



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Comportamiento fisiológico del aguacate (*Persea americana* mill.) Variedad Lorena en la zona de Mariquita, Tolima

Miguel Antonio Romero Sánchez

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Agronomía, Escuela de Posgrados
Bogotá, Colombia

2012

Comportamiento fisiológico del aguacate (*Persea americana* mill.) Variedad Lorena en la zona de Mariquita, Tolima

**Miguel Antonio Romero Sánchez
Código: 790700**

Tesis de investigación presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias Agrarias, Área Fisiología de Cultivos

Director:

Ph.D. Alexander Rebolledo Roa

Codirector:

M.Sc. Daniel Gerardo Cayón Salinas

Línea de Investigación:

Fisiología de Cultivos

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Agronomía, Escuela de Posgrados
Bogotá, Colombia

2012

*A Juan David, María Camila y Santiago,
para que sea un motivo de inspiración a
una nueva generación.*

*A mis padres Hilda y Miguel, mis
hermanos Diego, Laura, Adriana y
Giovanny.*

A Catalina, por su amor y compañía

*A mis grandes amigos Fabio, Mafe,
Diana, Darcel, Rodrigo, Jenny y Diego,
son diez años de una maravillosa
amistad.*

A Claudia... donde estés.

Agradecimientos

Al Doctor Alexander Rebolledo Roa por la dirección del proyecto, sus valiosos aportes al trabajo realizado, sus enseñanzas y toda la confianza en mí.

Al profesor Daniel Gerardo Cayón Salinas por su codirección, sus consejos y apoyo en la academia.

A la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, CORPOICA C.I. Palmira y todo su personal.

A los compañeros de trabajo Liliana Ríos, Daniel García, Diego Fernando Avendaño, Julio Andrés Lozada, Henry Acevedo y Julián Moreno. Por su colaboración y apoyo en la fase de campo, sin su ayuda en las largas jornadas no sería posible este trabajo.

A la Escuela de Posgrados de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá.

A María Fernanda Díaz y Katja Poveda por su asesoría en estadística.

A Yurany Rivera por su apoyo en la fase de laboratorio.

Y a todas las personas que de una u otra forma hicieron posible el desarrollo de este trabajo.

Resumen

El aguacate (*Persea americana* Mill.) es nativo de América central y hoy en día es un cultivo de importancia económica en más de 70 países. En Colombia la demanda de la fruta para consumo nacional permanece insatisfecha todo el año; de tal manera que, este sector productivo tiene el reto de aumentar la producción y el rendimiento. En el país, es mínimo el número de investigaciones orientadas a estudiar la dinámica de los ciclos reproductivos que involucren los factores que determinan su desarrollo; esta falta de conocimiento ha dificultado el diseño de una plataforma de manejo que asegure un sistema productivo competitivo. El objetivo del estudio actual fue caracterizar el comportamiento fisiológico del desarrollo reproductivo del aguacate variedad Lorena bajo condiciones de la zona productora de Mariquita, Tolima mediante la caracterización de los estados fenológicos del desarrollo reproductivo, la evaluación del comportamiento fotosintético y la determinación de la acumulación de fotoasimilados de la especie en función del estado fenológico. El estudio se llevó a cabo durante dos ciclos de producción (abril-septiembre de 2008 y febrero-agosto de 2009) en arboles de aguacate variedad Lorena de ocho años de edad. Al comparar los dos ciclos evaluados fue evidente un comportamiento diferencial en la producción de flores por inflorescencia, cuajado inicial de frutos y número y tamaño de estos a cosecha; lo anterior permitió categorizar los dos periodos como alternantes en producción. Se evidenció un comportamiento diferencial de la actividad fotosintética, la acumulación de azúcares y ácidos grasos durante las diferentes fases de desarrollo reproductivo. Los estados más demandantes fueron la fase de cuajado y crecimiento lineal; en la fase de maduración los azúcares almacenados se transformaron en ácidos grasos principalmente de tipo insaturado.

Palabras clave:

Floración, abscisión, alternancia, fotosíntesis, azúcares, ácidos grasos.

Abstract

The avocado (*Persea americana* Mill) is a native plant from Central America and actually is a crop with an economic importance in more than 70 countries. In Colombia the avocado demand remains unsatisfied for domestic consumption all the year around, so this productive sector faces the challenge of increasing production and yield. In the country, are minimal the number of researches aimed to studying the dynamics of the reproductive cycles, which involve factors that determine its development. This lack of knowledge does not allow the design of a management platform that ensures a competitive production system. The goal of this study was to characterize the physiological behavior of the reproductive phase of avocado variety Lorena under the environmental conditions of Mariquita, Tolima by characterizing the phenological stages of reproductive development and photosynthetic performance, in order to evaluate and determine the dynamics of photoassimilates of the species as a function of phenological stage. The study was conducted during two production cycles (April-September 2008 and February-August 2009) in avocado trees eight years old variety Lorena. The two evaluated cycles exhibit a differential behavior on the number of flowers production per inflorescence; initial fruit set and number and size of the harvested fruit; which indicated yield alternancy between both periods of harvest. It was found a photosynthetic activity differential behaviour, as well as accumulation of sugars and fatty acids during the different periods of reproductive development. The most demanding reproductive phases were detected during the fruit set and the linear growth periods. At the maturation phase the sugars stored were transformed to fatty acids mainly of the unsaturated type.

Keywords:

Flowering state, abscission, alternate yield, photosynthesis, sugars, fatty acids.

Contenido

	Pág.
Resumen	V
Lista de figuras	IX
Lista de tablas	XII
Introducción	1
1. 1. FLORACIÓN Y CRECIMIENTO Y DESARROLLO DEL FRUTO	5
1.1 Metodología	19
1.1.1. Descripción de los estados fenológicos de la floración	19
1.1.2. Abscisión de estructuras reproductivas en inflorescencias	20
1.1.3. Abscisión global de estructuras reproductivas	21
1.1.4. Crecimiento y desarrollo del fruto	21
1.2 Resultados	22
1.2.1. Estados fenológicos del desarrollo reproductivo	22
1.2.2. Abscisión de estructuras reproductivas	27
1.2.3. Crecimiento y desarrollo del fruto	37
1.3 Discusión	42
1.3.1. Estados fenológicos del desarrollo reproductivo	42
1.3.2. Abscisión de estructuras reproductivas	44
1.3.3. Crecimiento y desarrollo del fruto	52
	2. 56
2. COMPORTAMIENTO FOTOSINTÉTICO DE LA ESPECIE	56
2.1 Metodología	61
2.1.1 Curva fotosintética de respuesta lumínica	61
2.1.2 Determinación de la curva diaria fotosintética	62
2.1.3 Intercambio gaseoso durante el crecimiento y desarrollo del fruto	62
2.1.4 Patrón de interceptación de radiación fotosintéticamente activa	63
2.2 Resultados	63
4.2.1. Curva fotosintética de respuesta lumínica	63
4.2.2. Comportamiento diario fotosintético	67
4.2.3. Comportamiento fotosintético durante el crecimiento y desarrollo del fruto	70
2.3 Discusión	73
4.3.1. Curva fotosintética de respuesta lumínica	73

