

Efecto del 1-Metilciclopropeno (1-MCP) y de la Aminoetoxivinilglicina (AVG) como promotores de vida de florero en flores de corte

Effects of 1-methylcyclopropene (1-MCP) and aminoethoxyvinylglycine (AVG) on cut flowers vase life

Alfonso Reyes-López, Alejandro Carlo Estrada-Melo, Marco Antonio Bustamante-García, Alfredo Sánchez-López, Víctor Manuel Reyes-Salas, José Antonio González-Fuentes, Evangelina Rodríguez-Solís

E-mail: reyeslopez@prodigy.net.mx

Depto. de Horticultura. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Saltillo Coah., México. C.P. 25315.

Abstract

Carnation and rose flowers were treated with 800 ppb 1-methylcyclopropene (MCP) as a gas and/or 50 ppm aminoethoxyvinylglycine (AVG) in a uptake solution and then exposed to four concentrations of ethylene (0, 0.1, 1.0 or 10 ppm) for three exposure times (24, 48 or 72 h) at 20 °C. Treatment with MCP doubled the vase life of carnations and extended the vase life of cut roses in comparison to AVG when the flowers were exposed to the maximum concentration of ethylene (10 ppm) and longest exposure time (72 h). MCP treated roses and carnations lasted an average of 4.8 and 12.7 days, while AVG treated rose and carnations lasted 3.0 and 5.2 days, respectively. MCP plus AVG treated roses and carnations lasted an average of 4.5 days and 4.8 days, respectively. Flower diameter for MCP treated roses and carnations averaged 58.1 and 64.1 mm, 38.7 mm and 23 mm for AVG treated roses and carnations, and 62 and 62.7 mm MCP plus AVG treated roses and carnations, respectively.

Keywords: *Rosa spp*, *Dianthus caryophyllus*, ethylene, 1-methylcyclopropene, aminoethoxyvinylglycine, vase life.

Resumen

Flores de rosa y de clavel se trataron con 1-metilciclopropeno (MCP) a 800 ppb en forma de gas y/o con aminoetoxivinilglicina (AVG) a 50 ppm en forma de pulsado, para después someterlas a cuatro concentraciones diferentes de etileno (0, 0.1, 1.0 y 10 ppm), en tres períodos distintos de exhibición (24, 48 y 72 horas), a una temperatura de 20 °C. Cuando las flores se expusieron a la máxima concentración de etileno (10 ppm) y con el mayor período de tiempo (72 hrs.), el tratamiento con MCP duplicó la vida de florero del clavel y la incrementó en la rosa. Las rosas y los claveles tratados con MCP dieron como resultado una vida de florero de 4.8 y de 12.7, respectivamente, mientras que las tratadas con AVG solamente duraron tres días para la rosa y 5.2 días para el

clavel. Para el tratamiento MCP + AVG se puede observar una vida de florero de 4.5 días para rosa y de 4.8 días para clavel. Con respecto al diámetro máximo de apertura, las flores de rosa y clavel tratadas con MCP mostraron un diámetro máximo de apertura de 58.1 y de 64.1 mm, respectivamente, mientras que las rosas y los claveles tratados con AVG mostraron diámetros máximos de apertura de 38.7 y 23 mm, respectivamente. Respecto a las rosas y los claveles que recibieron el tratamiento de MCP + AVG, se pudo observar un diámetro máximo de apertura de 62 mm y de 62.7 mm, respectivamente.

Palabras clave: *Rosa spp*, *Dianthus caryophyllus*, etileno, 1- metilciclopropeno, aminoetoxivinilglicina, vida de florero.

Introducción

La senescencia durante la poscosecha es el mayor problema para el mercado de muchas especies de flores de corte, por lo que se han realizado diversos esfuerzos para desarrollar tratamientos de poscosecha, que ayuden a prolongar el periodo de mercado de estas flores.

El etileno es uno de los factores más importantes que limitan la longevidad de las flores de corte climatéricas como el clavel, la freesia y la rosa. La acumulación de etileno en las atmósferas de almacenamiento y empaque pueden provocar una producción autocatalítica de etileno y acelerar la senescencia de estas flores (Barden and Hanan, 1972; Weerts, 2002; Woltering and Van Doorn, 1988; Woodson and Lawton, 1988).

La USDA reporta que el etileno puede provocar hasta un 30 % del total de las mermas, tanto de la flor de corte como de las plantas en maceta. Al etileno se le atribuyen efectos, tales como la caída extrema de hojas, el amarillamiento de las hojas, la caída y decoloración de los pétalos, el cuello de cisne, las flores cerradas y el marchitamiento de flores (Dunlap, 1992).

