinas (Naija *et al.*, 2008; Ahkami *et al.*, 2009, Klopotek *et al.*, 2010). En términos prácticos, las dos últimas etapas son fases del crecimiento de las raíces (Fett-Neto *et al.*, 2001).

Diversos genes involucrados en el transporte de auxinas son regulados en la base del tallo con o sin la aplicación exógena de las mismas, mientras que la concentración endógena de citocininas es especialmente afectada por la aplicación de auxina exógena (Tanaka *et al.*, 2006). El rápido incremento en el nivel de carbohidratos en la base del tallo después de la aplicación de auxinas sugieren que la misma estimula su transformación en un destino prioritario (Agulló-Antón *et al.*, 2011), lo cual contribuye a la formación de un nuevo primordio de raíz adventicia (Roitsch & González, 2004). Estos resultados indican interacciones significativas entre los niveles de auxina, la homeostasis de hormonas en condiciones de estrés y la disponibilidad de azúcares en la base de los esquejes herbáceos en clavel durante las etapas iniciales de enraizamiento adventicio (Agulló-Antón *et al.*, 2014).

La iniciación y crecimiento de las raíces adventicias en esquejes herbáceos es un proceso de alta complejidad, influido tanto por factores endógenos como exógenos (Geiss *et al.*, 2009; Pop *et al.*, 2011; Fukaki & Tasaka, 2009; Agullón-Antón *et al.*, 2014). En general, existe un efecto opuesto de auxinas y citocininas sobre el crecimiento del sistema radical; por un lado las citocininas inhiben el crecimiento radical a través de su efecto sobre la división y diferenciación del ápice radical (Han *et al.*, 2009; Ruzicka *et al.*, 2009; Shkonik-Inbar & Bar-Zci, 2010; Bishop *et al.*, 2011, 2012; Ramireddy *et al.*, 2014), siendo los estadios tempranos del proceso los más sensibles (Bitonti & Chiappetta, 2011),

mientras que las auxinas incrementan la masa radical a través de la diferenciación de ramificaciones laterales (Leyser, 2003; De Smet, 2012; Laskowski, 2013).

Eriksen (1974) sugirió que la influencia de las citocininas cambia con el estadio de desarrollo de la raíz, existiendo la posibilidad de interacción entre las citocininas y las auxinas. Una alta concentración de citocininas en etapas tempranas del desarrollo de la raíz adventicia puede tener un efecto inhibitorio sobre el enraizamiento a través de un bloqueo sobre la actividad de las auxinas. La pérdida del efecto inhibitorio de las citocininas durante las fases finales de iniciación sugiere que, en esta etapa, el primordio en desarrollo es capaz de controlar el nivel de citocininas y no responde negativamente al agregado exógeno de este regulador del crecimiento. Las dos posibilidades que surgen son la mayor capacidad de los tejidos del tallo para metabolizar las citocininas o un incremento en su transporte hacia las hojas. Este autor sugirió que las citocininas son esenciales durante las etapas tardías de iniciación radical (por ejemplo, cuando el primordio se convierte en una raíz adventicia funcional), mientras que en etapas tempranas, la producción de citocininas por el propio primordio es suficiente para saturar la respuesta. Cambios similares se encontraron en raíces de *Pisum sativum* (Stirk *et al.*, 2008). Las citocininas interactúan antagonicamente con las auxinas en el control del desarrollo de la nueva raíz (Dello Iorio *et al.*, 2008; Bielach *et al.*, 2012), sin embargo, ambas colaboran en el control del tamaño del ápice radical (Kuroha & Sato, 2007; Skylar & Wu, 2011; Saini *et al.*, 2013; Pacifici *et al.*, 2015).

Van Staden & Harty (1988) han indicado que tanto factores morfológicos como ambientales pueden afectar la facilidad de enraizamiento de un esqueje herbáceo. Los niveles de citocininas difieren significativamente entre plantas juveniles y adultas y condicionan su habilidad para enraizar. Los niveles de citocininas polares en plantas juveniles fueron mayores que en plantas adultas en la etapa de activación de yemas justo antes de la ruptura de la dormición (Hartmann & Kester, 1983). Se ha indicado que los altos niveles de glucósidos de citocininas son utilizados en los procesos de formación de raíces adventicias o generando un retraso en la senescencia foliar (van Staden & Harty, 1988).

Los glucósidos de citocininas pueden ser transportados o almacenados en formas inactivas (van Staden & Davey, 1977), de tal forma que esos conjugados muestran menor actividad. Se ha propuesto que los mismos son importantes como fuentes de baja respuesta en los procesos metabólicos que requieren pequeñas concentraciones de citocininas. Cuando se analiza el proceso de enraizamiento, la conversión de bases libres almacenadas durante los procesos sensibles a las

citocininas disminuirían la actividad de las mismas en los tejidos hasta que se completen aquellos procesos susceptibles a altos niveles de citocininas libres en *I. wallerana* (Taylor & van Staden, 1997). Los compuestos no polares mostraban grandes fluctuaciones debido a diferentes tasas de iniciación y desarrollo radical; los mayores picos de actividad fueron detectados entre los 13 y 15 días desde el inicio del proceso de enraizamiento. Esto es consistente con el supuesto que las raíces en elongación y aquellas ya emergidas son los lugares de síntesis de citocininas (Featonby-Smith & van Staden, 1981).

Stuchbury & Burch (1986) han sugerido que los ribósidos de citocininas son los productos iniciales de la biosíntesis de esta hormona, mientras que Taylor & van Staden (1997) encontraron, en *I. wallerana*, un significativo incremento en compuestos no polares con actividad como citocininas inmediatamente después de la inducción de las raíces adventicias. Los mismos muestran sus mayores niveles una vez que las raíces emergen por fuera de la epidermis y comienzan a elongarse. Sus resultados también muestran diferentes roles para diferentes tipos de citocininas (libres o conjugadas como ribósidos) y permiten explicar la diferente sensibilidad de los esquejes herbáceos de *I. wallerana* a la aplicación de citocininas exógenas en diferentes etapas de desarrollo durante la formación de la raíz adventicia.

1.4.2. Restricción radical

Las situaciones de estrés abiótico afectan el crecimiento de la planta, determinando una significativa disminución de la productividad (Ghosh & Xu, 2014). Una vez que se logra un esqueje enraizado, este se trasplanta a una maceta hasta su venta final. Por razones de coyuntura económica, que modifican el comportamiento del mercado, el cultivador puede encontrarse ante la disyuntiva de acortar el ciclo productivo. Para el logro de ese objetivo el productor podrá seleccionar contenedores de tamaños cada vez menores (16, 14 y 12 cm), lo que restringirá, inevitablemente, el volumen de sustrato disponible para el sistema radical. Esto permite un incremento en la densidad de plantación, pero genera el síndrome denominado 'restricción radical' que origina cambios considerables en el crecimiento y la fisiología de la planta (Di Benedetto & Klasman, 2004, 2007). Se ha indicado (Di Benedetto *et al.*, 2006b; Di Benedetto, 2011) que, en el momento en que la raíz alcanza la base de la maceta en la que crece, ésta se dobla y enrosca alrededor del contenedor de tamaño reducido; el estrés mecánico generado es captado por la raíz y traducido al resto de la planta como una reducción en el tamaño de la parte aérea (O'Hare & Turnbull, 2004; Holst *et al.*, 2011). El asperjado con

6-bencilaminopurina (BAP) puede superar parcialmente, el efecto restrictivo a la acumulación de biomasa en plantas ornamentales (Di Benedetto *et al.*, 2010, 2013, 2015a; Di Benedetto & Pagani, 2013; De Lojo & Di Benedetto, 2014; Gandolfo *et al.*, 2014), incluyendo a *I. hawkeri* (Fujinuma & Di Benedetto, 2009).

Las plantas han desarrollado una variedad de estrategias y mecanismos para responder a cambios en su ambiente (Franco *et al.*, 2011). Las adaptaciones anatómicas y fisiológicas permiten un mayor crecimiento bajo condiciones desfavorables (Balderas-Hernández *et al.*, 2013; Feller *et al.*, 2015). El sistema radical es particularmente afectado por estos cambios porque se encuentran en contacto directo con las paredes del contenedor y con el sustrato de crecimiento (Degenhardt & Gimmler, 2000). Puig *et al.* (2012) y Chen *et al.* (2015) han indicado que las plantas censan el volumen del espacio disponible para el crecimiento de las raíces, y un número limitado de estudios sobre raíces individuales han mostrado que las raíces pueden identificar su ambiente inmediato y responder en función de ellos (Bartrina *et al.*, 2011; Johnson & Lenhard, 2011; Zwack & Rashotte, 2015). Bartoli *et al.* (2013) sugirieron que la habilidad de las plantas cultivadas en maceta para responder a un estrés abiótico involucra la interacción de hormonas endógenas y reguladores de crecimiento. Sin embargo, la interacción entre las señales endógenas asociadas con las citocininas, el estímulo ambiental y las situaciones de estrés han sido recientemente caracterizadas (Ha *et al.*, 2012; O'Brien *et al.*, 2013). Las auxinas han sido también mencionadas como parte del mecanismo de resistencia a situaciones de estrés abiótico (Kazan, 2013).

La función primaria de un contenedor es proveer un espacio para el sustrato de crecimiento. Un espacio restringido también afecta las condiciones físicas del mismo y lo convierte en una fuente de estrés abiótico (Cramer *et al.*, 2011; Thibaud *et al.*, 2012; Di Benedetto & Pagani, 2012; Ghosh & Xu, 2014; Pagani *et al.*, 2015; Gandolfo *et al.*, 2016; Williams *et al.*, 2016; Sala *et al.*, 2016) adicional al generado por el tamaño del contenedor. La falta de oxígeno radical, debido a la compactación de sustrato o la disminución de los macroporos en contenedores de tamaño pequeño, inhibe la respiración, disminuye la adaptación de metabólica de la planta y cambia la anatomía y morfología de las raíces (Bailey-Serres & Chang, 2005; Shi *et al.*, 2007; Bailey-Serres & Colmer, 2014; Voeselek & Sasidharan, 2013; Williams *et al.*, 2016).

El crecimiento de las plantas que crecen en contenedores pequeños se halla limitado por el volumen de sustrato disponible ya que el contenido hídrico, la concentración de oxígeno y la disponibilidad de solutos puede fluctuar en cortos períodos de tiempo (Mathers *et al.*, 2007; Chen *et*

al., 2015). Cannavo *et al.* (2011) encontraron que las raíces de *I. 'Nueva Guinea'* contribuyen al incremento en la capacidad de retención de agua disminuyendo la macro-porosidad e incrementando la micro-porosidad. La disminución de la conductividad hidráulica del sustrato durante el crecimiento de las raíces fue el resultado de los cambios en la porosidad total, la distribución de poros y la conectividad.

Agregados de gran tamaño se utilizan regularmente en la constitución de los medios de crecimiento de plantas en maceta para optimizar la aireación del mismo (Di Benedetto, 2007) (Di Benedetto & Pagani, 2012). En *I. 'Nueva Guinea'*, Caron *et al.* (2010) mostraron que el efecto de diferente tamaño de agregados no modificaba significativamente la proporción de poros con aire. Sin embargo, Thibaud *et al.* (2012) y Pagani *et al.* (2015) han indicado que el sustrato de crecimiento no debe verse solo como una matriz para la absorción de agua y nutrientes sino también como una fuente de señales externas.

La visión actual sobre la función de las raíces, además del anclaje y absorción de agua y nutrientes, incluye su rol como sensor continuo capaz de monitorear las condiciones de estrés radical. Se han encontrado interacciones con azúcares (Van der Werf & Nagel, 1996), citocininas (Ruffel *et al.*, 2011; Wojciechowska & Kowalska, 2011) e irradiancia PAR (Di Benedetto *et al.*, 2013, 2015a).

1.4.3. Acumulación de biomasa aérea

La tasa de desarrollo de las especies ornamentales es controlada por la temperatura del meristema apical de los tallos (Faust & Heins, 1993; Niu *et al.*, 2001; Roberts & Summerfield, 1987). Sin embargo, la temperatura de la planta puede diferir considerablemente de la temperatura del aire (Faust & Heins, 1998). La temperatura de la planta se halla determinada por la transpiración y la transferencia de energía convectiva y radiativa entre la planta y el ambiente que la rodea.

Las especies ornamentales umbrosas normalmente muestran bajas tasas de crecimiento en términos de peso fresco-seco y área foliar (Di Benedetto *et al.*, 2006a; 2015b). El hecho que este tipo de plantas crecen en macetas, limita su crecimiento debido a una restricción radical que ha sido asociada con un reducido suministro de citocininas desde el sistema radical (Di Benedetto *et al.*, 2010; Pagani *et al.*, 2013; De Lojo & Di Benedetto, 2014; Gandolfo *et al.*, 2014; Di Benedetto *et al.*, 2015a). Di Benedetto *et al.* (2013) mostraron que el asperjado con bencilaminopurina (BAP) en plantas de *Epipremnum aureum* incrementó la biomasa aérea, el área foliar y la tasa de aparición de hojas (RLA). Dado que no se encontraron cambios en el contenido de materia seca asociados con el

tratamiento hormonal, el incremento en peso seco estuvo asociado a un incremento en la tasa de crecimiento relativo (RGR). En general, las variaciones en RGR pueden ser explicadas por cambios en la tasa de asimilación neta (NAR) y por el coeficiente de área foliar (LAR) (Di Benedetto *et al.*, 2015a); resultados similares se encontraron en *I. 'Nueva Guinea'* (Fujinuma & Di Benedetto, 2009). Las citocininas también afectan la función del meristema y la identidad de las células en el centro del mismo (Bögre *et al.*, 2008); el asperjado con BAP en plantas de *E. aureum* incrementó el tamaño de cada hoja individual y aceleró la tasa de aparición de hojas (Di Benedetto *et al.*, 2013).

1.4.4. Producción de fotoasimilados

Mientras que los carbohidratos estructurales son pre-requisitos esenciales para la estabilidad de los tejidos vegetales, las dos funciones principales de los carbohidratos no estructurales son proveer energía para los procesos catabólicos como la respiración y aportar al esqueleto carbonado para la formación de otros compuestos (Drüge, 2000). La reducción en la disponibilidad de carbohidratos regula genes responsables de la fotosíntesis, removilización de reservas y exportación de carbohidratos, mientras que disminuyen los RNAm para almacenaje y utilización. Abundantes niveles de azúcares muestran efectos opuestos a través de una combinación de represión e inducción génica. Durante las etapas de crecimiento, la demanda de fotoasimilados puede ser elevada, por lo que la capacidad fotosintética de las hojas se vuelve un aspecto crítico.

Zhang *et al.* (2012) mostraron que el enriquecer la atmósfera del invernadero con CO₂ se incrementó el número de flores, el número de yemas florales y el área foliar total en relación con las plantas testigo de *I. 'Nueva Guinea'*. El tratamiento incrementó significativamente la tasa fotosintética, el contenido de azúcares solubles, el contenido de almidón, la actividad de las enzimas peroxidasa, súper óxido dismutasa y ascorbato peroxidasa, pero redujo el contenido de clorofila. Por otro lado, generó cambios en la ultra estructura de los cloroplastos tales como incrementos en el tamaño, en el número de granos de almidón y en la relación estroma/grana. Estos resultados indican que el uso de la fertilización atmosférica con CO₂ tiene efectos positivos sobre el crecimiento, el desarrollo y la capacidad metabólica de las plantas.

El asperjado con citocininas incrementa la fijación fotosintética por unidad de área (Ookawa *et al.*, 2004; Polanska *et al.*, 2007; Wu *et al.*, 2012; Di Benedetto *et al.*, 2015b) a través del estímulo en la transcripción de numerosos genes del cloroplasto (Zubo *et al.*, 2008). Se ha encontrado que el

asperjado con citocininas incrementaba el espesor de la hoja (Oguchi *et al.*, 2003; Di Benedetto *et al.*, 2015b), un aspecto íntimamente asociado con altas tasas fotosintéticas.

Las citocininas incrementan la capacidad fotosintética (Song *et al.*, 2013; Ookawa *et al.*, 2004) a través de una mayor actividad de su principal enzima (ribulosa-1, 5-bifostato carboxilasa/oxigenasa) (Boonman *et al.*, 2007, 2009). Paralelamente, incrementa la biosíntesis de tetrapirroles (Yaronskaya *et al.*, 2006) y la concentración de clorofila. La información sobre el efecto directo de las auxinas sobre la tasa fotosintética es escasa (Shah, 2011); el estímulo sobre la actividad fotosintética puede deberse a la participación de la hormona como al efecto que la misma produce sobre la actividad de los destinos potenciales de la planta. Por otro lado, se ha encontrado un incremento en la eficiencia fotosintética con el uso de AIA o sus derivados clorados (van Iersel, 1999; Aldesuquy, 2000; Ahmad *et al.*, 2001; Hayat *et al.*, 2009). Muchos genes relacionados con el desarrollo foliar son regulados por las auxinas y citocininas (Li *et al.*, 2007; Kakani & Peng, 2011; Su *et al.*, 2011).

1.4.5. Partición de fotoasimilados

Las citocininas redirigen los fotoasimilados y nutrientes minerales en mayor proporción hacia los meristemas del tallo, dando como resultado un incremento en la biomasa aérea en numerosas especies (Francis & Halbord, 2006; Boonman *et al.*, 2007; Kyojuka, 2007; Albacete *et al.*, 2008; Gordon *et al.*, 2009; Coro *et al.*, 2014; Di Matteo *et al.*, 2015), incluyendo especies ornamentales (Di Benedetto & Pagani, 2013; De Lojo & Di Benedetto, 2014).

1.4.6. Floración

Simmonds (1985) estudió la influencia del fotoperíodo y la temperatura sobre la producción de flores en *I. 'Nueva Guinea'*. La floración disminuyó por debajo de 20°C debido principalmente a su efecto sobre el desarrollo de la yema floral. Aunque la iniciación floral es una respuesta de día neutro, el número de flores producidas fue significativamente influido por el efecto del fotoperíodo sobre la elongación de las ramificaciones axilares. Con respecto al momento de iniciación floral, algunos cultivares de *I. hawkeri* fueron de día neutro a 15°C pero se comportaron como una planta de día corto cuantitativa a 25°C (Simmonds, 1982). Como las flores son iniciadas en los meristemas axilares, la posición del primer nudo floral determina el número de subsiguientes ramificaciones vegetativas que pueden desarrollar ramificaciones florales adicionales. La duración del ciclo de floración hasta apertura de las flores mostró una fuerte dependencia de la temperatura.

Vaid & Runkle (2013) encontraron que un incremento de la temperatura entre 14°C y 26°C disminuía los días a floración en *I. hawkeri*, a través de una relación lineal entre la tasa de floración y la temperatura media diurna, lo que permite estimar adecuadamente la temperatura base en esta especie.

1.4.7. Balance hormonal pos-trasplante

Se ha encontrado, recientemente, una respuesta positiva al agregado de citocininas y auxinas pos-trasplante en plantas ornamentales cultivadas en macetas (Pacholczak *et al.*, 2009; Di Benedetto *et al.*, 2010; 2015b). Aplicaciones exógenas de auxinas y citocininas se han propuesto como herramientas para superar el bajo vigor de plantas con restricciones asociadas al sustrato de cultivo (Mobli & Baninasab, 2009), incrementando el área foliar, el número de hojas y el peso seco aéreo (Di Benedetto *et al.*, 2013, 2015b). Las auxinas se han utilizado, generalmente, durante la propagación de plantas herbáceas (Blythe *et al.*, 2004; Guo *et al.*, 2009; De Smet, 2012; Laskowski, 2013). Sin embargo, existe información controvertida sobre el efecto de las auxinas sobre la expansión del área foliar y la acumulación de biomasa aérea. Klee *et al.* (1987) trabajando con plantas de petunia transformadas para sintetizar altas concentraciones de AIA encontraron el desarrollo de hojas más pequeñas que los controles, mientras que se encontró una mayor acumulación de biomasa en plantas de Vinca (Van Iersel, 1998) y en *Phaseolus vulgaris* (Keller, 2007).

Las plantas poseen mecanismos capaces de transferir señales endógenas y modificar diferentes procesos fisiológicos asociados con la producción de biomasa a partir de la síntesis y translocación de biomoléculas producidas por las raíces (Franco *et al.*, 2011); existen evidencias que las citocininas producidas por el sistema radical y translocadas a través del xilema juegan un rol crítico en muchos aspectos asociados con el crecimiento y el desarrollo. Las citocininas son producidas en los ápices radicales y se mueven a través de los vasos xilemáticos hacia los tallos aéreos donde participan del control del crecimiento y el desarrollo (Aloni *et al.*, 2005; Dodd, 2005; Rashotte *et al.*, 2005; Kyojuka, 2007). La síntesis de reguladores de crecimiento, fundamentalmente citocininas, han sido indicadas en la coordinación del desarrollo de los tallos canalizando la información del estado nutricional de la raíz (Takei *et al.*, 2002; Heyl & Schmülling, 2003; Ronh'zina, 2004). Dado que los factores que modifican el crecimiento de las raíces también afectan los niveles de citocininas en ellas, se ha sugerido que las variaciones hormonales pueden ser consideradas como un reflejo de la respuesta de las raíces a diferentes situaciones de estrés. Experimentos previos (Fujinuma & Di Benedetto, 2009) han mostrado que el asperjado de *I. 'Nueva Guinea'* en dosis única

pos-trasplante con BAP, incrementó la acumulación de peso seco total a partir de una mayor concentración de fotoasimilados en la parte aérea como resultado de un mayor número y tamaño de hojas.

Las citocininas promueven la división celular, pero dependen de la presencia de auxinas, estimulan el crecimiento de las hojas, promueven la ramificación del tallo e inhiben el enraizamiento radical adventicio (Garay-Arroyo *et al.*, 2012). Diferentes N6-substitutos derivados de la adenina tales como, zeatina, dhidrozeatina e isopenteniladenina tienen actividad endógena como citocininas (Kleczkowsky & Schell, 1995). Las citocininas sintetizadas en los extremos radicales pueden ser convertidos en conjugados con azúcares y aminoácidos (Hirose *et al.*, 2008; Frébort *et al.*, 2011).

Dado que las citocininas son principalmente sintetizadas en las raíces (Aloni *et al.*, 2005; Hwang & Sakakibara, 2006), existe una estrecha correlación entre el crecimiento del sistema radical, el número de meristemas radicales y la producción de citocininas. El nitrógeno tiene una fuerte influencia sobre el crecimiento de las raíces y la exportación de citocininas a los tallos. Se ha observado que después de la interrupción o drástica reducción del suministro de nitrógeno, la concentración de citocininas en las raíces, la exportación de citocininas a los tallos y su concentración en las hojas disminuyen a los pocos días (Salama & Wareing, 1979; Horgan & Wareing, 1980). Cuando el suministro de nitrógeno se reinicia, la exportación de citocininas se incrementa rápidamente. Aunque la posibilidad de un efecto directo del nitrógeno sobre la producción de citocininas no puede omitirse, se ha sugerido que el nitrógeno probablemente actúe indirectamente a través del crecimiento radical.

Aunque se sabe que las citocininas interactúan con otros mensajeros, particularmente con la síntesis de auxinas, los detalles de estas interacciones han sido solo recientemente dilucidados (Muraro *et al.*, 2013; Di Benedetto *et al.*, 2015b). En especies ornamentales, el uso de BAP ha generado un incremento en el peso fresco y seco de *E. aureum* y *Ficus benjamina* ('verde' y 'variegado') (Di Benedetto *et al.*, 2010) a través de un incremento en la tasa de crecimiento relativo (RGR), la tasa de expansión de área foliar (RLAE), la tasa de asimilación neta (NAR) y una disminución de la relación de área foliar (LAR) (Di Benedetto *et al.*, 2013), encontrándose una falta de interacción entre BAP y el asperjado con ácido indolacético (AIA) en el control de las respuestas estudiadas (Di Benedetto *et al.*, 2015b). Aunque se sabe que ambas hormonas se regulan mutuamente (Shimizu-Sato *et al.*, 2009; Jones & Ljung, 2011; Su *et al.*, 2011), el uso tecnológico de esta información para el cultivo de plantas ornamental en maceta está limitado por la falta de

investigaciones acerca de las relaciones causa-efecto y dosis-respuesta de aplicaciones de AIA y BAP (Bielach *et al.*, 2012; Di Benedetto *et al.*, 2015b).

Aunque Jones *et al.* (2010) y Jones & Ljung (2011) sugirieron un mecanismo de retroalimentación positiva en el cual las auxinas regulan la síntesis de citocininas, Di Benedetto *et al.* (2015b) sugirieron que el mismo podría estar asociado con el desarrollo de un número mayor de sitios capaces de sintetizar las citocininas (ápices radicales).

1.5. Factores ambientales y culturales

El crecimiento de una planta está asociado con procesos de desarrollo regulados por la temperatura y el fotoperíodo (en especies que responden al mismo) y por procesos de crecimiento controlados por la irradiancia PAR, la disponibilidad de agua y nutrientes.

1.5.1. Temperatura

Impatiens 'Nueva Guinea' es una especie que requiere temperaturas diurnas y nocturnas de 25-30°C y 18-21°C respectivamente. Su temperatura base, es decir, la temperatura a la cual la tasa de crecimiento es cero, está entre 2,5°C (Vaid & Runkle, 2013) y 10-13°C (López & Runkle, 2008a), siendo sensible a daño por frío con temperaturas menores a 6°C (Erwin, 1995).

Los modelos que describen el balance de energía para predecir la temperatura del ápice vegetativo de plantas de *I. hawkeri* creciendo en invernaderos (Faust & Heins, 1998; Shimizu *et al.*, 2004) muestran que durante el día, la radiación de onda corta y la transpiración son los factores que influyen sobre la transferencia de energía entre la planta y el ambiente que la rodea (Faust & Heins, 1998). Sin embargo, durante la noche, la convección y la transferencia de radiación de onda larga entre la planta y la estructura del invernadero así como las condiciones radiativas del cielo (claro o nuboso) influyen principalmente sobre la temperatura de la planta. Mankin *et al.* (1998) mostraron que la temperatura de la hoja durante el día disminuye 1°C cuando la diferencia de vapor de agua se incrementa de 0,5 a 1,5 kPa en *I.* 'Nueva Guinea'. Muchas especies anuales, incluyendo a *I. hawkeri*, mantienen la conductancia estomática y la transpiración durante la noche (Mankin *et al.*, 1998; Snyder *et al.*, 2003), por lo que la transpiración en ese período es un factor importante que afecta la temperatura de la planta. El modelo desarrollado por Blanchard *et al.* (2012) indica que la temperatura del ápice vegetativo se incrementa, si la velocidad del aire del invernadero durante la noche también se aumenta.