4.3.2. Comportamiento diario fotosintético.....	75
4.3.3. Comportamiento fotosintético durante el crecimiento y desarrollo del fruto	78
5. CONTENIDO DE AZÚCARES Y ÁCIDOS GRASOS DURANTE LA FLORACIÓN Y CRECIMIENTO Y DESARROLLO DEL FRUTO.....	81
3.1 Metodología.....	86
3.1.1 Determinación del contenido de azúcares en hojas, flores y pulpa de frutos..	86
3.1.2 Determinación de perfil de ácidos grasos en pulpa de frutos	92
3.2 Resultados.....	93
5.2.1. Contenido de azúcares en hojas de brotes vegetativos y reproductivos.....	93
5.2.2. Contenido de azúcares durante el crecimiento y desarrollo del fruto	95
5.2.3. Contenido de ácidos grasos en la pulpa del fruto	100
3.3 Discusión	104
4. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	112
4.1 Conclusiones.....	112
4.2 Recomendaciones	113
Bibliografía	114

Lista de figuras

	Pág.
Figura 1-1. Inflorescencia con crecimiento determinado (A) e indeterminado (B) en árboles de aguacate variedad Lorena.....	20
Figura 1-6. Número de yemas hinchadas, botones florales y flores en antesis/rama (estadios B, D y F) en árboles de aguacate variedad Lorena.	27
Figura 1-8. Abscisión acumulada de estructuras reproductivas en inflorescencias de árboles de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos de producción.	29
Figura 1-9. Abscisión relativa de estructuras reproductivas en inflorescencias en árboles de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos de producción.	30
Figura 1-10. Abscisión acumulada de estructuras reproductivas en inflorescencias de tipo determinado e indeterminado en árboles de variedad Lorena durante dos ciclos de producción: A (año "on") y B (Año "off"). Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.....	31
Figura 1-11. Abscisión relativa de estructuras reproductivas en inflorescencias de tipo determinado e indeterminado en árboles de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos de producción: A (año "on") y B (Año "off"). Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.....	32
Figura 1-12. Número de flores producidas (A) y frutos que inicia cuajado (B) en el árbol de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos productivos. \pm SE. Letras distintas indican diferencias significativas según la prueba Tukey ($P < 0,05$). Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.....	33
Figura 1-13. Abscisión acumulada global de estructuras reproductivas en árboles de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos de producción. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.....	34
Figura 1-14. Abscisión relativa global de estructuras reproductivas de árboles de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos de producción. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.....	35
Figura 1-15. Crecimiento del fruto y tasa de abscisión relativa de estructuras reproductivas en inflorescencias de árboles de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos de producción: A (año "on") y B (Año "off"). Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.....	36

Figura 1-16. Ancho (A) y largo (B) de frutos de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos de producción. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.	37
Figura 1-17. Peso fresco (A) y seco (B) del fruto de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos de producción. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.	39
Figura 1-18. Tasa absoluta de crecimiento del fruto de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos de producción.	40
Figura 1-19. Peso seco de pulpa, semilla, y cáscara del fruto de aguacate variedad Lorena durante el año "off". Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar. ...	40
Figura 1-20. Ancho (A) y peso fresco (B) al momento de cosecha de frutos de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos productivos. Letras distintas indican diferencias significativas (Test Tukey $p < 0.05$). Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.	41
Figura 2-1. Fotosíntesis neta ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a diferentes intensidades de lumínicas (0, 50, 100, 200, 400, 600, 800 y 1000 $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) en hojas de brotes vegetativos y de brotes reproductivos de tipo determinado e indeterminado al momento de floración en árboles de aguacate (<i>Persea americana</i> Mill) variedad Lorena en el Municipio de Mariquita – Tolima. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.	64
Figura 2-2. Transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a diferentes intensidades lumínicas en hojas de brotes vegetativos y de brotes reproductivos de tipo determinado e indeterminado al momento de floración en árboles de aguacate variedad Lorena. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.	65
Figura 2-3. Conductancia estomática ($\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a diferentes intensidades lumínicas en hojas de brotes vegetativos y de brotes reproductivos de tipo determinado e indeterminado al momento de floración en árboles de aguacate variedad Lorena. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.	66
Figura 2-4. Concentración interna de CO_2 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol aire}^{-1}$) a diferentes intensidades lumínicas en hojas de brotes vegetativos y en brotes reproductivos de tipo determinado e indeterminado al momento de floración en árboles de aguacate variedad Lorena. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.	67
Figura 2-5. Fotosíntesis neta ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) en hojas de brotes vegetativos y de brotes reproductivos de tipo determinado e indeterminado del árbol de aguacate variedad Lorena durante el transcurso de día. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.	68
Figura 2-6. Flujo fotónico fotosintético y temperatura al momento de floración en el estrato medio de árboles de aguacate variedad Lorena durante el transcurso de día.	69
Figura 2-9. Fotosíntesis neta ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) y peso seco del fruto de aguacate variedad Lorena. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.	71
Figura 2-10. Flujo fotónico fotosintético sobre la fronda del árbol y en el interior de los estratos alto medio y bajo durante el desarrollo reproductivo del aguacate variedad Lorena.	72

Figura 2-11. Temperatura y humedad relativa durante el desarrollo reproductivo del aguacate variedad Lorena.....	72
Figura 3-1. Azúcares totales ($\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ o $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$) Vs. absorbancia promedio a 590 nm. .	87
Figura 3-2. Azúcares reductores ($\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ o $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$) Vs. absorbancia promedio 660 nm.	90
Figura 3-3. Contenido de azúcares totales y reductores en hojas de brotes vegetativos durante el desarrollo del fruto de aguacate (<i>Persea americana</i> Mill) variedad Lorena en el Municipio de Mariquita – Tolima. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.....	94
Figura 3-5. Relación entre contenido de azúcares totales y reductores en pulpa durante el desarrollo del fruto de aguacate variedad Lorena.	96
Figura 3-11. Relación de ácidos grasos saturados e insaturados en pulpa de aguacate variedad Lorena durante el crecimiento del fruto.....	101
Figura 3-12. Contenido de ácidos grasos insaturados en pulpa de aguacate variedad Lorena durante el crecimiento del fruto.....	102
Figura 3-13. Contenido de ácidos grasos saturados en pulpa de aguacate variedad Lorena durante el crecimiento del fruto.....	103
Figura 3-14. Contenido de ácidos grasos de mayor proporción en pulpa de aguacate variedad Lorena durante el crecimiento del fruto.....	103

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 1-1. Época y número máximo de estructuras florales en los estadios de floración del aguacate variedad Lorena.	22
Tabla 1-2. Valores de F y P para abscisión acumulada y abscisión relativa en días después de antesis (DDA), tipo de inflorescencia determina e indeterminada y su interacción, en dos ciclos productivos, años "on" y "off"	30
Tabla 1-3. Valores de F y P para el crecimiento del fruto en días después de antesis (DDA), tipo de inflorescencia determinada e indeterminada y la interacción en dos ciclos productivos, años "on" y "off"	38
Tabla 2-1. Valores de F y P para fotosíntesis, transpiración, conductancia y concentración interna de carbono en hojas presentes en ramas con crecimiento vegetativo, determinado e indeterminado a diferentes intensidades lumínicas (0, 50, 100, 200, 400, 600, 800 y 1000 $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) y su interacción.	64
Tabla 3-1. Mezclas de reacción para construcción de curva de calibración para azúcares solubles totales por el método de Dubois <i>et al.</i> (1956). Glc= glucosa.	87
Tabla 3-2. Mezclas de reacción para construcción de curva de calibración para azúcares reductores por el método de Somogyi-Nelson.	90
Tabla 3-3. Valores de F y P para el contenido de azúcares totales y reductores en hojas de brotes vegetativos y reproductivos entre las distintas fases de crecimiento y desarrollo del fruto.	93
Tabla 3-4. Valores de F y P para el contenido de azúcares totales y reductores en pulpa semilla y cáscara entre las distintas fases de desarrollo del fruto de aguacate.	95

Introducción

El aguacate (*Persea americana* Mill.) es nativo de América Central y hoy en día es un cultivo de importancia económica en más de 70 países, entre ellos México, Israel, Estados Unidos, Chile y Sudáfrica. El continente Americano y el Caribe concentran cerca del 65% de la producción mundial de aguacate (Can-Alonzo *et al.*, 2005), siendo México el principal productor y exportador con cerca de 1.124.565 t anuales en 2008, que representa el 40% de la producción mundial (FAO, 2011), donde el éxito de las aéreas sembradas y su alta competitividad se atribuyen, en gran medida, a la existencia de un respaldo tecnológico que provee al agricultor prácticas de manejo agronómico desarrolladas con base en el conocimiento del comportamiento ecofisiológico de la especie a nivel local.