El ion plata, aplicado como tiosulfato de plata (STS siglas en inglés) se ha utilizado ampliamente como retardante en la senescencia de muchas flores de corte sensibles al etileno. La plata reduce la capacidad del etileno a unirse y suprime la producción de etileno endógeno (Van Doorn *et al.*, 1991), por lo que retrasa la aparición de características como la marchitez prematura, el enrollamiento de los pétalos y la abscisión de flores y botones (Nichols, 1966; Wu *et al.*, 1991). Sin embargo, la principal preocupación respecto al uso de plata es que se trata de un metal pesado, debido a lo cual representa un peligro para el medio ambiente, por lo que muchos países están trabajando para que ya no se utilice de manera comercial (Nell, 1992; Serek *et al.*, 1995).

Se ha demostrado que el 1-MCP previene la acción del etileno a través de una inhibición competitiva, y que el 1-MCP alarga la vida de un amplio número de flores de corte y plantas en maceta (Sisler *et al.*, 1994; Serek *et al.*, 1994; 1995; Porat *et al.*, 1995). Dado que el 1-MCP no se considera tóxico para los humanos, se le han realizado estudios en frutas y verduras, con resultados similares en cuanto a alargar la

vida en anaquel (Abdi *et al.*, 1998; Ku and Wills, 1999; Porat *et al.*, 1999; Fan *et al.*, 1999; Wills and Ku, 2002). Diversos países han aprobado el uso de 1-MCP para flores y se ha aceptado ambientalmente como una alternativa respecto al tiosulfato de plata (STS).

Para contrarrestar el efecto del etileno, también se han utilizado diversas sustancias químicas como la Aminoetoxivinilglicina (AVG), la cual es un inhibidor de la síntesis del etileno, que al aplicarse a cultivos de hortalizas, frutales y en algunas especies ornamentales, prolonga la vida de anaquel satisfactoriamente. Un ejemplo de esto es la aplicación de 200 mM de AVG en el agua de florero de clavel cv. Peterson, lo que redujo la producción interna de etileno, la senescencia y la sensibilidad de la flor a la aplicación exógena de este gas (COOK *et al.*, 1985).

El presente trabajo se realizó con el objetivo de evaluar el efecto del 1-MCP y del AVG de manera independiente, así como de manera conjunta (1-MCP + AVG), en la preservación de la vida en florero de la rosa cv. Royalty y del clavel cv. Delphi, flores típicamente sensibles al etileno.

Metodología Experimental

Las flores de clavel blanco (*Dianthus caryophyllus* L. cv. Delphi) las proporcionó la empresa comercializadora Flores Follajes y Plantas del Norte S.A. de C.V. Estas flores, de corte reciente, se trajeron del Edo. de México para cada una de las evaluaciones. El punto de corte que se utilizó para estas flores, fue el mismo que utilizan los productores de manera comercial, es decir, de botón a medio abrir; los tallos se recortaron a 40 cm y se les quitaron las hojas de la parte del tallo que quedó bajo el agua. Una vez que se recortaron los tallos, éstos se colocaron en floreros con sus respectivos tratamientos. Durante el tiempo que duraron los tratamientos, las flores se mantuvieron todo el tiempo dentro del cuarto frío, a una temperatura de 2-4° C. Una vez que se completaron los tratamientos, las flores se sacaron del cuarto frío, se colocaron dentro de cada una de las cámaras para exponerlas a las diferentes concentraciones de etileno. Dentro de las cámaras con etileno, así como después de haberlas expuesto al etileno y colocarlas en las mesas del laboratorio para sus respectivas evaluaciones, las flores se mantuvieron a la temperatura de 20±1° C bajo condiciones de luz de (1.8 Wm⁻² PAR), durante el tiempo que duró el experimento. A partir de que las flores se sacaron del cuarto frío para colocarlas dentro de las cámaras de etileno, se considera día 0.

Las rosas de corte en color rojo cv. Royalty las proporcionó la empresa productora llamada Visaflor S.A. de C.V. y fueron de corte reciente para la realización de los tratamientos. Las flores se cosecharon bajo el mismo criterio que esta empresa utiliza para la comercialización. Los tallos se recortaron a 40 cm y se les removió el follaje de la parte que quedó bajo el agua. Después, las flores se colocaron en un contenedor con agua y dentro de un cuarto frío a una temperatura de 2-4° C, aproximadamente; posteriormente, las flores recibieron los tratamientos y después se colocaron en tubos de ensayo, que a su vez fueron soportados en gradillas para exponerlos a las diferentes concentraciones de etileno. Después de cada período de

exhibición (24, 48 y 72 h), las flores se sacaron de las cámaras de cristal para colocarlas en el área de laboratorio, que estuvo a una temperatura constante de 20.0 ° C, bajo una continua iluminación mediante lámparas fluorescentes (1.8 Wm⁻² PAR) durante todo el experimento. A partir de que las flores se sacaron del cuarto frío para colocarlas dentro de las cámaras de etileno, se considera día 0.