1.5.2. Radiación fotosintéticamente activa (PAR)

El esqueje de *I. hawkeri* avanza por diferentes estadios durante el proceso de enraizamiento, requiriendo diferentes situaciones lumínicas (Lopez & Runkle, 2008a):

- a) Formación del callo (estadio 1): durante las primeras etapas de propagación la irradiancia máxima debe estar entre 120 a 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para proveer suficiente energía para la formación del callo meristemático y la iniciación de raíces sin causar desecación del propágulo. Por otro lado, la onda de radiación debe ser difusa o indirecta para evitar el calentamiento excesivo de los propágulos.
- b) Iniciación de raíces (estadio 2): después que las raíces se han iniciado (generalmente 5-12 días desde el inicio de la propagación), la intensidad de luz debe incrementarse entre 200 y 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.
- c) Pre-trasplante (estadio 3): una vez que las raíces ocupan la mitad de la celda de la bandeja de trasplante (generalmente 10 a 16 días después del inicio de la propagación), los niveles lumínicos deben incrementarse hasta 500-800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Esta relativamente alta intensidad aclimata las plantas al ambiente pos-trasplante.

Durante la fase de producción pos-trasplante se ha indicado que la irradiancia óptima debe estar por debajo del 50% de plena luz solar, es decir, similar a la irradiancia sugerida para el estadio 3 de propagación.

1.5.3. Agua

La producción de plantas en maceta requiere reducir el consumo de agua a través de un incremento en la eficiencia de uso de la misma. Para alcanzar ese objetivo, Cannavo *et al.* (2016) han desarrollado, recientemente, un modelo de transferencia de agua-sustrato-planta-atmósfera para *I. 'Nueva Guinea'* capaz de predecir la transpiración de la planta bajo diferentes regímenes de irrigación. Luego de su validación, se encontró una aceptable correlación entre los valores instantáneos de transpiración en relación con diferentes escenarios de reducción de la irrigación, indicando que una reducción del 50% del agua suministrada (una vez por día) no afectaba la respuesta transpiratoria. Por su parte, Morille *et al.* (2013) investigaron el comportamiento de dos

modelos usualmente utilizados para estimar la transpiración de plantas de *I. hawkeri* creciendo dentro de un invernadero climatizado.

Existe una amplia variabilidad en el germoplasma comercial de *I. 'Nueva Guinea'* en relación con sus requerimientos hídricos y resistencia a un estrés hídrico (Strefeler & Quene, 1985). De todas formas, esta especie tiene un alto requerimiento hídrico (Kaczperski *et al.*, 1989; Mack, 1989; Martin, 1984). Aún bajo condiciones óptimas de radiación PAR y temperatura dependiendo del tamaño del contenedor y la calidad del sustrato de cultivo, se requiere, durante la etapa de producción pos-trasplante, el re-suministro hídrico varias veces al día.

1.5.4. Nutrientes

Los requerimientos nutricionales de *I. 'Nueva Guinea'* han sido extensivamente estudiados (Frohne & Klok-Moore, 1998). Erwin *et al.* (1992) han indicado que posee relativamente bajos requerimientos nutricionales, especialmente en micronutrientes. El pH del medio de cultivo debe permanecer entre 5,8 y 6,4 debido a la alta disponibilidad de la mayor parte de los micronutrientes a pH menores a 5,8.

I. hawkeri es una especie que se ve afectada cuando la concentración de la solución fertilizante era inferior a 8 mM de nitrógeno (Ken & Reed; 1996).

Judd & Cox (1992) han indicado que el crecimiento en *I. 'Nueva Guinea'* se detiene con conductividades eléctricas de la solución del sustrato de 1,5 dS m⁻¹ o mayores, generándose destrucción de raíces y clorosis foliar; el crecimiento y la calidad disminuyen a medida que la salinidad se incrementa (Tood & Reed, 1998). Sin embargo, los híbridos de *I. hawkeri* difieren en la tolerancia al contenido de sales (Haver & Schuch, 1996).

Un excesivo suministro de nitrógeno puede causar un estrés salino determinando condiciones fisiológicas desfavorables para el comportamiento pos-trasplante. La disminución de las reservas de fotoasimilados y una disminución de la capacidad fotosintética pueden causar una deficiencia de carbohidratos pos-trasplante.

Mientras que una relación amonio/nitrato balanceada potencialmente favorece el comportamiento pos-trasplante a través de una mayor translocación de citocininas desde el sistema radical, la fertilización sólo con amonio puede causar toxicidad, reducción de los niveles de carbohidratos y alta producción de etileno (Druge, 2000).

Haley & Reed (2004) han indicado que la menor concentración de potasio para óptimo crecimiento es de 2 mM cuando las plantas de *I. 'Nueva Guinea'* eran conducidas en un sistema de sub-irrigación y de 4 mM cuando se regaban por aspersión. El balance de potasio demostró que las plantas en sistemas sub-irrigados eran el doble de eficientes en el uso de potasio. Las pérdidas de drenaje fueron la fuente principal de la ineficiencia en las plantas regadas por aspersión. Por su parte, Whitcher *et al.* (2005) encontraron que todos los parámetros de crecimiento medidos (altura, número de hojas y peso fresco-seco) mostraron diferencias significativas a medida que se incrementaba la tasa de fertilización con fósforo. La tasa de fertilización recomendada en este trabajo incluía: 14,3 mM N, 1,4 mM P y 5,1 mM K.

Aunque la demanda de nutrientes para el crecimiento de la planta puede determinar la tasa de absorción de nutrientes durante períodos prolongados, la absorción en cortos períodos no siempre está relacionada directamente con las fluctuaciones de los principales factores ambientales (temperatura e integral de radiación). Mankin & Fynn (1996) no encontraron en *I. "Nueva Guinea"* correlaciones entre la temperatura diurna y la absorción de nutrientes; sólo la absorción de potasio y magnesio mostró una correlación con la integral de radiación. Richards & Reed (2004) encontraron que todos los estimadores de crecimiento utilizados (altura, número de hojas, peso fresco-seco de tallos y raíces) exhibieron un respuesta cuadrática con la absorción de nutrientes. Por su parte, Vendrame *et al.* (2004) encontraron interacciones entre la integral de irradiancia y la tasa de fertilización en lo que respecta al peso seco de la parte aérea y al número de flores, pero no se vieron diferencias en la calidad estética de las plantas entre diferentes niveles lumínicos.

2. OBJETIVOS

I) Evaluar el efecto de diferentes concentraciones de AIA y BAP sobre el proceso de enraizamiento de esquejes herbáceos en *Impatiens 'Nueva Guinea'* (*Impatiens hawkeri* Bull).

II) Evaluar el efecto de diferentes concentraciones de AIA y BAP sobre la acumulación de biomasa en *Impatiens 'Nueva Guinea'* (*Impatiens hawkeri* Bull) durante el pos-trasplante.

III) Relacionar los cambios anatómicos, morfológicos y fisiológicos con la modulación del crecimiento en respuesta a aplicaciones de AIA y BAP en la etapa de pos-trasplante.

3. HIPOTESIS

I₁) La concentración de auxinas y citocininas disponibles afecta la tasa de acumulación de biomasa radical tanto en pre- como pos-trasplante.

I₂) Existe una interacción diferente entre auxinas y citocininas cuando el asperjado foliar con AIA y BAP se produce en diferentes momentos de la fase de enraizamiento.

II) La disponibilidad de auxinas y citocininas durante la fase de crecimiento vegetativo pos-trasplante son parte del mecanismo de control de la acumulación de biomasa de la planta.

III) La aplicación exógena de auxinas y citocininas determina cambios en la anatomía foliar, en la longitud del plastocrono, en la partición y distribución de fotoasimilados dentro de un mecanismo de retroalimentación positiva de acumulación de la biomasa aérea y radical.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

Para alcanzar los objetivos propuestos se realizaron dos experimentos independientes. Los mismos se desarrollaron en un invernadero de la Cátedra de Floricultura (U.B.A.) (34° 35' 59"S, 58° 22' 23"W), con riego por goteo (gotero insertado O-Tif[®] de PLASTRO ARGENTINA de 1,9 L/h a 1.0 Bar) automatizado (Miracle[®] AC/DC irrigation controller made by MOTOROLA) y control de plagas y enfermedades. Las plantas se fertilizaron semanalmente a través del sistema de riego con una solución de 1:05:1:0,5 (v/v/v) N:P:K:Ca (150mg/L⁻¹ N). El material vegetal [*Impatiens* 'Nueva Guinea' (*Impatiens hawkeri* Bull var. "Applause Orange Blaze") a utilizar (esquejes sin enraizar para el experimento I y esquejes enraizados en bandejas de 128 celdas: 17,37 cm³ celda⁻¹ para el experimento II) se obtuvo de un propagador comercial (Alejandro Sileoni, Escobar, Provincia Buenos Aires).

Experimento I: Se enraizaron esquejes de *Impatiens* 'Nueva Guinea' (*Impatiens hawkeri* Bull) comprados a un cultivador comercial a partir de octubre del 2014. Las plantas presentaban un área foliar de 79,88 cm², un promedio de 12 hojas expandidas y un peso seco acumulado de 0,40 gramos. A los siete y quince días del inicio del experimento fueron asperjados con diferentes dosis de ácido indolacético (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹), con un pulverizador Giber[®] presión a bomba de 1,5 L. La

hormona (AIA: SIGMA EC 201-748-2) se disolvió en etanol (C₂H₆O /1N). Esa solución en alcohol etílico fue diluida luego con agua destilada hasta alcanzar la concentración deseada.

Una semana después de las aplicaciones de AIA, se asperjaron sobre cada uno de los lotes anteriores, concentraciones crecientes de BAP (6-bencilaminopurina: SIGMA EC 214-927-5) (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹). Las plantas (30 por tratamiento), para evitar la fuerte restricción al crecimiento radical que puede darse en bandejas multiceldas, crecieron durante el experimento en macetas rígidas de 1.200 cm³ rellenas con un sustrato [Resaca de río (40%) + Sphagnum maguellanicum (40%)+ perlita (20%)] (Di Benedetto *et al.*, 2004). Al inicio del experimento se midieron las propiedades físicas del sustrato utilizado (cinco repeticiones por sustrato) según la metodología y ecuaciones sugeridas por Fonteno (1996). El sustrato utilizado presentaba valores de porosidad total (%), poros con aire (%), capacidad de agua del contenedor (%) y densidad de 20,17; 4,33; 15,83 y 0,84 respectivamente.

El contenido de materia orgánica La conductividad eléctrica (CE), el pH y la capacidad de intercambio catiónico se determinaron siguiendo los procedimientos sugeridos por Sparks *et al.* (1996). Los valores obtenidos fueron, MO(%):11,8; pH: 6,5; CE: 0,11 dS m⁻¹ y para la capacidad de intercambio catiónico: 35,2 meq 100 g⁻¹ respectivamente.

El experimento tuvo una duración de 45 días totales.

Experimento II: Los esquejes enraizados de *Impatiens* 'New Guinea' (30 por tratamiento) fueron trasplantados (una planta por maceta) a macetas rígidas de 1.200 cm³ llenas con el mismo sustrato que el utilizado en el experimento I; el mismo comenzó el 11 de octubre del 2014 y finalizó 120 días después. Una semana después del inicio del experimento se asperjaron con diferentes dosis de ácido indolacético (AIA: SIGMA EC 201-748-2) (0, 5, 50 y 100 mg. L⁻¹) seguidas por aplicaciones de BAP (6-bencilaminopurina: SIGMA EC 214-927-5) (0, 5, 50 y 100 mg. L⁻¹) siete días después.

En el inicio del experimento los esquejes pesaban 4,81 gr (fresco), 0,413 gr (seco) y presentaban un área foliar total expandida de 82,07 cm².

Se realizaron cosechas sucesivas cada 15 (experimento 1) y 30 días (experimento 2) desde el inicio de cada experimento. Se utilizaron 5 plantas por tratamiento en cada turno de cosecha. Se cuantificó el peso fresco (gr) y el peso seco (gr) de cada planta (las muestras se secaron en estufa a 80°C durante una semana) particionado en raíces (se retiró el sustrato de las raíces con agua), tallos y hojas; el número de hojas y el área foliar expandida, esta última utilizando el software ImajeJ® (Image Processing and Analysis in Java). Con los datos de área foliar, número de hojas y pesos

secos se calculó la tasa de expansión foliar (RLAE), la tasa de aparición de hojas (RLA), la tasa de crecimiento relativo (RGR), la tasa de asimilación neta (NAR), la relación de área foliar (LAR), el área específica foliar (SLA), la proporción de hoja (LMR) y el coeficiente de partición de área foliar (LAP), la partición de fotoasimilados a través de las alometrías entre el peso seco de raíces y tallos (Di Benedetto & Tognetti, 2016):

a) la tasa de crecimiento relativo (RGR, por sus siglas en inglés): pendiente (k_w) de la ecuación que relaciona el ln peso seco total y los días transcurridos entre el inicio del experimento y cada cosecha según la ecuación:

$$RGR = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt}$$

b) la tasa de expansión de área foliar relativa (RLAER, por sus siglas en inglés): pendiente (k_a) de la ecuación que relaciona el ln área foliar total y los días transcurridos entre el inicio del experimento y cada cosecha según la ecuación:

$$RLAER = \frac{1}{A} \frac{dA}{dt}$$

c) la tasa de asimilación neta (NAR, por sus siglas en inglés): resultado de multiplicar la pendiente (k_w) con la ordenada al origen (W_0) de la ecuación que relaciona el ln peso seco total y los días transcurridos entre el inicio del experimento y cada cosecha por $e^{k_w t \text{ medio}}$ dividido por la ordenada al origen (A_0) de la ecuación que relaciona el ln área foliar total y los días transcurridos entre el inicio del experimento y cada cosecha por $e^{k_a t \text{ medio}}$ según la ecuación:

$$NAR = \frac{k_w W_0 e^{k_w t}}{A_0 e^{k_a t}}$$

d) la relación de área foliar (LAR, por sus siglas en inglés): el cociente entre el valor de la pendiente (k_w) de la ecuación que relaciona el ln peso seco total y los días transcurridos entre el inicio del experimento y cada cosecha y NAR según la ecuación:

$$LAR = k_w / \frac{A_0 e^{k_a t}}{k_w W_0 e^{k_w t}}$$

e) tasa de aparición de hojas (RLA, por sus siglas en inglés): pendiente de la ecuación que relaciona el número de hojas y los días transcurridos desde el inicio del experimento y cada cosecha según la ecuación:

$$RLA = \frac{dhojas}{dt}$$

f) el coeficiente de partición de área foliar (LAP): es el resultado de multiplicar la pendiente (k_a) con la ordenada al origen (A_0) de la ecuación que relaciona el logaritmo natural del área foliar total y los días transcurridos entre el inicio del experimento y cada cosecha por $e^{k_a t}$ medio dividido por el producto de los valores de la pendiente (k_w) y la ordenada al origen (W_0) de la ecuación que relaciona el logaritmo natural del peso seco total y los días transcurridos entre el inicio del experimento y cada cosecha, y $e^{k_w t}$ medio.

$$LAP = \frac{k_a A_0 e^{k_a t}}{k_w W_0 e^{k_w t}}$$

g) el área foliar específica (SLA, por sus siglas en inglés) ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) es la relación entre el área foliar individual y el peso foliar sobre una base de peso fresco según la ecuación:

$$SLA = \frac{A}{W}$$

h) la relación de peso foliar (LWR, por sus siglas en inglés) (g cm^{-2}) es la relación entre el peso seco de las hojas y el peso seco total de la planta según la ecuación:

$$LWR = \frac{W_{total}}{A_{total}}$$

i) las alometrías entre el ln del peso seco de raíces y ln del peso seco de parte aérea que permite cuantificar la partición de fotoasimilados entre ambos.

j) la relación raíces: parte aérea a partir de los pesos secos de ambos al final del experimento.

k) el contenido de materia seca: proporción de la biomasa aérea y de raíces en peso seco en relación con el peso fresco en el momento de la cosecha.

Al final de la etapa de cultivo comercial (120 días desde el inicio del experimento) se tomaron muestras para evaluaciones anatómicas (espesor foliar y distribución de tejidos foliares) en el

experimento II. Los preparados histológicos se realizaron en el Laboratorio de Histología (Cátedra de Botánica Agrícola-Universidad de Buenos Aires).

Se registraron las temperaturas diarias (°C) y la radiación fotosintéticamente activa (μmol fotones m^{-2} día^{-1}) utilizando un sensor HOBO (H08-“4-02) (Onset Computer Corp., Bourne, MA, USA) conectado a un data logger HOBO H8. Los valores se indican en el Cuadro 1.

El experimento I se ajustó a un diseño estadístico completamente aleatorizado en un arreglo factorial (cuatro concentraciones de AIA, cuatro concentraciones de BAP, dos momentos de asperjado de AIA) mientras que el experimento II se ajustó a un arreglo factorial (cuatro concentraciones de AIA, cuatro concentraciones de BAP); los datos fueron contrastados mediante un análisis de varianza tradicional (ANOVA), y la comparación de medias se hizo con un test Tukey ($P > 0,05$) o mediante un test de Fisher con un $\alpha = 0,05$ usando para ello el programa estadístico InfoStat (Di Rienzo *et al*, 2012). Cuando se calcularon las regresiones lineales (RLA, RLAER, RGR, NAR, LAR y las alometrías de peso entre raíces y parte aérea) se utilizó el paquete estadístico SMATR (Warton *et al.*, 2012).

Cuadro 1: Evolución de la temperatura mínima-máxima y radiación fotosintéticamente activa (PAR) durante el desarrollo de los experimentos dentro del invernadero.

	Temperatura mínima (°C)	Temperatura máxima (°C)	Radiación PAR (mol fotones m^{-2} día^{-1})
Octubre	14,78	24,68	8,94
Noviembre	15,61	25,48	10,17
Diciembre	19,57	30,03	10,71
Enero	20,15	29,39	9,88
Febrero	19,72	30,08	8,36

5. RESULTADOS

5.1. Acumulación de biomasa durante el período de enraizamiento

5.1.1. Área foliar

El área foliar expandida entre plantas asperjadas con AIA a los siete y quince días desde el inicio del experimento fue mayor en los primeros para muchas de las combinaciones AIA-BAP evaluadas. Las mayores respuestas en relación con los testigos sin tratamiento se encontraron en los lotes asperjados con las mayores concentraciones de AIA (50 y 100 mg L⁻¹) (Figura 1).

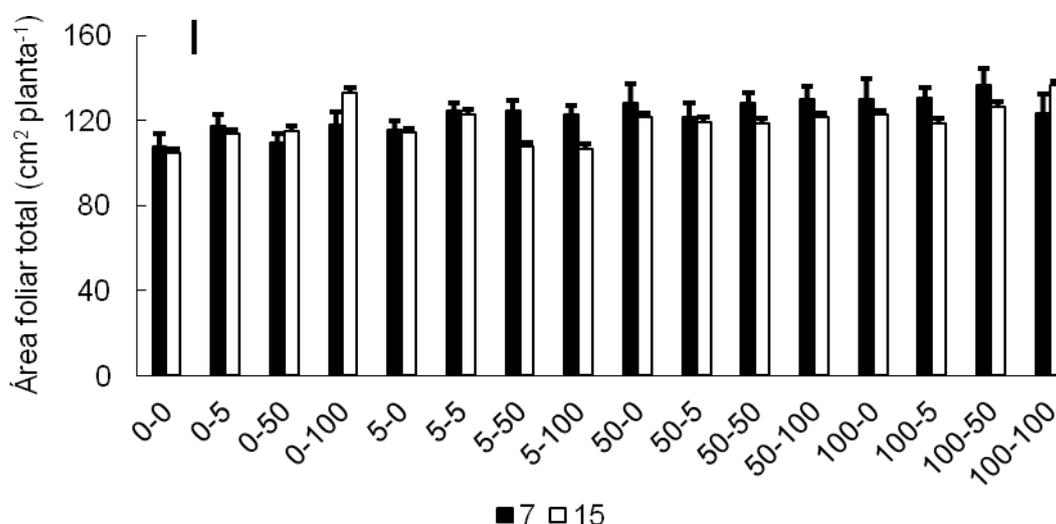


Figura 1: Área foliar total expandida al final del experimento uno, en esquejes de *I. hawkeri*, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete y quince días del inicio del experimento durante el proceso de enraizamiento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Se indica el valor del error estándar y la mínima diferencia significativa (MDS = 18,18 cm² planta⁻¹).

En las plantas tratadas con AIA y una semana después con BAP, el agregado de la segunda hormona incrementó el efecto promotor sobre el área foliar total (hasta 25%) con una tendencia a disminuir a medida que se incrementaban las concentraciones de ambas hormonas en aquellos lotes donde la aplicación de AIA se produjo a los siete días del inicio del experimento (Figura 2A). Cuando el asperjado de AIA se realizó a los quince días del inicio de experimento (Figura 2B), el efecto fue menor.

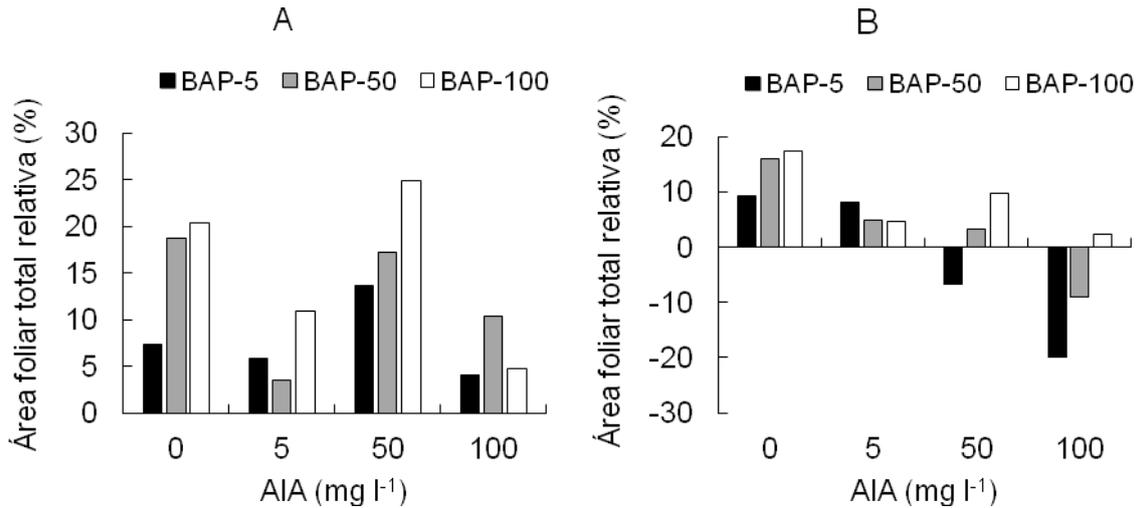


Figura 2: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg L⁻¹ BAP sobre el área foliar total al final de la etapa de enraizamiento en esquejes de *I. hawkeri*, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A) y quince (B) días del inicio del experimento. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observado después de la aplicación de BAP en relación con los testigos sin tratamiento.

El área foliar individual fue significativamente mayor cuando las plantas se asperjaron con AIA a los siete días de inicio del experimento. Los testigos sin tratamiento presentaron los menores tamaños de hoja en relación con el resto de las combinaciones utilizadas (Figura 3).

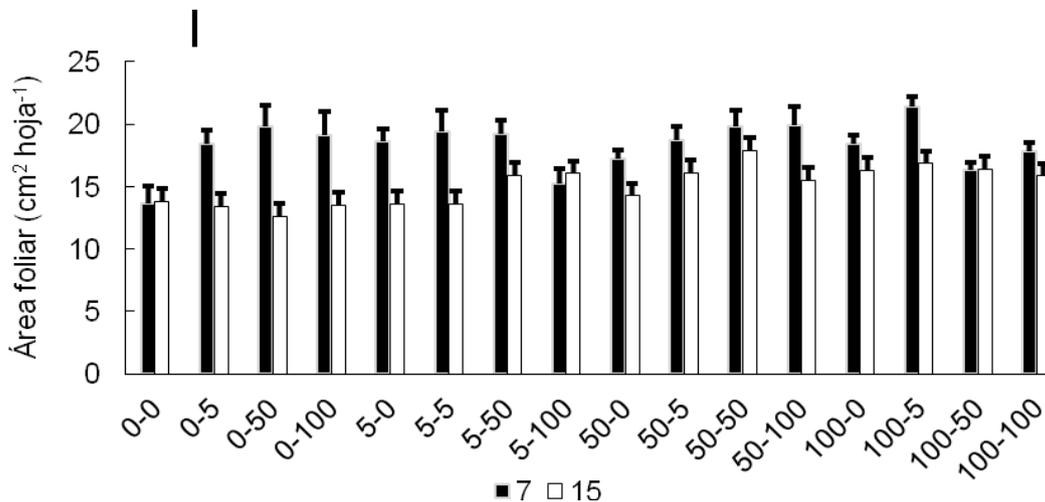


Figura 3: Área foliar individual al final de la etapa de enraizamiento (45 días desde el inicio del experimento) en esquejes de *I. hawkeri*, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete y quince días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Se indica el valor del error estándar y la mínima diferencia significativa (MDS =4,42 cm² hoja⁻¹).

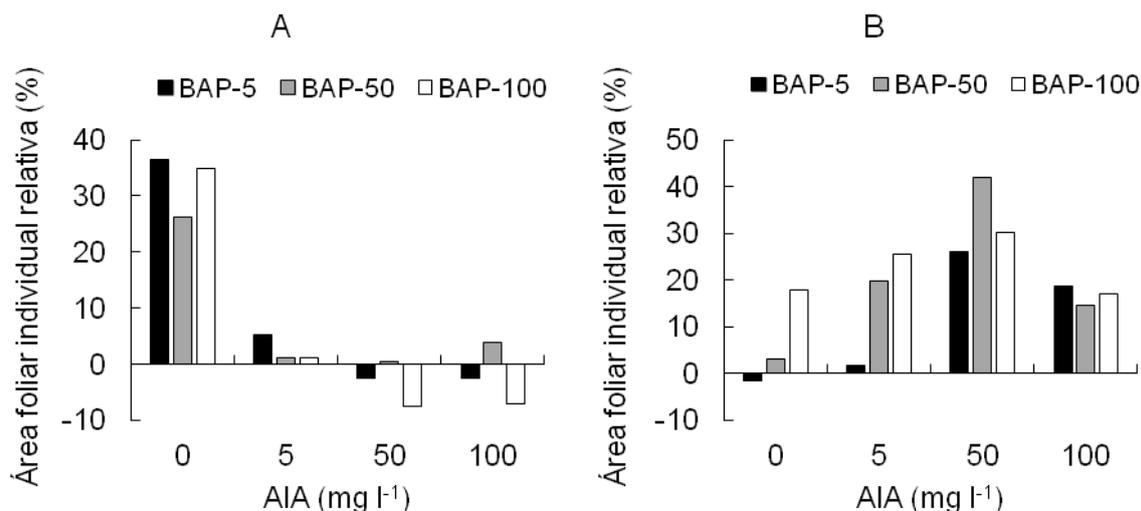


Figura 4: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg l⁻¹ BAP sobre el área foliar total al final de la etapa de enraizamiento en esquejes de *I. hawkeri*, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A) y quince (B) días del inicio del experimento. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observado después de la aplicación de BAP en relación con los testigos sin tratamiento.

Cuando las plantas se asperjaron con AIA a los siete días del inicio del tratamiento, el agregado de BAP tuvo efectos mínimos sobre el área foliar de cada hoja (menos del 10%) (Figura 4A). Sin embargo, cuando el asperjado con AIA se realizó a los quince días, el agregado de la segunda hormona incrementó el área foliar individual hasta valores del 40%, mientras que concentraciones de AIA más altas (100 mg L⁻¹) mostraron respuestas menores (Figura 4B).