En Colombia se produce aguacate desde el nivel del mar, hasta los 2.200 msnm, principalmente para el mercado local, con potencial de exportación de fruta fresca y procesada por las características de las variedades cultivadas y las condiciones agroclimáticas de las regiones productoras. De las variedades comercialmente sobresalientes en Colombia, la variedad Lorena es la única nativa, mientras que las demás, se introdujeron desde Estados Unidos, México y Panamá (Bernal y Díaz, 2008). Pese a esta consideración, las variedades se han adaptado a las condiciones edafoclimáticas tropicales de las regiones productoras de aguacate en el país (Ríos y Tafur, 2003).

En 2008, la cosecha colombiana de aguacate participó con el 5% de la producción mundial con 183 mil toneladas las cuales, en su gran mayoría, son destinadas para consumo interno y corresponde a aguacates antillanos como la variedad Lorena. Aunque el área sembrada pasó de 7.000 ha en 1992 a 17.084 ha en 2008 y la producción presenta un crecimiento promedio anual de 7,7%, la demanda de aguacate de consumo nacional permanece insatisfecha todo el año; de tal manera, este sector productivo tiene el reto de sustituir importaciones con producción nacional. Sumado a esto el país no presenta exportaciones significativas ni permanentes debido a que el área sembrada con variedades de aguacate para exportación es baja y solo ha presentado un incremento a partir del año 2005 (Bernal y Díaz, 2008; FAO, 2011).

El departamento del Tolima es el tercer productor con 2.617 ha sembradas con una producción de 20.670 t y un rendimiento de 8,4 t/ha, el cual ha disminuido en los últimos seis años. El rendimiento nacional promedio es de 10,49 t/ha (Bernal y Díaz, 2008), encontrando una brecha del 66% respecto al rendimiento potencial de la especie, reportado en 32,5 t/ha (Gazit y Degani, 2002; Knight, 2002).

La investigación y el conocimiento adquirido sobre la fenología del cultivo, que describe los patrones cíclicos de crecimiento que se dan anualmente en el árbol con las interacciones competitivas que se establecen entre los órganos del árbol, en condiciones específicas de cultivo en el subtrópico, ha permitido el desarrollo de estrategias de manejo garantizando rendimientos promedio cercanos a 20 t/ha (Knight, 2002).

Han sido varios los estudios encaminados a evaluar el crecimiento y desarrollo de la especie bajo las condiciones productoras de las zonas subtropicales. La información generada describe la fisiología de la especie e identifica los diversos factores ecofisiológicos que determinan el comportamiento de las variedades en búsqueda de la mejor adaptabilidad en las regiones productoras (Lesley y Bringhurst, 1951; Sedgley y Annells, 1981; Whiley, 1990b; Salazar-García y Lovatt, 2002a; Cabezas *et al.*, 2003; Rosales *et al.*, 2003; Avilán *et al.*, 2007; Cossio-Vargas *et al.*, 2007a). La mayoría de estudios han sido dirigidos al entendimiento del complejo comportamiento floral del árbol desde el momento de inducción floral hasta antesis, la fenología de la etapa reproductiva, el proceso de apertura floral, la polinización y fertilización (Davenport, 1986; Dixon y Sher, 2002; Can-Alonzo *et al.*, 2005), la caracterización de los tipos de brotes de crecimiento reproductivo (Bertling y Lovatt, 1996; Blanke y Lovatt, 1996; Dixon, 2007; Dixon *et al.* 2007a), la descripción fisiológica y factores que intervienen en el crecimiento y desarrollo del fruto (Hoad, 1984; Bower y Cutting, 1988; Cowan *et al.*, 2001; Taylor y Cowan, 2001; Kalala *et al.*, 2005) y la identificación de los flujos de crecimiento vegetativo (Salazar-García *et al.*, 2006; Rocha-Arroyo *et al.*, 2011a; Rocha-Arroyo *et al.*, 2011b).

En su gran mayoría, estos estudios profundizan sobre los factores que determinan la alternancia de cosechas, generando así estrategias que permiten disminuir su impacto en la producción (Paz-Vega, 1997; Salazar-García *et al.*, 1998; Kohne, 2004; Lovatt, 2006; López-Jiménez *et al.*, 2011), como el aumento del porcentaje de cuajado mediante el manejo de la fertilización foliar antes y durante el período de floración (Castillo *et al.*, 2007; Gardiazábal *et al.*, 2007), el manejo de la nutrición con nitrógeno (Lovatt y Salazar-García, 1994), la aplicación de hormonas como giberelinas (GA) para manipular los flujos de crecimiento vegetativo y aumentar la retención de frutos y aumento del tamaño (Blumenfeld y Gazit, 1970; Salazar-García y Lovatt, 1998; Salazar-García y Lovatt, 2000; Rossouw y Robbertse, 2001; Salazar-García y Lovatt, 2002b; Bruwer y Robbertse, 2003; Rocha-Arroyo *et al.*, 2011a) y el uso de podas vegetativas y productivas (Mena *et al.*, 2007).

Es mínimo el número de experimentos realizados para determinar la relación entre los factores ambientales y el comportamiento fotosintético del árbol de aguacate bajo condiciones tropicales. Sumado a esto, la ausencia de un modelo fenológico de los ciclos de producción no ha permitido la generación de un modelo de crecimiento del fruto que involucre los factores que afectan su desarrollo, razón por la cual no se ha diseñado una plataforma de manejo que asegure un sistema productivo eficiente y competitivo en las diversas regiones del país aptas para el cultivo.

El objetivo general de este trabajo fue caracterizar el comportamiento fisiológico del desarrollo reproductivo del aguacate (*Persea americana* Mill.) variedad Lorena bajo condiciones de la región productora de Mariquita, Tolima, por lo cual se plantearon los siguientes objetivos específicos:

- Caracterizar los estados fenológicos del desarrollo reproductivo y los procesos de abscisión, crecimiento y desarrollo del fruto.
- Evaluar el comportamiento fotosintético de la variedad en función del estado fenológico del desarrollo reproductivo.
- Determinar la dinámica de acumulación de fotoasimilados en la planta durante las fases del desarrollo reproductivo.

Generalidades del cultivo

El aguacate es una especie arbórea originaria de una amplia zona geográfica, que se extiende desde las sierras centrales y orientales de México y Guatemala, hasta la costa pacífica de Centro América, y su distribución natural llega hasta el norte de Perú (Wolstenholme y Whiley, 1995; Knight, 2002; Bernal y Díaz, 2008). Actualmente se cultiva en el mundo bajo diferentes condiciones ambientales, los extremos climáticos varían desde zonas desérticas en Israel y sur de California, tierras altas subtropicales y bosques húmedos tropicales como en centro América, hasta regiones de Sur África y Australia sometidas a condiciones de niebla (Bower y Cutting, 1988).