Tratamientos utilizados

Para evaluar el efecto de los tratamientos con respecto a la sensibilidad que presentan las flores al etileno, éstas recibieron los siguientes tratamientos: a) AVG. Se colocaron los tallos en una solución con 50 ppm de AVG durante tres horas, y una vez concluido este periodo, se colocaron en tubos de ensayo con agua destilada, en los cuales se mantuvieron por todo el tiempo que duró el experimento; b) 1-MCP. Las flores se colocaron dentro de una cámara de vidrio sellada, en la cual se aplicó el MCP a una dosis de .080 g de Ethylbloc, más 3 mL de solución buffer durante 12 h, dentro de un cuarto frío, a una temperatura entre los 2 y 4° C. Una vez que terminó este tratamiento, las flores se colocaron dentro de tubos de ensayo, con agua destilada; c) AVG-MCP: Se colocaron los tallos, previamente tratados con AVG, dentro de la cámara de vidrio en la cual se hizo el tratamiento de MCP, por lo que las dosis y tiempos de los tratamientos que se utilizaron fueron los mismos que se utilizaron en los tratamientos de AVG y MCP descritos anteriormente. d) Testigo: Las flores que se utilizaron como testigo, se cortaron y colocaron en agua destilada por todo el tiempo que duró el experimento.

VARIABLES EVALUADAS

Vida de florero. La determinación en días de la vida de florero de cada flor se determinó mediante la evaluación en los cambios de la apariencia de las flores asignándole un valor numérico a cada flor individual de acuerdo a la siguiente escala:

Para rosa: 0) flores mostrando abscisión de pétalos, 1) flores mostrando doblado de botón, 2) flores mostrando deformación en la apertura, 3) flores mostrando abscisión foliar, 4) flores mostrando daño por *botrytis*, 5) flores mostrando pétalos flácidos (no turgentes)

Para clavel: 0) flores mostrando un color amarillento, 1) Caída de pétalos, 2) Enrollamiento de pétalos, 3) Botrytis, 4) Marchitez.

Diámetro máximo del botón. Se midió diariamente con un vernier el diámetro de cada botón floral, desde que se colocaron para su evaluación hasta que se terminó la vida de florero. Se identificó el valor máximo de apertura de cada flor para realizar los análisis correspondientes.

Análisis estadístico

Los resultados de los tratamientos se analizaron bajo un diseño experimental completamente al azar con seis repeticiones factorial 3x4x2x2 en, donde el factor A correspondió a tres periodos de exposición al etileno (24, 48 y 72 hrs.), el factor B a las cuatro concentraciones a las cuales se aplicó el etileno (0, 0.1, 1.0 y 10 ppm), el factor C a los tratamientos con AVG (0 y 50 ppm) y el factor D a los tratamientos con MCP (0 y 800 ppb).

Resultados

Vida de florero

Rosa. En la Figura 1 se puede notar que, cuando las flores se exhibieron durante 72 h, a una concentración de 10 ppm de etileno, las flores que se trataron con MCP tuvieron el valor más alto para la vida de florero, que fue de 4.8 d; en contraste, las flores que recibieron AVG mostraron una vida de florero de tres días; este mismo valor correspondió a las flores testigo. Las flores que recibieron MCP + AVG mostraron una vida de florero de 4.5 d.

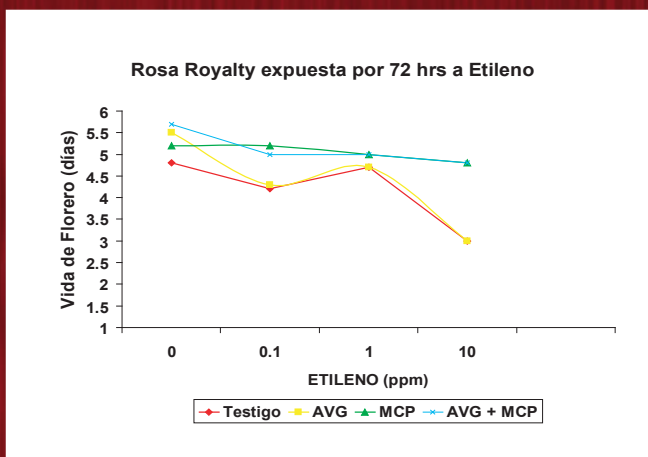


Figura 1. Efecto del MCP y/o AVG sobre la vida de florero en rosa cv. Royalty.

