

**DIAS A FLORACIÓN EN ESPINACA (*Spinacia oleracea* L.) EN DIVERSAS
ÉPOCAS DE SIEMBRA: RESPUESTA A LA TEMPERATURA
Y AL FOTOPERÍODO**

**Days to flowering in spinach (*Spinacia oleracea* L.) at different sowing dates:
Responses to temperature and photoperiod**

María Inés González¹, Alejandro del Pozo², Daniel Cotroneo² y Rosa Pertierra²

A B S T R A C T

Days to flowering (f) in spinach (*Spinacia oleracea* L.) cvs. Baker, Olympia, Shasta and Viroflay were evaluated in sequential seedings for 12 months in the experimental field of the Institute of Agricultural Research in Chillán (36°32' S, 71°55' W), in order to determine the influence of temperature and photoperiod on the rate of progress to flowering (f^{-1}). The time from sowing to 50% flowering ranged between 43 and 60 days in the most inductive regimes, and between 131 and 148 days in the least inductive regimes. Phenological models that related f^{-1} with temperature and photoperiod accounted for most of the variation observed in the rate of progress to flowering time within cultivars under study. The cvs. Shasta and Viroflay were more sensitive to photoperiod than to temperature, whereas cvs. Baker and Olympia were more sensitive to temperature.

Key words: development, phenology, models, rate of flowering.

R E S U M E N

Se evaluaron los días a floración (f) en espinaca (*Spinacia oleracea* L.) cvs. Baker, Olympia, Shasta y Viroflay, en siembras secuenciales durante 12 meses en el campo experimental del Instituto de Investigaciones Agropecuarias en Chillán (36°32' lat. Sur, 71°55' long. Oeste), con el fin de determinar la influencia de la temperatura y del fotoperíodo en la tasa de progreso a floración (f^{-1}). El tiempo entre siembra y 50% de floración varió entre los 43 y 60 días en los regímenes más inductivos y entre los 131 y 148 días en los regímenes menos inductivos. Los modelos fenológicos que relacionan (f^{-1}) con la temperatura y el fotoperíodo medio explicaron la mayor parte de la variación en la tasa de progreso a floración en los cultivares en estudio. Los cultivares Shasta y Viroflay fueron más sensibles al fotoperíodo que a la temperatura, en cambio los cvs. Baker y Olympia fueron más sensibles a la temperatura.

Palabras clave: desarrollo, fenología, modelos, tasa de floración.

¹ Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Centro Regional de Investigación Quilamapu, Casilla 426, Chillán, Chile.
E-mail: mgonzale@quilamapu.inia.cl

² Universidad de Concepción, Facultad de Agronomía, Casilla 537, Chillán, Chile.
Recibido: 25 de marzo de 2002. Aceptado: 08 de agosto de 2002.

INTRODUCCIÓN

La temperatura y el fotoperíodo son los principales factores climáticos que regulan los días a floración en los cultivos. La espinaca (*Spinacia oleracea* L.) se caracteriza por la formación de una roseta de hojas, de cuyo centro emerge más tarde el tallo floral. Tiene un mejor comportamiento cuando se cultiva durante tiempo frío y húmedo (Sanders, 2001). La planta crece y produce en un amplio rango de temperaturas, desde 5 a 24°C, pero el crecimiento es más rápido entre 15 y 18°C; puede también soportar temperaturas de -9 a -6°C sin mayor daño, siempre que no esté muy pequeña o cercana a la madurez (LeStrange *et al.*, 2001). Tiene un requerimiento de frío facultativo o cuantitativo para la inducción floral, siendo el óptimo una exposición de una a tres semanas a 8°C con límites entre 5 y 12°C (Wiebe, 1990).

La espinaca presenta una respuesta al fotoperíodo típica de día largo (Huyskes, 1971; Kim *et al.*, 2000). Esto significa que la floración ocurre cuando el largo del día es mayor a un valor particular denominado “fotoperíodo techo” (F_t), punto en el cual el tiempo a floración es máximo (Roberts *et al.*, 1998). Cuando el largo del día supera este F_t , la floración se ve estimulada y los días a floración disminuyen. Si el largo del día continúa aumentando se llega a un punto denominado “fotoperíodo crítico” (F_c), sobre el cual el fotoperíodo ya no es un factor restrictivo en el proceso de floración, quedando este proceso regulado sólo por la temperatura (Roberts *et al.*, 1998). La emisión del tallo floral se inicia con temperaturas superiores a 15°C y fotoperíodo de 12 a 14 h d⁻¹ (Giaconi y Escaff, 1994). La elongación del tallo floral bajo condiciones de día largo está mediada por las giberelinas (Wu *et al.*, 1996).