Los cultivares de aguacate se clasifican en tres razas: Mexicana, Guatemalteca y Antillana, las cuales difieren en adaptaciones ambientales en altura y temperatura, y poseen características identificables (Davenport, 1986). Las variedades de la raza Guatemalteca son las más estudiadas actualmente debido a que en esta raza se concentra la mayoría de las variedades comerciales (Scora *et al.*, 2002; Can-Alonzo *et al.*, 2005; Bernal y Díaz, 2008).

Las variedades de la raza mexicana se adaptan muy bien a las zonas de vida de bosque húmedo montano bajo o bosque húmedo premontano, en alturas comprendidas entre 1.700 y 2.500 msnm, con temperaturas que oscilan entre 5 y 17 °C pero pueden llegar a soportar temperaturas bajas de hasta 2,2 °C. El tiempo de floración a cosecha está entre 6 y 8 meses y su fruto es pequeño (de 80 a 250 g). Las variedades de la raza

guatemalteca, entre ellas el aguacate Hass, se adaptan a condiciones subtropicales, en zonas de vida de bosque húmedo premontano, temperaturas umbrales de 4 a 19 °C y alturas entre 1200 y 2400 msnm, el tiempo de floración a cosecha es de 15 meses aproximadamente y tienden a producir frutos de tamaño mediano (de 125 a 250 g). Las variedades de la raza antillana, como Lorena, se desarrollan en zonas de bosque húmedo tropical y bosque húmedo premontano, su rango de adaptación está entre 0 y 1500 msnm, temperaturas entre 18 y 26 °C y con alta humedad relativa, presenta un tiempo aproximado de floración a cosecha de 5 a 8 meses, el peso del fruto está entre 250 y 1000 g (Scora *et al.*, 2002; Bernal y Díaz, 2008).

Los cultivares de raza mexicana y guatemalteca requieren de una precipitación promedio de 660 a 1.500 mm y una humedad relativa cercana al 80%. Por otro lado, las variedades de la raza antillana requieren una precipitación de 1.150 mm y una humedad relativa entre 75% y 90% (Bower y Cutting, 1988).

La raza antillana es la más sensible al frío y puede sufrir daños por temperaturas inferiores a los 12 °C, aun así, es la raza mejor adaptada a condiciones áridas. La raza mexicana es la más tolerante al frío, soportando temperaturas de hasta -4 °C sin sufrir daños, siendo sensibles a altas temperaturas, las cuales generan desbalances en el proceso de floración y cuajado de fruto. La tolerancia al frío de la raza guatemalteca se encuentra en un rango medio, sin embargo es la más susceptible a temperaturas altas (Bower y Cutting, 1988).

El aguacate variedad Lorena es originario del Valle del Cauca y hoy en día es la variedad más sembrada y de mayor consumo en el país. El fruto es de forma alargada, ligeramente oblicuo, de corteza lisa, con tamaño grande (de aproximadamente 500 g) y contenido de grasa cercano al 9%. La semilla es de tamaño mediano con adherencia media a la pulpa (Bernal y Díaz, 2008).

1. floración y crecimiento y desarrollo del fruto

Factores ambientales e inducción floral

La inducción floral es el proceso mediante el cual las yemas de los frutales, originalmente vegetativas, sufren cambios metabólicos que las preparan para transformarse en yemas florales (Davenport, 1986; Davenport, 2000). El proceso que sigue a la inducción floral se conoce como diferenciación floral y corresponde a la manifestación externa o cambio morfológico (Wilkie *et al.*, 2008). Los dos procesos involucran la recepción del estímulo ambiental, la señalización hasta los puntos de transformación y la transcripción y expresión de genes de identidad floral. Esta transformación además depende de la importación de carbohidratos y la sincronía con los niveles hormonales endógenos (Cowan *et al.*, 2001).

El control de la inducción no se restringe al meristemo debido a que puede involucrar señales provenientes de otras partes de la planta generadas por estímulos ambientales (Wilkie *et al.*, 2008). El lugar de percepción de la señal varía según la especie y el tipo de estímulo inductor. En cítricos se ha encontrado que el tallo o las yemas son los receptores de señales de bajas temperaturas o estrés hídrico (Wilkie *et al.*, 2008). En mango, las bajas temperaturas son percibidas por las hojas (Davenport, 1986; Taiz y Zeiger, 2002) sin embargo, altas temperaturas en la zona radical pueden inhibir la inducción floral, implicando la percepción radical y el transporte a larga distancia de la señal vía corriente transpiratoria.

Debido a la semejanza de las épocas de floración de las variedades de aguacate cultivado en todo el mundo, algunos factores inductores de floración son comunes en las zonas productoras, como las variaciones en la temperatura, la duración del día, o la disponibilidad hídrica (Davenport, 1986). Aun así, se cree que cualquier factor de estrés de intensidad y duración suficiente es capaz de producir inducción. Entre los factores que pueden ser considerados como causantes de estrés e inductores de floración se encuentran las bajas temperaturas, bajo contenido de humedad en el suelo, deficiencias en nutrición mineral, exceso de calor e incluso ataques de *Phytophthora* sp. al sistema radical (Wolstenholme, 1987).

En un amplio rango de frutales entre ellos mango, litchi, macadamia y naranja la temperatura es el principal factor responsable de la transición de la fase vegetativa a la

reproductiva en zonas subtropicales donde los requerimientos son cercanos a 15 y 20 °C (Davenport, 1986; Wilkie *et al.*, 2008). Los cultivares de aguacate que crecen en el subtropico solo producen yemas florales si se les somete a un régimen de temperaturas templadas (Gazit y Degani, 2002; Salazar-García y Lovatt, 2002a) que junto con la precipitación, juegan un papel importante en el inicio, duración e intensidad de proceso de floración. Bajo condiciones tropicales donde las bajas temperaturas pueden ser breves, irregulares o no existir en algunas temporadas, no es claro cuál es exactamente el factor inductor (Wilkie *et al.*, 2008).

Avilán *et al.* (2007) reportan que en aguacate Hass el inicio de floración esta precedido por temperaturas bajas y alta precipitación y que incluso en condiciones áridas, las bajas temperaturas son un factor clave en la transición de las yemas a la fase reproductiva. En trabajos realizados por Salazar-García *et al.* (2006) en la misma variedad fueron necesarios valores inferiores a 19 °C para iniciar el proceso de floración, temperaturas mayores causaron un retraso significativo y una disminución en la magnitud de este proceso. En aguacate Choquette y Booth-8 en México se encontró que temperaturas menores a 20 °C inducen floración (Cossio-Vargas *et al.*, 2007b). Salazar-García *et al.* (1999) encontraron en aguacate Hass en cámara de crecimiento que tratamientos de baja temperatura (10 °C día/7 °C noche) causaron la iniciación floral y alta temperatura (25/20 °C) detuvieron el proceso.

El tiempo de exposición a bajas temperaturas también es determinante, observándose que árboles de aguacate variedad Hass sometidos a bajas temperaturas durante una semana no indujeron floración, y en los sometidos por tres semanas el 17% de las yemas apicales produjeron inflorescencias y el 69% produjeron brotes vegetativos, en tratamientos de cuatro semanas, el 83% de la yemas produjeron inflorescencias y no se presentó crecimiento vegetativo (Salazar-García *et al.*, 1999). Dixon *et al.* (2007b) encontraron que en aguacate Hass la inducción floral presenta mayor intensidad en los años donde las bajas temperaturas inductivas fueron de 6 semanas comparado con años de baja intensidad en floración donde el período de inducción fue de 3 semanas.