La tasa de expansión de área foliar relativa (RLAE) fue significativamente menor en los testigos. El asperjado con diferentes combinaciones AIA-BAP incrementó los valores de RLAE, aunque la magnitud de la respuesta dependió del momento en que comenzaron los tratamientos (siete o quince días desde el inicio de los experimentos). Una respuesta similar se encontró cuando se determinó la tasa de aparición de hojas (RLA) (Cuadro 2).

Cuadro 2: Cambios en la tasa de expansión de área foliar relativa (RLAE) y en la tasa de aparición de hojas (RLA) en esquejes de *I. hawkeri* durante la etapa de enraizamiento, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete y quince días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre tratamientos para cada momento de asperjado con AIA. Las letras mayúsculas indican diferencias significativas para cada tratamiento entre momentos de asperjado.

	RLAE (cm² cm⁻² día⁻¹)	RLA (hojas día⁻¹)
7 días		
0-0	0,0428 eA	0,0667 eA
0-5	0,0668 bA	0,2514 bA
0-50	0,0678 bA	0,2267 cA
0-100	0,0599 dA	0,1733 dA
5-0	0,0640 cA	0,1984 dA
5-5	0,0653 cA	0,1829 dA
5-50	0,0686 bA	0,2152 cA
5-100	0,0680 bA	0,2908 aA
50-0	0,0686 bA	0,2267 cA
50-5	0,0671 bA	0,2238 cA
50-50	0,0666 bB	0,2119 cA
50-100	0,0659 bA	0,1895 dA
100-0	0,0684 bA	0,3235 aA
100-5	0,0668 bA	0,2162 cA
100-50	0,0675 bA	0,3222 aA
100-100	0,0748 aA	0,3235 aA
15 días		
0-0	0,0428 eA	0,0667 hA
0-5	0,0475 dB	0,1083 fB
0-50	0,0476 dB	0,1067 fB
0-100	0,0444 dB	0,0800 gB
5-0	0,0468 dB	0,1444 dB
5-5	0,0527 cB	0,1200 eB
5-50	0,0501 cB	0,0833 gB
5-100	0,0451 dB	0,0633 hB
50-0	0,0717 aA	0,3033 aA
50-5	0,0616 bA	0,1567 cB
50-50	0,0702 aA	0,2033 bA
50-100	0,0605 bA	0,1633 cB
100-0	0,0614 bA	0,1633 cB
100-5	0,0683 aA	0,2100 bB
100-50	0,0639 bA	0,1667 cB
100-100	0,0693 aA	0,2233 aB

El agregado de BAP después del asperjado con AIA incrementó sólo el 15% los valores relativos de RLAE (Figura 5A) y cerca del 100% RLA (Figura 5C), aunque solo con las mayores concentraciones de AIA (100 mg L⁻¹) aplicadas a la semana del inicio del experimento sobre esquejes sin enraizar. Sin embargo, cuando las plantas se asperjaron a los 15 días del inicio del experimento, el efecto relativo del asperjado con BAP sobre RLAE (Figura 5B) se incrementó entre 40-50% y el de RLA (Figura 5D) se ubicó entre 50-100% en todas las dosis de AIA.

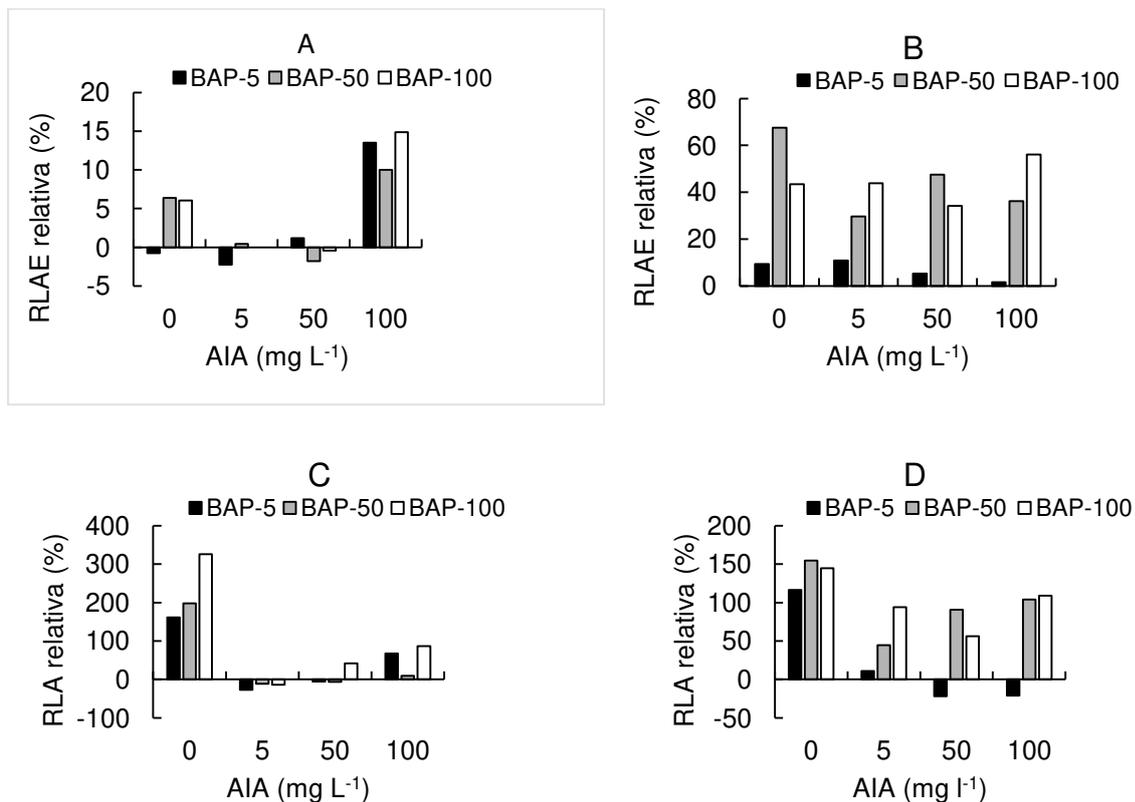


Figura 5: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg l⁻¹ BAP sobre RLAE relativa (A, B) y RLA relativa (C, D) en esquejes de *I. hawkeri*, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A, C) y quince (B, D) días del inicio del experimento. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observado después de la aplicación de BAP en relación con los testigos sin tratamiento.

5.1.2. Peso fresco-seco

La dinámica de acumulación de peso fresco muestra diferencias estadísticamente significativas entre todas las combinaciones AIA-BAP cuando las plantas se asperjaron a los siete días desde el inicio del experimento (Figura 6A). Sin embargo, cuando el asperjado con AIA se realizó a los quince días desde el inicio de los experimentos solo las combinaciones AIA-BAP con las mayores concentraciones de AIA (50 y 100 mg L⁻¹) alcanzaron ese resultado positivo (Figura 6B).

El asperjado de la segunda hormona (BAP) una semana después del asperjado con AIA a los siete días del inicio del experimento casi no modificó la acumulación de peso fresco relativo (Figura 7A), sin embargo, cuando el asperjado con AIA se realizó a los quince días (Figura 7B), el agregado de BAP incrementó la respuesta entre 100 y 180% (en la concentración de AIA más alta).

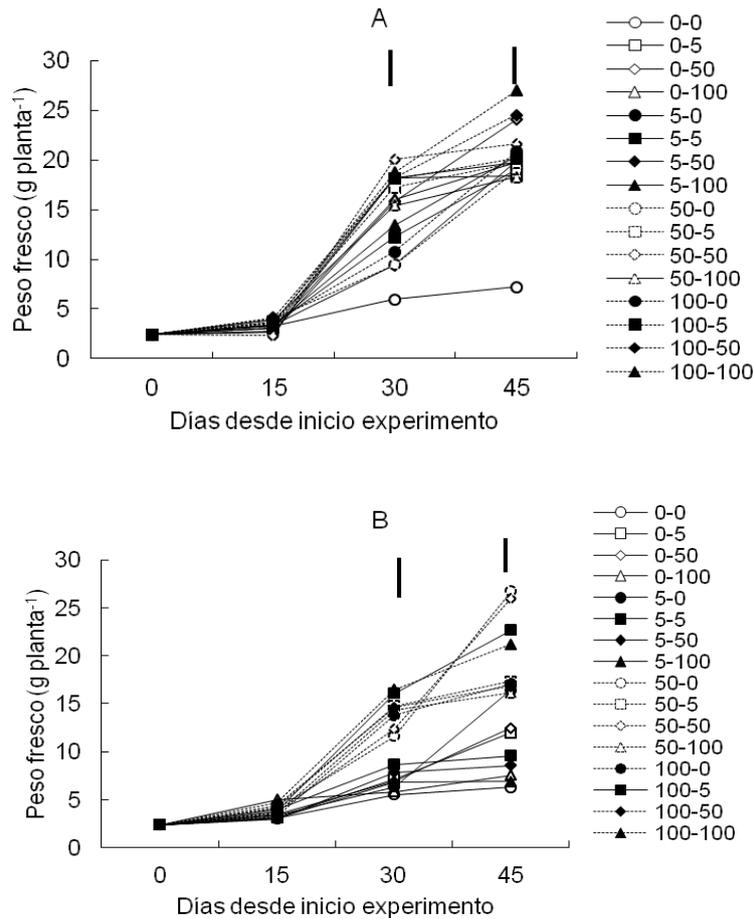


Figura 6: Dinámica de acumulación de peso fresco durante la etapa de enraizamiento, en esquejes de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A) y quince (B) días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Se indica el valor de la mínima diferencia significativa ($MDS_{30} = 4,69$ y $4,86$ g planta⁻¹; $MDS_{45} = 7,12$ y $7,65$ g planta⁻¹ respectivamente para las cosechas a 30 y 45 días desde el inicio del experimento).

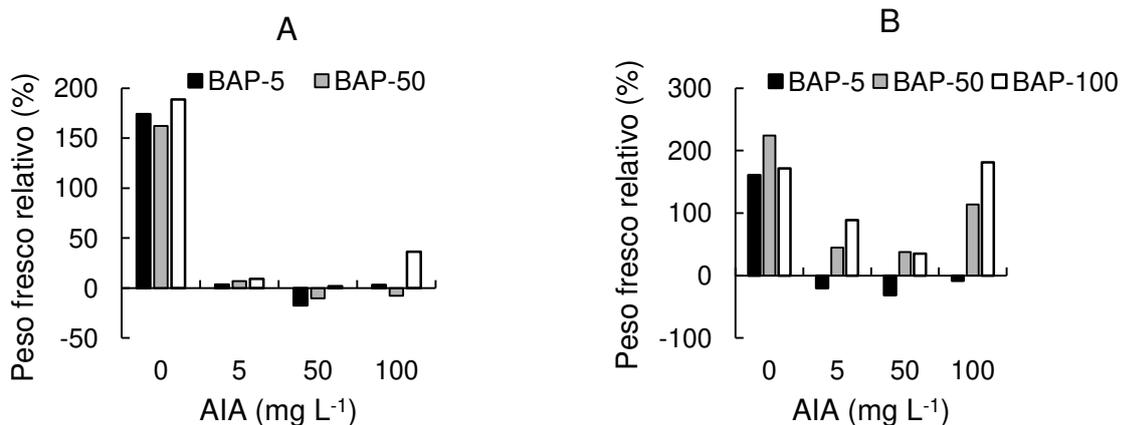


Figura 7: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg L⁻¹ BAP sobre el peso fresco en esquejes de *I. hawkeri*, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A) y quince (B) días del inicio del experimento. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observado después de la aplicación de BAP en relación con los testigos sin tratamiento.

La dinámica de acumulación de peso seco mostró un patrón de respuesta similar a lo observado para el peso fresco (Figura 8).

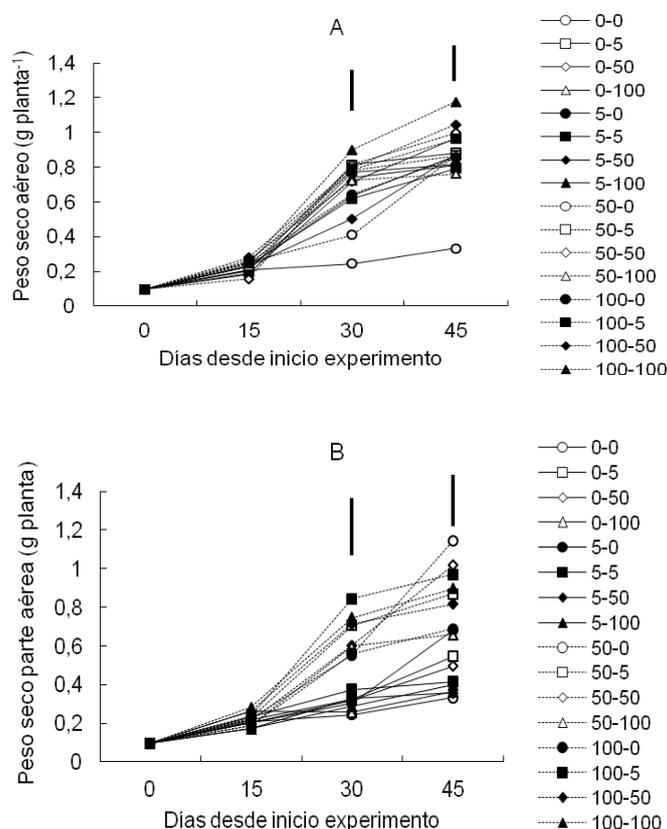


Figura 8: Dinámica de acumulación de peso seco de la parte aérea durante la etapa de enraizamiento, en esquejes de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A) y quince (B) días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Se indica el valor de la mínima diferencia significativa ($MDS_{30} = 0,15$ y $0,14$ g planta⁻¹; $MDS_{45} = 0,17$ y $0,16$ g planta⁻¹ respectivamente para las cosechas a 30 y 45 días desde el inicio del experimento).

Al igual que con el peso fresco, el asperjado de una segunda hormona (BAP) una semana después del asperjado con AIA, cuando esta se aplicó a los siete días del inicio del experimento, casi no modificó la acumulación de peso seco relativo (Figura 9A). Cuando el asperjado con AIA se realizó a los quince días (Figura 9B), el agregado de BAP incrementó la respuesta entre 50 y 80%.

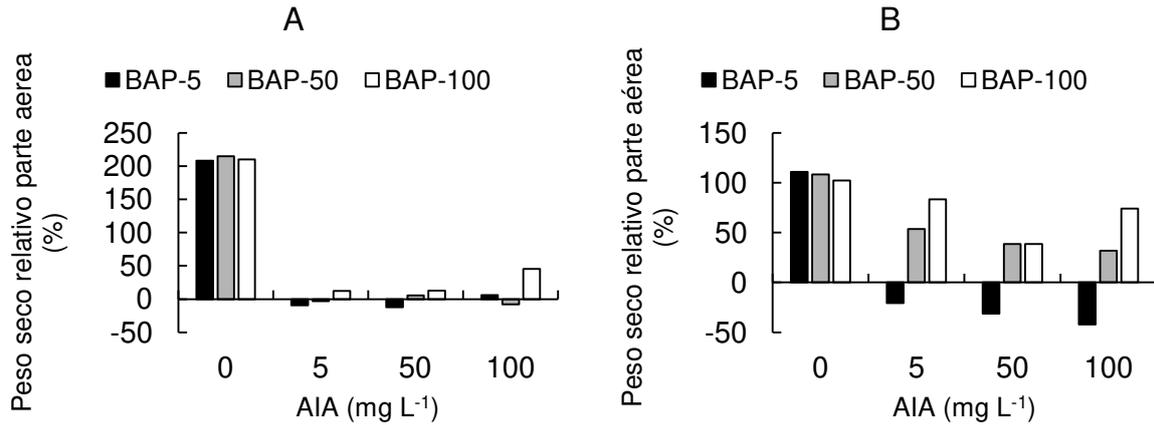


Figura 9: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg L⁻¹ BAP sobre el peso seco parte aérea en esquejes de *I. hawkeri* sin enraizar, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A) y quince (B) días del inicio del experimento. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observado después de la aplicación de BAP en relación con los testigos sin tratamiento.

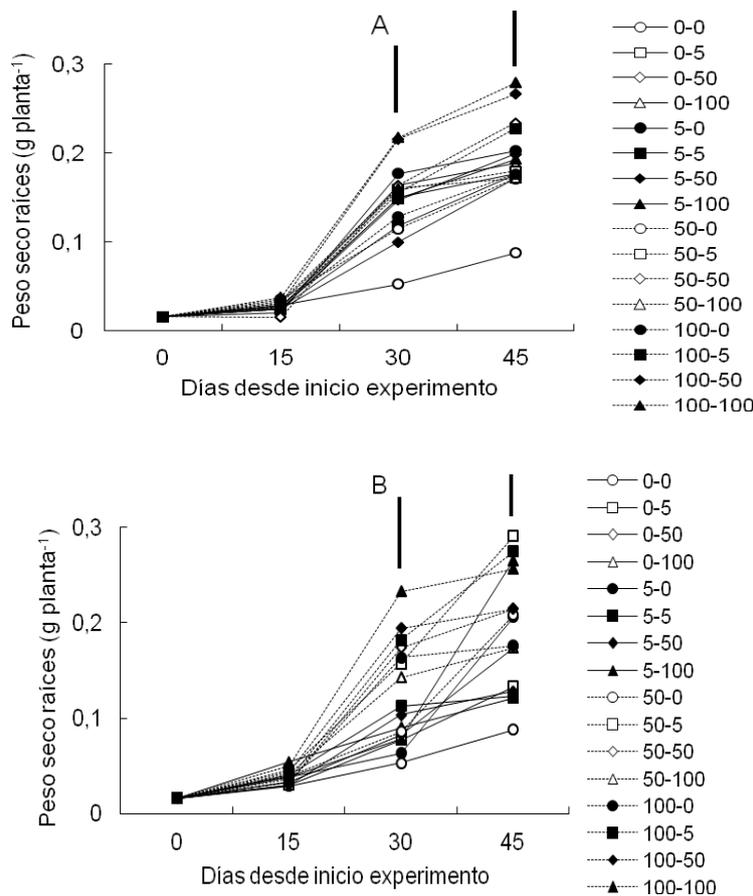


Figura 10: Dinámica de acumulación de peso seco en el sistema radical durante la etapa de enraizamiento, en esquejes de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A) y quince (B) días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Se indica el valor de la mínima diferencia significativa ($MDS_{30} = 0,08$ y $0,11$ g planta⁻¹; $MDS_{45} = 0,11$ y $0,09$ g planta⁻¹ respectivamente para las cosechas a 30 y 45 días desde el inicio del experimento).

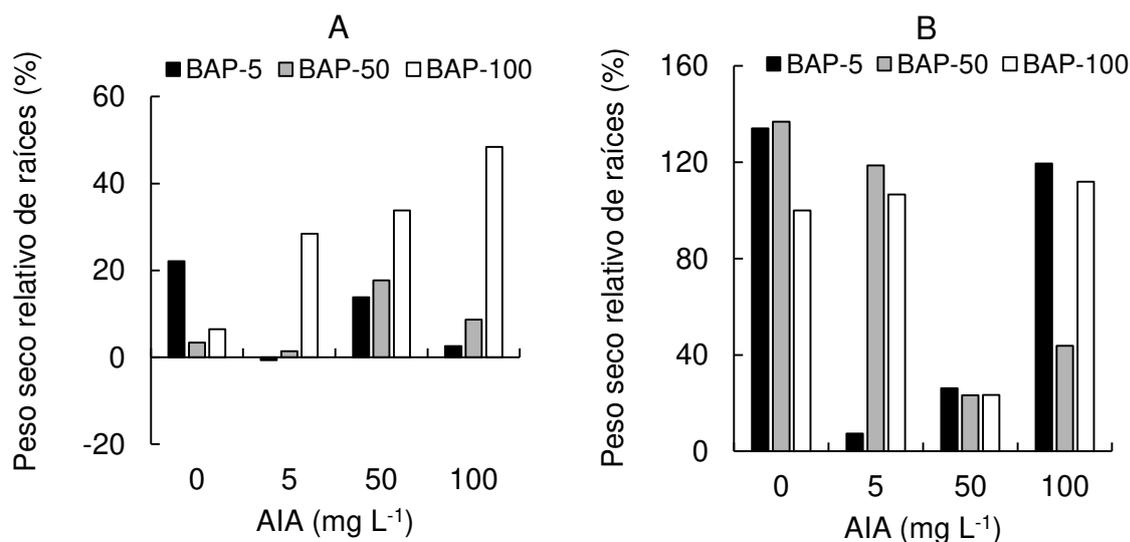


Figura 11: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg L⁻¹ BAP sobre el peso seco de raíces en esquejes de *I. hawkeri* sin enraizar, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A) y quince (B) días del inicio del experimento. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observado después de la aplicación de BAP en relación con los testigos sin tratamiento.

La acumulación de peso seco radical se incrementó entre los 15 y 45 días desde el inicio del experimento, en todas las concentraciones de AIA mostraron diferencias significativas con respecto al testigo cuando la auxina se asperjó a los 7 días del corte del esqueje (Figura 10A), mientras que la mayor parte de las interacciones AIA-BAP mostraron diferencias con respecto a los testigos (Figura 10B).

El asperjado de la segunda hormona (BAP) una semana después del asperjado con AIA a los siete días del inicio del experimento modificó entre 20 y 50% la acumulación de peso seco relativo de raíces (Figura 11A). Cuando el asperjado con AIA se realizó a los quince días (Figura 11B), el agregado de BAP incrementó la respuesta en mayor proporción, especialmente en las concentraciones de AIA menores.

Se encontró una relación positiva ($R^2 = 0,853$) entre el peso seco del sistema radical y el peso seco de la biomasa aérea de las plantas cuando se utilizaron los datos de todas las combinaciones AIA-BAP y cosechas (Figura 12).

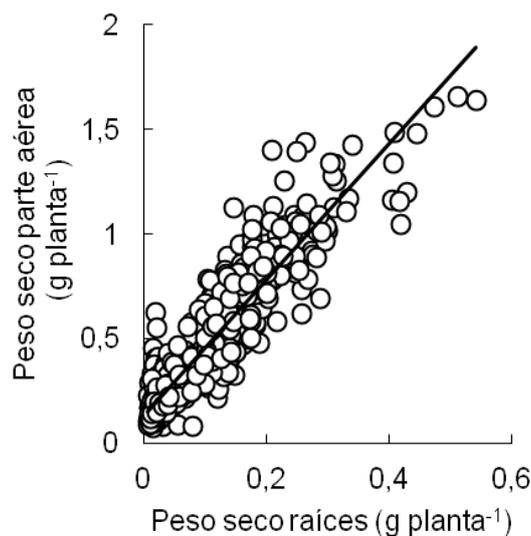


Figura 12: Relación entre el peso seco de parte aérea (PSA) y el peso seco del sistema radical (PSR) durante la etapa de enraizamiento, en esquejes de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A) y quince (B) días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. La probabilidad que la pendiente de la línea de regresión sea cero fue $P \leq 0,001$. La línea de regresión fue $PSA = 3,25 PSR + 0,132$ ($R^2 = 0,853$).

Dado que no se encontraron diferencias significativas en el contenido de materia seca (CMS) entre combinaciones AIA-BAP y ensayos fue posible utilizar diferentes estimadores de crecimiento (Cuadro 3). Se encontraron menores relaciones raíces: parte aérea en los testigos. Aunque las diferentes combinaciones AIA-BAP incrementaron la relación raíces: parte aérea, se encontraron diferencias a favor de las plantas que se asperjaron con AIA a los quince días del inicio del experimento. La tasa de crecimiento relativo de raíces ($RGR_{Raíces}$), la tasa de crecimiento total (RGR_{Total}) y la tasa de asimilación neta (NAR) se incrementaron con todas las combinaciones AIA-BAP utilizadas en relación con los testigos sin tratamiento, aunque se encontraron diferencias significativas entre momentos de aplicación de AIA en las menores concentraciones AIA-BAP. La relación de área foliar (LAR) y el coeficiente de partición de área foliar (LAP) mostraron una respuesta inversa.

Se encontraron relaciones altamente positivas entre NAR y RGR, tanto en los lotes asperjados con AIA a los siete o quince días de inicio del experimento con los menores valores asociados a los testigos sin tratamiento (Figura 13A). Por otro lado se encontraron relaciones altamente negativas entre LAR y RGR (Figura 13B). Estos resultados indican que los valores de RGR se hallan definidos fundamentalmente por NAR.

Cuadro 3: Cambios en el contenido de materia seca (CMS), relación raíces: parte aérea y cambios en los estimadores de crecimiento utilizados para caracterizar la acumulación de biomasa seca ($RGR_{Raíces}$, RGR_{Total} , NAR, LAR y LAP) durante la etapa de enraizamiento, en esquejes de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete y quince días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. La variación \pm de cada valor indica el error estándar. Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre tratamientos para cada momento de asperjado con AIA. Las letras mayúsculas indican diferencias significativas para cada tratamiento entre momentos de asperjado.