Clavel. En la Figura 2 se puede notar que cuando las flores se expusieron durante 72 h, a una concentración de 10 ppm de etileno, las flores testigo fueron las que mostraron el valor más bajo para la vida de florero, el cual fue de cuatro días, seguido por MCP + AVG, el cual mostró una vida de florero de 4.8 d; MCP mostró el valor más alto, pues provocó una vida de florero de 12.7 d, mientras que las flores que recibieron el AVG tuvieron una vida de florero de 5.2 d.

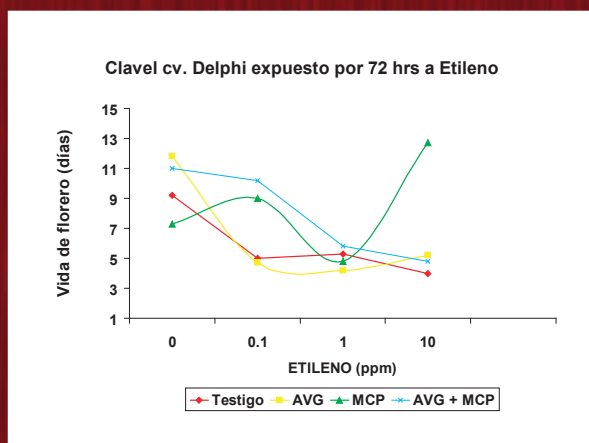


Figura 2. Efecto del MCP y/o AVG sobre la vida de florero en clavel cv. Delphi.

Diámetro de flor

Rosa. En la Figura 3 se puede notar que cuando las flores se expusieron durante 72 h, a una concentración de 10 ppm de etileno, mostraron que las flores que recibieron el tratamiento de MCP mostraron diámetros máximos de apertura de 58.1mm, superiores a las flores que se trataron con AVG (38.7 mm). Sin embargo, cuando se aplicó AVG más MCP, es decir, como un solo tratamiento, el diámetro máximo de apertura fue de 62.0 mm, lo que superó al diámetro máximo de apertura de las flores que se les aplicó MCP y AVG, de manera independiente, así como al diámetro máximo de apertura (45.0 mm) de las flores testigo. Así mismo, se puede observar que el diámetro máximo de apertura de las flores testigo resultó superior al diámetro máximo de apertura de las flores que recibieron el tratamiento de AVG.

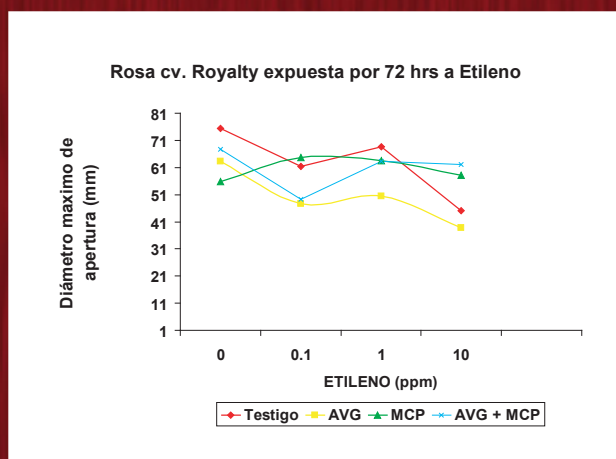


Figura 3. Efecto del MCP y/o AVG sobre el diámetro máximo de apertura en Rosa cv. Royalty.

Clavel. En la Figura 4 se puede notar que cuando las flores se exhibieron durante 72 h, a una concentración de 10 ppm de etileno, mostraron que las flores que recibieron el tratamiento con MCP mostraron los valores más altos de diámetro

cuyo valor fue de 64.1 mm, seguido por el diámetro máximo de apertura de 62.7 mm cuando se aplicó el tratamiento de MCP más AVG. En el testigo se observó un diámetro máximo de apertura de 41.3 mm, superior al tratamiento con AVG (23 mm).

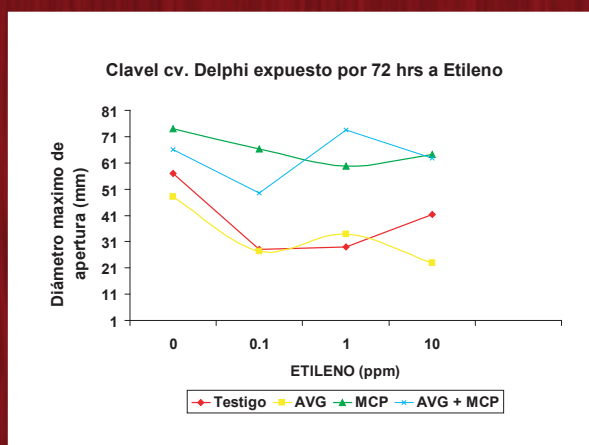


Figura 4. Efecto del MCP y/o AVG sobre el diámetro máximo de apertura en Clavel cv. Delphi.