A pesar que la precipitación juega un papel clave, en condiciones subtropicales se ha encontrado que las temperaturas bajas como inductor de floración no pueden ser remplazadas por períodos de déficit hídrico (Avilán *et al.*, 2007). Según Gazit y Degani (2002), el estrés hídrico no induce floración bajo ningún régimen inductivo de alta temperatura, ni tampoco aumenta la tasa de floración bajo regímenes de temperaturas templadas inductivas, pero una condición de baja disponibilidad hídrica en el suelo puede retrasar la floración casi un mes después del cese del estrés hídrico. Por el contrario, bajo condiciones del trópico donde una disminución en la temperatura no es suficiente para lograr una detención completa del crecimiento vegetativo, se ha reportado que un déficit hídrico de corta duración (2 meses) es favorable para la inducción floral en aguacate (Whiley, 1990b). En limas (*Citrus latifolia*) se reporta que períodos continuos de estrés hídrico por 2 semanas indujeron floración, después de la rehidratación; este

comportamiento también ha sido reportado en limón (*Citrus lemon*) pero aun no es claro si el período inductivo es por el estrés hídrico o por la rehidratación (Southwick y Davenport, 1986; Wilkie *et al.*, 2008).

Las hormonas son incluidas como elementos esenciales que controlan la inducción floral (Davenport, 2000). Las GA son un grupo de reguladores de crecimiento vegetal, involucrado en el desarrollo reproductivo que incluye iniciación floral, diferenciación y desarrollo de todos los estados del embrión, semilla y fruto (Rossouw y Robbertse, 2001). En árboles frutales existe evidencia que la aplicación de GA inhibe la floración indirectamente a través de la promoción del crecimiento vegetativo (Salazar-García y Lovatt, 2002b).

En estudios realizados en aguacate Hass, la aplicación de GA₃ disminuyó significativamente la floración y aumentó la producción de brotes vegetativos (Salazar-García y Lovatt, 2002b). La inhibición de la floración ha sido asociada con la estimulación del crecimiento vegetativo a expensas del desarrollo de inflorescencias, las cuales se forman con una baja cantidad de flores. También genera un retraso en el inicio de llenado de la yema floral, y la reducción en la floración puede ser del 28% al 82% dependiendo de la dosis usada (Salazar-García y Lovatt, 2000; Bruwer y Robbertse, 2003), aunque esta respuesta depende del estado de desarrollo de la inflorescencia al momento del tratamiento (Salazar-García y Lovatt, 2002b).

La reducción en los niveles endógenos de GA está correlacionada, en cítricos, con inducción: en mango, litchi y macadamia los inhibidores de la síntesis de GA favorecen la floración (Wilkie *et al.*, 2008). En aguacate Hass y Fuerte se encontró que aplicaciones foliares de paclobutrazol (inhibidor de la biosíntesis de GA) disminuye la longitud de brotes vegetativos y el área foliar y genera un mayor porcentaje de cuajado, mayor tamaño y cantidad de frutos a cosecha debido a una mayor partición de los fotoasimilados hacia los frutos a expensas de las ramas y hojas (Wolstenholme *et al.*, 1990). Las citoquininas (CK) también están involucradas en la inducción floral, los niveles endógenos de CK en yemas de litchi aumentan al momento de la inducción y diferenciación floral, aplicaciones exógenas aumentan la iniciación floral aunque no hay evidencia que sean sustitutas de un estímulo floral (Wilkie *et al.*, 2008). Se ha planteado que el etileno es un fuerte inhibidor de la inducción floral en una gran cantidad de especies vegetales de día corto pero, en piña y manzana ha sido determinado como factor inductor (Taiz y Zeiger, 2006; Wilkie *et al.*, 2008).

Cambios morfológicos asociados con el abandono del reposo

Los primordios de yemas axilares o apicales se forman al finalizar cada flujo de crecimiento y se encuentran protegidos por brácteas (Davenport, 1986). Cortes histológicos de yemas terminales tomados al momento del reposo revelan que los brotes en latencia están compuestos inicialmente por dos tipos de ejes, el eje meristemático primario (EMP) el cual se presenta de forma convexa, y uno o más ejes meristemáticos

secundarios (EMS) que se encuentran de forma alterna en las axilas de las brácteas. La forma convexa del EMP indica que este meristemo está activo y puede generar nuevas regiones meristemáticas. Externamente durante el período de latencia, las yemas permanecen cerradas y de forma alargada (Davenport, 1986; Salazar-García y Lovatt, 2002a; Bruwer y Robbertse, 2003).

Una vez el estímulo de inducción floral es percibido por las regiones meristemáticas se inicia la transición. El crecimiento de los brotes se inicia con la división y elongación de las células latentes en los meristemos axilares de la yema (o EMS), luego se inicia la división en el EMP, lo que genera nuevos EMS (Davenport, 1986). El EMP toma forma aplanada y disminuye su actividad, en los casos donde la inflorescencia presenta un crecimiento indeterminado el EMP se reactiva cuando las flores entran en antesis e inicia el crecimiento del brote vegetativo (Bruwer y Robbertse, 2003). El inicio del desarrollo de los EMS la formación de nuevos brotes, y el aplanamiento del EMP está asociado con la transición completa e irreversible (Salazar-García y Lovatt, 2002a; Bruwer y Robbertse, 2003) la cual es la etapa cuando el meristemo vegetativo cambia a reproductivo y cuyo destino no puede ser modificado con tratamientos o condiciones que normalmente inhiben la floración (Cossio-Vargas *et al.*, 2007b).

Cuando el EMS inicia su desarrollo, si el crecimiento vegetativo es estimulado con condiciones que favorecen el desarrollo vegetativo, como aplicaciones de GA₃ (Salazar-García y Lovatt, 2002a), se puede generar un retraso en el inicio del desarrollo de la inflorescencia hasta por un mes (Bruwer y Robbertse, 2003), producción de inflorescencias parcialmente formadas, número bajo de flores/inflorescencia y un desarrollo acelerado de la estructura florales para dar inicio al desarrollo del brote vegetativo el cual es de mayor vigor siendo un vertedero más competitivo por recursos (Salazar-García y Lovatt, 1998; Salazar-García y Lovatt, 2002b).

Cuando las condiciones ambientales favorecen el desarrollo floral, se hacen evidentes en promedio 10 EMS, seis de estos son basales y conservan brácteas (Salazar-García y Lovatt, 2002a) las cuales son cada vez de mayor dimensión y se van separando gradualmente debido a la elongación de los EMS que se van a convertir en el pedúnculo primario de la inflorescencia y se inicia la división celular en los ejes meristemáticos terciarios (EMT) que van a formar el pedúnculo secundario. Posterior a ello, se inicia la formación de órganos florales (iniciación del perianto) en flores terminales de los ejes secundarios y terciarios; las yemas toman forma redondeada y los ejes secundarios aparecen completamente formados, las flores terminales presentan perianto completo y se hacen evidentes las anteras con el gineceo en formación temprana; en seguida inicia la apertura de las brácteas y la inflorescencia empieza a emerger de la yema, las flores inician la formación del óvulo y los sacos polínicos y anteras son evidentes. Cuando el pedúnculo primario ha emergido completamente y el secundario está aún cubierto, las flores se presentan pequeñas y cerradas, la meiosis ha ocurrido en las anteras, las

microsporas son evidentes, y los integumentos están formado el óvulo (Davenport, 1986; Salazar-García y Lovatt, 2002a).