Diversos trabajos demuestran que la tasa de progreso a la floración (f^{-1} , donde f son los días desde siembra a floración) se relaciona linealmente con el fotoperíodo y la temperatura mediante un modelo denominado fototermal (Summerfield *et al.*, 1993; Roberts *et al.*, 1998; Del Pozo *et al.*, 2000). El objetivo del presente trabajo fue determinar si las variaciones en los días a floración

en espinaca, debido a la época de siembra, pueden ser descritas por modelos que consideran temperatura y fotoperíodo como variables independientes, y estimar la sensibilidad al fotoperíodo en los cultivares de espinaca Baker, Shasta, Viroflay y Olympia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los cultivares de espinaca Baker, Olympia, Shasta y Viroflay, se sembraron al aire libre en el Campo Experimental Santa Rosa del Centro Regional de Investigación Quilamapu del Instituto de Investigaciones Agropecuarias, ubicado aproximadamente 20 km al noreste de la ciudad de Chillán (36°32' lat. Sur, 71°55' long. Oeste), durante 12 meses consecutivos. Baker y Viroflay se sembraron desde el 18 de agosto de 1994 al 19 de julio de 1995; Olympia se sembró desde el 3 de octubre de 1994 hasta el 5 de septiembre de 1995, y Shasta desde el 6 de abril de 1995 al 5 de marzo de 1996. En cada época y para cada cultivar se sembró una hilera de 4 m de largo, colocando 25 semillas por metro. La distancia entre hileras fue de 50 cm. Se hizo un raleo, dejando las plantas a 10 cm sobre la hilera, cuando éstas tenían el primer par de hojas.

En cuanto al manejo, se aplicó una fertilización base de 90 kg ha⁻¹ de P₂O₅ como superfosfato triple a la siembra y 120 kg ha⁻¹ de N como salitre potásico (1/3 a la siembra, 1/3 a los 30 días y 1/3 a los 60 días después de siembra). Las plantas se regaron por surco cuando fue necesario, de manera de prevenir el efecto del estrés hídrico en la fenología. El control de malezas se realizó en forma manual.

Las observaciones fenológicas se realizaron en diez plantas seleccionadas al azar, midiendo la duración del período de crecimiento desde siembra hasta el momento en que el 50% de las plantas iniciaron la emisión del tallo floral. La tasa de progreso a floración (f^{-1}) se definió como el inverso del tiempo requerido para que 50% de las plantas florecieran. Esta tasa se relacionó con la temperatura media diaria del período (T, °C) y con el fotoperíodo medio diario (F, h d⁻¹), a través de modelos lineales simples (Summerfield *et al.*,

1991). Para cultivares que no presentan sensibilidad al fotoperíodo, se tiene que:

$$f^{-1} = a + bT \quad T_b < T < T_o \quad (1)$$

En cultivares sensibles al fotoperíodo la tasa de progreso a floración se describe como:

$$f^{-1} = a' + b'T + c'F \quad T_b < T < T_o \text{ y } F_t < F < F_c \text{ en plantas de día largo} \quad (2)$$

donde a , b , a' , b' y c' son constantes específicas para cada cultivar, T es temperatura, T_b y T_o son temperatura base y óptima, respectivamente; F es fotoperíodo, F_t y F_c son fotoperíodo techo y crítico, respectivamente, siendo estos últimos calculados como:

$$F_t = [d' - (a' + b' T)]/c' \quad (3)$$

$$F_c = [a - a' + T (b - b')]/c' \quad (4)$$

El parámetro d' es pequeño, pero mayor que 0 y da cuenta de una respuesta facultativa al fotoperíodo. Es decir, la floración no es totalmente inhibida a fotoperíodos extremos (muy cortos); ocurre, pero se demora mucho tiempo.

Los datos de temperatura mínima y máxima se registraron diariamente en la estación meteorológica ubicada en el Campo Experimental Santa Rosa. El fotoperíodo diario se obtuvo mediante el programa RoDMoD (Watkinson *et al.*, 1994) que calcula el fotoperíodo diario de un sitio determinado.