Discusión

Los resultados de este estudio muestran que tanto la rosa cv. Royalty como el clavel cv. Delphi son dos variedades sensibles al etileno, por lo que si no se les protege con algún producto que inhiba o impida su acción, tendrán algunos de los siguientes síntomas; para la rosa: caída de pétalos, caída de hoja, doblado de botón, mala apertura, botrytis y marchitez prematura; para el clavel: poca apertura, cambio de color, caída de pétalos y botrytis, tal como lo reporte Floralife en su boletín informativo (Vol. 3, enero, 2001).

Cuando las flores se expusieron al valor máximo de concentración de etileno (10 ppm), durante el mayor periodo de exposición (72 h), se pudo observar que para la rosa y el clavel, el tratamiento con MCP fue el que mostró los valores más altos respecto a la variable vida de florero (Figuras 1 y 2). El incremento observado con respecto al testigo, se puede deber a la capacidad del MCP de ligarse en el sitio receptor del etileno, tal como lo menciona Sisler *et al.* 1996. De esta manera se evita el daño que provoca el etileno aplicado exógenamente.

Para la variable diámetro máximo de apertura, se puede observar que el tratamiento con MCP fue el que mostró el valor más alto para rosa, lo que garantiza que el MCP, aparte de proteger a las flores contra el daño por etileno, asegura que las flores tendrán una buena apertura durante la vida de florero, es decir, no ocasionará ningún efecto negativo sobre la apariencia de las flores. No sucedió lo mismo con el tratamiento con AVG, el cual mostró el valor más bajo, incluso menor que el testigo (Figura 4), lo que hace pensar que el AVG a 50 ppm, aparte de no bloquear la acción del etileno exógeno, puede provocar algún tipo de daño interno que ocasione la mala apertura de las flores. Para el caso del clavel el tratamiento MCP + AVG fue el que mostró el valor más alto, muy parecido al valor mostrado cuando se usó solamente el MCP (Figura 4), lo cual confirma que el MCP actúa bloqueando la acción del etileno

interno y, además, asegura una buena apertura de las flores durante la vida de florero. El tratamiento con AVG mostró el valor más bajo, incluso menor que el testigo (Figura 4), lo que hace pensar que el AVG no solamente no bloquea la acción del etileno exógeno, sino que además ocasiona algún tipo de daño interno que impide la adecuada apertura de las flores durante la vida de florero.

Por otra parte, en la rosa, el tratamiento con AVG no mostró ningún incremento en cuanto a los días de florero con respecto al testigo (Figura 1), por lo que, en este caso, se puede pensar que la variedad Royalty no produce etileno interno de manera significativa, ya que el AVG actúa inhibiendo la síntesis de etileno, es decir, inhibe el etileno producido por las mismas flores tal como lo reporta Yang en 1980.

Con respecto al clavel, el tratamiento con AVG mostró un incremento no significativo con respecto al testigo (Figura 2). Se sabe que esta especie sí produce cantidades considerables de etileno endógeno, por lo que la posible explicación del porqué el tratamiento de AVG aplicado a 50 ppm no incrementó la vida de florero significativamente con respecto al testigo, es que el AVG actúa solamente si no se ha llevado a cabo la síntesis de etileno dentro de la planta, lo cual hace suponer que en estas flores, la síntesis de etileno ya se había llevado a cabo antes de haberse aplicado el AVG, ya que de otra manera el AVG hubiera mostrado algún efecto significativo.

Se dice que el mecanismo de acción del 1-MCP es la habilidad que tiene este de unirse irreversiblemente, o al menos permanece unido por varios días al sitio receptor del etileno (Sisler *et al.*, 1996).

El proceso de senescencia en las flores climatéricas está regulado por el etileno. El etileno es un regulador importante en el proceso de crecimiento y desarrollo de las plantas, e inclusive en la maduración de los frutos, en la abscisión de las hojas, y en la germinación y senescencia de las semillas (Van Altvorst and Bovy, 1995). La senescencia de las flores climatéricas como el clavel, está relacionada con el incremento climatérico en la producción de etileno durante las últimas etapas (Maxie *et al.*, 1973). Esta producción de etileno es autocatalítica, lo que significa que al exponer las flores al etileno se estimula la biosíntesis del etileno (Woodson and Lawton, 1988). Además de incrementar la síntesis de etileno, la senescencia en las flores climatéricas también contribuye a incrementar la sensibilidad al etileno (Halevy and Mayak, 1981; Whitehead and Halevy, 1989; Whitehead and Vasiljevic, 1993).

