

Main factors influencing floral differentiation and fruit establishment in squash (*Cucurbita* spp.)

Principales factores que influyen en la diferenciación floral y el cuaje de frutos en zapallo (*Cucurbita* spp.)

Della Gaspera, P. G.¹ y Portela, J. A.¹

¹Estación Experimental Agropecuaria – EEA, La Consulta, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria – INTA, Mendoza, Argentina. Autor de correspondencia: dellagaspera.pedro@inta.gob.ar

Recibido: 08/03/2021

Aceptado: 20/05/2021



ABSTRACT

Della Gaspera, P. G. & Portela, J. A. 2021. Main factors influencing floral differentiation and fruit establishment in squash (*Cucurbita* spp.). *Horticultura Argentina* 40 (102): 6-33. <http://id.caicyt.gov.ar/ark:/s18519342/u6ut syho8>.

Different agronomic practices can be implemented to increase productivity in squashes (*Cucurbita* spp.), although they do not always render the same results. They depend on environmental factors such as temperature, environmental humidity, water quality as well as nutrient availability in the soil, which among other variables influence maturation precocity, culinary quality and fruit preservation capacity. In this context, it is relevant to know the way in which flowering and fruit settling are being influenced, in order to understand which conditions are determining the best performance in yield,

quality as well as fruit conservation. There is a lot of information about these factors, but it is scattered, which makes it difficult to answer questions that may arise about the influence of the genetic basis and the environment, as well as the hormonal processes in response to the signals of the latter. The objective of this literature review is to update the available information on the factors that influence the processes of flowering and establishment of the squash fruits, and to extract central concepts that contribute to this better understanding. Each factor is analyzed and the relationships that favor productivity are established, emphasizing on "Anco" squashes (Butternut type), which are the most cultivated in Argentina.

Additional Keywords: Environmental conditions, flowering physiology, phytohormones, genetic control.

RESUMEN

Della Gaspera, P. G. y Portela, J. A. 2021. Principales factores que influyen en la diferenciación floral y el cuaje de frutos en

zapallo (*Cucurbita* spp.). *Horticultura Argentina* 40 (102): 6-33. <http://id.caicyt.gov.ar/ark:/s18519342/u6ut syho8>.

syho8.

Diferentes prácticas agronómicas pueden implementarse para aumentar la productividad en los zapallos pero no siempre dan los mismos resultados. Dependen de factores ambientales, como la temperatura, la humedad ambiental, la calidad del agua de riego y la disponibilidad de nutrientes en el suelo, que influyen sobre la precocidad de maduración, la calidad culinaria y la capacidad de conservación de los frutos, entre otras variables. Conocer cómo actúan los diferentes factores sobre la floración y el cuaje permitirá comprender cuáles son las condiciones que determinan las mejores características de rendimiento, calidad y conservación de los frutos. Existe cuantiosa información sobre estos factores, pero la misma se encuentra dispersa, lo que

dificulta responder a los interrogantes que pudieran surgir acerca de la influencia que tienen la base genética y el ambiente, así como los procesos hormonales en respuesta a las señales de este último. El objetivo de esta revisión bibliográfica es actualizar la información disponible sobre los factores que influyen en los procesos de floración y establecimiento de los frutos de zapallo, para extraer conceptos centrales que contribuyan a esa mejor comprensión. Se analiza cada uno de ellos y se establecen cuáles son las relaciones que favorecen la productividad, haciendo hincapié en los zapallos tipo “Anco”, que son los más cultivados en Argentina.

Palabras claves adicionales: Calabaza, condiciones ambientales, fisiología de la floración, fitohormonas, control genético.

1. Introducción

Una de las principales hortalizas de frutos producidas en Argentina es el zapallo, se cultivan alrededor de 37.000 ha cada año y se estima que toda la cadena moviliza cuatrocientos treinta y cuatro millones de dólares (Della Gaspera, 2014), para cuya producción pueden utilizarse diferentes prácticas agronómicas tendientes a aumentar su productividad. Las mismas no siempre dan los mismos resultados, porque dependen marcadamente de ciertos factores ambientales más o menos inestables, como la temperatura, la humedad ambiental, la calidad del agua de riego y la disponibilidad de nutrientes en el suelo. Los cuales también influyen sobre la precocidad de maduración, la calidad culinaria y la capacidad de conservación de los frutos, entre otras variables.

El conocimiento de cómo actúan los diferentes factores que influyen en la floración y el cuaje¹ del zapallo es fundamental para comprender cuáles son las condiciones que determinan el rendimiento y mejoran la calidad de los frutos, y eventualmente también las que aumentan los períodos de conservación. Aunque existe una cuantiosa información sobre los diferentes factores que inciden sobre la floración y el cuaje de los frutos de zapallo, ésta se encuentra dispersa, lo que dificulta responder a los interrogantes que pudieran surgir acerca de la influencia que tienen la base genética y el ambiente, así como los procesos hormonales en respuesta a las señales de este último, y no sólo en la floración y el cuaje, sino también en el llenado y la maduración de los frutos. El mejor conocimiento de estos aspectos podría ayudar a comprender y diferenciar el manejo de la producción orientada al consumo inmediato, de la destinada a la conservación.

Considerar a las Cucurbitáceas es destacar la diversidad. A la variedad de especies que conforman la familia se le suma la diversidad de denominaciones aceptadas, que obligan a iniciar este trabajo con una breve revisión especial del tema.

¹ Proceso de formación del fruto que se inicia con la fecundación del óvulo

La denominación vulgar de los diferentes géneros y sus especies produce confusiones, porque productos distintos toman los mismos nombres en diferentes partes del mundo. El término “Cucurbitácea” fue acuñado por Liberty Hyde Bailey para las especies cultivadas de esta familia (Whitaker, 1956), pero el término se ha utilizado no sólo para formas cultivadas sino también para cualquier especie silvestre. Muchas expresiones nativas se aplican a los diferentes miembros de esta gran familia, como “calabaza”, “zapallo”, “zapallito”, “melón”, “sandía”, “pepino”, etc. De estos, los de calabaza y zapallo son los más difundidos, y casi siempre se refieren a las especies de *Cucurbita* spp (Robinson & Decker-Walkers, 1997). Pero es cuando se agregan modificadores a estos términos que se produce gran confusión. Por ejemplo, “calabaza” se utiliza para describir los frutos de cáscara dura de las Cucurbitáceas, que generalmente se refieren a la “calabaza de botella” (*Lagenaria siceraria*), o a una especie silvestre de *Cucurbita*, o a una forma ornamental de *C. pepo*. Sin embargo, a varias otras Cucurbitáceas también se las llama “calabazas”; entre ellas, algunas que no tienen cáscara dura (por ejemplo, *Coccinia grandis*, que es la “hiedra calabaza”) (Muniappan *et al.*, 2009).

A veces el término se refiere a las especies con frutos de cáscara dura de varias familias de plantas, tales como la “calabaza de árboles” (*Crescentia cujete* L., de la familia de las Bignoniáceas). Complicando aún más esta situación, varios nombres comunes se aplican a menudo a una sola especie. Por ejemplo, a *Benincasa hispida* se la denomina indistintamente “calabaza de cenizas”, “calabaza blanca”, “calabaza de la cera” y “melón de invierno”. Por otro lado, nombres diferentes pueden ser aplicados a cultivos (productos) distintos pero dentro de una misma especie, como es el caso de “zucchini” y “calabaza” en *Cucurbita pepo* (Robinson y Decker-Walkers, 1997).

El enigma de denominación nativa no es un problema restringido sólo a un idioma. En China, por ejemplo, se denomina “guo-kua” al melón (*Cucumis melo*), pero también a la sandía (*Citrullus lanatus*), y “tsai-kua”, que generalmente se traduce como “calabaza”, se refiere a *Benincasa hispida*, *Cucumis sativus*, *Momordica charantia* y a especies de *Cucurbita* y *Luffa*. Por infortunio, las estadísticas agrícolas de China se basan a menudo en estos dos grandes grupos en vez de en los géneros o especies (Robinson & Decker-Walkers, 1997).

La familia de las Cucurbitáceas es una de las más grandes y evolucionadas entre las que sirven a la humanidad para su alimentación. Las diferentes especies de esta familia exhiben una inusual variabilidad en los hábitos de crecimiento, que van desde el arbustivo hasta el de enredadera con guías extremadamente largas, que superan los 15 m de longitud. Nayar y More (1998), comentan, no obstante, que la familia es de un tamaño intermedio y que está compuesta por 118 géneros y 825 especies. Whitaker y Davis (1962), presentan una clasificación que divide a la familia en cinco subfamilias: *Fevilleae*, *Melothrieae*, *Cucurbiteae*, *Sicyoideae* y *Cyclanthereae*. La subfamilia *Cucurbiteae* a su vez se divide en cinco géneros: *Citrulus*, *Cucumis*, *Luffa*, *Lagenaria* y *Cucurbita*. Dentro del género *Cucurbita* existen cinco especies que se cultivan para la alimentación humana, pero sólo tres son las más empleadas en la dieta alimentaria cotidiana: *Cucurbita maxima* Duch. ex Lam., *C. pepo* L. y *C. moschata* Duch. ex Poir. (Robinson & Decker-Walkers, 1997).

Hay evidencias arqueológicas que permiten establecer que el género *Cucurbita* es nativo del continente americano (Whitaker & Davis, 1962; Robinson & Decker-Walkers, 1997). En Méjico y el oriente de Estados Unidos de América se encontraron restos arqueológicos de poblaciones silvestres de *C. pepo* con aproximadamente 10.000 y 30.000 años de edad respectivamente.

Desde un enfoque genético se conoce que existen alrededor de 27 especies y todas con 20 pares de cromosomas (Whitaker & Davis, 1962). Esto permite realizar cruzamientos dirigidos entre ellas. La diferenciación morfológica de especies parece basarse en la mutación génica y no en fenómenos de poliploidía. Las translocaciones, deleciones e inversiones de cromosomas

no habrían tenido importancia en la diferenciación específica (Whitaker & Davis, 1962; Loy, 2004).

Las especies del género *Cucurbita* pueden ser anuales o perennes. Robinson y Decker-Walkers (1997), mencionan que las especies domesticadas fueron seleccionadas a partir de especies mesófitas, con sistemas radiculares fibrosos. Aunque permanecen algunos taxones que son xerófitos y perennes, con sistemas radiculares más grandes y profundos que las primeras. Cuatro de las cinco especies cultivadas por el hombre (*Cucurbita maxima*, *C. moschata*, *C. pepo* y *C. argyrosperma* Huber ex *mixta* Pang.), poseen plantas de ciclo anual y se cultivan principalmente para el consumo de sus frutos al estado maduro o inmaduro (Whitaker & Davis, 1962). Pero también se consumen otras partes de la planta, como las hojas, las flores y las semillas. Los nombres comunes más difundidos en la lengua española son los de “zapallo” y “calabaza”.

Sólo *C. ficifolia* Bouché tiene plantas perennes por ciertos períodos. Se emplea principalmente para la elaboración de dulces de especiales características por la fibrosidad de la pulpa, y recibe diferentes nombres según las regiones donde se cultiva, denominándose como “alcayota”, “chayote” o “cayote” (observación personal del autor).

En este trabajo se tomará el término “zapallo” para referirse indistintamente a las especies *C. moschata*, *C. pepo*, *C. maxima* y *C. argyrosperma*, dejando el de “calabaza” para los frutos con formas de botellas del género *Lagenaria cyseraria* con un destino comercial muy diferente al de los primeros.