La estimación de los parámetros de los modelos termal y fototermal, con los errores estándares y test de t para cada parámetro, y el coeficiente de determinación fueron estimados mediante el programa RoDMod (Watkinson *et al.*, 1994). Además, a través de este programa fue posible determinar la "bondad de ajuste" de cada modelo y de combinaciones de ambos modelos, al comparar los mínimos cuadrados de los diferentes "submodelos" a fin de seleccionar aquel que mejor ajuste los datos de f^{-1} .

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Efecto de la fecha de siembra en los días a floración

De todas las épocas de siembra, las efectuadas en marzo no alcanzaron a emitir el tallo floral, ya que las plantas murieron por efecto de heladas, y las efectuadas en enero no germinaron adecuadamente, posiblemente debido a las altas temperaturas. En el resto de las épocas de siembra, el tiempo entre siembra y 50% de floración, varió entre 43 y 61 días en los regímenes más inductivos, y entre 131 y 148 días en los regímenes menos inductivos, para los cuatro cultivares (Cuadro 1). Lo anterior demuestra la gran plasticidad en la fenología que presenta la espinaca y la sensibilidad de los cultivares a las diferentes condiciones de temperatura y fotoperíodo.

El cv. Shasta, en condiciones de temperatura y fotoperíodo menos inductivas (baja temperatura y fotoperíodo más corto), alcanzó el 50% de floración más rápido que los cvs. Baker y Viroflay, pero a medida que la temperatura y el fotoperíodo aumentaron (condición más inductiva) esta situación se invirtió (Cuadro 1). Esto permitiría explicar por qué Shasta es un cultivar mejor adaptado para siembras de otoño-invierno (ANASAC, 2000).

Tasa de progreso a floración (f^{-1}) como función de la temperatura y el fotoperíodo

En el cv. Baker, el modelo termal (Ecuación 1) logró explicar el 93% de la variación observada (Cuadro 2). El término b fue positivo, indicando que el tiempo a 50% de floración disminuye con el aumento de la temperatura, o dicho de otro modo, que la tasa de progreso a floración aumentó con la temperatura. El parámetro c' del modelo fototermal (Ecuación 2) no fue significativo, por lo tanto, la incorporación del fotoperíodo en el modelo no mejoró el ajuste en el caso del cv. Baker (Cuadro 3).

En los cvs. Shasta y Viroflay el parámetro c' fue significativo ($P < 0,05$) y el modelo fototermal dio un mejor ajuste que el modelo termal (Cuadros 2 y 3). El parámetro c' fue positivo, lo cual

Cuadro 1. Días desde siembra a floración (*f*) de cuatro cultivares de espinaca, y temperatura (T) y fotoperíodo (F) medio de los períodos a floración.

Table 1. Days from sowing to flowering (*f*) of four spinach cultivars, and mean temperature (T) and photoperiod (F) of the periods to flowering.

Fecha de siembra		T (°C)	F (h d ⁻¹)	Fecha de siembra		T (°C)	F (h d ⁻¹)
cv. Viroflay				cv. Baker			
18/08/1994	86	11,53	12,39	18/08/1994	86	11,53	12,39
20/09/1994	72	13,97	13,33	20/09/1994	74	14,01	13,36
20/10/1994	54	15,09	14,01	20/10/1994	56	15,19	14,03
21/11/1994	43	17,22	14,55	21/11/1994	43	17,22	14,55
21/12/1994	43	18,36	14,41	21/12/1994	50	18,37	14,32
20/01/1994	82	16,66	12,87	20/02/1995	68	14,79	11,97
20/02/1995	68	14,79	11,97	20/03/1995	78	12,65	10,83
20/03/1995	87	12,20	10,71	20/04/1995	146	9,08	10,32
20/04/1995	146	9,08	10,32	19/05/1995	148	8,81	10,70
19/05/1995	148	8,81	10,70	19/06/1995	130	8,82	11,15
19/06/1995	130	8,82	11,15	19/07/1995	108	9,77	11,71
19/07/1995	108	9,77	11,71				
cv. Olympia				cv. Shasta			
03/10/1994	73	14,72	13,75	06/04/1995	112	9,89	10,20
03/11/1994	68	16,52	14,39	05/05/1995	131	8,56	10,27
05/12/1994	60	18,11	14,46	05/06/1995	131	8,55	10,79
05/01/1995	64	17,70	13,71	05/07/1995	113	8,89	11,34
06/02/1995	65	16,13	12,56	04/08/1995	92	10,42	11,99
06/03/1995	61	14,41	11,58	05/09/1995	83	12,49	12,98
06/04/1995	92	10,69	10,25	05/10/1995	62	14,29	13,67
05/05/1995	139	8,68	10,36	06/11/1995	52	17,84	14,38
05/06/1995	131	8,55	10,79	05/12/1995	53	18,81	14,52
05/07/1995	122	9,29	11,50	05/02/1996	85	15,21	12,22
04/08/1995	116	11,49	12,42				
05/09/1995	92	13,04	13,13				