	CMS (%)	Raíces: Parte aérea	$RGR_{Raíces}$ (g g⁻¹ día⁻¹)	RGR_{Total} (g g⁻¹ día⁻¹)	NAR (g cm⁻² día⁻¹) (x 10⁻⁵)	LAR (cm² g⁻¹)	LAP (cm² día⁻¹/ g día⁻¹)
7 días							
0-0	6,446 \pm 0,239 aA	0,156 \pm 0,012 cB	0,1000 eA	0,0724 cA	11,80 dA	613,63 aA	362,76 aA
0-5	6,483 \pm 0,243 aA	0,184 \pm 0,008 bB	0,1456 bA	0,1083 bA	20,30 bA	533,52 bA	329,08 aA
0-50	6,612 \pm 0,390 aA	0,208 \pm 0,009 aA	0,1612 aA	0,1124 bA	21,78 bA	516,05 bA	311,28 aA
0-100	6,636 \pm 0,313 aA	0,226 \pm 0,011 aB	0,1537 bA	0,1076 bA	21,36 bA	503,71 bA	280,41 bA
5-0	6,468 \pm 0,304 aA	0,233 \pm 0,038 aA	0,1564 bA	0,1054 bA	19,41 cA	543,10 bA	329,78 aA
5-5	6,614 \pm 0,304 aA	0,216 \pm 0,025 aB	0,1493 bA	0,1093 bA	21,56 bA	506,84 bA	302,81 aA
5-50	6,636 \pm 0,260 aA	0,170 \pm 0,014 bB	0,1430 cA	0,1106 bA	21,29 bA	519,47 bA	322,20 aA
5-100	6,587 \pm 0,268 aA	0,221 \pm 0,022 aB	0,1512 bA	0,1123 bA	22,31 aA	503,46 bA	304,85 aA
50-0	6,605 \pm 0,243 aA	0,198 \pm 0,016 bB	0,1423 cA	0,1124 bA	22,44 aB	500,80 bA	305,65 aA
50-5	6,483 \pm 0,292 aA	0,187 \pm 0,017 bB	0,1422 cA	0,1097 bA	21,20 bA	517,39 bA	316,47 aA
50-50	6,362 \pm 0,295 aA	0,198 \pm 0,018 bB	0,1645 aA	0,1058 bA	18,07 cB	585,52 aA	368,58 aA
50-100	6,613 \pm 0,298 aA	0,206 \pm 0,032 bB	0,1350 dA	0,1090 bA	21,97 bA	496,21 bA	300,00 aA
100-0	6,671 \pm 0,402 aA	0,187 \pm 0,016 bB	0,1477 cA	0,1104 bA	21,03 bA	525,05 bA	325,30 aA
100-5	6,387 \pm 0,242 aA	0,197 \pm 0,018 bB	0,1458 cA	0,1093 bA	21,38 bA	511,12 bA	312,38 aA
100-50	6,705 \pm 0,280 aA	0,253 \pm 0,008 aB	0,1665 aA	0,1204 aA	24,50 aA	491,37 bA	275,48 bA
100-100	7,219 \pm 0,874 aA	0,236 \pm 0,016 aB	0,1683 aA	0,1213 aA	24,84 aA	488,24 bA	301,07 Aa

Cuadro 3 :
continuación

	CMS (%)	Raíces: Parte aérea	RGR_{Raíces} (g g⁻¹ día⁻¹)	RGR_{Total} (g g⁻¹ día⁻¹)	NAR (g cm⁻² día⁻¹) (x 10⁻⁵)	LAR (cm² g⁻¹)	LAP (cm² día⁻¹/ g día⁻¹)
15 días							
0-0	6,446 ± 0,239 aA	0,156 ± 0,012 dA	0,1000 dA	0,0724 dA	11,80 dA	613,63 aA	362,76 aA
0-5	6,787 ± 0,260 aA	0,228 ± 0,074 bA	0,0871 dB	0,0829 cB	15,19 cB	545,72 aA	312,68 bA
0-50	6,903 ± 0,908 aA	0,237 ± 0,038 bA	0,0971 dB	0,0798 cB	13,71 cB	582,02 aA	347,17 aA
0-100	6,711 ± 0,313 aA	0,331 ± 0,057 aA	0,1018 dB	0,0774 cB	13,63 cB	567,93 aA	325,79 aA
5-0	6,483 ± 0,198 aA	0,197 ± 0,016 bA	0,0825 dB	0,0775 cB	13,23 cB	585,75 aA	353,72 aA
5-5	6,552 ± 0,291 aA	0,305 ± 0,029 aA	0,1192 cB	0,0897 cB	16,74 cB	535,77 aA	314,77 bA
5-50	6,155 ± 0,192 aA	0,350 ± 0,059 aA	0,1267 cB	0,0846 cB	14,75 cB	573,58 aA	339,67 aA
5-100	5,958 ± 0,195 aA	0,260 ± 0,065 bA	0,0942 dB	0,0776 cB	13,19 cB	588,45 aA	342,00 aA
50-0	6,158 ± 0,123 aA	0,316 ± 0,017 aA	0,1436 aA	0,1213 aA	25,25 aA	480,44 bA	283,99 bA
50-5	6,569 ± 0,365 aA	0,287 ± 0,021 aA	0,1372 bA	0,1064 bA	21,52 bA	494,38 bA	286,22 bA
50-50	6,075 ± 0,166 aA	0,302 ± 0,019 aA	0,1485 aB	0,1174 aA	23,91 aA	490,93 bB	293,55 bA
50-100	5,996 ± 0,161 aA	0,310 ± 0,042 aA	0,1394 bA	0,1040 bA	20,29 bA	512,50 aA	298,14 bA
100-0	5,869 ± 0,204 aA	0,240 ± 0,005 bA	0,1413 aA	0,1018 bA	18,87 bB	539,53 aA	325,41 aA
100-5	6,001 ± 0,370 aA	0,279 ± 0,011 aA	0,1443 aA	0,1155 aA	24,26 aA	476,04 bA	281,50 bA
100-50	6,428 ± 0,197 aA	0,300 ± 0,032 aA	0,1454 aB	0,1098 bB	23,24 aA	472,39 bA	274,91 bA
100-100	6,405 ± 0,197 aA	0,280 ± 0,018 aA	0,1494 aB	0,1161 aB	24,53 aA	473,38 bA	282,56 bA

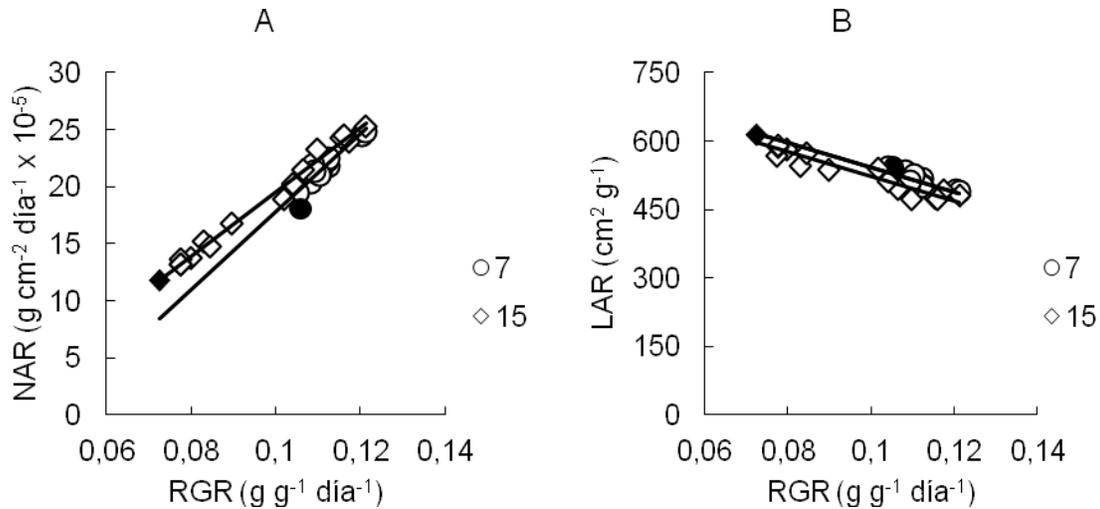


Figura 13: Relación entre la tasa de asimilación neta (NAR) (A) o la relación de área foliar (RLA) (B) y la tasa de crecimiento relativo (RGR) en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete o quince días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. La probabilidad que la pendiente de la línea de regresión sea cero fue $P \leq 0,001$ en todas las situaciones. Las líneas de regresión fueron $NAR_7 = 340,49 RGR - 16,21$ ($R^2 = 0,860$); $NAR_{15} = 280,35 RGR - 8,50$ ($R^2 = 0,989$); $LAR_7 = -2.683,80 RGR + 810,52$ ($R^2 = 0,574$) y $LAR_{15} = -2.663,10 RGR + 788,63$ ($R^2 = 0,911$). ♦ - •: Testigos sin tratamiento.

El efecto relativo del asperjado con una segunda hormona (BAP) modificó muy poco (no más de 18%) los estimadores de crecimiento calculados tales como RGR (Figura 14A), NAR (Figura 14C), LAR (Figura 14E) y LAP (Figura 14G) cuando las plantas se asperjaron inicialmente con AIA una semana después del inicio del experimento. Un resultado parecido se encontró en LAR (Figura 14F) y en LAP (Figura 14 H) cuando las plantas se asperjaron inicialmente con AIA a las dos semanas del inicio del experimento. Sin embargo, cuando el asperjado con AIA demoró quince días, se encontraron incrementos entre el 40-70% cuando se agregó BAP sobre RGR (Figura 14B) y NAR (Figura 14D).

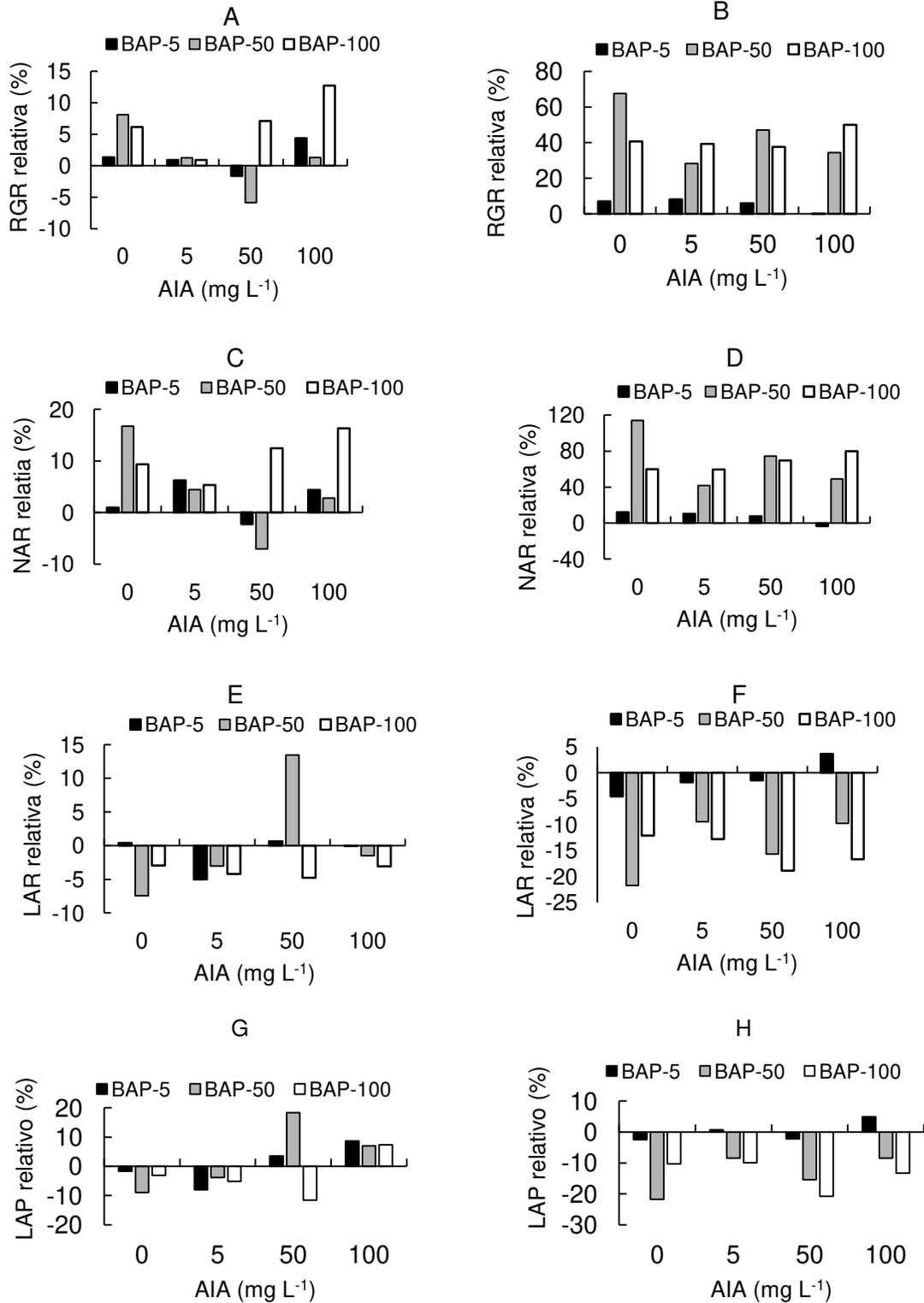


Figura 14: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg L⁻¹ BAP sobre RGR, NAR, LAR y LAP en esquejes de *I. hawkeri*, asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete (A, C, E y G respectivamente) y quince (B, D, F y H respectivamente) días desde el inicio del experimento. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observado después de la aplicación de BAP en relación con los testigos sin tratamiento.

5.2. Acumulación de biomasa en la etapa de pos-trasplante

5.2.1. Área foliar

En el segundo ensayo, cuando las esquejes ya enraizadas se asperjaron con diferentes combinaciones AIA-BAP en el pos-trasplante al contenedor de cultivo final, el área foliar total se incrementó con respecto a los testigos, al igual que RLAE. Sin embargo, el efecto de los tratamientos fue más importante sobre RLA que sobre el tamaño individual de cada hoja (Cuadro 4).

Cuadro 4: Cambio en el área foliar total e individual al final del experimento y en los estimadores de crecimiento utilizados para caracterizar la expansión de área foliar relativa (RLAER, RLA) desde el trasplante hasta la etapa de venta comercial, en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre tratamientos.

	Área foliar (cm ² planta ⁻¹)	Área foliar (cm ² hoja ⁻¹)	RLAE (cm ² cm ⁻² día ⁻¹)	RLA (hojas día ⁻¹)
0-0	310,88 ± 16,89 b	14,96 ± 0,51 c	0,0080 c	0,1242 d
0-5	371,13 ± 21,24 a	14,57 ± 0,98 c	0,0102 b	0,1605 b
0-50	311,44 ± 11,49 b	16,93 ± 1,12 a	0,0092 c	0,1220 d
0-100	373,84 ± 26,27 a	17,40 ± 1,14 a	0,0102 b	0,1420 c
5-0	330,84 ± 33,28 a	15,59 ± 0,64 b	0,0086 c	0,1236 d
5-5	428,27 ± 24,16 a	17,76 ± 0,50 a	0,0118 a	0,1563 b
5-50	436,19 ± 34,10 a	16,89 ± 0,97 b	0,0124 a	0,1943 a
5-100	345,39 ± 25,76 a	15,16 ± 0,87 b	0,0099 b	0,1457 c
50-0	364,34 ± 29,03 a	15,28 ± 0,35 b	0,0104 b	0,1857 a
50-5	411,58 ± 15,41 a	16,02 ± 0,89 b	0,0116 a	0,1815 a
50-50	313,14 ± 10,56 b	13,82 ± 0,66 c	0,0086 c	0,1599 b
50-100	286,55 ± 22,84 b	15,13 ± 0,57 b	0,0072 c	0,1671 b
100-0	317,38 ± 12,98 b	18,44 ± 0,94 a	0,0084 c	0,1413 c
100-5	381,31 ± 13,39 a	18,12 ± 1,00 a	0,0104 b	0,1528 b
100-50	361,51 ± 37,63 a	15,57 ± 1,03 b	0,0097 b	0,1472 b
100-100	416,11 ± 41,90 a	16,31 ± 0,81 b	0,0105 b	0,1613 b

En las plantas tratadas con AIA y una semana después con BAP, el agregado de la segunda hormona sobre las variables que definen la acumulación de biomasa fotosintetizante tales como el área foliar total (Figura 15A), el área foliar individual (Figura 15B), RLA (Figura 15C) y RLAE (Figura 15D) dio como resultado un incremento del efecto promotor (generalmente alrededor de 20%, a excepción de RLA) con una tendencia a disminuir a medida que se incrementaban las concentraciones de AIA y BAP.

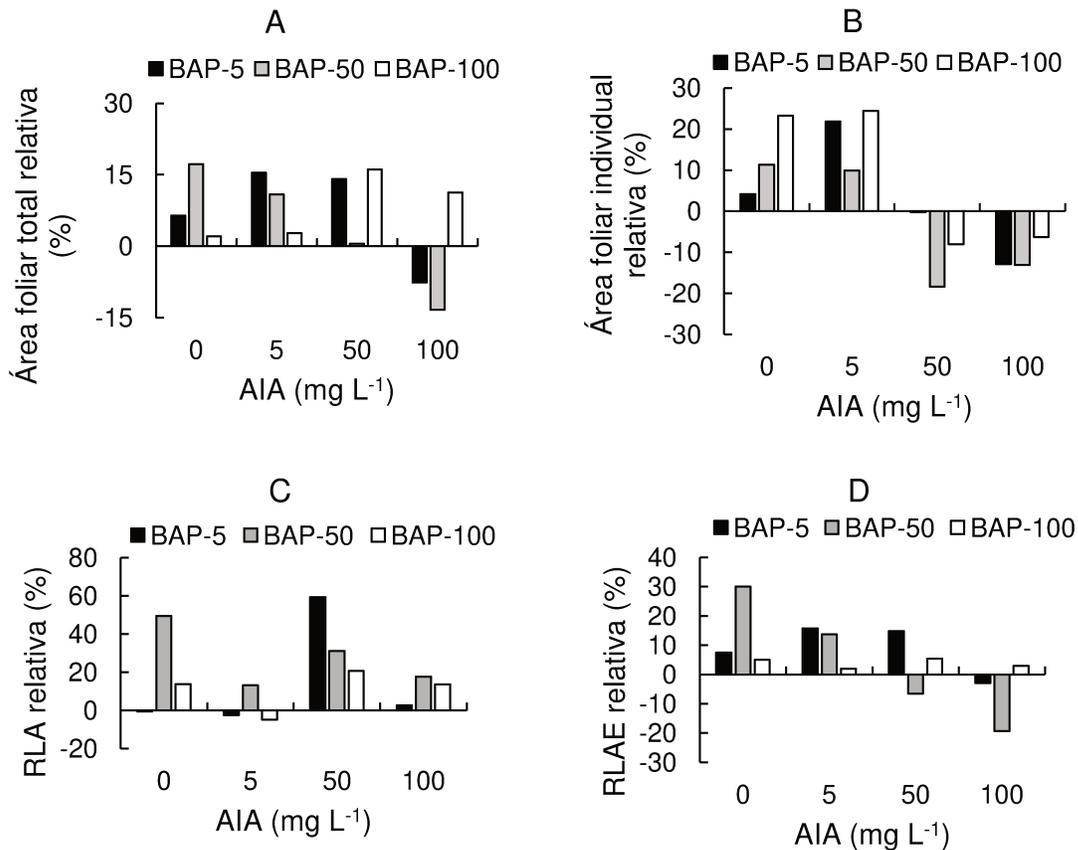


Figura 15: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg L⁻¹ BAP sobre el área foliar total (A), el área foliar individual (B), RLA (C) y RLAE (D), en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observado después de la aplicación de BAP a 5, 50 o 100 mg L⁻¹ en relación con los testigos sin tratamiento.

5.2.2. Peso fresco-seco

La dinámica de acumulación de peso fresco (Figura 16) muestra diferencias estadísticamente significativas a favor de la mayor parte de las combinaciones AIA-BAP. Aunque se encontró una respuesta similar cuando se analizó el peso seco (Figura 17), las diferencias con respecto al testigo sin tratamiento durante la cosecha final (120 días desde el inicio del experimento) fueron mayores.

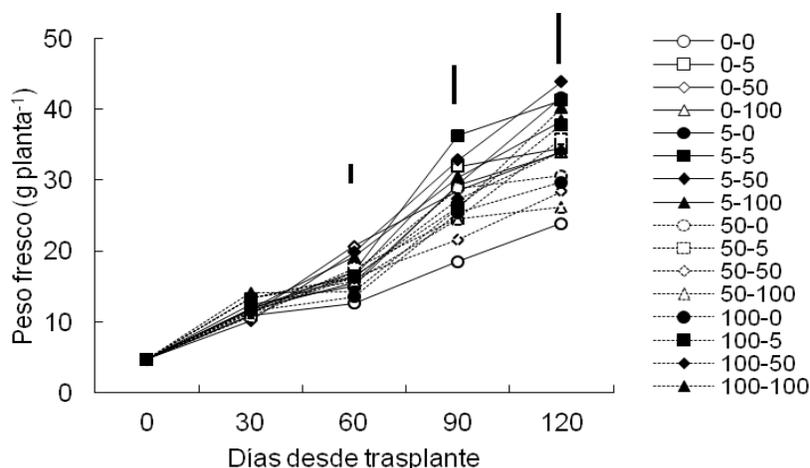


Figura 16: Dinámica de acumulación de peso fresco desde el trasplante hasta la etapa de venta comercial en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Se indica el valor de la mínima diferencia significativa ($MDS_{60} = 3,83$ g planta⁻¹; $MDS_{90} = 7,57$ g planta⁻¹; $MDS_{120} = 10,30$ g planta⁻¹) respectivamente para las cosechas a 60, 90 y 120 días desde el inicio del experimento.

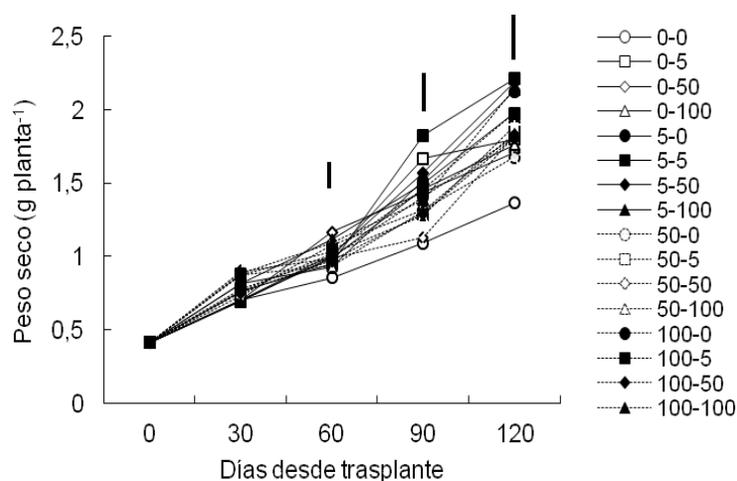


Figura 17: Dinámica de acumulación de peso seco desde el trasplante hasta la etapa de venta comercial en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días desde el inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Se indica el valor de la mínima diferencia significativa ($MDS_{60} = 0,23$ g planta⁻¹; $MDS_{90} = 0,41$ g planta⁻¹; $MDS_{120} = 0,55$ g planta⁻¹) respectivamente para las cosechas a 60, 90 y 120 días desde el inicio del experimento.

El efecto relativo del agregado de la segunda hormona dio como resultado un incremento del efecto promotor (generalmente alrededor de 20%) tanto sobre el peso fresco (Figura 18A)

como sobre el peso seco (Figura 18B) con una tendencia a disminuir a medida que se incrementaban las concentraciones de AIA y BAP.

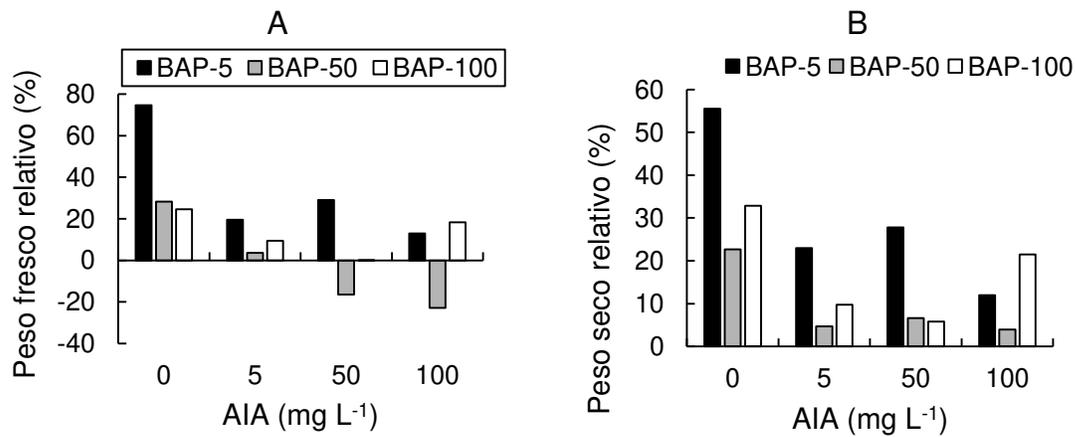


Figura 18: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg L⁻¹ de BAP sobre el peso fresco (A) y el peso seco (B), en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observados después de la aplicación de BAP a 5, 50 o 100 mg L⁻¹ en relación con los testigos sin tratamiento.

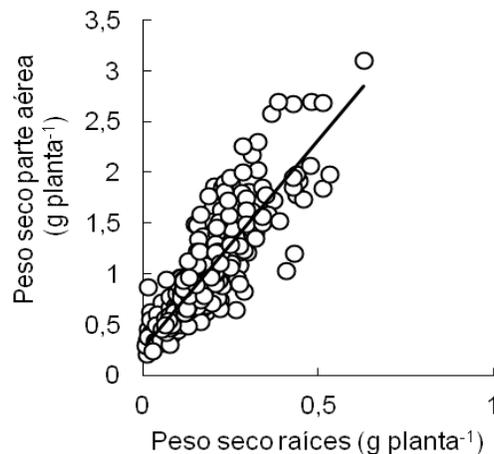


Figura 19: Relación entre el peso seco de parte aérea (PSA) y el peso seco del sistema radical (PSR) desde trasplante hasta el estadio de venta comercial en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. La probabilidad que la pendiente de la línea de regresión sea cero fue $P \leq 0,001$. La línea de regresión fue $PSA = 4,08 PSR + 0,279$ ($R^2 = 0,714$).

Nuevamente se encontró una relación positiva ($r^2 = 0,714$) entre el peso seco del sistema radical y el peso seco acumulado en la parte aérea de las plantas cuando se utilizaron todos los datos del experimento (tratamientos y cosechas) (Figura 19).

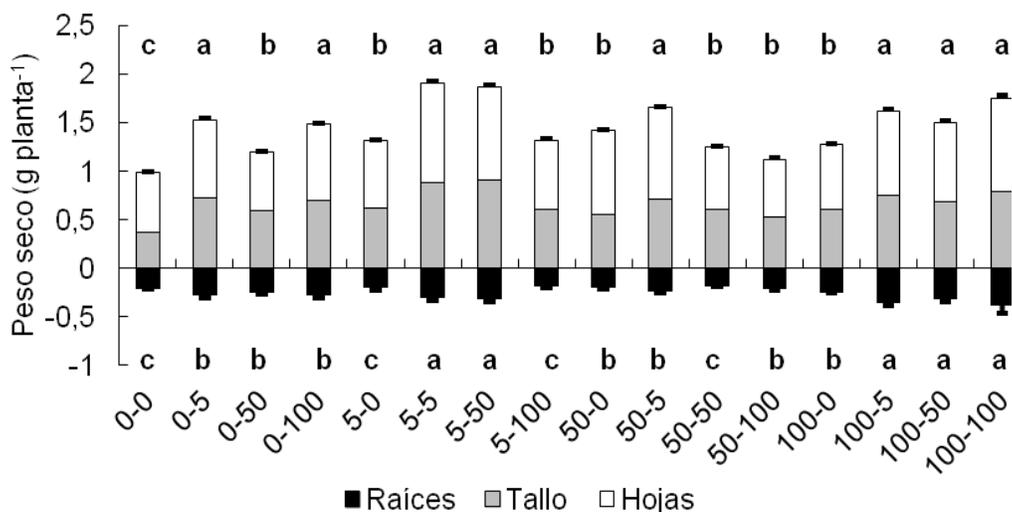


Figura 20: Peso seco particionado en raíces, tallos y hojas al final del experimento en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días desde el trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Se indica el valor del error estándar para raíces y parte aérea. Las letras minúsculas indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre tratamientos.

Cuando se desagregó el peso seco en los diferentes órganos de la planta (Figura 20), se encontraron diferencias significativas tanto en la biomasa aérea (tallos más hojas) como en el sistema radical.

El asperjado con diferentes combinaciones AIA-BAP incrementó RGR y NAR mientras que generó pocos cambios en LAR y LAP en relación con los testigos sin tratamiento (Cuadro 5).