El objetivo de esta revisión bibliográfica es actualizar la información disponible sobre los factores que influyen en los procesos de floración y establecimiento de los frutos de zapallo, para extraer conceptos centrales que contribuyan a su mejor comprensión. Se analiza cada uno de ellos y se establecen cuáles son las relaciones que favorecen la productividad, haciendo hincapié en los zapallos tipo “Anco”, que son los más cultivados en Argentina.

2. Metodología

El trabajo consiste en una revisión bibliográfica correspondiente a la cadena agroalimentaria zapallo en Argentina, con especial énfasis en los zapallos tipo Anco, y en los factores que influyen en las etapas más críticas como floración y establecimiento de los frutos y las relaciones que favorecen la productividad.

3. Resultados y discusión

3.1. Zapallos cultivados en Argentina

A los zapallos se los puede agrupar por las similitudes en las características de las plantas y de los frutos dentro de cada especie, y comúnmente se los identifica como “tipos comerciales”. En Argentina, los tipos comerciales más importantes de zapallos de consumo al estado maduro o “de invierno”, son los denominados “ancos”, “anquitos” o “butternut” (*C. moschata*) y los “del año” o “plomo” (*C. maxima*). Aunque también se consumen algunos híbridos interespecíficos del tipo “tetsukabuto” (*C. maxima* x *C. moschata*), otros intraespecíficos denominados “kabocha” y “deliciosos” (*C. maxima*), y una escasa cantidad de un zapallo que se denomina “calabaza gringa” o Cushaw (*C. argyrosperma*). Estos últimos se cultivan en pequeñas superficies, principalmente en la región central de la República Argentina (provincias de Córdoba, Santiago del Estero, Santa Fe y región oeste de Buenos Aires).

Al mismo tiempo, en todas las zonas productivas del país se cultivan dos tipos de zapallos de consumo inmaduro, denominados “zapallito redondo del tronco” (*C. maxima* var. zapallito redondo del tronco), y “zapallito italiano”, “calabacín” o “zucchini” (*C. pepo*). Si bien estos últimos están cuantiosamente difundidos en todo el mundo, en Argentina existe mayor superficie cultivada con los “zapallitos redondos del tronco”.

3.2. Ciclo de vida del zapallo y su relación con el ambiente

3.2.1. Etapas en el ciclo de vida del zapallo:

Todas las especies del género *Cucurbita* tuvieron origen en las regiones tropicales de América Central y del norte de Sudamérica. Allí fueron domesticadas las primeras especies, que luego se movieron hacia climas subtropicales. En particular, los centros de origen de *C. pepo*, *C. moschata* y *C. argyrosperma* se encuentran en Méjico, y el de *C. maxima* en el sur de Perú, Bolivia y norte argentino (Esquinas Alcazar & Gulick, 1983; Nayar & More, 1998).

En correspondencia con sus áreas de origen el zapallo es un cultivo de verano, con períodos de crecimiento de 120 a 150 días desde la siembra a la cosecha. En las zonas más productivas de la Argentina se siembra en los meses de septiembre, octubre y noviembre, apenas pasado el peligro de heladas, y se cosecha entre mediados febrero, marzo y fines de abril (Tabla 1). Alcanza el estadio reproductivo entre los 45 y 80 días, cuando las plantas aún están en la etapa de crecimiento vegetativo y en coincidencia con el solsticio de verano, y aunque se lo considera de respuesta neutra al fotoperíodo, las plantas perciben que los días comienzan a acortarse durante el verano, en coincidencia con temperaturas aún elevadas, todo lo cual favorece la floración.

Así, a lo largo del período de cultivo se pueden distinguir dos etapas de crecimiento: la primera es la etapa inicial, que dura entre 45 y 50 días desde la emergencia, y la segunda, en la que se superponen el crecimiento vegetativo y el reproductivo hasta el final del cultivo, es la etapa reproductiva, que se inicia con la visualización de primordios masculinos y se extiende hasta los 120 y 180 días (Rudich *et al.*, 1970). La floración y el cuaje se dan en picos de aproximadamente 30 días (Tabla 1 y Figura 1).

En términos generales, existen diferencias en la duración de las fases de desarrollo y crecimiento entre las especies de *Cucurbita* cultivadas, así como entre cultivares comerciales (Loy, 2004). Dichas diferencias dependen de la eficiencia en el uso de los asimilados producidos en las hojas, la relación de producción de nuevas hojas, el número de ramas o brotes que produce y la relación entre el número de hojas expandidas y su tamaño.

Es importante destacar aquí que el inicio del desarrollo reproductivo responde a una regulación autónoma, dada por las dimensiones de la planta; es decir, que el factor interno que determina el desenlace de la etapa reproductiva es la biomasa alcanzada.

Table 1: Characteristics of the crop cycle of *Cucurbita maxima* and *C. moschata*.

Tabla 1: Características del ciclo de cultivo de *Cucurbita maxima* y *C. moschata*.

	Siembra	Emergencia	Emisión de guía	Floración y cuajado	Inicio de Cosecha		
Mes	Sep-Oct-Nov	Sep-Oct-Nov	Oct-Dic	Ene-Feb	Feb-Mar-Abr		
Días	7-10		40-45	60-80	90-100	100 -120	120-150
Cultivares tipo	Todos	Todos	Todos	Todos	Deliciosos	Anco o Butternut	Anco o Butternut; Tetsukabuto; Del año o Plomos
				 <p>(<i>C. maxima</i>)</p>	  <p>(<i>C. moschata</i>)</p>	  <p>(<i>C. moschata</i>) (<i>C. maxima</i> x <i>C. moschata</i>) (<i>C. maxima</i>)</p>	

Fuente: Elaboración propia.

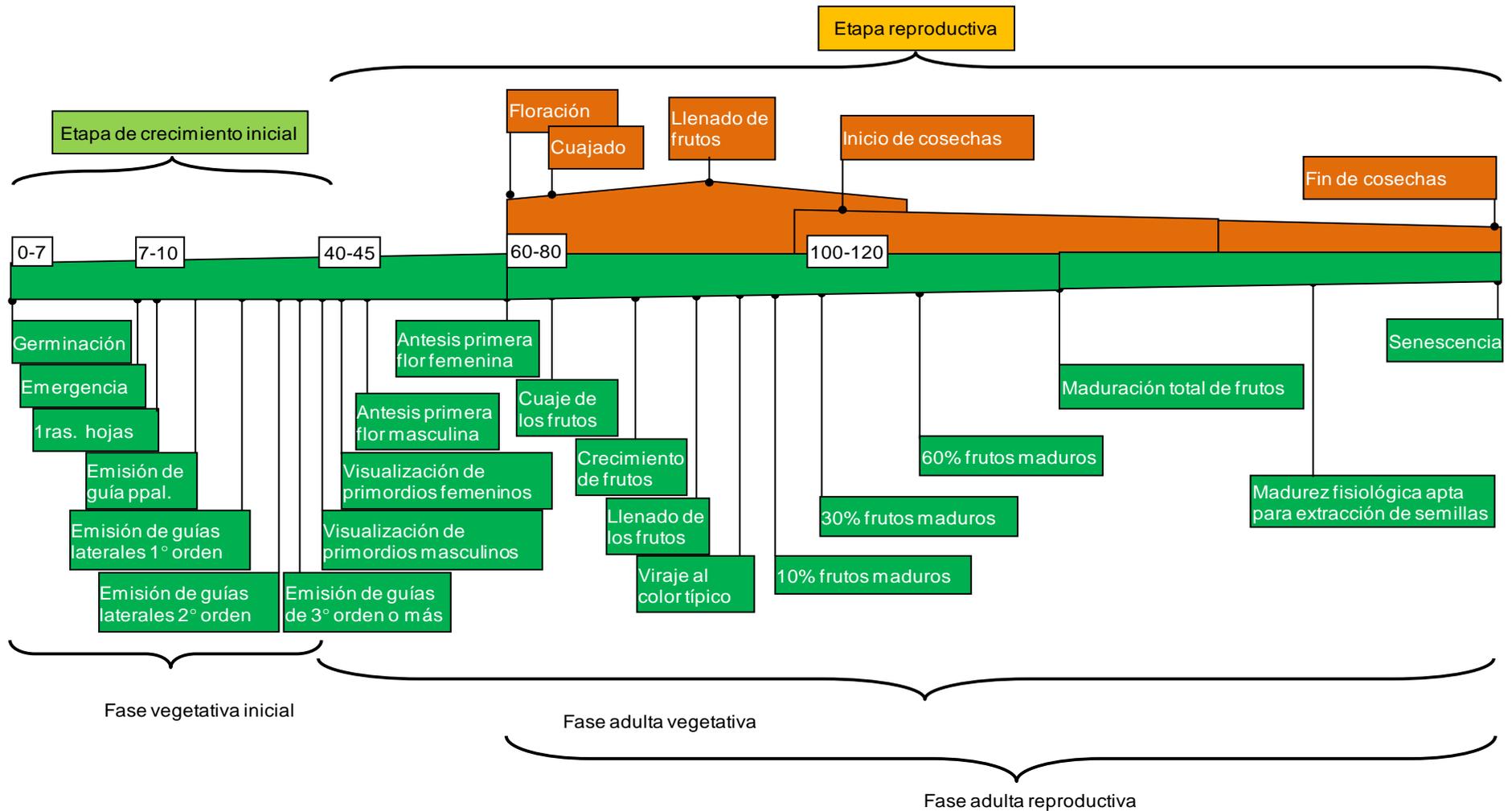


Figure 1: Phenological phases and life / crop cycle of *C. moschata* and *C. maxima*. Own elaboration.

Figura 1. Fases fenológicas y ciclo de vida/cultivo de *C. moschata* y *C. maxima*. Elaboración propia.

En líneas generales, el crecimiento se hace más lento en condiciones de déficit nutricional, poca luz, estrés hídrico, defoliaciones y bajas temperaturas, lo que tiende a prolongar el período juvenil (Zaccari, 2003). Por ejemplo, la baja luminosidad influye sobre el aprovisionamiento de hidratos de carbono en el ápice y esto hace que se prolongue el estado juvenil (fase vegetativa inicial) de la planta. Por otra parte, la nutrición determina la dimensión del ápice y en consecuencia el paso a la fase reproductiva.

La inducción a la floración puede ocurrir más o menos temprano, dependiendo de la variedad, la especie y el ambiente, principalmente en relación a la temperatura (Rudich *et al.*, 1970). Desde que se pueden observar visualmente los primordios florales femeninos y masculinos hasta la antesis pueden transcurrir 10 días (Sinnott, 1945). En la mayoría de las variedades, la tasa de crecimiento se acelera cuando las plantas, una vez superada la fase juvenil, muestran la antesis de las primeras flores femeninas (Tabla 1 y Figura 1); es notable el crecimiento en horarios nocturnos respecto a los diurnos debido a la escasa fotorrespiración (Loy, 2004).

Se puede anticipar la duración del período desde la emergencia hasta el inicio de floración teniendo en cuenta la variabilidad entre tipos de cultivares, pero también por diferencias ambientales entre las zonas de producción: en zonas con mayor cantidad de grados-día acumulados por encima de 10 °C los períodos serán más cortos. En las cultivares de plantas arbustivas, como los del tipo “zucchini” o de la variedad botánica zapallito redondo del tronco, generalmente el inicio de floración se logra hacia los 40 días, en tanto que en las cultivares de plantas con guías se alcanza entre los 50 y 60 días. Otro signo visible del inicio de la floración es que las hojas que se encuentran aproximadamente a la mitad de la guía principal han alcanzado su tamaño máximo.