Cuadro 2. Valores de los parámetros de regresión (multiplicados por 10⁻⁴) ± EE y coeficiente de determinación (r²), derivados del análisis de regresión entre la tasa de progreso a floración (*f*⁻¹) y la temperatura promedio (modelo termal) o temperatura y fotoperíodo promedio (modelo fototermal) para cuatro cultivares de espinaca.

Table 2. Parameter values of regression (multiplied by 10⁻⁴) ± SE and determination coefficient (r²), derived from analysis of regression between the rate of progress to flowering (*f*⁻¹) and mean temperature (thermal model) or mean temperature and photoperiod (photothermal model) for four cultivars of spinach.

Cultivar	Modelo termal			Modelo fototermal			
	a	b	r ²	a'	b'	c'	r ²
Baker	-65,3**	15,4***	0,93	-130,7*	11,9**	8,9	0,94
	±18,5	±1,4		±47,7	±2,7	±6,1	
Shasta	-12,9	10,8***	0,89	-131,1*	4,8	15,8*	0,95
	±29,5	±1,3		±42,2	±2,3	±5,4	
Viroflay	-62,8	15,0***	0,81	-214,8*	7,5	20,3*	0,88
	±30,8	±2,3		±70,4	±3,8	±8,7	
Olympia	8,6	9,8***	0,88	77,8*	14,1***	-11,5*	0,94
	±15,5	±1,1		±29,7	±1,6	±3,7	

*P < 0,05; **P < 0,01; ***P < 0,001.

a, b, a', b' y c' son constantes específicas para cada cultivar.

Cuadro 3. Análisis de varianza que compara el nivel de significancia del modelo termal y fototermal para los cuatro cultivares.**Table 3. Analysis of variance that compares the level of significance of thermal and photothermal models for the four cultivars.**

Modelo	SS del residuo	Cambio	g.l.	CM error	RV	P
cv. Baker						
Termal	0,00002106		1	0,00000234		
Fototermal	0,00001657	0,00000449	1	0,00000207	2,168	0,1791 ns
Error			8			
cv. Shasta						
Termal	0,00001846		1	0,00000231		
Fototermal	0,00000830	0,00001015	1	0,00000119	8,558	0,0222*
Error			7			
cv. Viroflay						
Termal	0,00006914		1	0,00000691		
Fototermal	0,00004326	0,00002588	1	0,00000481	5,385	0,0454*
Error			9			
cv. Olympia						
Termal	0,00006620		1	0,00000662		
Fototermal	0,00003298	0,00003322	1	0,00000366	9,067	0,01469*
Error			9			

SS: suma de cuadrados; g.l.: grados de libertad; CM: cuadrados medios; RV: razón de varianzas; ns: no significativo; *P < 0,05.

significa que f^{-1} aumentó a medida que se alargaba el fotoperíodo, que es la respuesta esperada de una planta de día largo. Además, c' fue mayor que el parámetro b' , lo cual indica que estos dos cultivares serían más sensibles al fotoperíodo que a la temperatura.