Cuadro 5: Cambios en los estimadores de crecimiento utilizados para caracterizar la acumulación de biomasa seca (RGR, NAR, LAR y LAP) entre trasplante y el estadio de venta comercial, en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Las letras minúsculas indican diferencias significativas (P < 0,05) entre tratamientos.

	RGR (g g ⁻¹ día ⁻¹)	NAR (g cm ⁻² día ⁻¹) (x 10 ⁻⁵)	LAR (cm ² g ⁻¹)	LAP (cm ² día ⁻¹ / g día ⁻¹)
0-0	0,0117 c	4,13 c	283,35 a	193,75 a
0-5	0,0158 a	5,68 a	278,11 a	179,54 a
0-50	0,0147 a	5,34 a	275,45 a	172,39 a
0-100	0,0159 a	5,66 a	281,13 a	180,34 a
5-0	0,0137 b	4,97 b	275,56 a	172,98 a
5-5	0,0179 a	6,73 a	265,89 a	175,28 a
5-50	0,0179 a	6,30 a	284,12 a	196,82 a
5-100	0,0143 b	5,18 a	276,00 a	191,08 a
50-0	0,0152 a	5,47 a	277,83 a	190,09 a
50-5	0,0166 a	5,99 a	277,02 a	193,58 a
50-50	0,0134 b	4,92 b	272,60 a	174,95 a
50-100	0,0126 b	4,56 b	276,08 a	157,76 b
100-0	0,0134 b	4,78 b	280,09 a	175,58 a
100-5	0,0167 a	6,27 a	266,16 a	165,75 a
100-50	0,0157 a	5,72 a	274,71 a	169,72 a
100-100	0,0160 a	5,84 a	273,96 a	179,79 a

El agregado de BAP con posterioridad a la aplicación de AIA incrementó hasta 30% la respuesta relativa en RGR (Figura 21A) y NAR (Figura 21B) mientras que casi no modificó los valores de LAR (Figura 21C) y LAP (Figura 21D).

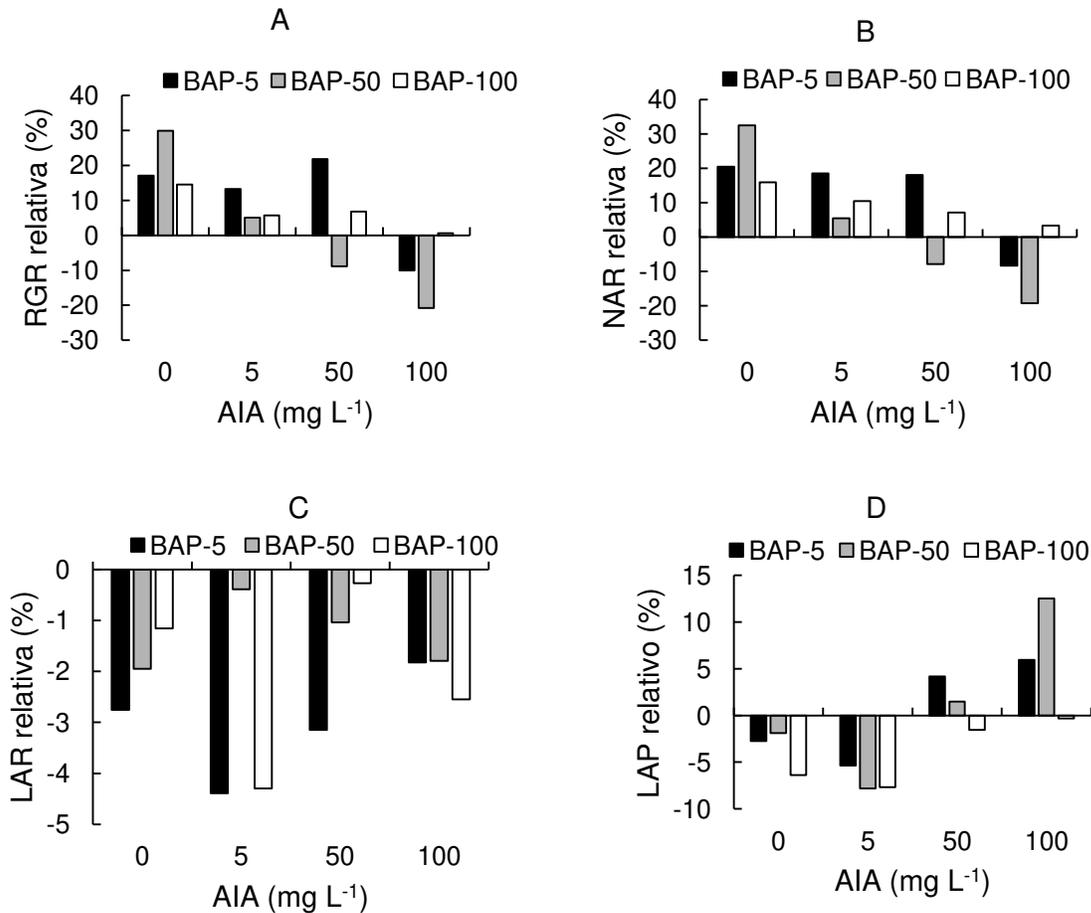


Figura 21: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg l⁻¹ BAP sobre RGR (A), NAR (B), LAR (C) y LAP (D) en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observado después de la aplicación de BAP a 5, 50 o 100 mg L⁻¹ en relación con los testigos sin tratamiento.

Cuando se calcularon las relaciones entre NAR y RGR (Figura 22A) y entre LAR y RGR (Figura 22B) se encontró un incremento altamente positivo para la primera ($R^2 = 0,977$) y poco significativo para la segunda ($R^2 = 0,093$), con los testigos en la posición más baja de la relación NAR-RGR. Dado que RGR es el producto entre NAR y LAR, estos resultados muestran que RGR se halla determinado preferentemente por NAR.

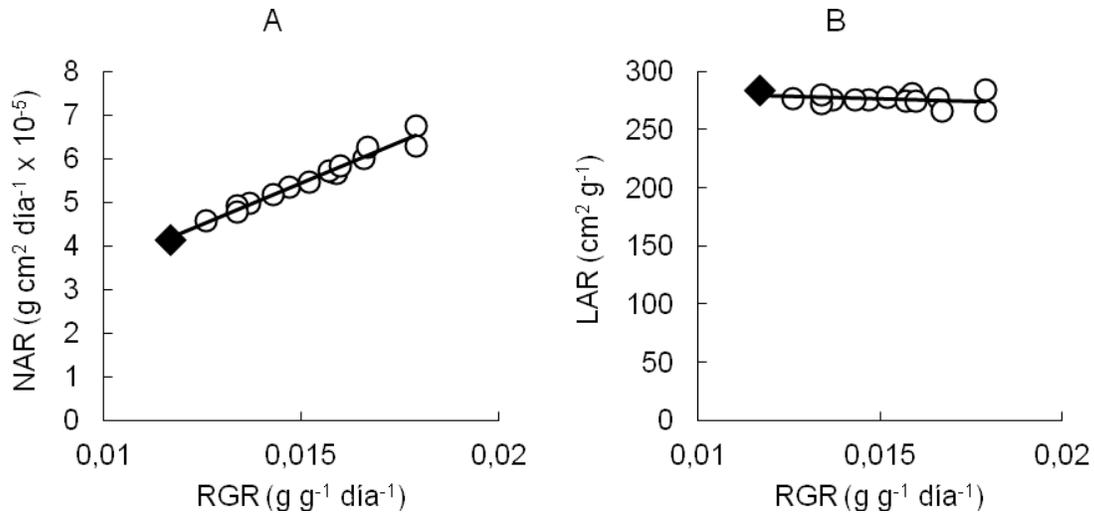


Figura 22: Relación entre la tasa de asimilación neta (NAR) (A) o la relación de área foliar (LAR) (B) y la tasa de crecimiento relativo (RGR) en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. La probabilidad que la pendiente de la línea de regresión sea cero fue $P \leq 0,001$ en ambos casos. Las líneas de regresión fueron $NAR = 378,85 RGR - 0,25$ ($R^2 = 0,977$) y $LAR = 857,45 RGR + 289,07$ ($R^2 = 0,093$). ♦: Testigo sin tratamiento.

No se encontraron diferencias significativas en el CMS y un aumento en la relación raíces: parte aérea cuando las plantas se asperjaron con diferentes combinaciones AIA-BAP en relación con los testigos sin tratamiento. Las alometrías de peso seco raíces- parte aérea mostraron una mayor partición de fotoasimilados hacia la biomasa aérea, cuando se utilizaron las mayores concentraciones de AIA (Cuadro 6).

Cuadro 6: Cambios en el contenido de materia seca (CMS), relación raíces: parte aérea y en las alometrías utilizadas para caracterizar la partición de biomasa seca desde el trasplanta hasta el estadio de venta comercial, en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días desde el inicio del experimento. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. La variación \pm de cada valor indica el error estándar. Las letras indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($P \leq 0,05$).

	CMS (%)	Raíces: Parte aérea	Alometría	
			Raíces: Parte aérea	
			β	r^2
0-0	5,109 \pm 0,214 a	0,113 \pm 0,015 c	0,408 a	0,767
0-5	5,203 \pm 0,073 a	0,175 \pm 0,012 a	0,402 a	0,809
0-50	5,001 \pm 0,110 a	0,205 \pm 0,009 a	0,446 a	0,835
0-100	5,145 \pm 0,105 a	0,187 \pm 0,011 a	0,393 a	0,786
5-0	5,185 \pm 0,099 a	0,160 \pm 0,010 b	0,449 a	0,836
5-5	5,436 \pm 0,256 a	0,160 \pm 0,017 b	0,415 a	0,771
5-50	4,963 \pm 0,088 a	0,171 \pm 0,013 a	0,424 a	0,797
5-100	4,910 \pm 0,095 a	0,135 \pm 0,009 b	0,437 a	0,822
50-0	5,561 \pm 0,095 a	0,145 \pm 0,014 b	0,409 a	0,770
50-5	5,293 \pm 0,115 a	0,141 \pm 0,010 b	0,347 b	0,755
50-50	5,003 \pm 0,078 a	0,143 \pm 0,006 b	0,323 b	0,725
50-100	5,079 \pm 0,148 a	0,187 \pm 0,014 a	0,364 b	0,777
100-0	5,103 \pm 0,096 a	0,198 \pm 0,016 a	0,360 b	0,815
100-5	5,234 \pm 0,093 a	0,217 \pm 0,015 a	0,363 b	0,840
100-50	5,284 \pm 0,063 a	0,219 \pm 0,030 a	0,311 b	0,699
100-100	5,252 \pm 0,178 a	0,211 \pm 0,034 a	0,318 b	0,722

Se encontró una relación positiva entre RLAE (Figura 23A), RLA (Figura 23B), RGR (Figura 23C), NAR (Figura 23D) y el peso seco del sistema radical al final del experimento (120 días desde el trasplante).

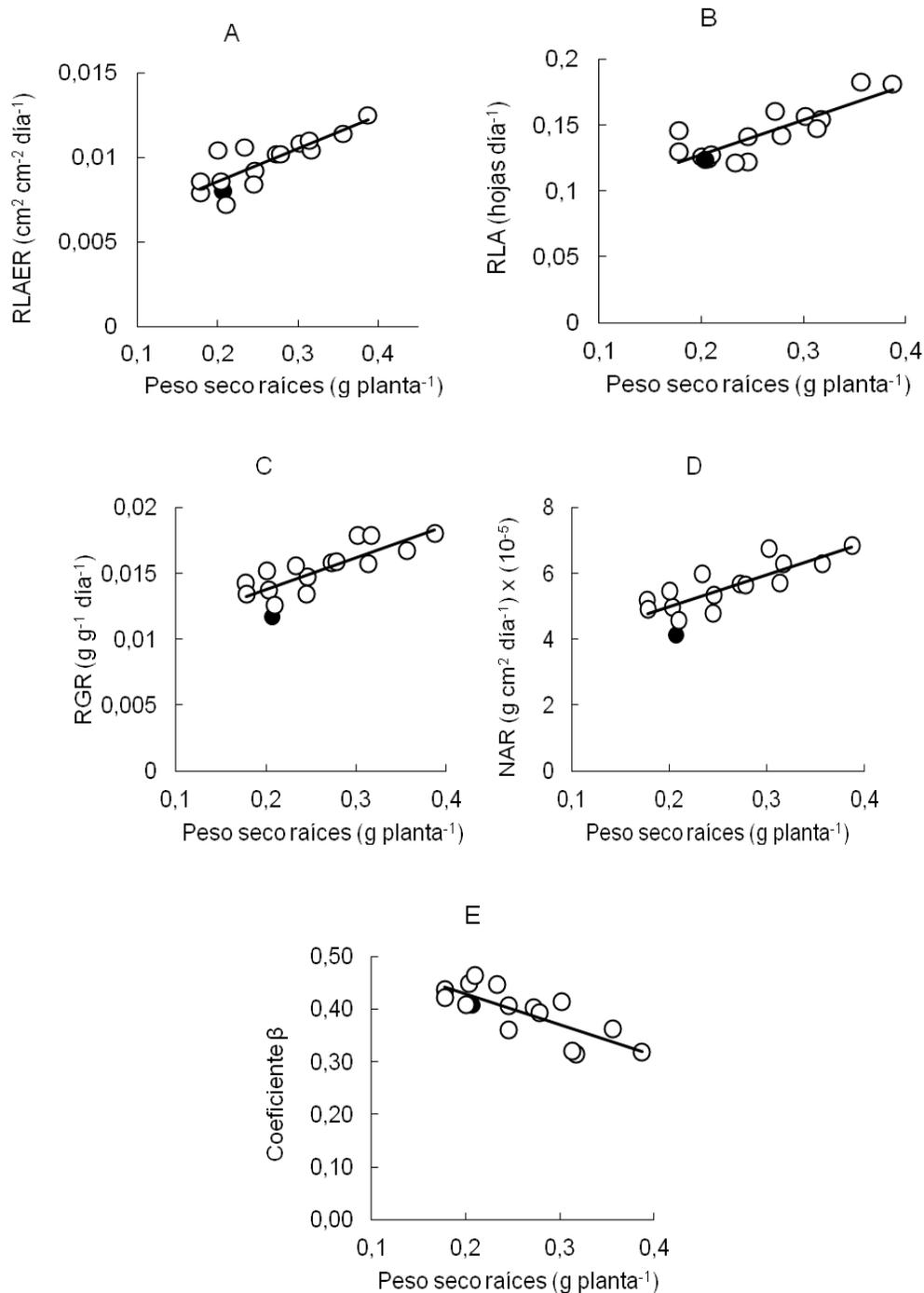


Figura 23: Relaciones entre RLAE (A), RLA (B), RGR (C), NAR (D) y el coeficiente β de la alometría raíces: parte aérea (E) vs. Peso Seco Raíces en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Las ecuaciones de regresión son: RLAE = 0,019 Peso Seco Raíces + 0,0047 ($R^2 = 0,691$; $P < 0,001$); RLA = 0,265 Peso Seco Raíces + 0,075 ($R^2 = 0,700$; $P < 0,001$); RGR = 0,0242 Peso Seco Raíces + 0,009 ($R^2 = 0,644$, $P < 0,001$); NAR = 9,696 Peso Seco Raíces + 3,032 ($R^2 = 0,638$; $P < 0,001$); Coeficiente β = -0,585 Peso Seco Raíces + 0,546 ($R^2 = 0,606$; $P < 0,001$). Se indica el valor de los controles sin tratamiento (●).

El coeficiente β de la alometría que relaciona el peso seco de raíces y parte aérea (Figura 23E) mostró una relación negativa en relación con el peso seco del sistema radical al final del experimento. Se encontraron coeficientes de determinación (R^2) de 0,691; 0,700; 0,644; 0,638 y 0,606 respectivamente.

5.2.3. Análisis histológico

El análisis histológico realizado sobre el limbo foliar después de la última cosecha (120 días desde el inicio de los tratamientos) mostraron menores valores de espesor foliar en los testigos e incrementos significativos en todas las combinaciones AIA-BAP (Figura 24) y un incremento en la proporción de espacios intercelulares en la mayor parte de los tratamientos con respecto a las plantas testigo (Figura 25).

El agregado de BAP luego del asperjado con AIA incrementó el espesor foliar (Figura 26A) y la proporción relativa de espacios intercelulares (Figura 26B) en menos de 20%.

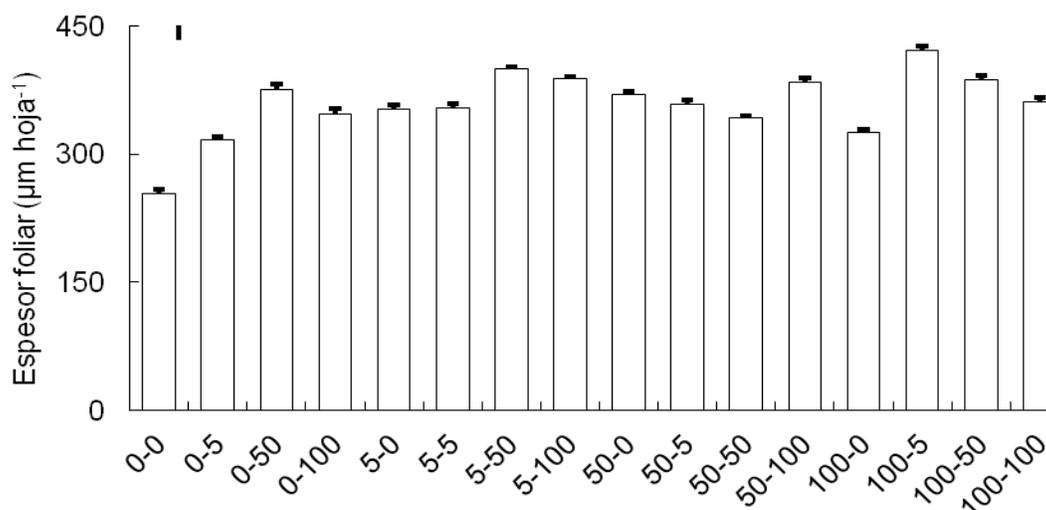


Figura 24: Cambios en el espesor foliar al final del experimento en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Se indica el valor del error estándar y la mínima diferencia significativa (MDS = 13,19 µm hoja⁻¹).

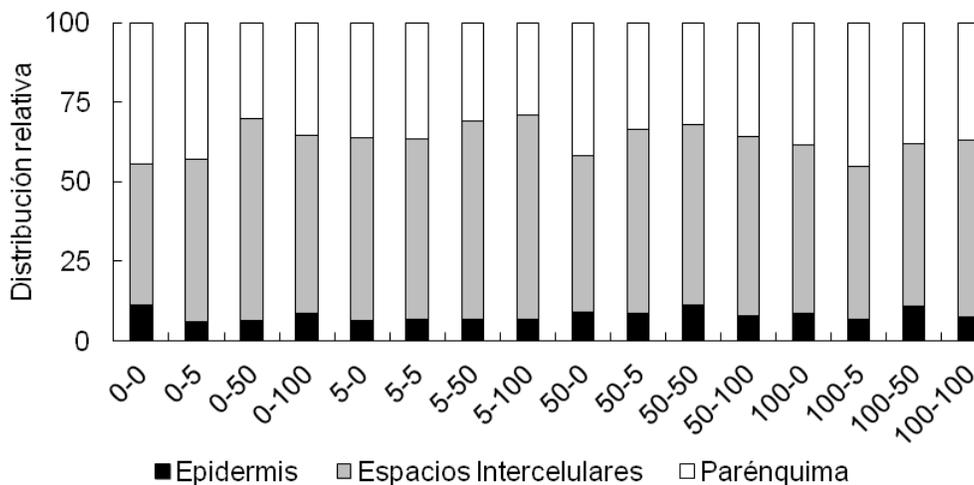


Figura 25: Distribución relativa de tejidos en el limbo foliar (epidermis, espacios intercelulares y parénquima) al final del experimento en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después.

Se encontró una relación positiva entre NAR y el espesor foliar ($R^2 = 0,641$) (Figura 27A) y entre NAR y la proporción de espacios intercelulares ($R^2 = 0,708$) (Figura 27B).

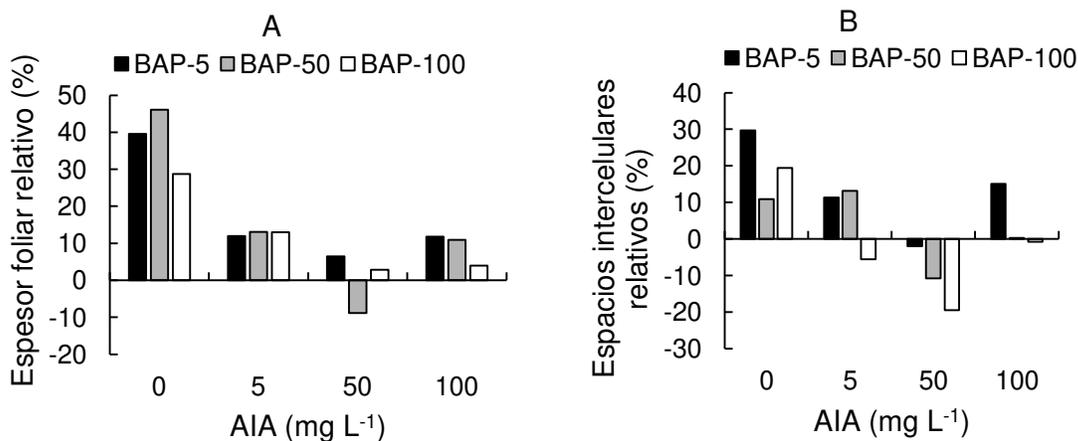


Figura 26: Efecto del asperjado con 5, 50 o 100 mg l⁻¹ BAP sobre el espesor foliar (A) y la proporción de espacios intercelulares (B), en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. Los datos están expresados como porcentaje de cambio observado después de la aplicación de BAP a 5, 50 o 100 mg L⁻¹ en relación con los testigos sin tratamiento.

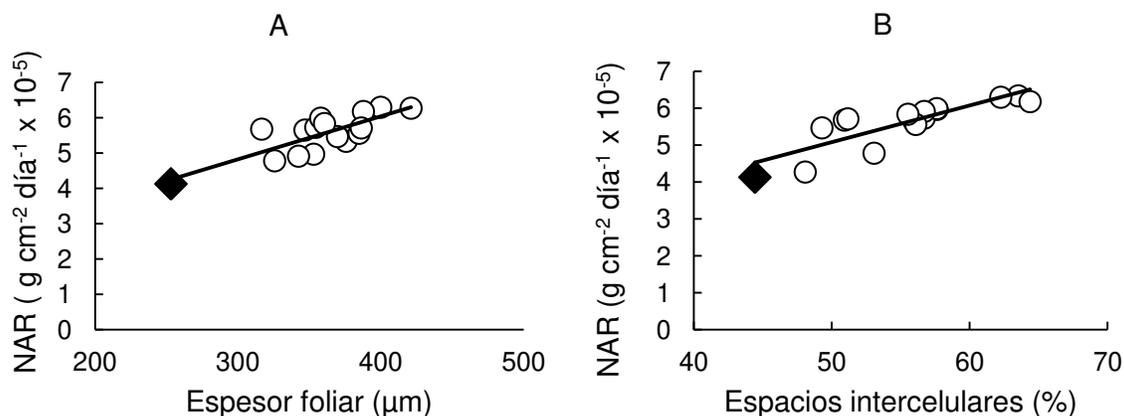


Figura 27: Relación entre la tasa de asimilación neta (NAR) y el espesor foliar (EF) (A) o el porcentaje de espacios intercelulares (EI) (B) en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes concentraciones de AIA (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) a los siete días del trasplante. Las plantas fueron asperjadas con diferentes concentraciones de BAP (0, 5, 50 y 100 mg L⁻¹) una semana después. La probabilidad que la pendiente de la línea de regresión sea cero fue $P \leq 0,001$ en ambos casos. Las líneas de regresión fueron $\text{NAR} = 0,012 \text{ EF} + 1,19$ ($R^2 = 0,641$) y $\text{NAR} = 0,100 \text{ EI} + 0,098$ ($R^2 = 0,708$). ♦: Testigo sin tratamiento.

6. DISCUSIÓN

El ciclo biológico de las plantas ornamentales que se cultivan en maceta puede dividirse, arbitrariamente, en dos etapas. En *I. 'Nueva Guinea'* (*I. hawkeri* Bull), la propagación agámica requiere el desarrollo de un nuevo sistema radical adventicio y el crecimiento del esqueje en contenedores pequeños (bandejas multiceldas). La segunda etapa se basa en la acumulación de biomasa pos-trasplante en el contenedor final (maceta) hasta alcanzar el tamaño de venta comercial. El objetivo en ambas etapas es alcanzar la máxima productividad por unidad de área y tiempo, sin embargo, los mecanismos eco-fisiológicos y los procesos involucrados son diferentes.

6.1. Acumulación de biomasa pre-trasplante

Cuando se intenta propagar agámicamente una planta de *I. hawkeri* a partir de esquejes herbáceos aéreos, la velocidad del proceso de enraizamiento que se inicia con el desarrollo de una masa meristemática basal ('callo') determina no sólo el ciclo de propagación, sino la capacidad de acumulación de biomasa en el propágulo. Aunque esta especie es capaz de regenerar un sistema

radical adventicio en períodos relativamente cortos de tiempo (2-3 semanas) (López & Runkle, 2008a), la rutina de producción comercial determina que la misma se desarrolle durante el invierno, lo cual suele extender el período de propagación. Aunque muchos propagadores cuentan, en general, con sistemas de calefacción basal de los esquejes capaces de proveer y mantener una temperatura de enraizamiento casi óptima, han utilizado tradicionalmente reguladores hormonales (auxinas) para acelerar el proceso de neo-formación de raíces adventicias (Hartmann & Kester, 1983). Los experimentos incluidos en esta presentación se realizaron en una época donde la radiación PAR disponible (Cuadro 1) no era un factor limitante.

Se ha indicado que el desarrollo del sistema radical es el resultado de una interacción entre la disponibilidad de fotoasimilados generados por la irradiancia fotosintéticamente activa que recibe la planta y los niveles hormonales (básicamente la relación entre auxinas y citocininas) (Aloni *et al.*, 2006; Hartig & Beck, 2006; Chapman & Estelle, 2009; Gana, 2010; Su *et al.*, 2011; Bielach *et al.*, 2012; Aloni, 2013). Currey *et al.* (2013) encontraron una menor senescencia foliar en esquejes de geranio asperjados con benciladenina durante la propagación, aunque este tratamiento determinó una menor capacidad de enraizamiento. Quizás, por los tradicionales efectos antagónicos de las citocininas durante los primeros estadios de diferenciación de raíces adventicias (Aloni *et al.*, 2006; Fukaki & Tasaka, 2009), su uso no se ha generalizado. De todas formas, el asperjado secuencial de auxinas (AIA) y citocininas (BAP) durante el proceso de enraizamiento sobre la acumulación de biomasa pre-trasplante no ha sido exhaustivamente estudiado.