En el inicio de la floración, los primordios femeninos llegan a la antesis con diferencias de dos a tres días, pero a medida que la planta crece pueden abrirse varias flores en el mismo día hasta lograr el establecimiento de varios frutos. Una vez que se fija uno o dos frutos en una guía, difícilmente se establezca otro hasta que el o los precedentes hayan logrado el tamaño próximo al definitivo. Lo más común es que las flores subsiguientes aborten o que sean del sexo opuesto. Por ello es que la floración femenina se da en picos, en los cuales disminuye la cantidad de flores femeninas en la medida que se avanza en el ciclo (Zaccari, 2003).

Después de 15 o 20 días desde el inicio de la floración femenina, se produce el primer pico con relaciones de 1:7 a 1:10 de flores femeninas/masculinas. Una vez que las plantas completan el llenado de los primeros frutos cuajados, se produce un nuevo pico de floración con relaciones que oscilan entre 1:3 y 1:7 de flores femeninas y masculinas (Figura 1).

Cabe destacar que en la región de Cuyo (Argentina), como en muchas de las principales zonas productivas del país, el ciclo máximo es de 150 días, que coincide con el período libre de heladas.

3.3. Cómo el ambiente controla las etapas

El control del ambiente sobre el desarrollo y el crecimiento de la planta de zapallo se dan fundamentalmente por acción de la temperatura. En este sentido, varios autores (Whitaker y Davis, 1962; Robinson, 2000; Zaccari, 2003) indican que la germinación y la emergencia de las semillas no tardan más de una semana cuando las temperaturas medias de suelo son de 20 °C a 22 °C, y que se trata de una especie sensible a las heladas, siendo la temperatura del mínimo biológico entre 8 °C y 10 °C y la óptima de

crecimiento vegetativo entre 25 °C y 30 °C. En el estado de plántula se han observado daños irreversibles cuando las mismas estuvieron expuestas a temperaturas de 2 °C por períodos prolongados (Tesi, 1987).

En todas las especies de zapallo la temperatura base de crecimiento ronda los 10 °C y coincide con la mínima para que se produzca la antesis (Loy, 2004). La acumulación de temperatura sobre el umbral mínimo determinará en cada especie y variedad de zapallo los grados-día (GD) necesarios para las diferentes etapas de crecimiento y desarrollo de la planta y la maduración del fruto; por ejemplo, plantas de la cultivar “Delica” (*C. maxima*), que presenta una temperatura base de 8 °C, necesitaron entre 601 y 652 grados desde emergencia a la primera cosecha en diferentes localidades (Zaccari, 2003). En tanto, para un híbrido tipo Tetsukabuto (*C. maxima* x *C. moschata*) con temperatura base 10 °C, la madurez de los frutos se encuentra entre 890 a 1280 GD (Zaccari, 2003). Wien *et al.* (2004) estudiaron los efectos de la temperatura en seis cultivares de zapallito y en dos de zapallos que fueron evaluados en cuatro localidades con diferencias de temperaturas medias durante tres campañas agrícolas. Los resultados fueron contrastados con pruebas en invernáculos donde las plantas crecieron con temperaturas de día/noche 32/27 °C, 25/20 °C y 20/12 °C. En todas las variedades, tanto en los diferentes años de cultivo a campo como en los ensayos de invernáculo, observaron que cuando la temperatura superaba 30 °C, la floración femenina se retrasaba y se la consideró responsable de la reducción del rendimiento en frutos.

Si bien las temperaturas medias son muy importantes para el desarrollo y la expresión sexual del zapallo, las temperaturas nocturnas juegan un rol muy significativo: con noches cálidas, las plantas de zapallo tienden a incrementar el desarrollo de flores masculinas respecto de noches más frescas y días cálidos (Zaccari, 2003; Wien, 1997). La temperatura puede tener influencia durante la diferenciación del primordio o durante el desarrollo de la flor hacia la antesis.

En algunas cultivares de las diferentes especies de *Cucurbita*, las temperaturas bajas pueden inhibir el desarrollo de flores masculinas después de la diferenciación, aumentando el número de flores femeninas precoces. Se ha comprobado que en las regiones donde las siembras se realizan en forma anticipada y las condiciones de temperatura aún son frescas, se inhibe la floración masculina y se produce el aborto de las flores femeninas por falta de polen. Esto es muy común en cultivares híbridos de “zucchini” (*C. pepo*) y menos en los de polinización abierta. Por otro lado, las condiciones de alta luminosidad pueden favorecer la floración femenina e, inversamente, el sombreado o la baja radiación a causa de la interferencia entre plantas la disminuyen o la retrasan (Nayar & More, 1998).

En condiciones de campo la temperatura puede interactuar con el fotoperíodo y la intensidad lumínica, generando en la planta cambios hormonales que determinarán la relación final de flores femeninas y masculinas. Por ejemplo, con fotoperíodos de 8 h las plantas de *Cucurbita* presentan menor cantidad de área foliar que con 12 h (Loy, 2004), algo similar a lo que ocurre en cultivos con alta frecuencia de días nublados (de baja intensidad de luz).

3.4. La floración en el zapallo

El género *Cucurbita* es considerado uno de los más homogéneos dentro de la gran familia de las Cucurbitáceas en cuanto a las características de la planta en general y del fruto en particular (Esquinas Alcazar & Gulick, 1983; Nayar & More, 1998) Reforzando esta idea, en todas las cultivares ensayadas en el Plan de Mejoramiento

Genético de Zapallo, que desde el año 1991 se desarrolla en la Estación Experimental Agropecuaria La Consulta del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), se ha observado que la mayor semejanza se presenta en la morfología floral.

Generalmente, la forma del ovario de las flores femeninas determina la ubicación de la cavidad seminal en el fruto (Figura 2). En *C. maxima*, *C. pepo* y *C. ficifolia* la cavidad seminal tiene la misma forma del fruto; con algunas excepciones, como los zapallitos denominados “crookneck” (cuello curvo) y “straightneck” (cuello recto), que tienen su origen en la especie silvestre *C. pepo* ssp. *texana* Decker, en los que la cavidad se ubica en el ápice del fruto, a diferencia de los que tienen descendencia de *C. pepo* ssp. *fraterna*, como los denominados Vegetable Marrow, Cocozelle o zucchini (Decker, 1988). Mientras que, en *C. moschata* y *C. argyrosperma* la mayoría de las cultivares tienen la cavidad seminal ubicada en el ápice del fruto, aún en los de formas esféricas o cilíndricas.

3.4.1. Procesos involucrados:

Las plantas de zapallo son diclino monoicas. Es decir que poseen androceo y gineceo en flores distintas pero en la misma planta (Figuras 2 y 3), lo que indica que se trata de una de las especies más evolucionadas de la familia de las Cucurbitáceas. Esta característica hace que sea indispensable el traslado del polen desde la flor masculina hacia la femenina para que se produzca la fecundación y el cuaje de los frutos (Whitaker & Davis, 1962; Loy, 2004).

El traslado lo realizan determinados insectos, y lo hacen exactamente cuando las flores femeninas están receptivas y las anteras de las masculina dehiscentes (Whitaker & Davis, 1962; Loy, 2004). Para coordinar este proceso de polinización, las plantas de zapallo destinan parte de sus fotoasimilados para elaborar una amplia variedad de metabolitos secundarios atrayentes de polinizadores (Nayar & More, 1998). Por ejemplo, en todas las especies del género *Cucurbita* las antocianinas participan en la coloración amarilla de las flores, que es detectada acuciosamente por los insectos polinizadores (Grajales-Conesa *et al.*, 2011). Más aún, la evolución del color de las flores en estas especies puede haber estado inducida por una presión selectiva de los insectos polinizadores (Nantes-Parra, 2005).

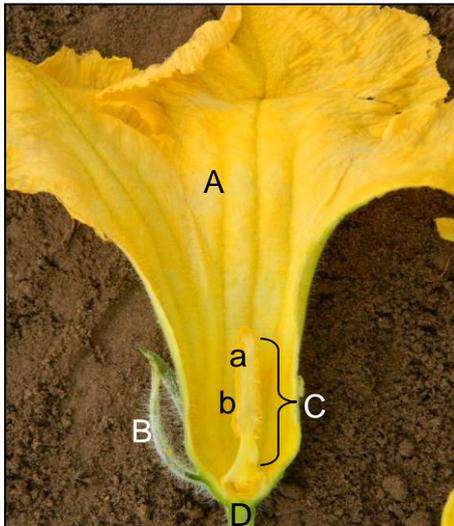


Figure 2: Longitudinal section of the male flower of *C. moschata*. A, petals. B, sepals. C; anthers; a, filaments; b, pollen grains. D, pedicel (Photo by the author).

Figura 2: Corte longitudinal de la flor masculina de *C. moschata*. A, pétalos. B, sépalos. C; anteras; a, filamentos; b, granos de polen. D, pedicelo (Foto del autor).

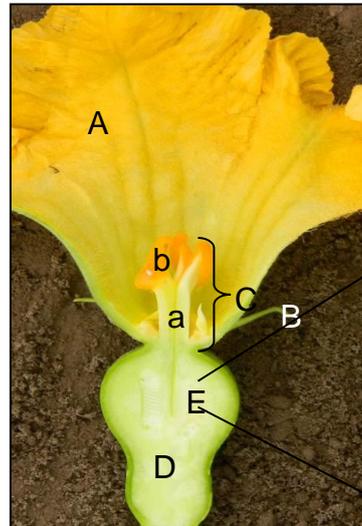
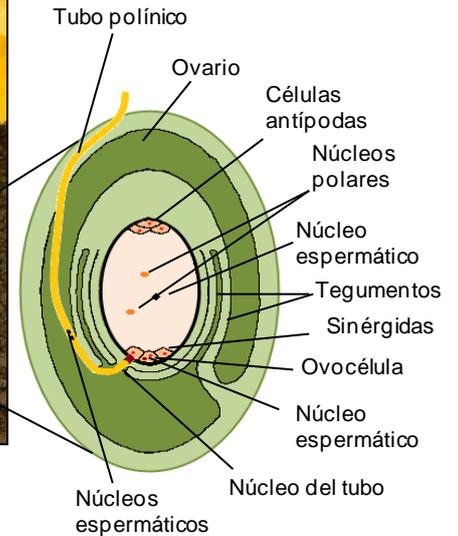


Figure 3: Longitudinal section of the female flower of *C. moschata* with detail of the ovary (drawing adapted from Curtis & Barnes, 2001): A, petals. B, sepals. C; pistil; a, style; b, stigma. D, inferior ovary. E, ovules. (Photo and drawing by the author).

Figura 3: Corte longitudinal de la flor femenina de *C. moschata* con detalle del ovario (dibujo adaptado de Curtis & Barnes, 2001): A, pétalos. B, sépalos. C; pistilo; a, estilo; b, estigma. D, ovario ínfero. E, óvulos. (Foto y dibujo del autor).



Independientemente del sexo de la flor, la mayoría de las Cucurbitáceas tienen un patrón ontogénico similar: los nudos basales del tallo principal portan las flores masculinas y los nudos superiores o en ramas de primer orden o superiores, las femeninas. Este patrón juega un rol importante en la productividad.