En el caso del cv. Olympia, el modelo fototermal mejoró el ajuste en relación al modelo termal, sin embargo, el parámetro c' dio negativo, lo cual no correspondería a la respuesta de una planta de día largo (Cuadros 2 y 3). Al incorporar los modelos termal y fototermal en forma conjunta, el ajuste mejoró significativamente ($P < 0,05$) en relación al modelo fototermal solo. El nuevo modelo comprende dos submodelos: a) cuando el fotoperíodo es mayor que el fotoperíodo crítico, f^{-1} depende sólo de la temperatura (modelo termal); b) cuando el fotoperíodo es menor que el fotoperíodo crítico, f^{-1} depende de la temperatura y del fotoperíodo (modelo fototermal) (Cuadro 4). Sin embargo, nuevamente el parámetro fototermal c' resultó

negativo. Es posible que este cultivar tenga una respuesta más bien neutra al fotoperíodo, y de hecho está catalogado como excepcionalmente tolerante a la emisión prematura de tallo floral (ANASAC, 2000; OSU, 2001). De todos modos se requeriría evaluar la sensibilidad de este cultivar bajo condiciones controladas de fotoperíodo.

La espinaca ha sido catalogada por diferentes autores como una planta de día largo obligada y también como facultativa (Salisbury y Ross, 1978; Metzger y Zeevaart, 1980; Wiebe, 1990). En el lugar donde se realizó este experimento ($36^{\circ}32'$ lat. Sur) el fotoperíodo no alcanzaba a ser lo suficientemente corto como para determinar si la respuesta al fotoperíodo de los cvs. Shasta y Viroflay es del tipo obligada o facultativa. Otros autores sostienen que en espinaca la tasa de desarrollo floral está controlada por el fotoperíodo, pero no así la iniciación floral o el cambio de estado vegetativo a reproductivo (Kim *et al.*, 2000; Chun *et al.*, 2001).

Cuadro 4. Modelos y parámetros ($\times 10^{-4}$) \pm EE que describen la tasa de progreso a floración (f^{-1}) del cv. Olympia en función de la temperatura promedio (T) y del fotoperíodo promedio (F). Cuando F es mayor que el fotoperíodo crítico (Fc), f^{-1} depende sólo de T (modelo termal). Cuando F es menor que Fc, f^{-1} depende de la temperatura y del fotoperíodo (modelo fototermal).

Table 4. Models and parameters ($\times 10^{-4}$) \pm SE that describe the rate of progress to flowering (f^{-1}) for cv. Olympia as a function of mean temperature (T) and mean photoperiod (F). When F is greater than the critical photoperiod (Fc), f^{-1} depends only on temperature (thermal model). When F is lower than Fc, f^{-1} depends on temperature and photoperiod (photothermal model).

Condición	F > Fc	F < Fc
Modelo	$f^{-1} = a + bT$	$f^{-1} = a' + b' T + c'$
Parámetros	$a = -11,4 \pm 8,3$; $b = 9,6 \pm 0,6$ ***; $a' = 577,3 \pm 194,0$ *; $b' = 49,7 \pm 13,9$ **; $c' = -97,6 \pm 33,3$ *; $Fc = (-0,00114 - 0,05773) + (0,00096 - 0,00497) * T) / -0,00976$	

*P < 0,05; **P < 0,01; ***P < 0,001.

La temperatura base (T_b) se calculó a partir del modelo termal, y varió entre 0,9 y 4,2°C, siendo inferior en el cv. Olympia (Cuadro 5). Como temperatura mínima de germinación se reportan -3°C (Roeggen, 1984) y 2°C (LeStrange *et al.*,

2001). El tiempo termal (θ) acumulado sobre la T_b , que se obtuvo a partir del modelo termal, fue similar en los cvs. Baker y Viroflay, y superior en el cv. Olympia (Cuadro 5). El tiempo termal calculado a partir del modelo fototermal fue mayor en el cv. Shasta que en el cv. Viroflay (Cuadro 5).

Cuadro 5. Temperatura base (T_b), tiempo termal (θ), y tiempo fototermal ($\theta\phi$) en cultivares de espinaca basados en el modelo termal (ecuación 1) y fototermal (ecuación 2).

Table 5. Base temperature (T_b), thermal time (θ), and photothermal time ($\theta\phi$) of cultivars of spinach, based on thermal model (equation 1) and photothermal model (equation 2).

Cultivar	T_b (°C)	θ (°C día)	$\theta\phi$ (°C día)
Baker	4,2	649	-
Shasta	1,2	926	2.083
Viroflay	4,2	666	1.333
Olympia	0,9	1.020	-

$T_b = -a/b$; $\theta = b^{-1}$; $\theta\phi = b'^{-1}$, donde a, b y b' son los coeficientes de regresión del Cuadro 2.