I. hawkeri es capaz de generar un sistema radical adventicio sin el agregado de AIA (Figura 10). Sin embargo, el asperjado con diferentes concentraciones de AIA en dos momentos diferentes del proceso de enraizamiento incrementó significativamente los valores absolutos al final del experimento en relación con los testigos, aunque en menor medida cuando el momento de aplicación se atrasaba una semana.

Agulló-Antón *et al.* (2014) encontraron que, aunque el estímulo para la formación de una raíz adventicia se genera a las pocas horas de la separación del esqueje de la planta que le dio origen, la aplicación exógena de auxinas aceleraba la división celular en el cambium e incrementaba las actividades de degradación de carbohidratos en la base del tallo de clavel, contribuyendo al

establecimiento de nuevos primordios de raíces adventicias en la base del mismo. Los resultados del primer experimento indican que cuanto más se retrasaba el asperjado con AIA, menor fue la respuesta relativa expresada tanto como peso seco acumulado en las raíces (Figura 10) o como tasa de crecimiento relativo de raíces ($RGR_{\text{Raíces}}$) (Cuadro 3).

Dado que las citocininas inhiben el crecimiento de raíces a través de su efecto sobre la división y diferenciación del ápice radical (Han *et al.*, 2009; Ruzicka *et al.*, 2009; Shkonik-Inbar & Bar-Zci, 2010; Bishop *et al.*, 2011, 2012; Ramireddy *et al.*, 2014) y que los estadios tempranos del proceso son los más sensibles (Bitonti & Chiappetta, 2011), es coherente que el asperjado con diferentes concentraciones de BAP haya tenido un pequeño efecto significativo adicional sobre la acumulación de biomasa radical cuando las plantas se asperjaron con AIA a los siete días del corte (Figura 11A). Sin embargo, la respuesta relativa adicional fue mucho más importante cuando las plantas se habían asperjado con AIA más tardíamente (Figura 11B). Las diferencias que se observaron a partir de los 30 días de iniciado el experimento, podrían estar asociadas con el efecto que las citocininas tienen sobre otros procesos fisiológicos indirectamente relacionados con la acumulación de biomasa radical. Por otro lado, la Figura 12 muestra que a medida que se incrementa el sistema radical en *I. hawkeri*, aumenta la biomasa aérea. Di Benedetto & Pagani (2013) han encontrado una relación similar en plantas de *I. walleriana* asperjadas solo con BAP. El efecto del sistema radical como fuente de síntesis de citocininas y su relación con el control de la biomasa fotosintetizante ha sido planteado previamente (Beck & Wagner, 1994; Sakakibara *et al.*, 1998; O'Hare & Turnbull, 2004; Werner *et al.*, 2008).

Se ha observado que el rápido incremento en el nivel de carbohidratos en la base del tallo después de la aplicación de auxinas sugieren que la misma lo convierte en un destino prioritario y contribuye a la formación de un nuevo primordio de raíz adventicia (Roitsch & González, 2004; Agulló-Antón *et al.*, 2011). Una disminución de la irradiancia PAR durante el proceso de enraizamiento disminuye el proceso en *I. hawkeri* (López & Runkle, 2008a; Currey & Lopez, 2012, 2013; Currey *et al.*, 2012, 2013), sugiriendo que si el objetivo es acelerar la tasa de acumulación de biomasa radical (Figura 10), la producción de carbohidratos no debería ser limitante.

La capacidad de producción de fotoasimilados depende de la irradiancia PAR que reciben las plantas que, en este experimento (Cuadro 1) era mayor que la requerida para una óptima respuesta (Graper & Healy, 1991; Pramuk & Runkle, 2005; López & Runkle, 2008a; Currey & Lopez, 2012, 2013; Currey *et al.*, 2012; Hutchinson *et al.*, 2012). Sin embargo, la capacidad de producción de fotoasimilados depende del genotipo utilizado (Gandolfo *et al.*, 2016) y del funcionamiento fisiológico de la planta. Los resultados de este primer experimento muestran que tanto los valores absolutos de área foliar total expandida (Figura 1) como la tasa a la cual se acumuló la misma (RLAE, Cuadro 2) en los lotes asperjados con diferentes combinaciones AIA-BAP fue mayor que en los testigos (Figura 1) como resultado de una mayor área foliar (Figura 2) y, fundamentalmente, de una mayor tasa de aparición de hojas (RLA) (Cuadro 2).

Una mayor área foliar fotosintética, producto del asperjado con diferentes combinaciones AIA-BAP, incrementó no sólo el peso seco (Figura 10) sino también la tasa de crecimiento relativo (RGR) de la planta (Cuadro 3). Cuando se desdobló este estimador en sus componentes (NAR y LAR), se encontraron mayores valores de NAR (asociado con la capacidad fotosintética de la planta) con diferentes combinaciones AIA-BAP (Cuadro 3). Por otro lado, se encontró una relación positiva entre RGR y NAR, lo que indicaría que la mayor acumulación de peso seco estuvo relacionada con un estímulo en la capacidad de fijación de fotoasimilados. Estos resultados son coincidentes con los publicados en otras especies ornamentales (Gandolfo *et al.*, 2014; Di Benedetto *et al.*, 2015a) y hortícolas (Di Matteo *et al.*, 2015) cuando las plantas se asperjaron sólo con BAP.

El uso de AIA convierte a las raíces adventicias en formación en el destino prioritario de la planta, que es crítico para satisfacer los requerimientos de agua y nutrientes. Sin embargo, la mayor tasa de crecimiento radical ($RGR_{\text{Raíces}}$) no se vio reflejada en mayores relaciones raíz: parte aérea (Cuadro 3). El asperjado con BAP produce, entre sus efectos principales, un cambio en la partición de fotoasimilados que favorece la biomasa aérea tanto en especies ornamentales (Di Benedetto & Pagani, 2013; De Lojo & Di Benedetto, 2014; Di Benedetto *et al.*, 2015a) como en hortícolas (Coro *et al.*, 2014; Di Matteo *et al.*, 2015; Della Gaspera *et al.*, 2016) incluyendo *I. hawkeri* (Fujinuma & Di Benedetto, 2009); los significativos incrementos en el peso seco aéreo

observados en la Figura 8 frente a diferentes combinaciones AIA-BAP permiten explicar las mayores relaciones raíces: parte aérea en los testigos (Cuadro 3).

Un aspecto importante para un propagador es la calidad del producto que obtiene, el aspecto estético del esqueje enraizado; observable en: su compacidad, el número de ramificaciones, el tamaño y el color. El asperjado con diferentes combinaciones AIA-BAP, actuó en estos casos incrementando el área foliar total (Figura 1) y el peso fresco total (Figura 6) y manteniendo invariable los otros parámetros (datos no mostrados).

Dado que la información disponible sobre el efecto del asperjado con auxinas y eventualmente citocininas sobre el proceso de enraizamiento se refiere exclusivamente a la aplicación de uno u otro formulado hormonal, se ha incluido la valoración del efecto relativo de la aplicación conjunta de AIA y BAP de acuerdo a lo sugerido por Di Benedetto *et al.* (2015b). El efecto relativo del agregado de una segunda hormona (BAP) sobre el comportamiento de plantines de *I. hawkeri* durante la fase de enraizamiento fue, en general, entre el 20 y 25% mayor (Figuras 2, 4, 5A, 5CB, 7, 9, 11 y 14) salvo sobre RLA (100% mayor) (Figura 5C y 5D), es decir, sobre un proceso directamente relacionado con la actividad del ápice vegetativo y, frecuentemente estimulado por la interacción entre auxinas y citocininas (Zhu *et al.*, 2007; Lee *et al.*, 2009). Los resultados son coincidentes con lo publicado para la especie de follaje ornamental *E. aureum* (Di Benedetto *et al.*, 2010, 2015b) e *I. hawkeri* (Di Benedetto *et al.*, 2010).

Di Benedetto *et al.* (2010, 2015b) han sugerido para *E. aureum* y *F. benjamina* (dos especies de follaje ornamental umbrófilas facultativas) que las auxinas regulan la síntesis de citocininas a través de su efecto sobre la ramificación radical, mientras que las citocininas regulan la síntesis de auxinas a través de sus efectos sobre el crecimiento del ápice vegetativo. De esta forma, los resultados del primer experimento indican que, para un mismo genotipo, el uso combinado de AIA y BAP permitiría maximizar tanto la capacidad de neo-formación de raíces adventicias como el crecimiento de las mismas a partir de una mayor capacidad fotosintética de la planta.

6.2. Acumulación de biomasa pos-trasplante

Aunque el criterio utilizado para definir la productividad en la mayor parte de las producciones vegetales intensivas es la acumulación de peso seco (Di Benedetto & Tognetti, 2016), las especies ornamentales que se ofrecen en maceta incluyen aspectos estéticos adicionales (Santagostini *et al.*, 2014) tales como área foliar y peso fresco.

El productor de plantas ornamentales en maceta intenta obtener la máxima acumulación de biomasa en el menor tiempo posible. En términos fisiológicos implica expandir la máxima área foliar a la máxima tasa. Zhu *et al.* (2007) y Lee *et al.* (2009) han indicado que el plastocrono (es decir, el tiempo requerido para la iniciación de dos hojas sucesivas) puede modificarse en plantas transgénicas con una baja capacidad de síntesis de citocininas endógenas. Aunque se sabe que las citocininas tienen una influencia central sobre muchos aspectos del desarrollo de la biomasa aérea de la planta, incluyendo la iniciación foliar (Shani *et al.*, 2010), la posibilidad de que una aplicación exógena de citocininas pueda afectar el plastocrono en especies hortícolas y ornamentales ha sido mencionada solo recientemente (Di Benedetto *et al.*, 2013; Pagani *et al.*, 2013; De Lojo & Di Benedetto, 2014; Coro *et al.*, 2014; Di Matteo *et al.*, 2015; Della Gaspera *et al.*, 2016).

El ápice vegetativo es el responsable de generar los órganos aéreos (Perilli *et al.*, 2010) y es controlado por diferentes hormonas que regulan su actividad como destino y la interacción con otras hormonas tales como las auxinas (Durbak *et al.*, 2012, Di Benedetto *et al.*, 2013, 2015a, b). La formación de las hojas se realiza a partir de un pequeño grupo de células dentro del meristema apical mediante la activación de los genes *KNOTTED* y *WUSCHEL* (Moon & Hake, 2011; Holt *et al.*, 2014). Se ha encontrado que una elevada relación citocininas: giberelinas estimula la activación de los genes *KNOX* (Hake *et al.*, 2004; Hay & Tsiantis, 2010). Las citocininas son sintetizadas en las raíces y transportadas hacia los tallos a través del xilema (Kieber & Schaller, 2014) pero la concentración efectiva que llega al ápice vegetativo se halla controlada por señales ambientales y endógenas (Kudo *et al.*, 2010). La función principal de las citocininas endógenas es controlar el ciclo celular y el crecimiento del meristema apical (Bögre *et al.*, 2008; Schaller *et al.*, 2014; Brenner & Schmulling, 2015). Los tejidos y órganos de la planta ricos en citocininas, tales

como el meristema apical, son destino de fotoasimilados (Francis & Halford, 2006). En coincidencia con estos resultados el Cuadro 4 muestra que el asperjado foliar con diferentes concentraciones AIA-BAP incrementa los valores absolutos de área foliar total y la tasa a la que se expande (RLAER) con un efecto muy significativo sobre RLA. La mayor área foliar encontrada en los lotes asperjados con diferentes combinaciones AIA-BAP también puede ser parcialmente explicada por una mayor área foliar individual (Cuadro 4) en concordancia con el hecho que las citocininas también promueven la expansión foliar (Shani *et al.*, 2010; Gonzalez *et al.*, 2010; Hepworth & Lenhard, 2014).

Una disminución en la duración del plastocrono responsable del incremento en RLA (Cuadro 4) necesita de un incremento en el tamaño del ápice (Skylar & Wu, 2011), la presencia de niveles no limitantes de fotoasimilados para sostener el crecimiento vegetativo (Demura & Ye, 2010; Hao & Cui, 2012) y un cambio en la partición relativa de fotoasimilados (Feller *et al.*, 2015). El asperjado temprano con diferentes combinaciones AIA-BAP incrementó los valores de NAR, considerada como una estimación de la tasa fotosintética (Di Benedetto & Tognetti, 2016) y aunque tanto la relación raíces: parte aérea al final de los experimentos como las alometrías que relacionaban el peso seco acumulado en las raíces (Cuadro 6) mostraban una mayor partición relativa hacia los tallos, el aumento de los fotoasimilados totales fijados por la planta parecerían justificar los cambios en RLA (Cuadro 4).

La mayor acumulación de peso seco (Figuras 17 y 20) determinó incrementos en RGR (Cuadro 5) cuando las plantas se asperjaban con diferentes combinaciones AIA-BAP. RGR es el producto entre la tasa de asimilación neta (NAR) y de la relación de área foliar (LAR), el primero asociado con la capacidad fotosintética de la planta y el segundo con la distribución relativa de fotoasimilados en la biomasa aérea de la misma (Poorter & Remkes, 1990; Poorter & van der Werf, 1998; Di Benedetto & Tognetti, 2016). Tradicionalmente, las mayores RGR en especies invasivas han sido asociadas con mayores LAR (James & Drenovsky, 2007). Sin embargo, recientemente se ha encontrado que, cambios en el balance hormonal incrementan RGR a partir de una relación positiva RGR-NAR y una relación neutra o negativa RGR-LAR (Gandolfo *et al.*, 2014; Di Benedetto *et al.*, 2015a; Di Matteo *et al.*, 2015) similar a la observada para *I. hawkeri* (Figura 22).

LAR es el producto entre dos componentes: la relación de área foliar (LMR, por sus siglas en inglés) y el área foliar específica (SLA, por sus siglas en inglés). SLA es considerado usualmente más importante para LAR que LMR y se halla correlacionado con el espesor foliar (Marron *et al.*, 2005). Las citocininas estimulan la expresión de enzimas fotosintéticas tales como Rubisco (Boonman *et al.*, 2007).

Se ha indicado (Oguchi *et al.*, 2003; Gandolfo *et al.*, 2014) que el espesor foliar y la tasa fotosintética por unidad de área foliar se encuentran correlacionadas. También se ha encontrado una fuerte correlación entre NAR y el espesor foliar (Gandolfo *et al.*, 2014) en plantas de *I. walleriana* cultivadas en contenedores pequeños y asperjadas con BAP. La figura 27A muestra una relación similar en plantas de *I. hawkeri* asperjadas con diferentes combinaciones AIA-BAP. La tasa fotosintética depende no solo de los procesos bioquímicos sino también de la estructura del mesófilo ya que esta modifica la resistencia a la difusión del dióxido de carbono desde la cavidad estomática hasta el sitio de carboxilación (Niinemets *et al.*, 2009; Tholen *et al.*, 2012). Los resultados de este trabajo muestran cambios significativos en el espesor foliar (Figura 24) y en la distribución de tejidos cuando las plantas eran asperjadas con diferentes combinaciones AIA-BAP (Figura 25). Por otro lado, y en concordancia con Tosens *et al.* (2011) la figura 27B muestra una relación positiva entre NAR y la proporción de espacios intercelulares. Magyar-Tabori *et al.* (2010) han indicado que la aplicación exógena con BAP acelera las divisiones celulares del mesófilo; el asperjado con BAP activa la expansión de las células en crecimiento (Ron'zhina, 2003a, b).

Se ha indicado (Kyojuka, 2007; Lukaszewska *et al.*, 2012; Abelenda & Pratt, 2013) que las citocininas se hallan involucradas en procesos de translocación a distancia a través de transporte selectivo por xilema y floema. La sugerencia acerca de que las citocininas sintetizadas en las raíces forman parte de un mecanismo que regula la relación parte aérea: raíces (Werner *et al.*, 2001; Howell *et al.*, 2003; Kyojuka, 2007), es apoyada por el hecho que dicha relación disminuye cuando se reduce el suministro de nitrógeno estableciéndose una correlación positiva con el contenido de citocininas en la raíz y la cantidad de citocininas exportadas al tallo (Beck & Wagner, 1994; Sakakibara *et al.*, 1998; O'Hare & Turnbull, 2004; Werner *et al.*, 2008). La figura 19 muestra que la acumulación de biomasa aérea estuvo determinada por el tamaño del sistema radical.

Puig *et al.* (2012) y Chen *et al.* (2015) han indicado que las plantas pueden sentir el volumen del espacio disponible para las raíces, mientras que Gandolfo *et al.* (2016) han mostrado la respuesta de plantas de pensamiento a cambios en la calidad del sustrato de crecimiento. Las raíces pueden evaluar el ambiente que las rodea y responder en concordancia con el mismo (Hess & Kroon, 2007; Bartrina *et al.*, 2011; Cannavo *et al.*, 2011; Ghosh & Xu; 2014; Bartoli *et al.*, 2013; Zwack & Rashotte, 2015; Sala *et al.*, 2016; William *et al.*, 2016). Intrínsecamente, las vías metabólicas hormona-dependientes modulan la arquitectura de la raíz (Jung & Couch, 2013; Bartoli *et al.*, 2013). Las citocininas son sintetizadas en los ápices radicales y se transportan hacia el ápice vegetativo a través del xilema (Ghanem *et al.*, 2011; Brenner & Schmölling, 2015; Hwang *et al.*, 2012). O'Hare & Turnbull (2004) han mostrado que un incremento en el crecimiento de las raíces determina una mayor síntesis de citocininas. Sin embargo, no es fácil determinar cambios en la concentración endógena de citocininas (Van Staden *et al.*, 2008) porque las plantas sintetizan diferentes ribósidos de citocininas y no todos tienen actividad biológica. De todas formas, la figura 23 muestra relaciones positivas entre RLAER (Figura 23A), RLA (Figura 23B), RGR (Figura 23C) y NAR (Figura 23D) a medida que se incrementaba el peso seco del sistema radical en respuesta al asperjado foliar con diferentes combinaciones AIA-BAP. La relación negativa entre el coeficiente β de la alometría raíces: parte aérea muestra una mayor partición hacia los tallos a medida que aumentaba la masa radical; una respuesta típica al asperjado foliar con citocininas (Kyojuka, 2007; Lukaszewska *et al.*, 2012; Abalenda & Pratt, 2013; Di Benedetto & Pagani, 2013; Pagani *et al.*, 2013; Coro *et al.*, 2014; De Lojo & Di Benedetto, 2014; Di Benedetto *et al.*, 2015a; Di Matteo *et al.*, 2015)

La mayor parte de las respuestas documentadas para el asperjado con BAP en especies ornamentales cultivadas en contenedores limitantes para el crecimiento radical pueden ser reproducidas para *I. wakeri* con el uso de diferentes combinaciones AIA-BAP (Figuras 15, 18, 21 y 26), incluso en aquellas en las que no participa BAP. De acuerdo con Di Benedetto *et al.* (2015b) es posible sugerir que existe un efecto directo de las citocininas exógenas (BAP) sobre la acumulación de biomasa pos-trasplante que determina un crecimiento del ápice vegetativo y una mayor síntesis de auxinas. Por otro lado, el asperjado exógeno con auxinas (AIA) podría tener un

efecto indirecto sobre la acumulación de peso seco a través de una mayor ramificación de raíces y síntesis de citocininas endógenas. Es posible que exista una concentración óptima de auxinas y citocininas que se alcanza con el asperjado foliar sin que existan efectos complementarios entre ellas.

Las hipótesis inicialmente planteadas indicaban:

H-I1) La concentración de auxinas y citocininas disponibles durante la fase de propagación afecta la tasa de aparición de raíces tanto en pre como pos-trasplante. No se rechaza (Figura 10 y 20; Cuadro 3 y 6).

H-I2) Existe una interacción diferente entre auxinas y citocininas cuando el asperjado foliar con AIA y BAP se produce en diferentes momentos de la fase de enraizamiento. No se rechaza (Figuras 2, 4, 5, 7, 9, 11 y 14).

H-II) La disponibilidad de auxinas y citocininas durante la fase de crecimiento vegetativo pos-trasplante son parte del mecanismo de control de la acumulación de biomasa de la planta. No se rechaza (Figuras 16, 17, 19 y 20; Cuadros 5 y 6)

H-III) La aplicación exógena de auxinas y citocininas determina cambios en el espesor de la hoja, en la proporción de espacios intercelulares del limbo foliar, en la longitud del plastocrono, en la partición y distribución de fotoasimilados dentro de un mecanismo de retroalimentación positiva de acumulación de la biomasa aérea y radical. No se rechaza (Figuras 24 y 25; Cuadros 5 y 6).

7. CONCLUSIONES

- Aunque el proceso de enraizamiento de esquejes herbáceos de *I. hawkeri* puede desarrollarse a partir de las auxinas endógenas, el asperjado foliar con AIA estimuló la acumulación de raíces.
- Cuando el asperjado con AIA exógeno se retrasó, se redujo la acumulación de biomasa pre-trasplante.
- El asperjado con BAP facilitó el proceso de enraizamiento en las etapas tardías de desarrollo de raíces adventicias estimulando procesos asociados con la expansión del área foliar fotosintetizante y la producción de fotoasimilados.
- Se observaron incrementos en la acumulación de biomasa pos-trasplante en plantas de *I. hawkeri* como consecuencia del asperjado foliar con AIA o BAP.
- Los incrementos en la acumulación de biomasa pos-trasplante estuvieron asociados con un incremento en NAR.
- Los cambios en la anatomía de la hoja (espesor foliar, proporción de espacios intercelulares) facilitaron la difusión y fijación del dióxido de carbono ambiental y favorecieron la producción de fotoasimilados.
- El mayor tamaño del sistema radical indicaría la participación de las citocininas en el proceso de acumulación de biomasa aérea.
- En términos de práctica cultural, la similitud entre las respuestas a cada regulador hormonal y sus combinaciones, generaría una posible alternativa de manejo para el productor de plantas en contenedor para incrementar la productividad del cultivo.

8. BIBLIOGRAFÍA

Abelenda, J.A. & Prat, S. 2013. Cytokinins: Determinants of sink storage ability. *Current Biology*, 23: R561-R563.

Acosta, M.; Oliveros-Valenzuela, M.R.; Nicolas, C. & Sanchez-Bravo, J. 2009. Rooting of carnation cuttings. The auxin signal. *Plant Signalling & Behavior*, 4: 234-236.

Agulló-Antón, M.A.; Sánchez Bravo, J.; Acosta, M. & Druege, J. 2011. Auxins or sugars: what makes the difference in the adventitious rooting of stored carnation cuttings? *Journal of Plant Growth Regulation*, 30: 100-113.

Agulló-Antón, M.Á.; Ferrández - Ayela, A.; Fernández - García, N.; Nicolás, C.; Albacete, A.; Pérez-Alfocea, F.; Sánchez-Bravo, J.; Pérez-Pérez, J.M. & Acosta, M. 2014. Early steps of adventitious rooting: morphology, hormonal profiling and carbohydrate turnover in carnation stem cuttings. *Physiologia Plantarum*, 150: 446-462.

Ahkami, A.H.; Lischewski, S.; Haensch, K.T.; Porfirova, S.; Hofmann, J.; Rolletschek, H.; Melzer, M.; Franken, P.; Hause, B.; Druege, U. & Hajirezaei, M.R. 2009. Molecular physiology of adventitious root formation in *Petunia hybrida* cuttings: involvement of wound response and primary metabolism. *New Phytologist*, 181: 613-625.

Ahmad, A.; Hayat, S.; Fariduddin, Q. & Ahmad, I. 2001. Photosynthetic efficiency of plants of *Brassica juncea*, treated with chlorosubstituted auxins. *Photosynthetica*, 39: 565-568.

Albacete, A.; Ghanem, M.E.; Martínez-Andújar, C.; Acosta, M.; Sánchez-Bravo, J.; Martínez, V.; Lutts, S.; Dodd, I.C. & Pérez-Alfocea, F. 2008. Hormonal changes in relation to biomass partitioning and shoot growth impairment in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *Journal of Experimental Botany*, 59: 4119-4131.

Aldesuquy, H.S. 2000. Effect of indol-3-yl acetic acid on photosynthetic characteristics of wheat flag leaf during grain filling. *Photosynthetica*, 38: 135-141.

Aloni, R. 2013. Role of hormones in controlling vascular differentiation and the mechanism of lateral root initiation. *Planta*, 238: 819-30.

Aloni, R.; Langhans, M.; Aloni, E.; Dreieicher, E. & Ullrich, C.I. 2005. Root-synthesized cytokinin in *Arabidopsis* is distributed in the shoot by the transpiration stream. *Journal of Experimental Botany*, 56: 1535-1544.

Aloni, R.; Aloni, E.; Langhans, M. & Ullrich, C.I. 2006. Role of cytokinin and auxin in shaping root architecture: regulating vascular differentiation, lateral root initiation, root apical dominance and root gravitropism. *Annals of Botany*, 97: 883-893.

Arisumi, T. & Cathey, H.M. 1976. The New Guinea Impatiens. *HortScience*, 11: 2.

Bailey, D.A. 1995. Commercial production of New Guinea impatiens. NC State University Horticultural Information Leaflet, 526.

Bailey, D.A. 1996. New Guinea impatiens production. *Georgia Floriculture*, 6: 48-54.

Bailey-Serres, J. & Chang, R. 2005. Sensing and signalling in response to oxygen deprivation in plants and other organisms. *Annals of Botany*, 96: 507-518.