En etapas posteriores del desarrollo reproductivo la elongación de los ejes terciarios es evidente y se completa el desarrollo de los órganos florales; los botones florales se diferencian individualmente y se muestran agrupados en la panícula, pero las flores aún permanecen cerradas y listas para antesis, la mitosis en la microspora es mayor para la producción de granos de polen. Una vez los ejes de la inflorescencia están completamente elongados y las flores diferenciadas en la panícula se inicia la antesis, la cual se produce de forma escalonada y sincronizada, en inflorescencias con crecimiento indeterminado se inicia el desarrollo del nuevo flujo de crecimiento vegetativo (Davenport, 1986; Salazar-García y Lovatt, 2002a; Cabezas *et al.*, 2003; Rocha-Arroyo *et al.*, 2011b).

Floración

Las flores de aguacate son perfectas y están agrupadas en racimos subterminales que pueden llegar a contener hasta 450 flores (Gazit y Degani, 2002; Bernal y Díaz, 2008); estas son de 1 cm de ancho y 6-7 mm de longitud, color verde-amarillo claro y con nueve periantos, nueve estambres y un pistilo, en la base de cada tres filamentos de estambres interiores hay dos nectarios; cada antera está conformada por cuatro sacos polínicos, los cuales contienen de 500 a 700 granos de polen (Davenport, 1986; Dixon y Sher, 2002; Scora *et al.*, 2002).

La estructura completa es conocida como inflorescencia, la cual se puede presentar en un brote de crecimiento determinado o indeterminado. Un brote floral de crecimiento determinado finaliza con una yema floral (Salazar-García *et al.*, 2006) y por lo general, estos brotes se ubican hacia la parte superior o exterior del árbol donde la intensidad lumínica es mayor, una vez los frutos son cosechados el brote determinado muere (Salazar-García y Lovatt, 2000; Dixon y Sher, 2002). Un brote floral de crecimiento indeterminado finaliza en una yema vegetativa la cual inicia su crecimiento al momento de antesis y continúa hasta después de la cosecha de frutos presentes en ella (Bruwer y Robbertse, 2003; Cossio-Vargas *et al.*, 2007a); algunas inflorescencias pueden entrar en abscisión debido a la competencia con el brote vegetativo (Salazar-García y Lovatt, 2000). Con pocas excepciones, las inflorescencias de tipo indeterminado son más abundantes (Cossio-Vargas *et al.*, 2007a), mientras que las inflorescencias de tipo determinado tienden a ser más productivas. En Nueva Zelanda la relación determinadas-indeterminadas es 50:50, mientras en California puede ser de 10:90 (Dixon y Sher, 2002).

El aguacate es una especie predominantemente alógama, las flores presentan una protógina dicogamia sincronizada, donde las flores son bisexuales, presentando los órganos masculinos y femeninos en una misma flor los cuales maduran y son funcionales en diferente tiempo, haciéndolo en primer lugar los órganos femeninos (Sedgley y Annells, 1981; Whiley, 1990b; Wolstenholme y Whiley, 1995; Dixon y Sher, 2002; Gazit y

Degani, 2002; Scora *et al.*, 2002; Rosales *et al.*, 2003; Can-Alonzo *et al.*, 2005; Bernal y Díaz, 2008).

Cada flor realiza dos aperturas; una como estado femenino y otra como masculino, entre ambas fases, se produce un cierre intermedio y por último, el cierre definitivo de la flor. Durante la fase femenina los tépalos se abren y el pistilo se muestra erecto con el estigma receptivo al polen, los estambres se encuentran apoyados y protegidos sobre los tépalos con las anteras no dehiscidas. Este proceso puede durar entre una y dos horas según las condiciones ambientales, luego la flor inicia su primer cierre en donde los estambres se levantan e inclinan hacia el centro de la flor hasta tocar el pistilo, el cual continúa erecto (Sedgley y Annells, 1981; Davenport, 1986; Dixon y Sher, 2002; Gazit y Degani, 2002; Cabezas *et al.*, 2003).

Durante la fase masculina se abren los tépalos, los cuales se presentan más alargados que en la fase anterior, los estambres se encuentran erectos y alcanzan la altura del pistilo el cual permanece erecto pero con el estigma oscurecido. Las anteras de los primeros estambres abren sus valvas e inician dehiscencia dos horas después de la apertura. Por último la flor cierra de forma definitiva protegiendo el ovario (Davenport, 1986; Cabezas *et al.*, 2003). Los tépalos se marchitan desde el ápice hacia la base. Las flores duran dos días antes de ser fecundadas o caer (Gazit y Degani, 2002).

Basándose en su comportamiento floral, los cultivares se clasifican en dos grupos (A y B) que complementan sus ciclos florales. Los cultivares del grupo A se comportan como femeninos por la mañana y como masculinos durante la tarde del día siguiente. Los cultivares tipo B presentan un ciclo floral complementario, abren su flor en fase femenina durante la tarde del primer día y en la mañana del día siguiente abren la flor en fase masculina (Davenport, 1986; Gazit y Degani, 2002; Rosales *et al.*, 2003; Can-Alonzo *et al.*, 2005). Este complejo mecanismo de alternancia de sexos evolucionó a favor de la polinización cruzada para mantener la heterogeneidad de la especie (Whiley, 1990b; Davenport, 1986).

Bajo estas condiciones, la polinización cruzada es una consecuencia de la floración rítmica de la planta, por tanto es recomendado sembrar variedades con tipos de floración diferente, con el fin de maximizar la polinización lo que contribuye a un aumento de los rendimientos pero, aun así, es materia de debate la compatibilidad entre los diferentes materiales en áreas tropicales y subtropicales (Davenport, 1986; Can-Alonzo *et al.*, 2005).

El tiempo de duración de las fases sexuales es preciso, aun así, condiciones climáticas previas o durante el proceso, pueden modificar su duración (Dixon y Sher, 2002). Se ha encontrado que bajo condiciones del trópico, estigmas de flores en fase masculina aún son receptivos sugiriendo que la autopolinización cobra relevancia en estas áreas (Can-Alonzo *et al.*, 2005). En otras latitudes se han detectado alteraciones en el desarrollo del

ciclo floral que suponen coincidencia entre las fases femenina y masculina. En estas condiciones, el papel de los polinizadores se cuestiona haciendo necesario el estudio de la fenología y el desarrollo del ciclo floral de los principales cultivares (Davenport, 1986; Rosales *et al.*, 2003).

El proceso de sincronía en la floración es altamente sensible a la temperatura (Whiley, 1990b). Temperaturas superiores a 20 °C son favorables para el proceso de polinización, mientras que noches frías retrasan e inhiben la fase femenina, e incluso se puede afectar la sincronía de las fases (Dixon y Sher, 2002). La apertura floral también puede ser retrasada desde minutos hasta varias horas debido a bajas temperaturas (Davenport, 1986). Un estudio realizado por Sedgley y Annells (1981) en plantas de aguacate Hass mostró que bajas temperaturas aumentaron el número de días de apertura floral; a una temperatura día/noche de 33/28 y 25/20 °C las flores abrieron en la mañana en estado femenino y de nuevo en la tarde del siguiente día bajo estado masculino, mientras que a temperaturas 17/12 °C las flores abrieron femeninas en la tarde del primer día, permanecieron abiertas toda la noche y cerraron hasta el siguiente día; dos días después en la tarde las flores abrieron en fase masculina.

En aguacate Hass en la región productora de California, el paso de la yema en latencia hasta antesis toma de 9 a 12 meses (Salazar-García *et al.*, 2007) pero este período se puede prolongar si se presentan condiciones climáticas desfavorables (Avilán *et al.*, 2007; Bernal y Díaz, 2008). Rosales *et al.*, (2003) encontraron que para el aguacate Hass en la región de Quillota (Chile) este período dura 3 a 4 meses, mientras que en Michoacán (México) este cultivar puede tener una floración de 5 a 6 meses. Una vez los árboles entran en antesis, la época de floración se extiende por dos meses, abriéndose cada día un nuevo conjunto de flores por primera vez, no obstante, en climas cálidos, este período es más corto y en lugares de climas templados es más largo (Gazit y Degani, 2002; Scora *et al.*, 2002).