Aunque la síntesis de etileno no está directamente relacionada con la sensibilidad al etileno (Halevy and Whitehead, 1989), esta puede suprimirse mediante tratamientos con compuestos como el STS, 2,5-Norbornadieno y 1-MCP, los cuales impiden, de manera eficiente, que el etileno se una al sitio receptor en la membrana (Veen, 1979; Sisler *et al.*, 1985; Whitehead and Vasiljevic, 1993). Al impedir que el etileno se una a su sitio receptor en la planta, da como resultado un incremento en la longevidad de las flores climatéricas, y al exponer las flores de clavel a etileno exógeno, éstas reducen su vida de florero (Nichols, 1977; Thompson, *et al.*, 1982). Las aplicaciones exógenas de etileno que se realizaron en este trabajo, dió como resultado una notable reducción en la vida de florero tanto para la rosa como para el clavel. Sin embargo, el tratamiento con MCP a 800 ppb retardó notablemente la senescencia de las flores al impedir el daño por etileno. Aunque el tratamiento de AVG a 50 ppm,

realizado en forma de pulsado durante tres horas, mejoró la longevidad en las flores de clavel con respecto al testigo, este no pudo prevenir completamente la acción del etileno, tal y como se muestra en los resultados.

Conclusiones

La aplicación de 1-MCP a 800 ppm fue el mejor tratamiento, ya que incrementa la vida de florero de la rosa y del clavel con respecto al testigo y con respecto al tratamiento de AVG aplicado en forma de pulsado a 50 ppm.

El MCP actúa bloqueando la acción del etileno eficientemente, sin alterar el proceso de apertura de las flores de rosa y de clavel durante la vida de florero.

No se muestra ningún beneficio significativo al aplicar MCP y AVG como un solo tratamiento.

Literatura Citada

- Aarts, J.F. 1957. Over de houdbaarheid van snijbloemen. *Meded. Landbouw.* 57: 1-62
- Abeles, F.B. 1973. *Ethylene in plant biology.* Academic Press, New York
- Adams, D.O. and Yang, S.F. 1979. Ethylene biosynthesis: Identification of ACC as an intermediate in the conversion of methionine to ethylene. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 76: 170-174.
- Babiano, M.J., Aldasoro, J.J., Hernandez-Nistal, J., Rodriguez, D., Matilla, A. and Nicholas, G. 1984. Effect of nonanoic acid and other short-chain fatty acids on exchange properties in embryonic axes of *Cicer arietinum* during germination. *Physiologia plantarum* 61: 391-395.
- Baker, J.E., Liebermann, M and Anderson, J.D. 1978. Inhibition of ethylene production in fruit slices by a rhizobitoxine analog and sodium benzoate. *HortScience* 12: 38-39.
- Brown, J.H., Legge, R.L., Sisler, E.C., Baker, J.E. and Thompson, J.E. 1986. Ethylene binding to senescing carnation petals. *J. Exp. Bot.* 33: 526-534.
- Chang, C., Kwok, S.F., Bleecker, A.B. and Meyerowitz, E.M. 1993. *Arabidopsis* ethylene response gene ERT1: similarity of product of two-component regulators. *Science* 262: 539-545.
- Chin, C. and Sacalis, J.N. 1977. Metabolism of sucrose on cut roses. Movement and inversion of sucrose absorbed by cut rose stems. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 102: 537-540.
- Cook, E.L. 1985. The senescence of the cut carnation (*Dianthus caryophyllus* L. cv. White Sim) flower. Ph.D. Thesis, University of Natal, Pietermaritzburg.
- Coots, G.D. 1973. Internal metabolic changes in cut flowers. *HortScience* 8: 195.
- Dilley, D.R. and Carpenter, W.J. 1975. The role of chemical adjuvants and ethylene synthesis on cut flower longevity. *Acta. Hort.* 41: 117-132.
- Dilley, D.R. and Carpenter, W.J. 1975. The role of chemical adjuvants and ethylene synthesis on cut flower longevity. *Acta. Hort.* 41: 117-132.
- Ecker, J.R. 1995. The ethylene signal transduction pathways in plants. *Science* 268: 667-674.
- Eliam, Y. 1965. Permeability changes in senescing tissue. *J. Exp. Botany.* 16: 614-627.
- Eze, J.M., Mayak, S., Thompson, J.E. and Dumbroff, E.B. 1986. Senescence in cut carnation flowers: temporal and physiological relationships among water status, ethylene, abscisic acid and membrane permeability. *Physiol. Plant.* 68: 323-328.
- Farhoomand, M.B., Kofranek, A.M., Mor, Y., Reid, M.S. and Awad, A.R.E. 1980. Pulsing