CONCLUSIÓN

Los cvs. Shasta y Viroflay fueron los más sensibles al fotoperíodo, mientras que los cvs. Baker y Olympia fueron los menos sensibles al fotoperíodo y más sensibles a la temperatura.

LITERATURA CITADA

- ANASAC. 2000. Catálogo de semillas hortícolas. 36 p. Anasac Hortalizas, Santiago, Chile.
- Del Pozo, A., C. Ovalle, J. Aronson, and J. Avendaño. 2000. Developmental responses to temperature and photoperiod in ecotypes of *Medicago polymorpha* L. along an environmental gradient in Central Chile. *Ann. Bot. (London)* 85:809-814.
- Chun, C., M. Tominaga, and T. Kozai. 2001. Floral development and bolting of spinach as affected by photoperiod and integrated photosynthetic photon flux during transplant production. *HortScience* 36:889-892.
- Giaconi, V., y M. Escaff. 1994. Cultivo de hortalizas. 335 p. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Huyskes, J. 1971. The importance of photoperiodic response for the breeding of glasshouse: Spinach. *Euphytica* 20:371-379.
- Kim, H.H., C. Chun, T. Kozai, and J. Fuse. 2000. The potential use of photoperiod during transplant production under artificial lighting conditions on floral development and bolting, using spinach as a model. *HortScience* 35:43-45.
- LeStrange, M., S. Koike, J. Valencia, and W. Chaney. 2001. Spinach production in California. University of California, Division of Agriculture and Natural Resources, Publication 7212. (On line). Available at: <http://www.anrcatalog.ucdavis.edu/pdf/7212.pdf>. Accessed December 21, 2001.
- Metzger, J.D., and J.A. Zeevaart. 1980. Effect of photoperiod on the levels of endogenous gibberellins in spinach as measured by combined gas chromatography-selected ion current monitoring. *Plant Physiol.* 66:844-846.
- OSU. 2001. Spinach. Vegetable production guides. Oregon State University, College of Agricultural Sciences. Available at: <http://www.osu.orst.edu/Dept/NWRC/spinach.html>. Accessed December 21, 2001.
- Roberts, E.H., R.J. Summerfield, R.H. Ellis, P.Q. Craufurd, and T.R. Wheeler. 1998. The induction of flowering. p. 69-100. *In* H.C. Wein (ed.) *The physiology of vegetable crops*. CAB International, Wallingford, U.K.
- Roeggen, O. 1984. Effect of temperature and moisture on germination in spinach (*Spinacia oleracea* L.). *Sci. Hortic. (Canterbury, Engl.)* 24:221-229.
- Salisbury, F.B., and C. Ross. 1978. *Plant physiology*. 747 p. 2nd ed. Wadsworth, Belmont, California, USA.
- Sanders, D. 2001. Spinach. Leaflet N° 17. North Carolina Cooperative Extension Service. (On line). Available at: <http://www.ces.ncsu.edu/hil/hil-17.html>. Accessed December 21, 2001.
- Summerfield, R.J., E.H. Roberts, R.H. Ellis, and R.J. Lawn. 1991. Towards the reliable prediction of time to flowering in six annual crops. I. The development of simple models for fluctuating field environments. *Exp. Agric.* 27:11-31.
- Summerfield, R.J., R.J. Lawn, A. Qi, R.H. Ellis, E.H. Roberts, P.M. Chay, J.B. Brouwer, J.L. Rose, S. Shanmugasundaram, S.J. Yeates, and S. Sandover. 1993. Towards the reliable prediction of time to flowering in six annual crops. II. Soyabean (*Glycine max*). *Exp. Agric.* 29:253-289.
- Watkinson, A.R., R.J. Lawn, R.H. Ellis, A. Qi, and R.J. Summerfield. 1994. RoDMod. A computer program for characterizing genotypic variation in flowering responses to photoperiod and temperature. CSIRO, Division of Tropical Crops & Pastures, St. Lucia, Queensland, Australia.
- Wiebe, H.J. 1990. Vernalization of vegetable crops. A review. *Acta Hortic.* 267:323-328.
- Wu, K.Q., L. Li, D.A. Gage, and J. Zeevaart. 1996. Molecular cloning and photoperiod-regulated expression of giberellin 20-oxidase from the long-day plant spinach. *Plant Physiol.* 110:547-554.