Stapleton *et al.* (2000), estudiaron los patrones de floración de diferentes cultivares de *Cucurbita* en distintas temporadas y observaron que si bien eran similares entre los años, diferían en la productividad por las condiciones ambientales, mencionando como los aspectos de mayor importancia a tener en cuenta: el momento de aparición de las primeras flores masculinas o femeninas, la relación de flores femeninas sobre masculinas, y la polinización y el cuaje de frutos en relación a las condiciones ambientales.

Loy (2004) coincide con estas consideraciones y plantea que son cinco los aspectos que definen la productividad de diferentes cultivares: (1) tiempo de aparición de la primera flor femenina y masculina; (2) flores promedio que soportan las plantas; (3) relación de flores femeninas:mascullinas; (4) factores ambientales que pueden influir sobre la floración y el cuaje; (5) capacidad de las flores para permanecer receptivas hasta después de media mañana.

Nitsch *et al.* (1952) explican que en las guías del zapallo existe un patrón de cambio

gradual desde la masculinidad hacia la feminidad, que se expresa tanto por la sexualidad como por la cantidad de flores de cada sexo. Es decir que este cambio gradual es cualitativo, porque inicia la floración con flores masculinas, a las que llamaron "flores masculinas inhibidas", luego de un determinado tiempo desarrollan flores masculinas "normales" (Figura 4) y después femeninas "funcionales" (Figura 5), y hacia el final del ciclo sólo flores femeninas con ovarios gigantes que las denominaron "súper hembras"; estas últimas no necesitan el polen ni el añadido de hormonas para convertirse en frutos partenocárpicos. Este cambio también es cuantitativo porque la relación de flores femeninas:mascullinas va cambiando en la medida en que la guía crece.

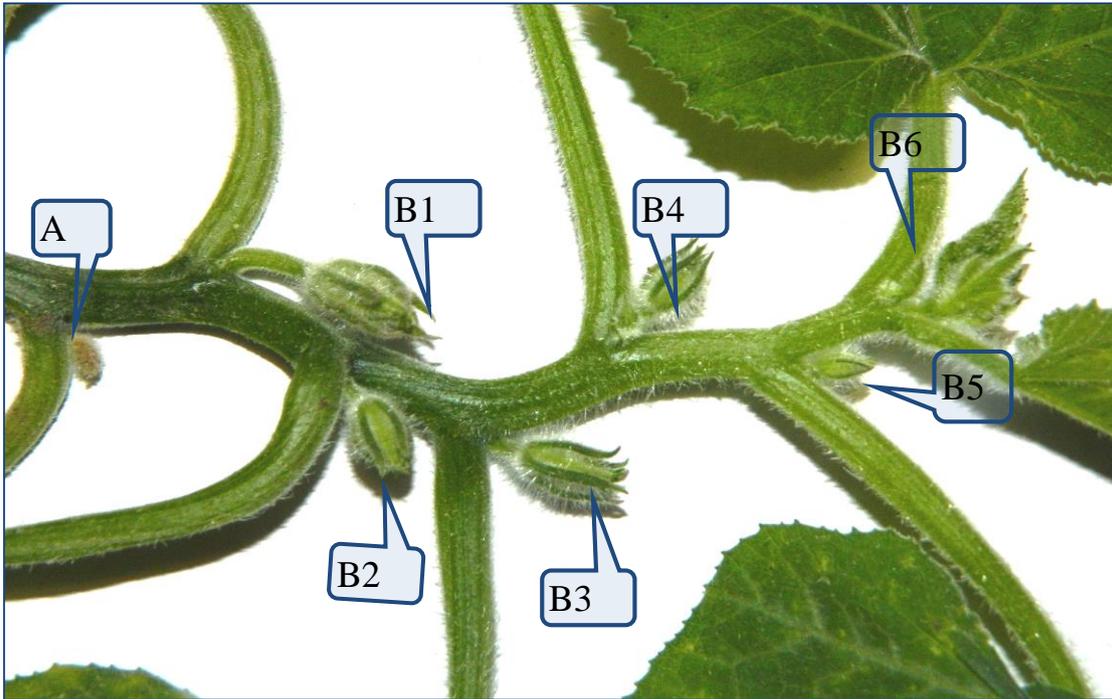


Figure 4: Detail of male flower primordia in a *C. moschata* shoot. A = 2 mm dry flower; B1 = 20mm normal flower; B2 = 10mm normal flower; B3 = 12mm normal flower; B4 = 12mm normal flower; B5 = 6mm normal flower; B6 = normal flower of 4 mm. (Photo by the author).

Figura 4: Detalle de primordios florales masculinos en un vástago de *C. moschata*. A=floreseca de 2 mm; B1=florenormal de 20 mm; B2=florenormal de 10 mm; B3=florenormal de 12 mm; B4=florenormal de 12 mm; B5=florenormal de 6 mm; B6=florenormal de 4 mm. (Foto del autor).



Figure 5: Detail of the start of female flower growth at the apex of a *C. moschata* shoot (Photo by the author).

Figura 5: Detalle del inicio del crecimiento de flor femenina en el ápice de un vástago de *C. moschata* (Foto del autor).

3.4.2. Factores ambientales que los controlan:

Cada nodo de una guía de zapallo porta los siguientes primordios: uno de flor, uno de un brote lateral y uno de zarcillo (Nitsch *et al.*, 1952). La flor axilar puede desarrollar estambres, y entonces no muestra signos de un ovario (flor masculina), o tiene un pistilo, sin estambres funcionales, y presenta un ovario (flor femenina). Nitsch *et al.* (1952) demostraron que, sin modificar las condiciones externas normales del cultivo, el sexo del botón floral cambia desde la masculinidad a la feminidad en la medida en que la guía crece y se alarga, pero luego demostraron que, controlando algunos factores ambientales (duración del día y temperatura) se puede modificar la expresión sexual de las plantas de zapallo tipo “Corazón de buey”, “Acorn” o “Table Queen”. Así, con altas temperaturas y días largos las guías de las plantas tienden a mantener la fase masculina, mientras que con bajas temperaturas y días cortos aceleran el desarrollo de flores femeninas.

La mayoría de las variedades de zapallo emiten las flores masculinas primero, y cuando detectan el comienzo del acortamiento de los días inician la emisión de flores femeninas (Robinson & Decker-Walkers, 1997; McCormack, 2005; Diggle *et al.*, 2011). En particular, Robinson & Decker-Walkers (1997) señalan que, en algunas variedades, es común observar la aparición de las flores femeninas antes que las masculinas, principalmente en algunas plantas de variedades arbustivas, pero que también esto se produce cuando se siembran más temprano de lo habitual.

Aunque lógicamente está estrechamente asociada a los cambios en el largo del día, en condiciones naturales la temperatura juega un rol principal en el control de la floración del zapallo (Wien, 1997; Loy, 2004). En la floración masculina la temperatura influye directamente sobre la velocidad de la antesis, el tiempo que una flor de zapallo

permanece abierta, y en la liberación del polen (Robinson & Decker-Walkers, 1997). En las flores masculinas el polen se libera a temperaturas de 10 °C. Mientras que, altas temperaturas (alrededor de 30 °C) aceleran el marchitamiento de las corolas de la flor, haciendo que se cierren a mitad de la mañana (Robinson & Decker-Walkers, 1997).

En cuanto a la floración femenina, Wien *et al.* (2004) observaron que las plantas expuestas a una temperatura constante de 30 °C y un fotoperíodo de 16 h no producen flores femeninas. Otras, expuestas a la misma temperatura pero con un fotoperíodo de 8 h, establecieron escasa cantidad de flores femeninas (entre 10% y 20% de lo esperado en condiciones óptimas) y lo hicieron a partir del nudo 58. En tanto, plantas expuestas a 26 °C durante el día y 20 °C por la noche produjeron flores femeninas a partir del nudo 26, y con un incremento del 30% al 75% respecto del tratamiento anterior.

Plantas expuestas a 30 °C durante el día y 23 °C por la noche con 8 h de fotoperíodo, produjeron flores femeninas a partir del nudo 26, pero cuando las plantas fueron expuestas a 23 °C durante el día y 30 °C por la noche, con 8 h fotoperíodo, el número de nudo promedio en el que produjo flores femeninas fue el 99%. No obstante, Loy (2004) comenta el trabajo anterior y plantea que, si bien el estudio sugiere que las temperaturas excesivamente altas durante la noche tienen un efecto inhibitorio fuerte sobre la emisión de flores femeninas, los resultados fueron confusos por los fotoperíodos utilizados.

Generalmente, las flores femeninas están receptivas desde las primeras horas de la mañana hasta cerca del mediodía, lo que coincide con el inicio de la dehiscencia de las anteras en las flores masculinas. Como se comentó, la temperatura mínima para la dehiscencia es de alrededor de 10 °C, mientras que la germinación del grano de polen y el crecimiento del tubo polínico puede ocurrir a temperaturas entre 20 °C y 30 °C (Wien *et al.*, 2004; Loy, 2004).

Otro factor que puede influir sobre la emisión de flores femeninas es el nivel o intensidad de la luz. Los botones florales femeninos expuestos a bajos niveles de luz pueden abortar, y este efecto se puede observar en los cultivos cuando se producen períodos nublados prolongados y también en cultivos con excesivo follaje (Loy, 2004). Además, condiciones prologadas de excesiva nubosidad también reducen la actividad de los insectos polinizadores, que es indispensable para la fecundación en estas especies.

Wien *et al.* (2002) creen que el desarrollo del cultivo en altas temperaturas afecta más a la viabilidad de las flores femeninas que al normal funcionamiento del grano de polen. Ellos observaron que la misma variedad cultivada por tres años consecutivos en localidades con regímenes térmicos contrastantes de Norteamérica (en Florida y en Nueva York), tuvieron diferencias promedio de 40 nudos en el establecimiento del primer fruto (nudo 78 en la localidad más cálida y nudo 38 en la más fresca).

Posiblemente el retraso en la aparición de la primera flor femenina en Florida también fue afectado por fotoperíodos más cortos y alta nubosidad, produciendo el aborto de las primeras flores femeninas a causa de bajos niveles de luz. Asimismo, las altas temperaturas pudieron favorecer un mayor crecimiento vegetativo con sombreado excesivo, lo que perjudicó a su vez el desarrollo de flores femeninas (Loy, 2004).

3.5. Otros factores que participan en el control de la floración

Se desconoce la naturaleza de las señales endógenas que participan en la inducción de la floración, pero se sabe que en ella participan azúcares, hormonas vegetales, péptidos y otras moléculas difusibles (León Ramírez *et al.*, 2004; Buchanan *et al.*, 2007). Asimismo, el desarrollo reproductivo de las Cucurbitáceas responde a factores tales como la edad, la capacidad fotosintética de las plantas y el suministro de nitrógeno

(Ainsworth, 2006).

En cada axila de las ramas del zapallo existe un primordio floral femenino y varios masculinos. Heslop-Harrison (1963), atribuye su activación a diferentes niveles hormonales (de auxina y giberelinas), asociados al efecto de las condiciones ambientales de luz y temperatura. Días largos con alta intensidad de luz y alta temperatura aumentan los niveles endógenos de giberelinas, y como consecuencia se producen mayores cantidades de flores masculinas; por el contrario, días cortos con menor intensidad de luz y temperaturas menores elevan el contenido de las auxinas, induciendo la formación de flores femeninas.