- Bailey-Serres, J. & Colmer, T.D. 2014. Plant tolerance of flooding stress—recent advances. *Plant Cell & Environment*, 37: 2211-2215.
- Balderas-Hernández, V.E.; Alvarado-Rodríguez, M. & Fraire-Velázquez, S. 2013. Conserved versatile master regulators in signalling pathways in response to stress in plants. *AoB Plants*, 5: plt033.
- Bartoli, C.G.; C.A. Casalongué; M. Simontacchi; B. Marquez-Garcia & C.H. Foyer. 2013. Interactions between hormone and redox signalling pathways in the control of growth and cross tolerance to stress. *Environment & Experimental Botany*, 94: 73-88.
- Bartrina, I.; Otto, E.; Strnad, M.; Werner, T. & Schmülling, T. 2011. Cytokinin regulates the activity of reproductive meristems, flower organ size, ovule formation, and, thus, seed yield in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 23: 69-80.
- Beck, E. & Wagner, B.M. 1994. Quantification of the daily cytokinin transport from the root to the shoot of *Urtica dioica* L. *Botanica Acta*, 107: 342-348.
- Bellini, C.; D.I. Pacurar & I. Perrone. 2014. Adventitious roots and lateral roots: similarities and differences. *Annual Review of Plant Biology*, 65: 639-666.
- Bielach, A.; Duclercq, J.; Marhavy, P. & Benkova, E. 2012. Genetic approach towards the identification of auxin-cytokinin crosstalk components involved in root development. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 367: 1469-1478.
- Bishopp, A.; Lehesranta, S.; Vatén, A.; Help, H.; El-Showk, S.; Scheres, B.; Helariutta, K.; Mähönen, A.P.; Sakakibara, H. & Helariutta, Y. 2011. Phloem-transported cytokinin regulates polar auxin transport and maintains vascular pattern in the root meristem. *Current Biology*, 21: 927-932.
- Bishopp, A.; Benkova, E. & Helariutta, Y. 2012. Sending mixed messages: auxin-cytokinin crosstalk in roots. *Current Opinion in Plant Biology*, 14: 10-16.
- Bitonti, M.B. & Chiappetta, A. 2010. Root apical meristem pattern: hormone circuitry and transcriptional networks. En: Luetttge, U.; W. Beyschlag; B. Buedel & D. Francis ed., *Progress in Botany*. Springer Berlin Heidelberg. 37-71.
- Blanchard, M.G.; E.S. Runkle; A.J. Both & H. Shimizu. 2012. Greenhouse energy curtains influence shoot-tip temperature of New Guinea Impatiens. *HortScience*, 47: 483-488.
- Blythe, E.K.; Sibley, J.L.; Ruter, J.M. & Tilt, K.M. 2004. Cutting propagation of foliage crops using a foliar application of auxin. *Scientia Horticulturae*, 103: 31-37.
- Boerjan, W.; Cervera, M.T.; Delarue, M.; Beeckman, T.; Dewitte, W.; Bellini, C.; Caboche, M.; Onckelen, H.V.; Van Montagu, M. & Inzé, D. 1995. Superroot a recessive mutation in *Arabidopsis*, confers auxin overproduction. *Plant Cell*, 7: 1405–1419
- Bögre, L.; Magyar, Z. & López-Juez, E. 2008. New clues to organ size control in plants. *Genome Biology*, 9: 226-233.
- Boonman, A.; Prinsen, Z.; Gilmer, F.; Schurr, U.; Peeters, A.J.M.; Voesenek, L.A.C.J. & Pons, T.L. 2007. Cytokinin import rate as a signal for photosynthetic acclimation to canopy light gradients. *Plant Physiology*, 143: 1841-1852.
- Boonman, A.; Prinsen, E.; Voesenek, L.A.C.J. & Pons, T.L. 2009. Redundant roles of photoreceptors and cytokinins in regulating photosynthetic acclimation to canopy density. *Journal of Experimental Botany*, 60: 1179-1190.

- Brenner, W.G. & Schmülling, T. 2015. Summarizing and exploring data of a decade of cytokinin-related transcriptomics. *Frontiers in Plant Science*, 6: 29.
- Cambridge, A.P. & Morris, D.A. 1996. Transfer of exogenous auxin from the phloem to the polar auxin transport pathway in pea (*Pisum sativum* L.). *Planta*, 199: 583-588.
- Cannavo, P.; Hafdhi, H. & Michel, J.C. 2011. Impact of root growth on the physical properties of peat substrate under a constant water regimen. *HortScience*, 46:1394-1399.
- Cannavo, P.; Ali, H.B.; Chantoiseau, E.; Migeon, C.; Charpentier, S. & Bournet, P.E. 2016. Stomatal resistance of New Guinea Impatiens pot plants. Part 2: Model extension for water restriction and application to irrigation scheduling. *Biosystems Engineering*, 149: 82-93.
- Caron, J.; Morel, P.; Rivière, L.M. & Guillemain, G. 2010. Identifying appropriate methodology to diagnose aeration limitations with large peat and bark particles in growing media. *Canadian journal of Soil Science*, 90: 481-494.
- Chapman, E.J. & Estelle, M. 2009. Cytokinin and auxin intersection in root meristems. *Genome Biology*, 10: 210-214.
- Chen, J.; McConnel, D.B.; Robinson, C.A.; Caldwell, R.D. & Huang, Y. 2003. Rooting foliage plant cuttings in compost-formulated substrates. *Horttechnology*, 13: 110-114.
- Chen, B.J.; During, H.J.; Vermeulen, P.J.; Kroon, H.; Poorter, H. & Anten, N.P. 2015. Corrections for rooting volume and plant size reveal negative effects of neighbour presence on root allocation in pea. *Functional Ecology*, 29: 1383-1391.
- Coro, M.; Araki, A.; Rattin, J.; Miravé, P. & Di Benedetto, A. 2014. Lettuce and celery responses to both BAP and PBZ related to the plug cell volume. *American Journal of Experimental Agriculture*, 4: 1103-1119
- Cramer, G.R.; Urano, K.; Delrot, S.; Pezzetti, M. & Shinozaki, K. 2011. Effects of abiotic stress on plants: A systems biology perspective. *BMC Plant Biology*, 11: 163-176.
- Currey, C.J. & Lopez, R.G. 2012. Biomass accumulation and allocation and leaf morphology of *Impatiens hawkeri* 'Magnum Salmon' cuttings is affected by photosynthetic daily light integral in propagation. *Acta Horticulturae*, 956: 349-355.
- Currey, C.J. & Lopez, R.G. 2013. Cuttings of Impatiens, Pelargonium, and Petunia propagated under light-emitting diodes and high-pressure sodium lamps have comparable growth, morphology, gas exchange, and post-transplant performance. *HortScience*, 48: 428-434.
- Currey, C.J.; Hutchinson, V.A. & Lopez, R.G. 2012. Growth, morphology, and quality of rooted cuttings of several herbaceous annual bedding plants are influenced by photosynthetic daily light integral during root development. *HortScience*, 47:25-30.
- Currey, C.J.; Lopez, R.G.; Rapaka, V.K.; Faust, J.E. & Runkle, E.S. 2013. Exogenous applications of benzyladenine and gibberellic acid inhibit lower-leaf senescence of geraniums during propagation. *HortScience*, 48: 1352-1357.
- Davis, T.D. 1988. Photosynthesis during adventitious rooting. En: T.D. Davis; B.E. Haissig & N. Sankhla eds., *Adventitious Root Formation in Cuttings*. Dioscorides Press, Portland, OR. 79-87.

- Degenhardt, B. & Grimmer, H. 2000. Cell wall adaptations to multiple environmental stresses in maize roots. *Journal of Experimental Botany*, 51: 595-603.
- De Klerk, G.J.; Van der Krieken, W. & De Jong, J.C. 1999. Review. The formation of adventitious roots: new concepts, new possibilities. *In Vitro Cell Development Biology Plant*, 35: 189-199.
- Della Gaspera, P.; Teruel, J.; Giardina, E. & Di Benedetto, A. 2016. Physiological and technological consequences of benzyl adenine (BAP) application on Butternut squash (*Cucurbita moschata* Duchesne ex Poir.) productivity. *American Journal of Experimental Agriculture*, 13: 1-11.
- Dello Iorio, R.; Nakamura, K.; Moubayidin, L.; Perilli, S.; Taniguchi, M.; Morita, M.T.; Aoyama, T.; Costantino, P. & Sabatini, S. 2008. A genetic framework for the control of cell division and differentiation in the root meristem. *Science*, 322: 1380-1384.
- De Lojo, J. & Di Benedetto, A. 2014. Biomass accumulation and leaf shape can be modulated by an exogenous spray of 6-benzylaminopurine in the ornamental foliage plant *Monstera deliciosa* (Liebm.). *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 89: 136-140.
- Demura, T. & Ye, Z.H.. 2010. Regulation of plant biomass production. *Current Opinion in Plant Biology*, 13: 298-303.
- De Smet, I.; Tetsumura, T.; De Rybel, B.; Frey, N.F.; Laplaze, L.; Casimiro, I.; Swarup, R.; Naudts, M.; Vanneste, S.; Audenaert, D.; Inze, D.; Bennett, M.J. & Beeckman, T. 2007. Auxin-dependent regulation of lateral root positioning in the basal meristem of *Arabidopsis*. *Development*, 134: 681-690.
- De Smet, I. 2012. Lateral root initiation: One-step at a time. *New Phytologist*, 193: 867-873.
- Di Benedetto, A. 2007. Alternative substrates for potted ornamental plants based on Argentinean peat and Argentinean river waste: a review. *Floriculture and Plant Ornamental Biotechnology*, 1: 90-101.
- Di Benedetto, A. 2011. Root restriction and post-transplant effects for bedding pot plants. En: J.C. Aquino ed., *Ornamental Plants: Types, Cultivation and Nutrition*. Nova Science Publishers, Inc. NY, USA. 47-79.
- Di Benedetto, A. & Klasman, R. 2004. The effect of plug cell volume on the post-transplant growth for *Impatiens walleriana* pot plant. *European Journal of Horticultural Science*, 69: 82-86.
- Di Benedetto, A. & Klasman, R. 2007. River waste as a potentially amendment for low quality *Sphagnum* peat. *European Journal of Horticultural Science*, 72: 260-261.
- Di Benedetto, A. & Pagani, A. 2012. Difficulties and possibilities of alternative substrates for ornamental bedding plants: An ecophysiological approach. En: Peat: Formation, Uses and Biological Effects. C. Draguhn & N. Ciarimboli eds., Nova Science Publishers, Inc. NY, USA. Capítulo: 1: 1-34.
- Di Benedetto, A. & Pagani, A. 2013. Dry weight accumulation in the *Impatiens walleriana* pot plant in responses to different pre-transplant plug cell volume. *European Journal of Horticultural Science*, 78: 76-85.
- Di Benedetto, A.; Boschi, C. & Klasman, R. 2004. Use of river waste in growing media for growing ornamental herbaceous perennials. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 79: 119-124.

- Di Benedetto, A.; Molinari, J.; Boschi, C.; Benedicto, D.; Cerrotta, M. & Cerrotta, G. 2006. Estimating crop productivity for three ornamental foliage plants. *International Journal of Agricultural Research*, 1: 522-533.
- Di Benedetto, A.; J. Molinari & J. Rattin. 2006. The effect of transplant in sweet maize (*Zea mays* L.). II. Container root restriction. *International Journal of Agricultural Research*, 1: 555-563.
- Di Benedetto, A.; Tognetti, J. & Galmarini, C. 2010. Biomass production in ornamental foliage plants: Crop productivity and mechanisms associated to exogenous cytokinin supply. *The Americas Journal of Plant Science & Biotechnology*, 4: 1-22.
- Di Benedetto, A., Galmarini, C. & Tognetti, J. 2013. Changes in leaf size and in the rate of leaf production contribute to cytokinin-mediated growth promotion in *Epipremnum aureum* L. cuttings. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 88: 179-186.
- Di Benedetto, A., C. Galmarini, C. & Tognetti, J. 2015a. Exogenous cytokinin promotes *Epipremnum aureum* L. growth through enhanced dry weight assimilation rather than through changes in partitioning. *American Journal of Experimental Agriculture*, 5: 419-434.
- Di Benedetto, A.; Galmarini, C. & Tognetti, J. 2015b. Effects of combined or single exogenous auxin and/or cytokinin applications on growth and leaf area development in *Epipremnum aureum*. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 90: 643-654.
- Di Benedetto, A. & Tognetti, J. 2016. Técnicas de análisis de crecimiento de plantas: su aplicación a cultivos intensivos. *RIA*, 42: 258-282.
- Di Matteo, J.; Rattin, J. & Di Benedetto, A. 2015. Increase of spinach growth through the use of larger plug cell volume and an exogenous BAP spray. *American Journal of Experimental Agriculture*, 6: 372-383.
- Ding, Z. & Friml, J. 2010. Auxin regulates distal stem cell differentiation in Arabidopsis roots. *Proceedings National Academy of Science (USA)*, 107: 12046-12051.
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., González, L., Tablada, M. & Robledo, C. W. 2012. InfoStat. version 2012,[Windows], Córdoba, Argentina: Grupo InfoStat, Available: <<http://www.infostat.com.ar/>>.
- Dodd, I.C. 2005. Root-to shoot signalling: Assessing the roles of 'up' in the up and down world of long-distance signalling *in planta*. *Plant and Soil*, 274: 251-270.
- Dodueva, I.E., Gancheva, M.S.; Osipova, M.A.; Tvorogova, V.E. & Lutova, L.A. 2014. Lateral meristems of higher plants: Phytohormonal and genetic control. *Russian Journal of Plant Physiology*, 61: 571-589.
- Donnelly, C.S. & Fisher, P.R. 2002. High-pressure sodium lighting affects greenhouse production of vegetative cuttings for specialty annuals. *HortScience*, 37: 623-626.
- Drisch, R.C. & Stahl, Y. 2015. Function and regulation of transcription factors involved in root apical meristem and stem cell maintenance. *Frontiers in plant science*, 6.
- Drüge, U. 2000. Influence of pre-harvest nitrogen supply on post-harvest behaviour of ornamentals: importance of carbohydrate status, photosynthesis and plant hormones. *Gartenbauwissenschaft*, 65: 53-64.

- Duan, H.; Li, Y.; Pei, Y.; Deng, W.; Luo, M., Xiao, Y. & Zhao, D. 2006. Auxin, cytokinin and abscisic acid: Biosynthetic and catabolic genes and their potential applications in ornamental crops. *Journal of Crop Improvement*, 18: 347-364
- Dubrovsky, J.G.; Sauer, M.; Napsucially-Mendivil, S.; Ivanchenko, M.G.; Friml, J.; Shishkova, S.; Celenza, J. & Benkova, E. 2008. Auxin acts as a local morphogenetic trigger to specify lateral root founder cells. *Proceedings National Academy of Science (USA)*, 105: 8790-8794.
- Dubrovsky, J.G.; Napsucially-Mendivil, S.; Duclercq, J.; Cheng, Y.; Shishkova, S., Ivanchenko, M.G.; Friml, J.; Murphy, A.S. & Benkova, E. 2011. Auxin minimum defines a developmental window for lateral root initiation. *New Phytologist*, 191: 970-983.
- Durbak, A.; Yao, H. & Mc Steen, P. 2012. Hormone signaling in plant development. *Current Opinion in Plant Biology*, 15: 92-96.
- Eriksen, E.N. 1974. Root formation in pea cuttings III. The influence of cytokinin content at different developmental stages. *Physiologia Plantarum*, 30: 163-167
- Erwin, J. 1995. New Guinea Impatiens. En: Banner, W. & M. Klopmeier eds., *Light and Temperature*. Ball Publishing, Batavia, IL, pp. 41-54.
- Erwin, J.; Ascerno, M.; Pflieger, F. & Heins, R. 1992. New Guinea impatiens production. *Minnesota Communications of Flower Growers Association Bulletin*, 41:1-15.
- Faust, J.E. & Heins, R.D. 1993. Modeling leaf development of the African violet (*Saintpaulia ionantha* Wendl.). *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 118:747-751.
- Faust, J.E. & Heins, R.D. 1998. Modeling shoot tip temperature in the greenhouse environment. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 123: 208-214.
- Faust, J. 2004. Research highlight: The effect of hanging baskets on the greenhouse light environment, En: Fisher, P.; E. Runkle eds., *Lighting up profits: Understanding greenhouse lighting*. Meister Media Worldwide, Willoughby, OH. USA. 36.
- Featonby-Smith, B.C. & Van Staden, J. 1981. Adventitious rooting in hypocotyls of sunflower (*Helianthus annuus*) seedlings II. Action of gibberellins, auxins and ethylene. *Physiologia Plantarum*, 53: 589-597.
- Feller, C.; Favre, P.; Janka, A.; Zeeman, S.C.; Gabriel, J.P. & Reinhardt, D. 2015. Mathematical modeling of the dynamics of shoot-root interactions and resource partitioning in plant growth. *PLoS One*, 10: e0127905.
- Fett-Neto, A.G.; Fett, J.P.; Veira Goulart, L.W.; Pasquali, G.; Termignoni, R.R. & Ferreira, A.G. 2001. Distinct effects of auxin and light on adventitious root development in *Eucalyptus saligna* and *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiology*, 21: 457-464.
- Fonteno, W.C. (1996). *Growing Media Types and Physical/Chemical Properties*. En: *Water, Media and Nutrition for Greenhouse Crops. A Grower's Guide*. (Reed, D.W. Ed.), Ball Publishing, Batavia, Illinois, U.S.A.
- Ford, Y.Y.; Bonham, E.C.; Cameron, R.W.F.; Blake, P.S.; Judd, H.L. & Harrison-Murray, R.S. 2002. Adventitious rooting: examining the role of auxin in an easy-and a difficult-to-root plant. *Plant Growth Regulation*, 36: 149-159.
- Franco, J.A.; Bañón, S.; Vicente, M.J.; Miralles, J. & Martínez-Sánchez, J.J. 2011. Review Article: Root development in horticultural plants grown under abiotic stress conditions—a review. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 86: 543-556.

- Francis, D. & Halford, N.G. 2006. Nutrient sensing in plant meristems. *Plant Molecular Biology*, 60: 981-993.
- Frébort, I.; Kowalska, M.; Hluska, T.; Frébortová, J. & Galuszka, P. 2011. Evolution of cytokinin biosynthesis and degradation. *Journal of Experimental Botany*, 62: 2431-2452.
- Frohne, T.M. & Klock-Moore, K.A. 1998. Influence of a Controlled-release Fertilizer on Flowering of New Guinea Impatiens 'Anaea'. In *Proceedings Florida State Horticultural Society*, 111: 10-11.
- Fujinuma, P. & Di Benedetto, A. 2009. Mecanismos de control hormonal en la producción de *Impatiens* 'Nueva Guinea'. *Acta Resumen XXXII Congreso Argentino De Horticultura (ASAHO) (Salta)*. pp 159.
- Fukaki, H. & Tasaka, M. 2009. Hormone interactions during lateral root formation. *Plant Molecular Biology*, 69: 437-449.
- Gana, A.S. 2010. The role of synthetic growth hormones in crop multiplication and improvement. *African Journal of Biotechnology*, 10: 10330-10334.
- Gandolfo, E.; De Lojo, J.; Gómez, D.; Pagani, A.; Molinari, J. & Di Benedetto, A. 2014. Anatomical changes involved in the response of *Impatiens wallerana* to different pre-transplant plug cell volumes and BAP sprays. *European Journal of Horticultural Science*, 79: 226-232.
- Gandolfo, E.; Hakim, G.; Geraci, J.; Feuring, V.; Giardina, E. & Di Benedetto, A. 2016. Responses of pansy (*Viola wittrockiana* Gams.) to the quality of the growing media. *American Journal of Experimental Agriculture*, 12: 1-10.
- Ghanem M.E.; Albacete, A.; Smigocki, A.C.; Frébort, I.; Pospilova, H.; Martinez-Andujar, C.; Acosta, M.; Sanchez-Bravo, J.; Lutts, S.; Dodd, I.C. & Perez-Alfocea, F. 2011. Root synthesized cytokinins improve shoot growth and fruit yield in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *Journal of Experimental Botany*, 62:125-140.
- Garay - Arroyo, A.; De La Paz Sánchez, M.; García - Ponce, B.; Azpeitia, E. & Álvarez - Buylla, E.R. 2012. Hormone symphony during root growth and development. *Developmental dynamics*, 241: 1867-1885.
- Garrido, G.; Guerrero, J.R.; Cano, E.A.; Acosta, M. & Sánchez-Bravo, J. 2002. Origin and basipetal transport of the IAA responsible for rooting of carnation cuttings. *Physiologia Plantarum*, 114: 303-312.
- Garrido, G.; Arnao, M.B.; Acosta, M. & Sánchez-Bravo, J. 2003. Polar transport of indole-3-acetic acid in relation to rooting in carnation cuttings: influence of cold storage duration and cultivar. *Biologia Plantarum*, 47: 481-485.
- Geiss, G.; Gutierrez, L. & Bellini, C. 2009. Adventitious root formation: new insights and perspectives. En: Beeckman, T. ed., *Annual Plant Reviews, Root Development*. Wiley-Blackwell, Oxford, UK, 37:127-156.
- Ghosh, D.; Li, Z.; Tan, X.F.; Lim, T.K.; Mao, Y. & Lin, Q. 2013. ITRAQ based quantitative proteomics approach validated the role of calcic linbinding protein (CacyBP) in promoting colorectal cancer metastasis. *Molecular Cell Proteomics*, 12: 1865-1880.
- Ghosh, D. & Xu, J. 2014. Abiotic stress responses in plant roots: a proteomics perspective. *Root Systems Biology*, 5: 73-86.

Gonzalez, N., De Bodt, S.; Sulpice, R.; Jikumaru, Y.; Chae, E.; Dhondt, S.; Van Daele, T.; De Milde, L.; Weigel, D.; Kamiya, Y.; Stitt, M.; Beechster, G.T.S. & Inze, D. 2010. Increased leaf size: Different means to an end. *Plant Physiology*, 153: 1261-1279.

Gordon, S.P.; Chickarmane, V.S.; Ohno, C. & Meyerowitz, E.M. 2009. Multiple feedback loops through cytokinin signaling control stem cell number within the Arabidopsis shoot meristem. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 106:16529-16534.

Grafer, D.F. & Healy, W. 1991. High pressure sodium irradiation and infrared radiation accelerate *Petunia* seedling growth. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 116: 435-438.

Grey-Wilson, C. 1980. *Impatiens* in Papuasia: Studies in Balsaminaceae: I. *Kew Bulletin*, 661-688.

Guerrero, J.R.; Garrido, G.; Acosta, M. & Sánchez-Bravo, J. 1999. Influence of 2,3,5-triodobenzoic acid and 1-N-naphthylphthalamic acid on indoleacetic acid transport in carnation cuttings: relationship with rooting. *Journal of Plant Growth Regulation*, 18: 183-190.

Guo, X.; Fu, X.; Zang, D. & Ma, Y. 2009. Effect of auxin treatments, cuttings' collection date, and initial characteristics on *Paeonia* 'Yang Fei Chu Yu' cutting propagation. *Scientia Horticulturae*, 119: 177-181.

Ha, S.; Vankova, R.; Yamaguchi-Shinozaki, K.; Shinozaki, K. & Tran, L.S.P. 2012. Cytokinins: metabolism and function in plant adaptation to environmental stresses. *Trends in Plant Science*, 17:172-179.

Hake, S.; Smith, H.M.; Holtan, H.; Magnani, E.; Mele, G. & Ramirez, J. 2004. The role of KNOX genes in plant development. *Annual Review of Cell Development Biology*, 20:125-15.

Haley, T.B. & Reed, D.W. 2004. Optimum potassium concentrations in recirculating subirrigation for selected greenhouse crops. *HortScience*, 39: 1441-1444.

Han, H.; Zhang, S. & Sun, X. 2009. Review on the molecular mechanism of plants rooting modulated by auxin. *African Journal of Biotechnology*, 8: 348-353.

Hao, Y. & Cui, H. 2012. SHORT-ROOT regulates vascular patterning, but not apical meristematic activity in the Arabidopsis root through cytokinin homeostasis. *Plant Signaling and Behavior*, 7: 314-317.

Hartig, K. & Beck, E. 2006. Crosstalk between auxin, cytokinins, and sugars in the plant cell cycle. *Plant Biology*, 8: 389-396.

Hartmann, H.T. & Kester, D.E. 1983. *Plant Propagation: Principles and Practices* (4th Ed.), New Jersey: Prentice-Hall, USA. 298-343.

Haver, D.L. & Schuch, U.K. 1996. Production and postproduction performance of two New Guinea *impatiens* cultivars grown with controlled-release fertilizer and no leaching. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 121: 820-825.

Hay, A. & Tsiantis, M. 2010. KNOX genes: Versatile regulators of plant development and diversity. *Development*, 137: 3153-3165.

Hayat, Q.; Hayat, S.; Ali, B. & Ahmad, A. 2009. Auxin analogues and nitrogen metabolism, photosynthesis, and yield of chickpea. *Journal of Plant Nutrition*, 32: 1469-1485.

Hepworth, J. & Lenhard, M. 2014. Regulation of plant lateral-organ growth by modulating cell number and size. *Current Opinion in Plant Biology*, 17: 36-42.

- Hess, L. & De Kroon, H. 2007. Effects of rooting volume and nutrient availability as an alternative explanation for root self/non self-discrimination. *Journal of Ecology*, 95: 241-251.
- Heyl, A. & Schmülling, T. 2003. Cytokinin signal perception and transduction. *Current Opinion in Plant Biology*, 6: 480-488.
- Hirose, N.; Takei, K.; Kuroha, T.; Kamada-Nobusada, T.; Hayashi, H. & Sakakibara, H. 2008. Regulation of cytokinin biosynthesis, compartmentalization and translocation. *Journal of Experimental Botany*, 59: 75-83.
- Holt, A. L.; Van Haperen, J.M.; Groot, E.P. & Laux, T. 2014. Signaling in shoot and flower meristems of *Arabidopsis thaliana*. *Current Opinion in Plant Biology*, 17: 96-102.
- Holst, K.; Schmülling, T. & Werner, T. 2011. Enhanced cytokinin degradation in leaf primordia of transgenic *Arabidopsis* plants reduces leaf size and shoot organ primordia formation. *Journal of Plant Physiology*, 168: 1328-1334.
- Horgan, J.M. & Wareing, P.F. 1980. Cytokinins and the growth responses of seedlings of *Betula pendula* Roth. and *Acer pseudoplatanus* L. to nitrogen and phosphorus deficiency. *Journal of Experimental Botany*, 31: 525-532.
- Howell, S.H., Lall, S. & Che, P. 2003.: Cytokinins and shoot development. *Trends in plant science*, 8: 453-459.
- Hutchinson, V.A.; Currey, C.J. & Lopez, R.G. 2012. Photosynthetic daily light integral during root development influences subsequent growth and development of several herbaceous annual bedding plants. *HortScience*, 47: 856-860.
- Hwang, I. & Sakakibara, H. 2006. Cytokinin biosynthesis and perception. *Physiologia Plantarum*, 126: 528-538.
- Hwang, I.; Sheen, J. & Müller, B. 2012. Cytokinin signaling networks. *Annual Review of Plant Biology*, 63: 353-80.
- James, J.J. & Drenovsky, R.E. 2007. A basis for relative growth rate differences between native and invasive forb seedlings. *Rangeland Ecology Management*, 60: 395-400.
- Janssens, S.B.; Knox, E.B.; Huysmans, S.; Smets, E.F. & Merckx, V.S. 2009. Rapid radiation of *Impatiens* (Balsaminaceae) during Pliocene and Pleistocene: result of a global climate change. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52: 806-824.
- Johnson, K. & Lenhard, M. 2011. Genetic control of plant organ growth. *New Phytologist*, 191:319-333.
- Jones, B. & Ljung, K. 2011. Auxin and cytokinin regulate each other's levels via a metabolic feedback loop. *Plant Signaling & Behavior*, 6: 901-904.
- Jones, K. & Smith, J.B. 1966. The cytogeography of *Impatiens* L. *Kew Bulletin*, 20: 63-72.
- Jones, B.; Andersson Gunnera, S.; Petersson, S.V.; Tarkowski, P.; Graham, N.; May, S.; Dolezal, K.; Sandberg, G. & Ljung, K. 2010. Cytokinin regulation of auxin synthesis in *Arabidopsis* involves a homeostatic feedback loop regulated via auxin and cytokinin signal transduction. *The Plant Cell*, 22: 2956-2969.
- Judd, L.K. & Cox, D.A. 1992. Growth of New Guinea *impatiens* inhibited by high growth-medium electrical conductivity. *HortScience*, 27: 1193-1194.

Jung, J.K.H. & Mc Couch, S. 2013. Getting to the roots of it: Genetic and hormonal control of root architecture. *Frontiers in Plant Science*, 4: 1-32.

Kakani, A. & Peng, Z. 2011. ARR5 and ARR6 mediate tissue specific cross-talk between auxin and cytokinin in *Arabidopsis*. *American Journal of Plant Sciences*, 2: 549–553.