La floración contribuye con un 8% de la producción total de biomasa seca en un ciclo completo de crecimiento y el proceso moviliza carbohidratos no estructurales de reserva y nutrientes móviles desde las hojas (Gazit y Degani, 2002). El número de flores producidas por un árbol puede alcanzar los dos millones, esto es más de mil veces la cantidad de frutos que puede soportar, pero se ha estimado que únicamente llegan al cuajado entre el 0,001% y 0,1% (Dixon y Sher, 2002; Scora *et al.*, 2002; Can-Alonzo *et al.*, 2005; Cossio-Vargas *et al.*, 2007a; Alcaraz *et al.*, 2011).

La compleja biología floral de la especie tiene un efecto negativo sobre el proceso de polinización, por lo que no se genera el crecimiento del tubo polínico ni se realiza la fecundación, lo cual permite una alta de abscisión de flores no fertilizadas. Una vez los frutos inician el cuajado, la abscisión se puede atribuir a frutos con fallas en el desarrollo de la semilla, aborto del embrión o muerte de la cubierta seminal (Dixon y Sher, 2002; Alcaraz *et al.*, 2011). A esto se le suma la preferencia al crecimiento vegetativo que a la producción de frutos (Whiley, 1990b) por lo cual solo permanecen en el árbol los frutos

más fuertes y vigorosos. La caída de los frutos aumenta considerablemente por efecto del estrés ambiental, especialmente durante olas de frío o calor. Mientras más joven sea el fruto, mayor es su susceptibilidad a dichos estreses (Gazit y Degani, 2002).

Flujos de crecimiento vegetativo - reproductivo

Así como en la mayoría de los frutales de hoja persistente, el crecimiento de los brotes vegetativos del aguacate está sincronizado en flujos que varían en vigor, duración y magnitud (Scora *et al.*, 2002; Rocha-Arroyo *et al.*, 2011a), los cuales ocurren generalmente dos o tres veces al año y pueden o no incluir la totalidad del árbol (Davenport, 1986). El número de flujos vegetativos depende de las condiciones ambientales, la magnitud de cada flujo es variable y usualmente uno de ellos es el principal responsable de la producción del flujo de crecimiento reproductivo (Salazar-García *et al.*, 2006; Salazar-García *et al.*, 2007; Rocha-Arroyo *et al.*, 2011b).

La ocurrencia de los flujos vegetativos se asocia con los meses de mayor precipitación (Avilán *et al.*, 2007). En el subtrópico húmedo de veranos lluviosos, los árboles se caracterizan por presentar un flujo primaveral de crecimiento de brotes que comienza con la floración y tiene su nivel más alto a principios del verano, luego la proporción de brotes terminales y subterminales en crecimiento activo se reduce al mínimo, para después continuar con un segundo flujo de crecimiento de brotes (Scora *et al.*, 2002; Rocha-Arroyo *et al.*, 2011b).

El flujo vegetativo presenta un patrón definido de crecimiento sigmoideal, donde la etapa inicial presenta un crecimiento lento, después la longitud de las ramas se incrementa significativamente y en la etapa final se estabiliza. La fase de crecimiento acelerado coincide con la máxima floración. Estos flujos pueden durar de 3 a 4 meses. En el subtrópico la magnitud de este crecimiento está determinada fuertemente por la estacionalidad, encontrándose una mayor magnitud en primavera (Dixon, 2007; Rocha-Arroyo *et al.*, 2011a).

Seguido del flujo de crecimiento vegetativo se presenta un flujo de desarrollo radical. Las raíces inician su etapa de crecimiento rápido cuando el crecimiento vegetativo comienza a declinar. Posteriormente, comienza un segundo flujo de crecimiento vegetativo, restableciéndose de esta manera el equilibrio entre una fase radical y otra vegetativa (Scora *et al.*, 2002).

En un estudio realizado por Rosales *et al.* (2003) se encontró que el crecimiento vegetativo apical del aguacate Hass inicia a los 7 días iniciada la brotación de yemas reproductivas, incrementándose progresivamente a partir de los 29 días para presentar su máxima tasa de crecimiento a los 67 días, luego desciende paulatinamente hasta los 144 días, momento a partir del cual la tasa de crecimiento vegetativo prácticamente es nula. En el caso de los brotes laterales el crecimiento se da en un solo período que

abarca desde los 29 hasta los 122 días, siendo su intensidad menor que el crecimiento vegetativo apical.

Durante la antesis se presenta la mayor tasa de crecimiento vegetativo y disminuye cuando la apertura floral termina. El número de frutos en cuajado aumenta a medida que el crecimiento vegetativo se hace más lento hasta detenerse (Dixon, 2007).

Un fuerte estímulo ambiental sincroniza el crecimiento vegetativo y la floración, existiendo un período fisiológico de inactividad; aunque la planta produce un elevado número de flores, tiende a direccionar más los recursos al crecimiento vegetativo que a la producción de flores y frutos (Scora *et al.*, 2002; Dixon, 2007; Rocha-Arroyo *et al.*, 2011b). El manejo de la fenología del árbol para maximizar el rendimiento de frutos se realiza en dos puntos clave: la identificación de períodos críticos de demanda de nutrientes y la manipulación del crecimiento vegetativo para mejorar la asignación de recursos para el crecimiento de los frutos (Whiley, 1990b).

Crecimiento y desarrollo del fruto

El fruto de aguacate es una baya con una única semilla muy variable en el tamaño (0,05 a 2,0 kg), forma (redonda, ovalada, periforme), cáscara (grosor, textura, color) y pulpa (tamaño, firmeza, etc.) (Scora *et al.*, 2002; Bernal y Díaz, 2008). Una vez las flores son polinizadas y fertilizadas con éxito, inicia el proceso de cuajado, el ovario engrosa en el centro de las flores, los restos de tépalos y androceo se han desprendido y el pedúnculo del fruto ha engrosado (Davenport, 1986; Cabezas *et al.*, 2003). Estudios anatómicos han demostrado que tres días después de la polinización se inicia la formación del endospermo, nueve días después el endospermo ha formado un largo cuerpo celular donde el embrión de 2 a 6 células es evidente. La formación del pre-embrión tiene como función ser fuente de precursores químicos de la elongación celular del fruto en desarrollo (Cowan *et al.*, 2001).

La expansión de la pequeña baya da lugar a un fruto de forma piriforme, globosa u ovalada con un número variable de lenticelas en su epidermis según la variedad (Davenport, 1986; Cabezas *et al.*, 2003). En la mayoría de frutos existen dos centros de crecimiento: el óvulo y el pericarpio. El crecimiento desde el pericarpio usualmente direcciona el aumento del tamaño, mientras el alargamiento posterior está relacionado con el desarrollo de la semilla (Cowan *et al.*, 2001).

El pericarpio consta de tres capas: el exocarpio o cáscara, el mesocarpio comestible y una capa interna delgada junto a la cubierta de la semilla que corresponde al endocarpio (Scora *et al.*, 2002). Las vacuolas de las células de la pulpa contienen pequeñas gotas de aceite y, dispersas alrededor de estas, existen otras más grandes especializadas en el almacenamiento de aceite, que representan cerca del 2% del volumen total de la pulpa (Scora *et al.*, 2002).