En verdad, las fitohormonas cumplen un rol central en la coordinación de la floración en plantas de zapallo (Wien, 1997), y esto tiene importantes implicancias agronómicas. Aplicaciones exógenas de ciertas fitohormonas pueden promover la producción de flores femeninas o masculinas y, según las dosis aplicadas, pueden inhibir totalmente la emisión de flores de uno u otro sexo por períodos de 10 a 20 días (Nascimento *et al.*, 2007). Por otro lado, dado que las hormonas están involucradas en el desarrollo de múltiples procesos en la ontogenia del zapallo, las mutaciones que afectan los niveles hormonales poseen un alto potencial pleiotrópico (Diggle *et al.*, 2011).

3.5.1. Importancia de los reguladores de crecimiento:

Las giberelinas regulan distintos procesos del desarrollo durante todo el ciclo de vida de una planta superior, incluyendo el crecimiento y la floración. Bajos niveles de giberelinas están asociados al acortamiento de los nudos y retraso de la floración y reducción de la fertilidad (Pimenta Lange *et al.*, 2012). Sin embargo, en las Cucurbitáceas en general, aplicaciones exógenas de giberelinas tienen un efecto particular: promueven la producción de flores masculinas (Wien, 1997; Taiz & Zeiger, 2002; Pimenta Lange *et al.* 2012; Nascimento *et al.*, 2007).

Cabe destacar que las giberelinas presentan efectos diferentes en distintas especies, por ejemplo son feminizantes en el maíz y masculinizantes en las Cucurbitáceas (Dellaporta & Calderon-Urrea, 1993). Más específicamente, plantas de diferentes variedades de Cucurbitáceas tienen también diferentes grados de respuesta a iguales dosis de aplicación exógena de la misma giberelina (Dellaporta & Calderon-Urrea, 1993; Wien, 1997).

En otro estudio, plantas arbustivas de *C. moschata*, mutantes a la producción de giberelina, se caracterizaron por poseer entrenudos cortos, floración femenina más temprana y mayor proporción de flores femeninas sobre las masculinas, con frutos más pequeños que en las de tallos largos (Wu & Cao, 2008).

El alargamiento de los entrenudos de los tallos de la planta de zapallo está asociado a la existencia de altas concentraciones endógenas de giberelinas, lo que podría asociarse a la variabilidad en el hábito de crecimiento de las plantas (arbustivas, matas y matas expandidas) en al menos tres de las especies del género *Cucurbita* (Loy, 2004).

Pimenta Lange *et al.* (2012) identificaron las diferentes giberelinas que intervienen en la floración masculina del zapallo. Para ello analizaron los niveles endógenos de diferentes giberelinas en distintas estructuras de la flor masculina del zapallo (estambres, sépalos y pétalos) en cinco estadíos de crecimiento, desde la aparición del botón floral hasta flor completamente abierta. Observaron que las giberelinas GA9 y GA4 son las más activas y se acumulan principalmente en el estambre, precisamente antes de iniciar la fase de crecimiento rápido de la flor, denominada “estadío 4”, y desde allí se moverían a los otros órganos florales, incluyendo pétalos y el pedicelo, para sustentar sus crecimientos. En cuanto al etileno, quizá sea ésta la fitohormona de mayor importancia económica en la producción de frutos de zapallo, porque además de promover el desarrollo de flores

femeninas, con el consecuente aumento de los rendimientos, se puede utilizar para la emasculación total de líneas receptoras de polen en la producción de híbridos (Robinson & Decker-Walkers, 1997; Nayar & More, 1998).

El rol central del etileno sobre la expresión sexual del zapallo se vio reforzado cuando se descubrió cómo inhibirlo: plantas tratadas con aminoetoxivinilglicina o nitrato de plata aumentaron el número de flores masculinas, y esto hizo suponer que tratando plantas con androesterilidad genética (líneas ginoicas) con estos inhibidores se podría favorecer la aparición de flores masculinas y permitir la autopolinización, indispensable para el mantenimiento de estas líneas, que son fundamentales para la producción de híbridos (Wien, 1997; Nerson, 2007; García Gámez, 2012).

Nerson (2007) expresa que la aplicación del fitorregulador correcto en el momento adecuado y la concentración óptima es la piedra angular para el control artificial de la floración. En el caso de los zapallos, los mejores resultados con etileno se obtienen aplicándolo en plantas jóvenes, con cinco o diez hojas verdaderas. Para obtener la emasculación total de las plantas por un determinado tiempo (20 a 30 días) se utiliza etefón (ácido 2-cloroetilfosfónico, productor de etileno endógeno), en las dosis máximas soportadas por las plantas sin afectar gravemente su vigor. En este sentido, los efectos de estos tratamientos se hacen evidentes por la reducción del crecimiento y el vigor de la planta y del fruto (Robinson, 2000).

Nascimento *et al.* (2007), afirman que se pueden diferenciar dos etapas de la acción de este producto: en la primera se produce el aborto de todos los primordios florales, masculinos y femeninos (Figura 6); en la segunda, los primordios florales masculinos son sustituidos por femeninos (Figura 7), con lo cual se pueden utilizar estas plantas como receptoras de polen eliminando las posibilidades de autofecundación. Luego, las plantas tienden a recuperar gradualmente el vigor y la emisión de flores masculinas, que al inicio no son funcionales por la ausencia de los estambres (Figura 8) (Della Gaspera *et al.*, 2010; Nascimento *et al.*, 2007; Robinson, 2000).



Figure 6: Abortion of female and male flower primordia after 5 days from spraying with 1,800 ppm of 38% ethephon (Author's photo).

Figura 6: Aborto de primordios florales femeninos y masculinos luego de 5 días desde la pulverización con 1.800 ppm de etefón 38% (Foto del autor).

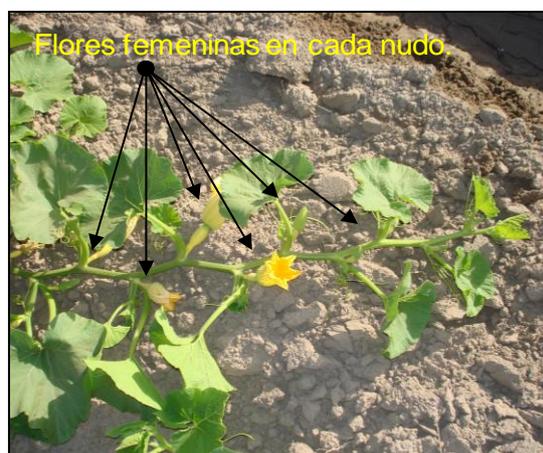


Figure 7: Emission of female-only flowers after 20 days from spraying with 1,800 ppm of 38% ethephon (Author's photo).

Figura 7: Emisión de flores sólo femeninas luego de 20 días desde la pulverización con 1.800 ppm de etefón 38% (Foto del autor).



Figure 8: Left: Untreated male flower. A: stamens with functional pollen. Right: Male flower atrophied by the effect of ethephon 20 days after treatment. B: Atrophied stamens (Photos by the author).

Figura 8: Izquierda: Flor masculina sin tratar. A: estambres con polen funcional. Derecha: Flor masculina atrofiada por efecto del etefón a los 20 días del tratamiento. B: Estambres atrofiados (Fotos del autor).

Cuando el etileno se emplea para aumentar la productividad se utilizan dosis menores que las que se emplean para la emasculación, obteniéndose efectos intermedios en los que sólo algunos primordios florales masculinos son reemplazados por femeninos (Figura 9). Como referencia, se puede mencionar una dosis del orden de las 250 ppm en el estado de 5 a 10 hojas verdaderas. Aquí también se busca provocar el menor efecto sobre el crecimiento y el vigor de las plantas, y además la coexistencia de algunas flores masculinas con las femeninas, para que provean el polen necesario para el cuaje de los frutos. Estos tratamientos son frecuentes en cultivares destinados a la producción de frutos tiernos, como el zapallito redondo del tronco y los tipo “zucchini” o “italianos” que se producen en invernaderos (Nerson, 2007).



Figure 9: Bush plant of the cultivar Nutri C INTA (*C. pepo*) with only female flowers (Photo by the author).

Figura 9: Planta arbustiva de la cultivar Nutri C INTA (*C. pepo*) con emisión de flores solamente femeninas (Foto del autor).

Otro grupo de fitohormonas que tiene participación en la floración de las Cucurbitáceas es el de las auxinas. Éstas conforman un grupo de compuestos caracterizados por la capacidad de inducir el alargamiento de las células de los brotes, pero además tienen un rol importante en la formación de flores femeninas de zapallo (Galum *et al.*, 1963; Weaver, 1980).

Galum *et al.* (1963) mencionan que altos contenidos de auxinas y etileno estuvieron correlacionados con la producción de flores femeninas en el zapallo, pero que además este efecto estuvo asociado a factores ambientales. Días cortos con menor intensidad de luz y temperatura relativamente baja modifican los contenidos de auxinas, induciendo la formación de flores pistiladas. Por otro lado, García Gámez (2012) comenta que cuando se pulverizan plantas con etefón disminuyen los niveles de auxinas; esto confirmaría una interacción entre las dos hormonas, donde el etileno inhibe la translocación de las auxinas.

En cambio, Wien (1997) plantea que es muy difícil de esclarecer el verdadero rol de las auxinas en estos procesos, porque cuando existen altos niveles de las mismas se produce la liberación de etileno en los tejidos, y se ha comprobado que el etileno es un inhibidor de translocación de las auxinas. Según este autor, la actividad de las auxinas en el zapallo está más estrechamente relacionada con la fecundación de los óvulos.

Por su parte, en nueve cultivares de zucchini tratados con auxinas, Gómez *et al.* (2004) no observaron efectos sobre la masculinidad ni la abscisión de las flores femeninas

respecto a los testigos sin tratar. No obstante, Heslop-Harrison (1963) había propuesto como modelo que en cada axila de las hojas de zapallo existe una yema de flor femenina y un racimo de yemas de flores masculinas, y que la activación de una u otra yema dependen de los niveles de auxina presentes en el nudo. Aunque también observó que los efectos de estas fitohormonas están asociados a la actividad de las giberelinas: niveles altos de giberelinas favorecen el desarrollo de las yemas femeninas y niveles bajos de las masculinas.

Cabe agregar aquí, que las plantas de zapallo se diferencian de la mayoría de las de otras especies en el aumento en los niveles de auxinas observados luego de la polinización y la fertilización de los frutos. En el 80% de las especies sólo se incrementan los niveles de giberelinas y de citocininas, mientras que en esta hortaliza intervienen también las auxinas (Nayar & More, 1998).

Un último aspecto a comentar en este apartado es en relación al ácido succínico (2,2 dimetil hidracida). Weaver (1980), expresa que sus pares Hopp y Rochester observaron, a las seis semanas de haber aplicado concentraciones de 1.000 ppm o 5.000 ppm de ácido succínico en plántulas con una hoja verdadera, que se extendía cada vez más la fase de producción de flores masculinas con el aumento de la dosis. Una vez pasado el efecto de estas aplicaciones se mantenía una proporción de 2:1 masculinas/femeninas. La extensión de la fase de flores masculinas por varios nudos podría ser de gran utilidad en las líneas donadoras de polen para la producción de híbridos., No obstante, Rusdhi (1976) menciona contrariamente a este regulador como un retardador del crecimiento que promueve la producción de flores femeninas en el género *Cucurbita*.