Kaczperski, M. & Carlson, W.H. 1989. Producing New Guinea *Impatiens*. A commercial grower's guide. Michigan State University Cooperative Extension Service Bulletin E-2179 :1-4.

Kazan, K. 2013. Auxin and the integration of environmental signals into plant root development. *Annals of Botany*, 112: 1655-1665.

Keller, C.P. 2007. Leaf expansion in *Phaseolus*: transient auxin induced growth increase. *Physiologia Plantarum*, 130: 580-589.

Kent, M.W. & Reed, D.W. 1996. Nitrogen nutrition of New Guinea *impatiens* 'Barbados' and *Spathiphyllum* 'Petite' in a subirrigation system. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 121: 816-819.

Kerk, N.M.; Jiang, K. & Feldman, L.J. 2000. Auxin metabolism in the root apical meristem. *Plant Physiology*, 122: 925-932.

Kieber, J.J. & Schaller, G. E. 2014. Cytokinins. *The Arabidopsis Book*, 12: e0168.

Kleczkowski, K. & Schell, J. 1995. Phytohormone conjugates: Nature and function. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 14: 283–298.

Klee, H.J.; Horsch, R.B.; Hinchee, M.A.; Hein, M.B. & Hoffman, N.L. 1987. The effects of overproduction of two *Agrobacterium tumefaciens* T-DNA auxin biosynthetic gene products in transgenic *Petunia* plants. *Genes and Development*, 1: 86-96.

Klopotek, Y.; Haensch, K.T.; Hause, B.; Hajirezaei, M.R. & Druege, U. 2010. Dark exposure of petunia cuttings strongly improves adventitious root formation and enhances carbohydrate availability during rooting in the light. *Journal of Plant Physiology*, 167: 547-554.

Korczynski, P.C.; Logan, J. & Faust, J.E. 2002. Mapping monthly distribution of daily light integrals across the contiguous United States. *HortTechnology*, 12: 12-16.

Kudo, T.; Kiba, T. & Sakakibara, H. 2010. Metabolism and long-distance translocation of cytokinins. *Journal of Integrative Plant Biology*, 52: 53-60.

Kuroha, T. & Satoh, S. 2007. Involvement of cytokinins in adventitious and lateral root formation. *Plant Root*, 1: 27-33.

Kyozuka, J. 2007. Control of shoot and root meristem function by cytokinin. *Current Opinion in Plant Biology*, 10: 442-446.

Lambers, H.; Chapin, F.F. & Pons, T.J. 2008. *Plant Physiological Ecology*, 4th ed. Springer, New York, NY.

Laskowski, M. 2013. Lateral root initiation is a probabilistic event whose frequency is set by fluctuating levels of auxin response. *Journal of Experimental Botany*, 64: 2609-2617.

Lavenus, J.; Goh, T.; Roberts, I.; Guyomarc'h, S.; Lucas, M.; De Smet, I.; Fukaki, H.; Beeckman, T.; Bennett, M. & Laplaze, L. 2013. Lateral root development in *Arabidopsis*: fifty shades of auxin. *Trends in Plant Science*, 18: 450-458.

- Lee, B.H.; Johnston, R.; Yang, Y.; Gallavotti, A.; Kojima, M.; Travencolo, B.A.N.; Costa, L.F.; Sakakibara, H. & Jackson, D. 2009. Studies of aberrant phyllotaxy1 mutants of maize indicate complex interactions between auxin and cytokinin signaling in the shoot apical meristem. *Plant Physiology*, 150: 205-216.
- Legué, V.; Rigal, A. & Bhalerao, R.P. 2014. Adventitious root formation in tree species: involvement of transcription factors. *Physiologia plantarum*, 151: 192-198.
- Lens, F.; Eeckhout, S.; Zwartjes, R.; Smets, E. & Janssens, S.B. 2012. The multiple fuzzy origins of woodiness within Balsaminaceae using an integrated approach. Where do we draw the line? *Annals of Botany*, 109: 783-799.
- Leyser, O. 2003. Regulation of shoot branching by auxin. *Trends in Plant Science*, 8: 541-545.
- Li, L.C.; Kang, D.M.; Chen, Z.L. & Qu, L.J. 2007. Hormonal regulation of leaf morphogenesis in *Arabidopsis*. *Journal of Integrative Plant Biology*, 49: 75-80.
- Loach, K. 1988. Controlling environmental conditions to improve adventitious rooting. En: T.D. Davis; B.E. Haissig & N. Sankhla eds., *Adventitious Root Formation in Cuttings*. Dioscorides Press, Portland, OR. USA, 248-273.
- Lopez, R.G. & Runkle, E.S. 2008a. Photosynthetic daily light integral during propagation influences rooting and growth of cuttings and subsequent development of New Guinea impatiens and petunia. *HortScience*, 43: 2052-2059.
- Lukaszewska, E.; Virden, R. & Sliwinska, E. 2012. Hormonal control of endoreduplication in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) seedlings growing in vitro. *Plant Biology*, 14: 216-222.
- Mack, C. 1989. Spring showcase. *California Grower* 13:20-22.
- Magyar-Tabori, K.; Dobranski, J.; Teixeira Da Silva, J.A.; Bulley, S.M. & Hudak, I. 2010. The role of cytokinins in shoot organogenesis in apple. *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, 101: 251-267.
- Mankin, K.R. & Fynn, R.P. 1996. Nutrient uptake response of New Guinea impatiens to light, temperature, and nutrient solution concentration. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 121: 826-830.
- Mankin, K.R.; R.P. Fynn & T.H. Short. 1998. Water uptake and transpiration characterization of New Guinea impatiens. *Transactions of the ASAE*, 41: 219-226.
- Marron, N.; Villar, M.; Dreyer, E.; Delay, D.; Boudouresque, E.; Petit, J.M.; Delmotte, F.M.; Guehl, J.M. & Brignolas, F. 2005. Diversity of leaf traits related to productivity in 31 *Populus deltoides* × *Populus nigra* clones. *Tree Physiology*, 25, 425-435.
- Martin, T. 1984. New Guinea *Impatiens*. *Horticulture*, 63: 32-36.
- Mathers, H.M.; Lowe, S.B.; Scagel, C.; Struve, D.K. & Case, L.T. 2007. Abiotic factors influencing root growth of woody nursery plants in containers. *HortTechnology*, 17: 151-162.
- Mobli, M. & Baninasab, B. 2009. Effect of indole-butyric acid on root regeneration and seedling survival after transplanting of three *Pistacia* species. *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research*, 17, 5-13.
- Moon, J. & Hake, S. 2011. How a leaf gets its shape. *Current Opinion in Plant Biology*, 14: 24-30.

- Morille, B.; Migeon, C. & Bournet, P.E. 2013. Is the Penman–Monteith model adapted to predict crop transpiration under greenhouse conditions? Application to a New Guinea Impatiens crop. *Scientia Horticulturae*, 152: 80-91.
- Müller, B. & Sheen, J. 2008.: Cytokinin and auxin interplay in root stem-cell specification during early embryogenesis. *Nature*, 19: 1094-1097.
- Muraro, D.; Byrne, H.; King, J. & Bennett, M. 2013. The rol of auxin and cytokinin signalling in specifying the root architecture of *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Theoretical Biology*, 317: 71-86.
- Naija, S.; Elloumi, N.; Jbir, N.; Ammar, S. & Kevers, C. 2008. Anatomical and biochemical changes during adventitious rooting of apple rootstocks MM 106 cultured in vitro. *Current Review in Biology*, 331: 518-525.
- Negishi, N.; Nakahama, K.; Urata, N.; Kojima, M.; Sakakibara, H. & Kawaoka, A. 2014. Hormone level analysis on adventitious root formation in *Eucalyptus globulus*. *New forests*, 45: 577-587.
- Niinemets, U, Wright, I.J. & Evans, J.R. 2009. Leaf mesophyll diffusion conductance in 35 Australian sclerophylls covering a broad range of foliage structural and physiological variation. *Journal of Experimental Botany*, 60, 2433-2449.
- Niu, G.; Heins, R.D.; Cameron, A.C. & Carlson, W.H. 2001. Day and night temperatures, daily light integral, and CO₂ enrichment affect growth and flower development of *Campanula carpatica* 'Blue Clips'. *Scientia Horticulturae*, 87: 93-105.
- O'Brien, J.A. & E. Benková, E. 2013. Cytokinin crosstalking during biotic and abiotic stress responses. *Frontier in Plant Science*, 4: 10-3389.
- Oguchi, R.; Hikosaka, K. & Hirose, T. 2003. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? *Plant, Cell and Environment*, 26: 505-512.
- O'Hare, T.J. & Turnbull, C.G.N. 2004. Root growth, cytokinin and shoot dormancy in lychee (*Litchi chinensis* Sonn.). *Scientia Horticulturae*, 102: 257-266.
- Oh, W., Runkle, E. S., & Warner, R. M. (2010). Timing and duration of supplemental lighting during the seedling stage influence quality and flowering in petunia and pansy. *HortScience*, 45(9), 1332-1337.
- Ookawa, T.; Naruoka, Y.; Sayama, A. & Hirasawa, T. 2004. Cytokinin effects on ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and nitrogen partitioning in rice during ripening. *Crop Science*, 44: 2107-2115.
- Pacholczak, A.; Szydło, W. & Grzesiak, A. 2009. Effect of naphthalene-1-acetic acid on growth of the container-produced ornamental shrubs and development of their root system. *Horticulture and Landscape Architecture*, 30: 109-113.
- Pacifici, E.; Polverari, L. & Sabatini, S. 2015. Plant hormone cross-talk: the pivot of root growth. *Journal of Experimental Botany*, 66: 1113-1121.
- Pacurar, D.I.; Perrone, I. & Bellini, C. 2014. Auxin is a central player in the hormone cross-talks that control adventitious rooting. *Physiologia Plantarum*, 151: 83-96.
- Pagani, A.; Molinari, J.; Lavado, R.S. & Di Benedetto, A. 2015. Behavior of *Impatiens wallerana* Hook. f in alternative pot substrates: mechanisms involved and research perspectives. *Journal of Plant Nutrition*, 38: 2185-2203.

- Pagani, A.; Molinari, J. & Di Benedetto, A. 2013. BAP spray and plastic container responses on *Asparagus officinalis* L. crown growth. *Journal of Life Science*, 7: 827-835.
- Perilli, S.; Moubayidin, L. & Sabatini, S. 2010. The molecular basis of cytokinin function. *Current Opinion in Plant Biology*, 13: 21-26.
- Polanska L.; Vicankova, A.; Novakova, M.; Malbeck, J.; Dobrev, P.I.; Brzobohaty, B.; Vankova, R. & Machackova, I. 2007. Altered cytokinin metabolism affects cytokinin, auxin and abscisic acid contents in leaves and chloroplasts and chloroplast ultrastructure in transgenic tobacco. *Journal of Experimental Botany*, 58: 637-649.
- Poorter, H. & Remkes, C. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*, 83: 553-559.
- Poorter, H. & Van der Werf, A. 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. En: *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*. Leiden, the Netherlands: Backhuys Publishers, 309-336.
- Pop, T.I.; Pamfil, D. & Bellini, C. 2011. Auxin control in the formation of adventitious roots. *Notes in Botany and Horticulture Agrobo*, 39: 309-316.
- Pramuk, L.A. & Runkle, E.S. 2005. Modeling growth and development of *Celosia* and *Impatiens* in response to temperature and photosynthetic daily light integral. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 130: 813-818.
- Puig J.; Pauluzzi, G.; Guiderdoni, E. & Gantet, P. 2012. Regulation of shoot and root development through mutual signaling. *Molecular Plant*, 5: 974-983.
- Rahman, A.; Bannigan, A.; Sulaman, W.; Pechter, P.; Blancaflor, E.B. & Baskin, T.I. 2007. Auxin, actin and growth of the *Arabidopsis thaliana* primary root. *The Plant Journal*, 50: 514-528.
- Ramireddy, E.; Chang, L. & Schmölling, T. 2014. Cytokinin as a mediator for regulating root system architecture in response to environmental cues. *Plant signaling & behavior*, 9: 5021-5032.
- Rashotte, A.M.; Chae, H.S.; Maxwell, B.B. & Kieber, J.J. 2005. The interaction of cytokinin with other signals. *Physiologia Plantarum*, 123: 184-194.
- Richards, D.L. & Reed, D.W. 2004. New Guinea *Impatiens* growth response and nutrient release from controlled-release fertilizer in a recirculating subirrigation and top-watering system. *HortScience*, 39: 280-286.
- Roberts, E.H. & Summerfield, R.J. 1987. Measurement and prediction of flowering in annual crops, En: Atherton, J.G. ed., *Manipulation of flowering*. Butterworths, Kent, U.K, 17-50.
- Roitsch, T. & González, M.C. 2004. Function and regulation of plant invertases: sweet sensations. *Trends Plant Science*, 9: 606-613.
- Ron'zhina, E.S. 2003a. Cytokinin-regulated mesophyll cell division and expansion during development of *Cucurbita pepo* leaves. *Russian Journal of Plant Physiology*, 50: 646-655.
- Ron'zhina, E.S. 2003b. Effect of 6-benzylaminopurine on the structure of the photosynthetic apparatus of faba bean (*Vicia faba* L.). *Applied Biochemistry and Microbiology*, 39: 411-417.

Ron'zhina, E.S. 2004. Structural and functional arrangements of mesophyll as a probable basis for the cytokinin-dependent assimilate translocation in detached leaves. *Russian Journal of Plant Physiology*, 51: 333-341.

Ruffel, S.; Krouk, G.; Ristova, D.; Shasha, D.; Birnbaum, K.D. & Coruzzi, G.M. 2011. Nitrogen economics of root foraging: Transitive closure of the nitrate-cytokinin relay and distinct systemic signaling for N supply vs. demand. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 108: 18524-18529.

Ruzicka, K.; Simaskova, M.; Duclercq, J.; Petrasek, J.; Zazimalova, E.; Simon, S.; Friml, J.; Van Montagua, M.C.E. & Benkova, E. 2009. Cytokinin regulates root meristem activity via modulation of the polar auxin transport. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 106: 4284-4289.

Saini, S.; Sharma, I.; Kaur, N. & Pati, P.K. 2013. Auxin: a master regulator in plant root development. *Plant Cell Reports*, 32: 741-757.

Sakakibara, H.; Suzuki, M.; Takei, K.; Deji, A.; Taniguchi, M. & Sugiyama, T. 1998. A response-regulator homologue possibly involved in nitrogen signal transduction mediated by cytokinin in maize. *The Plant Journal*, 14: 337-344.

Sala, A.; Williams, T.; Feuring, V.; Giardina, E. & Di Benedetto, A. 2016. Physiological changes involved in the use of calcium cyanamide as a slow-release nitrogen fertilizer in *Impatiens wallerana*. *International Journal of Plant & Soil Science*, 12: 1-16.

Salama, A.M.S.A.EL-D.A. & Wareing, P.F. 1979. Effects of mineral nutrition on endogenous cytokinins in plants of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of Experimental Botany*, 30: 971-981.

Santagostini, P.; Demotes-Mainard, S.; Huché-Thélier, L.; Leduc, N.; Bertheloot, J.; Guérin, V.; Bourbeillon, J.; Sakr, S. & Boumazad, R. 2014. Assessment of the visual quality of ornamental plants: Comparison of three methodologies in the case of the rose bush. *Scientia Horticulturae*, 168:17-26.

Shah, S.H. 2011. Comparative effects of 4-Cl-IAA and kinetin on photosynthesis, nitrogen metabolism and yield of black cumin (*Nigella sativa* L.). *Acta Botanica Croatica*, 70: 91-97.

Shani, E.; Ben-Gera, H.; Shleizer-Burko, S.; Burko, Y.; Weiss, D. & Ori, N. 2010. Cytokinin regulates compound leaf development in tomato. *Plant Cell*, 22: 3206-3217.

Schaller, G.E.; Street, I.H. & Kieber, J.J. 2014. Cytokinin and the cell cycle. *Current Opinion in Plant Biology*, 21: 7-15.

Shi, K.; Hu, W.H.; Dong, D.K.; Zhou, Y.H. & Yu, J.Q. 2007. Low O₂ supply is involved in the poor growth in root-restricted plants of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Environmental and experimental botany*, 61: 181-189.

Shimizu, H.; Runkle, E.S. & Heins, R.D. 2004. A steady-state model for prediction of poinsettia plant shoot-tip temperature. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 129: 303-312.

Shimizu-Sato, S.; Tanaka, M. & Mori, H. 2009. Auxin–cytokinin interactions in the control of shoot branching. *Plant Molecular Biology*, 69: 429-435.

Shkolnik-Inbar, D. & Bar-Zvi, D. 2010. ABI4 mediates abscisic acid and cytokinin inhibition of lateral root formation by reducing polar auxin transport in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 22: 3560-3573.

- Simmonds, J. A. 1982. Temperature and photoperiodic control of flower initiation in New Guinea *Impatiens* hybrid. *Canadian Journal of Botany*, 60: 320-324.
- Simmonds, J. A. 1985. The effect of photoperiod on axillary branch development and flower production of a New Guinea *Impatiens* hybrid. *Canadian Journal of Plant Science*, 65: 995-1000.
- Skylar, A. & Wu, X. 2011. Regulation of meristem size by cytokinin signaling. *Journal of Integrative Plant Biology*, 53: 446-454.
- Snyder, K.A.; Richards, J.H. & Donovan, L.A. 2003. Night-time conductance in C₃ and C₄ species: Do plants lose water at night? *Journal of Experimental Botany*, 54: 861-865.
- Song, W.; Li, J.; Sun, H.; Huang, S.; Gong, X.; Ma, Q.; Zhang, Y. & Xu, G. 2013. Increased photosynthetic capacity in response to nitrate is correlated with enhanced cytokinin levels in rice cultivar with high responsiveness to nitrogen nutrients. *Plant and Soil*, 373: 981-993.
- Sparks, D.L., Page, A.L., Helmke, P.A., Loeppert, R.H., Soltanpour, P.N., Tanatabai, M.A., Johnson, C.T., Summer, M.E. 1996. Methods of soil analysis. Part 3. Chemical Methods. ASA-SSSA Book Series. Madison WI. USA. 1390 pp.
- Stephens, L.C. 1998. Formation of unreduced pollen by an *Impatiens Hawkeri* × *Platypetala* interspecific hybrid. *Hereditas*, 128: 251-255.
- Stirk, W.A.; Novák, O.; Václavíková, K.; Tarkowski, P.; Strnad, M. & Van Staden, J. 2008. Spatial and temporal changes in endogenous cytokinins in developing pea roots. *Planta*, 227: 1279-1289.
- Strefeler, M.S. & Quené, R.J.W. 1995. Variability in Water Loss Patterns of New Guinea *Impatiens* Cultivars and Breeding Selections. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 120: 527-531.
- Stuchbury, T. & L.R. Burch. 1986. Enzymology of cytokinin and purine metabolism. In: *Cytokinins – Plant Hormones in Search of a Role*. British Plant Regulator Group, Monograph 14.
- Su, Y.H.; Liu, Y.B. & Zhang, X.S. 2011. Auxin-cytokinin interaction regulates meristem development. *Molecular Plant*, 4: 616-625.
- Tabak, N.M. & Von Wettberg, E. 2008. Native and introduced jewelweeds of the Northeast. *Northeastern Naturalist*, 15: 159-176.
- Takei, K.; Takahashi, T.; Sugiyama, T.; Yamaya, T. & Sakakibara, H. 2002. Multiple routes communicating nitrogen availability from roots to shoots: a signal transduction pathway mediated by cytokinin. *Journal of Experimental Botany*, 53: 971-977.
- Tanaka, M.; Takei, K.; Kojima, M.; Sakakibara, H. & Mori, H. 2006. Auxin controls local cytokinin biosynthesis in the nodal stem in apical dominance. *Plant Journal*, 45: 1028-1036
- Taylor, J.L.S. & Van Staden, J. 1997. Variation in the level and type of cytokinin with the stage of root development in *Impatiens wallerana* Hook. f. stem cuttings. *Plant growth regulation*, 22: 175-180.
- Thibaud, J.; Mc. Loughlin, T.; Pagani, A.; Lavado, R. & Di Benedetto, A. 2012. Alternative substrates and fertilization routine relationships for bedding pot plants: *Impatiens wallerana*. *European Journal of Horticultural Science*, 77: 182-191.
- Tholen, D.; Boom, C. & Zhu, X.G. 2012. Opinion: Prospects for improving photosynthesis by altering leaf anatomy. *Plant Science*, 197: 92–101.

- Todd, N.M. & Reed, D.W. 1998. Characterizing salinity limits of New Guinea impatiens in recirculating subirrigation. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 123: 156-160.
- Tosens, T.; Niimets, U.; Vislap, V.; Eichelmann, H. & Diez, P.C. 2011. Developmental changes in mesophyll diffusion conductance and photosynthetic capacity under different light and water availabilities in *Populus tremula*: how structure constrains function. *Plant Cell Environment*, 35: 839-856.
- Vaid, T.M. & Runkle, E.S. 2013. Developing flowering rate models in response to mean temperature for common annual ornamental crops. *Scientia Horticulturae*, 161: 15-23.
- Van Berkel, K.; De Boer, R.J.; Scheres, B. & Tusscher, K. 2013. Polar auxin transport: models and mechanisms. *Development*, 140: 2253-2268.
- Van der Werf, A. & Nagel, O.W. 1996. Carbon allocation to shoots and roots in relation to nitrogen supply is mediated by cytokinins and sucrose: Opinion. *Plant and Soil*, 185: 21-32.
- Van Iersel, M. 1998. Auxins affect post-transplant shoot and root growth of *Vinca* seedlings. *HortScience*, 33: 1210-1214.
- Van Iersel, M. 1999. Auxin applications affect post-transplant CO₂ exchange rate and growth of bare-rooted vinca [*Catharanthus roseus* (L.) G. Don] seedlings. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 124: 234-238.
- Van Staden, J. & Davey, J.E. 1977. The metabolism of zeatin and zeatin riboside by Soya Bean callus. *Annals of Botany*, 41: 1041-1048.
- Van Staden, J. & Harty, A.R. 1988. Cytokinins and adventitious root formation. En: Davis, T.D.; B.E. Haissig & N. Sankhla eds., *Adventitious Root Formation in Cuttings*. *Advances in Plant Science Series* Portland: Dioscorides Press. USA. 2: 185-202.
- Van Staden, J.; Zazimalova, E. & George, E.F. 2008. Plant growth regulators II: Cytokinins, their analogues and antagonists. En: George, E.F.; M.A. Hall & G.J. De Klerk eds., *Plant Propagation by Tissue Culture* Springer, The Netherlands.
- Vendrame, W.; Moore, K.K. & Broschat, T.K. 2004. Interaction of Light Intensity and Controlled release Fertilization Rate on Growth and Flowering of Two New Guinea Impatiens Cultivars. *HortTechnology*, 14: 491-495.
- Vidoz, M.L.; Loreti, E.; Mensuali, A.; Alpi, A. & Perata, P. 2010. Hormonal interplay during adventitious root formation in flooded tomato plants. *Plant Journal*, 63: 551-562.
- Voesenek, L.A.C.J. & Sasidharan, R.. 2013. Ethylene and oxygen signalling—drive plant survival during flooding. *Plant Biology*, 15: 426-435.
- Warton, D. I., Duursma, R. A., Falster, D. S., & Taskinen, S. (2012). smatr 3—an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 257-259.
- Werner, T.; Motyka, V.; Strnad, M. & Schmülling, T. 2001. Regulation of plant growth by cytokinin. *Proceedings of the National Academy of Science U.S.A.*, 98: 10487-10492.
- Werner, T.; Holst, K.; Pors, Y.; Guivarch, A.; Moustroph, A.; Chruqui, D.; Grimm, B. & Schmülling, T. 2008. Cytokinin deficiency causes distinct changes of sink and source parameters in tobacco shoots and roots. *Journal of Experimental Botany*, 59: 2659-2672.

- Whitcher, C.L.; Kent, M.W & Reed, D.W. 2005. Phosphorus concentration affects New Guinea *Impatiens* and vinca in recirculating subirrigation. *HortScience*, 40: 2047-2051.
- Wiesman, Z. & J. Riov, J. 1994. Interaction of paclobutrazol and indole-3-butyric acid in relation of mung bean (*Vigna radiata*) cuttings. *Physiologia Plantarum*, 92: 608-612.
- Williams, T.; Sala, A.; Feuring, V.; Giardina, E. & Di Benedetto, A. 2016. Relationships between plug cell size and quality substrate in the bedding pot plant *Impatiens wallerana* (Hook.f.). *International Journal of Plant & Soil Science*, 12: 1-12
- Wilson, P.J. 1994. The concept of a limiting rooting morphogen in woody stem cuttings. *Journal of Horticultural Science*, 69: 591–600.
- Wojciechowska, R. & Kowalska, I. 2011. The effect of foliar application of urea, Mo and BA on nitrate metabolism in lettuce leaves in the spring and summer-autumn seasons. *Folia Horticola*, 23: 119-123.
- Wu, X.; Zhu, Z.; Li, X. & Zha, D. 2012. Effects of cytokinin on photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence parameters and antioxidative system in seedlings of eggplant (*Solanum melongena* L.) under salinity stress. *Acta Physiologiae Plantae*, 34: 2105-2114.
- Xu, M.; Zhu, L.; Shou, H. & Wu, P. 2005. A PIN1 family gene, OsPIN1, involved in auxin-dependent adventitious root emergence and tillering in rice. *Plant Cell Physiology*, 46: 1674-1681.
- Yaronskaya, E.; Vershilovskaya, I.; Poers, Y.; Alawady, A.E.; Aveina, N. & Grimm, B. 2006. Cytokinin effects on tetrapyrrole biosynthesis and photosynthetic activity in barley seedlings. *Planta*, 224: 700-709.
- Yoshida, S.; S. Saiga & D. Weijers. 2013. Auxin regulation of embryonic root formation. *Plant Cell Physiology*, 54: 325-332.
- Zhang, F.F.; Wang, Y.L.; Huang, Z.Z.; Zhu, X.C.; Zhang, F.J.; Chen, F.D.; Fang, W.M. & Teng, N.J.. 2012. Effects of CO₂ enrichment on growth and development of *Impatiens hawkeri*. *The Scientific World Journal*, ID 601263, 9
- Zubo, Y.O.; Yamburenko, M.V.; Selivankina, S.Y.; Shakirova, F.M.; Avalbaev, A.M.; Kudryakova, N.Z.; Zubkova, N.K.; Liere, K.; Kulaeva, O.N.; Kusnetsov, V.V. & Börner, T. 2008. Cytokinin stimulates chloroplast transcription in detached barley leaves. *Plant Physiology*, 148: 1082-1093.
- Zhu, Q.H.; Dennis, E.S. & Upadhyaya, M.N. 2007. Compact shoot and leafy head 1, a mutation affects leaf initiation and developmental transition in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Report*, 26: 421-427.
- Zwack, P.J. & Rashotte, A.M. 2015. Interactions between cytokinin signalling and abiotic stress responses. *Journal of Experimental Botany*, 66: 4863-4871.