- Gladiolus hybrida* "Captain busch" with silver or quaternary ammonium compounds before low temperature storage. *Acta. Hort.* 109: 253-258.
- Feng, X., Apelbaum., Sisler, E.C. and Goren, R. 2000. Control of ethylene responses in avocado fruit with 1-methylcyclopropene. *Postharvest Biol. Technol.* 20: 143-150.
- Fridovich, I. 1975. Superoxide dismutase. *Annu. Rev. Biochem.* 44: 147.
- Goren, R., Mattoo, A.K. and Anderson, J.D. 1984. Ethylene binding during leaf development and senescence and its inhibition by silver nitrate. *J. Plant Physiol.* 117: 243-248.
- Gupta, K. and Anderson, J.D. 1985. Characteristics of ethylene stimulated ethylene biosynthesis by Cellulysin: effect of temperature. *Plant Physiol.* 77, Suppl., 158.
- Halevy, A.H. 1976. Treatments to improve water balance on cut flowers. *Acta. Hort.* 64: 223-230.
- Leopold, A.C. 1980. Ageing and senescence in plant development. CRC. *Boca Raton*. pp. 1-12.
- Matile, P. and Winkenbach, F. 1971. Function of Lysosomes and lysosomal enzymes in the senescing corolla of the morning glory (*Ipomoea purpurea*). *J. Exp. Bot.* 22: 759-771.
- Maxie, E.C, Farnham, D.S., Mitchell, F.G., Sommer, N.F., Parsons, R.A., Snyder, R.G. and Rae, H.L. 1973. Temperature and ethylene effects on cut flowers of carnation (*Dianthus caryophyllus* L.). *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 98: 568-572.
- Mayak, S., Borochoy, A. and Tirosh, T. 1985. Transient water stress in carnation flowers: Effect of amino-oxyacetic acid. *J. Exp. Bot.* 136: 800-806.
- Mayak, S. and Dilley, D.R. 1976. Effect of sucrose on response of cut carnation to kinetin, ethylene, and abscisic acid. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 101: 583-585.
- Noodén, L.D. and Leopold, A.C. 1988. *Senescence and Ageing in Plants*. Academic Press, London.
- O'Reilly, L. 1996. The effect of water stress and pre-treatment with sucrose on ethylene sensitivity of cut carnation flowers. M.Sc. Thesis. Rand Afrikaans University, Johannesburg.
- Packet, R.C. 1966. Colour changes in flowers of *Lathyrus hirsutus* during senescence. *Nature* 211: 12-15.
- Parups, E.V. and Chan, A.P. 1973. Extension of vase-life cut flowers by use of isoascorbate containing preservative solutions. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 98: 22-26.
- Peiser, G. 1986. Levels of ACC synthase activity, ACC and ACC-conjugate in cut carnation flowers during senescence. *Acta. Hort.* 181: 99-104.
- Peiser, G. 1989. Effect of 2, 5-norbornadiene upon ethylene biosynthesis in midclimacteric carnation flowers. *Plant Physiol.* 90: 21-24.
- Philosoph-Hadas, S., Meir, S. and Aharoni, N. 1985. Auto inhibition of ethylene production in tobacco leaf discs: Enhancement of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid conjugation. *Plant Physiol.* 63: 431-437.
- Philosoph-Hadas, S. Meir, S. and Aharoni, N. 1985. Carbohydrates stimulate ethylene production in tobacco leaf discs: δ l. Sites of stimulation in the ethylene biosynthesis pathway. *Plant Physiol.* 78: 139-143.
- Porat, R., Weiss, B., Cohen, L., *et al.* 1999. Effects of ethylene and 1-methylcyclopropene on the post harvest quality of 'Shamouti' oranges. *Postharvest Biol. Technol.* 15: 155-163.
- Reid, M.S., Paul, J.L., Farhoomand, M.B., Kofranek, A.M. and Staby, G.L. 1980. Pulse treatments with the silver thiosulphate complex extend the vase life of cut carnations. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 105: 25-27.
- Rhodes, M.J.C. 1980. The maturation and ripening of fruits. In: Thimann, K.V. (Ed.). *Senescence in Plants*. CRC Press, Boca Raton, Florida. pp. 157-205.
- Rhodes, M.J.C. 1980. Respiration and senescence of plant organs. In: Davies, D.D. (Ed.). *The Biochemistry of Plants*, Vol. 2. Academic Press, New York. pp. 419-462.
- Richmond, A. and Biale, J.B. 1966. Protein and nucleic acid metabolism in fruits. δ l. Studies of amino acid incorporation during the climacteric rise in respiration of avocado. *Plant Physiol.* 41: 1247-1253.
- Riov, J. and Yang, S.F. 1982. Autoinhibition of ethylene production in citrus peel discs. Suppression of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthesis. *Plant Physiol.* 69: 687-690.
- Riov, J. and Yang, S.F. 1982. Effects of exogenous ethylene on ethylene production in citrus leaf tissue. *Plant Physiol.* 70: 136-141.