3.5.2. Factores genéticos que intervienen en la floración:

Para Blanca *et al.* (2011), las Cucurbitáceas son un modelo para el estudio de la determinación del sexo por sus diversos tipos de expresión sexual. Si bien se han clonado varios de los principales genes determinantes del sexo los mecanismos en *Cucurbita* aún se desconocen, pero estarían regulados por las fitohormonas y los factores ambientales.

Se conoce que un determinado número de genes controla las funciones de las flores y la sexualidad en el zapallo. Se han identificado tres genes que controlan la androesterilidad: ms-1 y ms-3 en *C. maxima*, y ms-2 en *C. pepo*. Otros dos fueron identificados para la esterilidad completa: s-1 en *C. maxima* y s-2 en *C. pepo*. También hay reportes sobre la identificación de otros genes que controlan el color de la corola entre el verde, el blanco, el amarillo y sus combinaciones (Paris & Brown, 2005; Paris & Kabelka, 2009).

Las características observables de la planta y el fruto de los zapallos están reguladas por genes cuya expresión depende de factores asociados, como los ambientales y los hormonales, que en algunos casos no se pueden separar para su análisis (Paris & Brown, 2005). Las hormonas vegetales pueden modular la expresión génica y la síntesis de proteínas, y posteriormente modular los procesos fisiológicos y bioquímicos de las plantas (Wu & Cao, 2008). Como ejemplo se puede citar el carácter de “planta arbustiva”, regulado por un gen dominante *Bu* (*Bu* proviene de la palabra inglesa *bush*, arbusto), cuya expresión depende de los niveles endógenos de giberelinas y a su vez interfiere con los niveles endógenos de etileno, que terminan por influir directamente sobre la expresión sexual de las plantas (Paris & Brown, 2005). Estas plantas arbustivas poseen entrenudos muy cortos y, a menudo, emiten antes las flores femeninas que las masculinas, características que estarían asociadas a una menor concentración endógena de giberelinas y mayor de etileno, inversamente a lo que ocurre con los zapallos que poseen plantas de mata o mata expandida (Loy, 2004).

Cuando se cruzan estas plantas arbustivas por otras con guías o ramas largas, el gen *Bu* se muestra como dominante al principio pero recesivo después de que la planta alcanza el estado reproductivo, pudiendo aparecer flores femeninas antes que las masculinas (Paris & Brown, 2005). Este cambio de estado de dominancia de dicho gen depende, en gran parte, de los niveles hormonales; al principio, los de giberelinas son más bajos y los del etileno más alto, pero luego se equilibran y las plantas comienzan a guiar, a diferencia de lo que sucede en las plantas de mata expandida. Esta dominancia parcial del gen *Bu* y los altos niveles de etileno provocan la emisión temprana y simultánea de flores femeninas, favoreciendo la precocidad y la maduración concentrada de los frutos, además de la uniformidad.

También existe un razonamiento inverso para el estudio de la asociación del gen *Bu* con los niveles hormonales. El hábito de crecimiento arbustivo de las plantas de zapallo se puede convertir al de mata guiadora con aplicaciones exógenas de ácido giberélico, lo que hace suponer que son los genes que gobiernan este hábito de crecimiento arbustivo los que hacen reducir la producción de giberelinas endógenas. El efecto principal observable es la mayor longitud de los entrenudos (Denna, 1963; Broderick, 1982). Wu *et al.* (2007), estudiaron la herencia del hábito de crecimiento arbustivo en la especie *C. moschata* y concluyen que el gen *Bu* posee una herencia monogénica y dominante. También observaron que las plantas arbustivas emitieron flores femeninas varios días antes que las de matas expandidas, aunque ellos nunca relacionaron este carácter con los niveles hormonales.

Paris y Edelstein (2001), realizaron estudios similares en *C. pepo* y en su reporte también asignan un sólo locus al gen *Bu*, pero dicen que este alelo tiene dominancia incompleta sobre el de plantas con guías, ya que en sus experimentos las plantas obtenidas en la F₁ fueron semi-arbustivas. Della Gaspera (2010) también observó dominancia incompleta en la variedad Cuyano INTA de la especie *C. moschata*; posee un hábito de crecimiento arbustivo hasta el inicio de la floración y luego comienza a emitir guías, transformándose de una planta semi-arbustiva en una de mata expandida. Vale agregar que esta variedad fue obtenida por selección genealógica y recurrente, a partir de un cruzamiento entre líneas homocigotas de plantas arbustivas por otras líneas homocigotas de mata expandida.

Otra característica observada en esta cultivar es la precocidad en el inicio de la floración femenina; éstas son emitidas de 5 a 10 días antes que las plantas de las líneas progenitoras guiadoras, y 10 a 15 días después que en las líneas progenitoras arbustivas, pero con la particularidad de que lo hacen de forma más concentrada respecto de sus padres. Por otro lado, muchas plantas de la población que conforman la base genética de la cultivar emiten primero las flores femeninas y unos días después las masculinas (resultados no publicados). Esta característica se observa frecuentemente en las cultivares de plantas arbustivas, donde además de expresarse el gen *Bu* se modifican los niveles hormonales que regulan la expresión sexual en plantas de zapallo (Manzano *et al.*, 2008).

En cuanto a la regulación génica de la floración, en este género sólo se ha encontrado androesterilidad genética; es decir que no existe la androesterilidad citoplasmática, como ocurre en cebolla o zanahoria. Zhang y Rhodes (2000) elaboraron y patentaron un método para la producción de híbridos de Cucurbitáceas con una exhaustiva descripción de sus correspondientes marcadores fenotípicos.

En *C. pepo* se han identificado los genes *ms-1*, con el que las flores femeninas abortan antes de la antesis, y *ms-2*, con el que las flores masculinas abortan después de la antesis. En *C. maxima* se identificó el *ms-3*, que es homólogo a *ms-2*, cuyas plantas se pueden reconocer en forma temprana cuando está presente marcador “virescent” (*v*),

porque sus hojas jóvenes poseen color verde amarillo (Zhang & Rhodes, 2000; Paris & Kabelka, 2009).

Heslop-Harrison (1963), propuso una teoría para el sistema del gen “operón” intentando explicar los numerosos procesos involucrados en la iniciación secuencial de los órganos florales. La teoría se basa en un sistema de activación por relé o interruptor para la activación de diversos genes, a través de la mediación de inductores específicos con cortos intervalos intercelulares. A través de este modelo es posible especular sobre las funciones y las características de las sustancias que forman los órganos. El autor cree que esta función puede soportar la teoría del apagado o puesta en movimiento de un conjunto de genes, que permite guiar paso a paso la información de cada linaje de células, y asocia todo el proceso al metabolismo de las auxinas, quienes actúan en dos vías: por un lado, sobre la determinación de un primordio floral en una fase temprana, y por el otro, en el balance de crecimiento entre el gineceo y el androceo.

Galum *et al.* (1963), por su parte, concluyen que en la diferenciación del sexo intervienen tres o cuatro genes mayores acoplados a modificadores y factores ambientales, tales como el largo del día y la temperatura, y a todos los grupos mayores de reguladores del crecimiento.

A través de los estudios realizados sobre la herencia del sexo en zapallo se ha demostrado que este carácter está regulado por un control digénico, cuyos genes son denominados A y G. Las formas monoicas, como las que ocurren en el zapallo, están expresadas por AAGG, mientras que las formas andromonoicas, ginomonoicas y hermafroditas, observadas comúnmente en otras Cucurbitáceas, estarían expresadas por aaGG, AAgg y aagg respectivamente (Nayar & More, 1998).

Por último, cabe destacar en este apartado los estudios de Eckardt (2007) y de Lin *et al.* (2007), en relación a la acción de una proteína denominada “florigeno”, que sería responsable de desencadenar la floración. Según estos autores la proteína sería producida por un gen en las hojas de las plantas, y no en el ápice donde se induce la floración. Lin *et al.* (2007), en particular, dieron evidencias de una proteína (FT) que funciona como una señal florigénica de larga distancia en el zapallo, concluyendo que el género *Cucurbita* podría ser un modelo muy práctico para avanzar en el estudio de la naturaleza molecular de la regulación de la floración.

3.6. El establecimiento de frutos en el zapallo

El establecimiento de los frutos en las plantas de zapallo está mucho menos estudiado que la producción de flores, aun cuando implica procesos fundamentales en la generación del rendimiento en este cultivo.

Para auxiliar en la interpretación de esos procesos en relación a factores externos e internos de la planta, en el ANEXO 1 se presenta una descripción detallada de la morfología de las flores femeninas y masculinas del zapallo. Dado que la especie más difundida es *C. moschata* la mayoría de las figuras que se presentan pertenecen a ella.

3.6.1. Procesos involucrados en el establecimiento del fruto:

A partir de la polinización se desencadenan una serie de reacciones químicas y hormonales que conducen a la fecundación, el cuaje y el llenado del fruto. En zapallo, la receptividad del estigma al polen es máxima en el mismo momento de la anthesis, aunque puede permanecer receptivo por aproximadamente 20 horas (Nayar & More, 1998).

El cuaje de los frutos en las plantas del género *Cucurbita* se produce en forma

secuencial, pero pueden llegar a establecerse hasta dos o más frutos en un mismo día cuando las plantas alcanzan suficiente desarrollo (Zaccari, 2003). En tanto, tal como ocurre en el pepino (*Cucumis sativus*), donde el primer fruto ejerce la mayor demanda de carbohidratos y suprime el crecimiento de los frutos restantes (Schapendonk & Brouwer, 1984), el cuaje de un fruto en una guía de zapallo suprimiría a las flores posteriores de la misma guía hasta el momento en el que se haya terminado de llenar el anterior.

En coincidencia con esto, en plantas arbustivas de los zapallitos “redondos del tronco” y del tipo “zucchini” se verifica que la cosecha de frutos tiernos estimula la producción y cuaje de otros posteriores (Loy, 2004). Esta práctica, no obstante, no sería efectiva en cultivos de zapallos para consumo al estado maduro, ya que obviamente se perdería gran parte de la producción.

También en el caso del melón (*Cucumis melo*) se plantea que la práctica de remover los frutos cuando alcanzan el grado de madurez comercial induce como destinos a los frutos que se han establecido más tardíamente, acelerándose así los procesos de llenado y maduración de los mismos (Bouzo, 2006). Respecto a esto último, Bruton *et al.* (1998) distinguen que en el zapallo el llenado del fruto depende del área foliar total de la planta y no de las hojas cercanas al fruto, como sí ocurre en el melón.

3.6.2. Factores ambientales que controlan el establecimiento de frutos:

Como ya se comentó, las plantas de zapallo requieren la participación de insectos polinizadores para el traslado del polen desde la flor masculina a la femenina, en el momento exacto en que las flores femeninas están receptivas y las anteras de las masculinas dehiscentes (Whitaker & Davis, 1962; Loy, 2004). Esta completa dependencia de los polinizadores determina que, cuando los insectos no estén presentes los frutos no cuajen.

No obstante, la falta de cuaje no sólo puede deberse a la escasez o la ineficiencia de los insectos polinizadores. También influyen factores ambientales, como las temperaturas bajas (inferiores a 10 °C) y elevadas (superiores a 30 °C), los niveles de luz, y, en los climas lluviosos, las precipitaciones matinales que contrarrestan el cuaje del día. Altas temperaturas pueden afectar la inducción y el desarrollo de las flores femeninas, así como la viabilidad del polen o la receptividad de las flores femeninas (Loy, 2004). La temperatura también posee un marcado efecto en la apertura de las flores del zapallo y del tiempo que cada una permanece abierta (Wien, 1997; Loy, 2004).

En apartados previos ya se comentó que la temperatura mínima para la dehiscencia de las anteras y la liberación del polen está entre 9 °C y 10 °C, mientras que la germinación del grano de polen y el crecimiento del tubo polínico pueden ocurrir a temperaturas entre 20 °C y 30 °C (Loy, 2004). No obstante, Wien *et al.* (2002) plantean que las altas temperaturas (superiores a 30 °C) afectan más a la viabilidad de las flores femeninas que al normal funcionamiento del grano de polen en sí.

Nepi y Pacini (1993) observaron que las primeras horas de la mañana son las más favorables para el cuaje de los frutos, porque es cuando las flores están frescas y turgentes; las femeninas se encuentran receptivas y las masculinas poseen los granos de polen en sus mejores condiciones de fertilidad. Indican además que las alteraciones en la fecundación y el cuaje se dan cuando se producen altas temperaturas nocturnas, porque afectan tanto la receptividad del estigma de la flor femenina como la dehiscencia y germinación del grano de polen.

Stapleton *et al.* (2000) también estudiaron el cuaje de los frutos en relación a las condiciones ambientales. Ellos caracterizaron los patrones de floración y fructificación de seis cultivares de zapallitos (*C. pepo*) en tres temporadas agrícolas y encontraron

grandes diferencias entre cultivares y entre años, lo que indicaría una fuerte interacción entre el genotipo y el ambiente. El pico de flores femeninas y de cuaje se produjo entre los 35 y 45 días después del trasplante, pero el porcentaje de flores cuajadas varió con las condiciones meteorológicas del año, siendo menor cuando el ambiente resultó más frío y más húmedo.

Todo esto indica que, también en el establecimiento de frutos de zapallo, el principal factor ambiental que ejerce control sobre las respuestas de la planta es la temperatura, tanto por los valores medios diarios como por lo que ocurre durante la noche.

En menor medida, otros factores ambientales pueden tener influencia en el control del establecimiento de los frutos de zapallo. Como ejemplo, De Grazia *et al.* (2003) determinaron que la fertilización con distintas relaciones de nitrógeno (N) y potasio (K) puede afectar la expresión del sexo y el establecimiento de los frutos en “zapallito redondo de tronco”. Estos autores determinaron que la aplicación conjunta de N y K se asoció positivamente con mayor número flores abiertas, mayor proporción de flores cuajadas y mejor calidad de los frutos, respecto a la sola fertilización con N, y que esto se relacionó con el hecho de que, con la aplicación conjunta, se produjeran mayor cantidad de flores femeninas, sin variarse el número de flores masculinas.

3.6.3. Factores endógenos que intervienen en el establecimiento de frutos:

En el proceso de polinización y fertilización intervienen auxinas y giberelinas, que participan también en el establecimiento del fruto y el subsecuente crecimiento. A diferencia de lo que ocurre en la mayoría de las plantas superiores, el llenado del fruto el zapallo requiere altos niveles de auxinas. Así, la producción de frutos de gran tamaño se debe, en parte, a la acción de esta hormona, cuya síntesis se acelera en el ovario al ser estimulado por el grano de polen cuando se produce la polinización (Nayar & More, 1998).

En cuanto al rol de la giberelinas, Weaver (1980) menciona que aplicaciones de GA3 en zapallos, además de promover la aparición de flores masculinas, provoca el cuaje de frutos más tardíos. En tanto, Krupnick *et al.* (1999) estudiaron la producción de etileno en plantas de *C. texana* relacionándola con la formación de flores femeninas, y observaron que los niveles de esta fitohormona en los entrenudos era menor cuanto mayor era la cantidad de frutos cuajados en una guía, pero que iba en aumento con el tiempo, lo que estimularía la formación de nuevos botones femeninos.

En líneas generales, es claro que estas fitohormonas juegan un papel central en la coordinación interna entre órganos y destinos de las plantas de zapallo, también durante el establecimiento de los frutos, aunque se conoce mucho menos sobre las acciones específicas en esta etapa que en la de floración.

4. Conclusión

De todo lo expuesto, pueden extraerse como síntesis los siguientes conceptos centrales respecto a los procesos involucrados en la floración y el establecimiento de frutos en zapallo y los factores que influyen en los mismos:

La etapa reproductiva en el ciclo de vida del zapallo se extiende desde los 45 a 50 días hasta los 120 a 180 días desde la emergencia, y en ella el crecimiento vegetativo y el reproductivo se superponen hasta que comienza la senescencia del cultivo.

El inicio del desarrollo reproductivo depende de las dimensiones (biomasa total) alcanzadas por la planta durante el período juvenil.

Otros factores que influyen en el desarrollo reproductivo son la edad de la planta, la capacidad de su biomasa fotosintetizante y el suministro de nitrógeno.

La floración y el cuaje se concentran en picos cada 30 días, aproximadamente.

La planta de zapallo es diclino monoica, y en el inicio de la floración los primordios femeninos llegan a la antesis 2 a 3 días después que los masculinos.

Una vez que se fija uno o dos frutos en una guía, difícilmente se establezca otro hasta que el precedente haya logrado el tamaño próximo al definitivo.

El control ambiental en todo el ciclo de vida está dado fundamentalmente por la temperatura, rondando los 10 °C el valor base para todas las especies de zapallo; este valor, además, coincide con la temperatura mínima para que se produzca la antesis.

Las condiciones térmicas también afectan la expresión sexual en las plantas de zapallo, de tal manera que las temperaturas nocturnas elevadas (noches más cálidas) aumentan el desarrollo de flores masculinas antes que femeninas.

Además, en condiciones de campo la temperatura puede interactuar con el fotoperíodo y la intensidad lumínica, generando cambios en la relación de flores femeninas:mascullinas; condiciones de alta temperatura y días largos mantienen la expresión masculina, mientras que bajas temperaturas y días cortos aceleran el desarrollo de flores femeninas.

Otro factor que puede influir sobre la floración femenina es la intensidad de la luz, de forma tal que con períodos nublados prolongados o en cultivos con excesivo follaje (bajos niveles de luz) los botones florales femeninos pueden abortar.

Las fitohormonas cumplen un rol central en la coordinación interna de la floración en plantas de zapallo, con importantes implicancias agronómicas:

Aplicaciones exógenas de giberelinas promueven la producción de flores masculinas.

Aplicaciones de etileno, en cambio, promueven el desarrollo de flores femeninas, pero además permite la emasculación total de la planta, lo que puede resultar muy útil en la producción de semilla híbrida.

La floración de una planta de zapallo está regulada por genes cuya expresión depende de factores ambientales y endógenos (hormonales), que no son fácilmente aislables entre sí.

El cuaje de los frutos en las plantas del género *Cucurbita* se produce en forma secuencial, y la descarga de frutos inmaduros estimula la producción y cuaje de otros posteriores.

Las plantas de zapallo requieren la participación de insectos polinizadores para el traslado del polen, de forma tal que si los insectos no están presentes no habrá cuaje de frutos.

En el establecimiento de frutos de zapallo el control ambiental está también dado por la temperatura, tanto por sus valores medios diarios como por los nocturnos.

El llenado del fruto en el zapallo requiere altos niveles de auxinas; en tanto, la aplicación de giberelinas puede promover el cuajado de frutos tardíos.

La síntesis presentada ofrece un panorama bastante completo acerca de los procesos y factores involucrados en la generación del rendimiento en zapallo, principalmente en lo que respecta a la floración y la fructificación. No obstante, son muy escasos los antecedentes que hayan puesto foco en aspectos de la generación de la calidad de fruto en las especies de *Cucurbita*, o en las condiciones que determinan sus posibilidades de conservación poscosecha. Mayores y más profundos estudios son necesarios en este sentido; por ejemplo, en relación a cuáles aspectos ambientales determinan la acumulación de sólidos solubles, o de compuestos nutracéuticos (carotenos por ejemplo), en el fruto.

Asimismo, para asegurar al mercado períodos más prolongados de abastecimiento de frutos frescos, se necesitan estudios que permitan despejar los efectos del ambiente, y del manejo del mismo, sobre la calidad de los frutos a lo largo de períodos variables de

conservación.

Por último, dada la estrecha relación, que se verifica que existe, entre las condiciones térmicas del ambiente y el desarrollo y la acumulación de biomasa en la planta de zapallo, sería también necesario avanzar en la definición de las etapas del cultivo en función del tiempo térmico (grados-día). Esto posibilitaría anticipar cambios de fase o la ocurrencia de momentos clave en el ciclo, como son el inicio de la floración o los picos en que se concentra, con sólo monitorear las temperaturas de campo. Proveería una herramienta muy valiosa para el cultivo de las especies del género *Cucurbita*, tanto para la planificación del mismo como para la delimitación de zonas de producción más óptimas.

Bibliografía

- Ainsworth, Ch. F. 2006. Flowering and its manipulation. Annual Plant Reviews, Volume 20. Oxford: Blackwell Publishing. 304 pp.
- Blanca, J.; Cañizares, J.; Roig, C.; Ziarsolo, P.; Nuez, F. & Picó, B. 2011. Transcriptome characterization and high throughput SSRs and SNPs discovery in *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae). BMC Genomics 2011, 12:104 <http://www.biomedcentral.com/1471-2164/12/104>
- Bouzo, C. A. 2006. Clasificación Botánica. Características morfológicas. Bases fisiológicas para la producción de melón en diferentes ambientes. Apuntes de la Cátedra de Horticultura de la Universidad Nacional del Litoral (SL).
- Broderick, C. E. 1982. Morpho-physiological Factors Affecting Plant Productivity of Winter Squash (*Cucurbita maxima* Duch.). Ph.D. Dissertation, University of New Hampshire, Durham.
- Bruton, B.D.; Russo, V.M.; Garcia-Jimenez, J. & Miller, M.E. 1998. Carbohydrate Partitioning, Cultural Practices, and Vine Decline Diseases of Cucurbits. En Cucurbitaceae '98. Evaluation and Enhancement of Cucurbit Germplasm. ISBN 0-9615027-9-7) P. 189-200.
- Buchanan, B. B.; Grissem, W. & Jones, R. 2007. Biochimica e Biologia Molecolare delle Piante. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD, 5ta. Edizione, Zanichelli Editore S.p.A. Via Innerio 34, Bologna, Italia. 1260 p.
- De Grazia, J.; Tittonell, P.; Perniola, O.S.; Caruso, A. & Chiesa, A. 2003. Precocidad y rendimiento en zapallito redondo del tronco (*Cucurbita maxima* var. zapallito (Carr.) Millán) en función de la relación nitrógeno:potasio. Agricultura Técnica (Chile) 63(4):428-435.
- Decker, D. S. 1988. Origin(s), evolution, and systematics of *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae). Economic Botany 42: 4-15.
- Della Gaspera, P. 2010. Dorado INTA. Nueva cultivar de zapallo tipo "anquito" (*Cucurbita moschata*) adaptado a zonas húmedas. XXXIII Congreso Argentino de Horticultura. Revista Horticultura Argentina (ed. digital: www.horticulturamar.com.ar), Vol. 29, N° 70. p. 77. INTA EEA La Consulta, CC 8, (5567), La Consulta, Mendoza.
- Della Gaspera, P.; Gaviola, J.C. & Galmarini, C.R. 2010. Efectos de