- Rogers, M. 1973. An historical and critical review of post harvest physiology research on cut flowers. *HortScience* 8: 189-194.
- Romani, R. 1984. Respiration, ethylene, senescence and homeostasis in an integrated view of postharvest life. *Can. J. Bot.* 62: 2950-2955.
- Sisler, E.C. 1980. Partial purification of an ethylene-binding component from plant tissue. *Plant Physiol.* 66: 404-406.
- Sisler, E.C., Dupille, E. and Serek, M. 1996. Effect of 1-methylcyclopropene and methylenecyclopropane on ethylene binding and ethylene action on cut carnations. *Plant Growth Reg.* 18: 79-86.
- Sisler, E.C., Goren, R. and Huber, M. 1985. Effect of 2, 5-norbornadiene on abscission and ethylene production in citrus leaf explants. *Physiol. Plant.* 63: 114-120.
- Sisler, E.C. and Yang, S.F. 1984. Ethylene, the gaseous plant hormone. *BioScience* 34 (4): 234-238.
- Smith, M.T., Saks, Y. and Van Staden, J. 1992. Ultrastructural changes in the petals of senescing flowers of *Dianthus caryophyllus* L. *Annals of Botany.* 69: 277-285.
- Weinstein, L.H. 1951. Senescence of roses. ö. Chemical changes associated with senescence of cut "Better Times" roses. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 19: 33.
- Wenstein, L.H. and Laurecot, H.J. 1958. Senescence of roses. öö. Dark fixation of CO₂ by cut "Better Times" roses at different stages of senescence. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 19: 327.
- Whitehead, C.S. 1994. Ethylene sensitivity and flower senescence. In: Scott, R.J. and Stead, A.D. (Eds). *Molecular and cellular aspects of plant reproduction.* Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 269-285.
- Whitehead, C.S. and Bossé, C.A. 1991. The effect of ethylene and short-chain saturated fatty acids on ethylene sensitivity and binding in ripening banana fruit. *J. Plant Physiol.* 137: 358-362.
- Whitehead, C.S. and De Swardt, G.H. 1980. The inhibitory effect of silver ions on certain metabolic processes after uptake and distribution in different floral parts of carnations. *Agroplanta* 2: 61-64.
- Whitehead, C.S., Halevy, A.H. and Reid, M.S. 1984. Roles of ethylene and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid in pollination and wound-induced senescence of *Petunia hybrida* flowers. *Physiol. Plant.* 61: 643-648.
- Whitehead, C.S., Halevy, A.H. and Reid, M.S. 1984. Control of ethylene synthesis during development and senescence of carnation petals. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 109 (4): 473-435.
- Whitehead, C.S. and Halevy, A.H. 1989. Ethylene sensitivity: The role of short-chain saturated fatty acids in pollination-induced senescence of *Petunia hybrida* flowers. *Plant Growth Regulation.* 8: 41-45.
- Whitehead, C.S. and Vasiljevic, D. 1993. Role of short-chain saturated fatty acids in the control of ethylene sensitivity in senescing carnation flowers. *Physiol. Plant.* 88: 243-250.
- Wiemken-Gehring, V., Wiemken, A. and Matile, F. 1974. Mobilization von Zellwandstoffen in den welkenden Blüten von *Ipomoea tricolor* (Cav.). *Planta* 115: 297-307.
- Wilkinson, J.Q., Lanahan, M.B., Hsiao-Ching Yen, Giovanni, J.J. and Klee, H.J. 1995. An ethylene-inducible component of signal transduction encoded by *Never-ripe*. *Science* 270: 1807-1809.
- Yang, S.F. 1980. Regulation of ethylene biosynthesis. *Hortscience* 15: 238-24
- Yang, S.F. and Pratt, H.K. 1978. The physiology of ethylene in wounded plant tissues.