- diferentes dosis y momentos de aplicación de ácido 2-cloroetilfosfónico sobre la producción de semilla de un híbrido interespecífico de zapallo. *Revista Análisis de Semillas* 4(15):77-81.
- Della Gaspera, P. (2014) Manual del cultivo del zapallo anquito (*Cucurbita moschata* Duch.). <https://inta.gob.ar/documentos/manual-del-cultivo-del-zapallo-anquito-cucurbita-moschata-duch>. Consultado el 23/04/2021.
- Dellaporta, S.L. & Calderon-Urrea, A. 1993. Sex Determination in Flowering Plants. *American Society of Plant Physiologists. The Plant Cell*, Vol. 5: 1241-1251.
- Denna, D. W. 1963. The physiological genetics of bush and vine habit in *Cucurbita pepo* L. squash. *Proceeding American Society for Horticultural Science* 83: 657-666.
- Diggle, P.K.; Di Stilio, V.S.; Gschwend, A.R.; Golenberg, E.M.; Moore, R.C.; J.R.W. & Sinclair, J.P. 2011. Multiple developmental processes underlie sex differentiation in angiosperms. *Trends in Genetics*, Vol. 27, No. 9: 368-76.
- Eckardt, N.A. 2007. Phloem-Borne FT Signals Flowering in Cucurbits. *The Plant Cell* 19:1435-1438.
- Esquinas Alcazar, J.T. & Gulick, P.J. 1983. *International Board for Plant Genetic Resources (I.B.P.G.R.). Genetic Resources of Cucurbitaceae. Via delle Terme di Caracalla, 00100 Roma. Italia.*
- Galum, E.; Jung, Y. & Lang, A. 1963. Morphogenesis of floral buds of cucumber cultured in vitro. *Developmental Biology* 6: 370-387.
- García Gámez, I. 2012. Efecto de los tratamientos hormonales con etileno sobre la incidencia de flor pegada y otros parámetros de calidad en calabacín. Tesis de fin de carrera de Ingeniero Agrónomo. <http://hdl.handle.net/10835/1927>
- Gómez, P.; Peñaranda, A.; Garrido, D. & Jamilena, M. 2004. Evaluation of flower abscission and sex expression in different cultivars of zucchini squash (*Cucurbita pepo*). *Progress in cucurbit genetics and breeding research. Proceedings of Cucurbitaceae 2004, the 8th EUCARPIA Meeting on Cucurbit Genetics and Breeding, Olomouc, Czech Republic.* pp. 347-352.
- Grajales-Conesa, J.; Melendez-Ramirez, V. & Cruz-López, L. 2011. Aromas florales y su interacción con los insectos polinizadores. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82:1356-1367.
- Heslop-Harrison, J. 1963. Sex expression in flowering plants. *Brookhaven Symposium Biology* 16:109-122.
- Krupnick, G.A.; Brown, K.M. & Stephenson, A.G. 1999. The influence of fruit on the regulation of internal ethylene concentrations and sex expression in *Cucurbita texana*. *International Journal of Plant Sciences*. 2, vol.160: 321 - 330.
- León Ramírez M. de J.E.; Cázares B.X. & Ruiz Medrano R. 2004. Comunicación intercelular a distancia a través del floema en plantas. <http://www.ciencia.cl/CienciaAlDia/volumen5/numero2/articulos/articulo3.html> Consultado el 6 de mayo de 2012.
- Lin, Ming-Kuem; Belanger, H.; Jin Lee, Young; Varkonyi-Gasic; E; Taoka, Ken-Ichiro; Miura, E; Xoconostle-Cazares, B.; Gendler, K.; Jorgensen, R. A.; Phinney, B.; Lough, T. J. & Lucas W. J. 2007. FLOWERING LOCUS T Protein May Act as the Long-Distance Florigenic Signal in the Cucurbits. *The Plant Cell*, Vol. 19: 1488-1506. En

- <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1913722/>
- Loy, B.J. 2004. Morpho-Pysiological Aspects of Productivity and Quality in Squash and Pumpkins (*Cucurbita* spp). Critical Reviews in Plant Science, 23(4):337-363.
- Manzano, S.; Dominguez, V.J.; Garrido, D.; Gómez, P. & Jamilena, M. 2008. A recessive gene conferring ethylene insensitivity and androecy in *Cucurbita pepo*. Cucurbitaceae 2008, Proceedings of the IXth EUCARPIA meeting on genetics and breeding of Cucurbitaceae (Pitrat M, ed), INRA, Avignon (France), 21-24th, 2008.
- McCormack, J.H. 2005. Cucurbit Seed Production. An organic seed production manual for seed growers in the Mid-Atlantic and Southern U.S. Creative Commons Attribution-NonCommercial, 559 Nathan Abbott Way, Stanford, California 94305, USA. (pp.1-36)
- Muniappan, R.; Reddy, G. V. P. & Raman, A. 2009. *Coccinia grandis* (L.) Voigt (Cucurbitaceae). Biological Control of Tropical Weeds using Arthropods, pp 175-182.
- Nates-Parra, G. (2005). Abejas silvestres y polinización. Manejo Integrado de Plagas y Agroecología (Costa Rica) No. 75 p. 7-20.
- Nascimento, W. M., Pinheiro, F. & Alves de Feritas 2007. Utilização do Ethephon para a Produção de Sementes de Híbridos de Abóbora tipo Tetsukabuto. Revista Brasileira de Sementes, vol. 29, n° 2:10-14.
- Nayar, N.M. & More, T.A. (1998). Cucurbits. Science Publishers, Inc. Post Office Box 699. Enfield, New Hampshire 03748. pp 340.
- Nepi, M. & Pacini, E. 1993. Pollination, Pollen Viability and Pistil Receptivity in *Cucurbita pepo*. Annals of Botany 72: 527-536.
- Nerson, H. 2007. Seed Production and Germinability of Cucurbit Crops. Global Science Books. Seed Science and Biotechnology 1(1): 1-10.
- Nitsch, J.P.; Kurtz, E.B.; Liverman, J.L. & Went, F.W. 1952. The Development of Sex Expression in Cucurbit Flowers. American Journal of Botany, Vol. 39, No. 1: 32-43.
- Paris, H.S. & Brown, N.R. 2005. The Genes of Pumping and Squash. HortScience 40(6): 1620-1630.
- Paris, H.S. & Edelstein, M. 2001. Same Gene for *Bush* Growth Habit in *Cucurbita pepo* ssp. *pepo* as in *C. pepo* ssp. *ovifera*. Cucurbit Genetics Cooperative Report 24:80-81.
- Paris, H.S. & Kabelka, E. 2009. Gene list for *Cucurbita* species - 2009. Cucurbit Genetics Cooperative Report 31-32:44-69.
- Pimenta Lange, M.J.; Knop, N. & Lange T. 2012. Stamen-derived bioactive gibberellin is essential for male flower development of *Cucurbita maxima* L. Journal of Experimental Botany, Vol. 63, No. 7: 2681-2691.
- Robinson, R.W.; Decker-Walters, D.S. 1997. Cucurbits. Crop Production Science in Horticulture 6. CAB International, 226 pp.
- Robinson, R.W. 2000. Rationale and Methods in Selected Crops. En: Amarjit, S. Basra. 1999. Hybrid Seed Production in Vegetables: Journal of New Seeds. Volume 1, Numbers 3/4: 1-47.
- Rudich, J.; Kedar, N. & Halevy, A.H. 1970. Changed Sex Expression and Possibilities for F1-Hybrid Seed Production in some Cucurbits by Application of Ethrel and Alar. Euphytica 19 47-53.
- Rushdi, Y.M.1976. Sex expression in the buffalo gourd *Cucurbita foetidissima* HBK. A Dissertation Submitted to the Faculty of the

- Department of Plant Sciences In Partial Fulfillment of the Requirements For the Degree of Doctor of Philosophy with a major in Horticulture In the Graduate College the university of Arizona. En http://arizona.openrepository.com/arizona/bitstream/10150/289452/1/azu_td_7628216_sip1_m.pdf
- Schapendonk, A.H.C.M. & Brouwer, P. 1984. Fruit Growth of Cucumber in relation to Assimilate Supply and Sink Activity. *Scientia Horticulturae*, 23: 21-33.
- Sinnott, E.W. 1945. The relation of growth to size in cucurbit fruits. *American Journal of Botany* 32: 439-446.
- Stapleton, S.C.; Wien, H.C. & Morse, R.A. 2000. Flowering and Fruit Set of Pumpkin Cultivars under Field Conditions. *Hortscience* 35(6):1074-1077.
- Taiz, L. & Zeiger, E. 2002. *Fisiología Vegetal*. By Piccin Nuova Libreria. S.p.A. Padova, Italia. pág. 936
- Tesi, R.1987. *Principi de Orticoltura e Ortagi d'Italia*. Edagricole, Via Emilia Levante, 31, Bologna, Italy. ISBN 88-206-2629-2. pp 1-340
- Weaver, R.J. 1980. *Reguladores del crecimiento de las plantas en la agricultura*. Editorial Trillas, Av. Río Churubusco 385, México 13, D.F. pp 621.
- Whitaker, T.W. & Davis, G.N. 1962. *Cucurbits*. Botany. Cultivation and utilization. Leonard Hill. New York. 259 pp
- Whitaker, T.W.1956 The Origin of the Cultivated *Cucurbita*. *The American Naturalist*. May - June. Vol. XC. No. 852.
- Wien, H.C.1997. *The Physiology of Vegetable Crops*. Department of Fruit and Vegetable Science Cornell University, Ithaca, NY, USA. 662 pp
- Wien, H.C.; Stapleton, S.C.; Maynard, D.N.; McClurg C. & Riggs, D. 2004. Flowering, Sex Expression, and Fruiting of Pumpkin (*Cucurbita* sp.) Cultivars under Various Temperatures in Greenhouse and Distant Field trials. *HortScience* 39(2):239-242.
- Wien, H.C.; Stapleton, S.C.; Maynard, D.N.; McClurg, C.; Nyankanga, R. & Riggs, D. 2002. Regulation of female flower development in pumpkin (*Cucurbita* spp.) by temperature and light. In: *Cucurbitaceae 2002*, pp. 307- 315, Maynard, D. N., Ed., ASHS Press, Alexandria, VA.
- Wu, T. & Cao, J. 2008. Comparison of Protein Profile and Peroxidases in Bush and Vine-type Tropical Pumpkin American Society. *Horticultural Science* 133(3):315-319.
- Wu, T.; Zhou, Jiehong, Zhan, Yafeng & Cao, Jiashu. 2007. Characterization and inheritance of a bush-type in tropical pumpkin (*Cucurbita moschata* Duchesne) *Scientia Horticulturae* 114:1-4
- Zaccari, F. 2003. Una breve revisión de la morfología y fisiología de las plantas de zapallos (*Cucurbita* sp.). Área Disciplinaria Poscosecha. Departamento de Producción Vegetal. Centro Regional Sur. Facultad de Agronomía. Av. Grazón 780 C.P. 12900. Montevideo. Uruguay.
- Zhang, X. & Rhodes, B.B. 2000. Method using male sterility and a marker to produce hybrid seeds and plants. Clemson University, Clemson S.C. Patent number: 6.018.101, 2000.

Horticultura Argentina es licenciado bajo Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial 2.5 Argentina.