La semilla de aguacate juega un papel importante en el desarrollo del fruto, al presentar mayor dominancia sobre el mesocarpio como vertedero de agua y solutos, actúa como un reservorio potencial durante el crecimiento del fruto. La cubierta seminal es el punto de unión en el transporte de solutos entre la semilla y mesocarpio a través de plasmodesmata. Estas funciones le atribuyen el papel de órgano regulador de procesos fisiológicos y bioquímicos en el fruto durante el desarrollo y maduración. El no desarrollo de la cubierta seminal es sugerido como un inhibidor de la actividad meristemática y, por tanto, puede disminuir la fuerza del vertedero, existiendo una marcada relación entre el tamaño de la semilla y el tamaño final del fruto (Cowan *et al.*, 2001; Kalala *et al.*, 2005), el cual es la consecuencia de un complejo de eventos metabólicos que ocurren durante el cuajado del fruto hasta la maduración. La disrupción de estos procesos bioquímicos y moleculares en cualquier estado del crecimiento del fruto puede impactar en el tamaño final de este. Debido a que el tamaño del fruto está más determinado por el número de células que por el tamaño de estas, cualquier factor que afecte la actividad del ciclo de división celular debe ser considerado (Cowan *et al.*, 2001).

Las hormonas vegetales desempeñan un papel regulador importante en el crecimiento y el desarrollo de frutos de aguacate. Estudios previos en aguacate Hass y su fenotipo de fruto pequeño como modelo, han demostrado la relación existente entre el balance CK/Ácido abscísico (ABA) y el tamaño final del fruto; una disminución en la síntesis de CK o aumento en la concentración de ABA endógeno, genera un impacto sobre la división celular y el tamaño final de fruto (Cowan, 1997; Taylor y Cowan, 2001). Este tipo de fruto además es caracterizado por la inhabilidad de la semilla para producir y acumular auxinas (AIA) (Moore-Gordon *et al.*, 1998; Cowan *et al.*, 2001; Cowan *et al.*, 2005).

El ABA es una hormona relacionada con la disminución en el crecimiento de frutos mediante la inhibición de la síntesis de proteínas y ácidos nucleicos. Cowan *et al.* (1997) encontraron que el aumento en niveles endógenos de ABA en el mesocarpio inhibe en un 70% la actividad de la enzima 3-hydroxy-3-methylglutaryl CoA reductasa (HMGR), la cual cataliza la conversión de HMG-CoA a ácido mevalónico (MVA) precursor de todos los compuestos isoprenoides requeridos en procesos como fotosíntesis (carotenoides, clorofila, plastoquinona), respiración (ubiquinona), estructura de membranas (esteroles), división celular y otros compuestos relacionados con la actividad y fuerza de vertederos y crecimiento y desarrollo del fruto (Cowan, 1997; Cowan *et al.*, 1997; Cowan *et al.*, 2001). La formación de MVA junto con altas concentraciones de compuestos isoprenoides son factores claves para continuar con el ciclo de división celular y la formación de frutos de tamaño normal (Cowan *et al.*, 2001).

En general los niveles de CK son altos durante los estados iniciales de formación del embrión y disminuyen conforme avanza el desarrollo del fruto (Cowan *et al.*, 2001). El nivel de CK en el endospermo es alto, en la cubierta seminal también se encuentra una alta actividad en etapas iniciales. La actividad alcanza su pico máximo durante la

máxima tasa de división celular y llega a valores mínimos al acercarse al punto de madurez fisiológica (Blumenfeld y Gazit, 1970), aun así niveles mínimos de CK son requeridos para terminar el programa en actividad mitótica junto con AIA (Cowan *et al.*, 2001).

Por otro lado, no hay información sobre la relación entre el contenido de GA y el desarrollo del fruto de aguacate, aunque existe evidencia que el endospermo es el lugar de síntesis de GA y AIA. Se conoce que el aumento en el contenido de GA esta precedido por un pico en el contenido de AIA antes del momento de cuajado del fruto. Es posible que los contenidos de GA proveniente del endospermo regulen el metabolismo de AIA en la iniciación del desarrollo temprano y llenado del futo (Cowan *et al.*, 2001).

Altos contenidos de AIA y GA son asociados con crecimiento activo de la semilla por expansión celular (Cowan *et al.*, 2001). La concentración de AIA y GA se incrementa desde el cuajado del fruto y alcanza un pico máximo durante la fase de crecimiento lento, luego en la fase de crecimiento exponencial su concentración disminuye (Bower y Cutting, 1988). Estas dos hormonas alcanzan su contenido máximo en el embrión cuando el contenido de CTK y ABA, relacionadas con división celular y latencia de semillas, respectivamente, disminuye o es nulo (Cowan *et al.*, 2001). Los niveles de ABA y etileno tienden a incrementarse durante la segunda fase de desarrollo del fruto (Bower y Cutting, 1988).

Como ocurre con otros fruto carnosos, el crecimiento del fruto de aguacate se caracteriza por seguir una curva sigmoidea simple, gran parte de la división celular ocurre en las primeras etapas de desarrollo y es seguida por la fase de elongación; sin embargo, la división celular continúa durante el desarrollo del fruto especialmente en el mesocarpio aun cuando éste llega a su punto de madurez (Bower y Cutting, 1988; Barrientos *et al.*, 1996; Cowan *et al.*, 2001; Scora *et al.*, 2002). Los frutos sanos se mantienen firmes en el árbol y continúan creciendo por meses después de la madurez (Cossio-Vargas *et al.*, 2007a).

El crecimiento del fruto ocurre en tres fases; la primera fase incluye el desarrollo del ovario, fertilización y cuajado de fruto; en la segunda fase continúa la división celular, formación de semilla y desarrollo embrionario; en la tercera fase se da la elongación celular y maduración del embrión (Cowan *et al.*, 2001; Scora *et al.*, 2002). La primera fase puede tomar alrededor de 10 semanas después del pico de floración, la fase de crecimiento lineal puede llegar hasta 30 semanas después de floración, dependiendo de la variedad y condiciones ambientales, esto seguido de la fase de maduración en la cual el crecimiento se detiene (Cowan *et al.*, 1997).

En un estudio realizado por Rosales *et al.* (2003) se determinó la curva de crecimiento del fruto de aguacate Hass encontrando frutos desde 0,2 cm de diámetro 79 días después de brotación, presentando a partir de este momento una mayor tasa de cuajado con un máximo a los 95 días que desciende desde los 98 días hasta los 137 días; éste

descenso rápido del cuajado, probablemente sería por la coincidencia de la brotación y el crecimiento vegetativo, reproductivo y radical.

El éxito de la formación de frutos durante los primeros 60 días posteriores a la floración depende de la disponibilidad de asimilados almacenados, la fotosíntesis del momento y del tiempo de transición de las hojas del brote como órganos demandantes a órganos fuente en los brotes de primavera; aunque inicialmente hay una competencia con los frutos, el crecimiento de estos brotes durante la primavera es necesario para el desarrollo secundario de los frutos y se convertirán en la fuente de fotoasimilados y nutrientes para las producciones de los años siguientes (Wolstenholme y Whiley, 1995).

Factores que determinan la alternancia productiva

La alternancia productiva es un problema común en algunas especies frutales que se caracteriza por conducir a una elevada carga de cosecha en un ciclo de producción (año "on") y una baja carga de cosecha en el siguiente ciclo (año "off") (Paz-Vega, 1997; Lovat, 2006). Un año "on" está determinado por una intensa floración, alto porcentaje de cuajado y alto rendimiento, mientras que un año "off" se caracteriza por una baja floración, bajo porcentaje de cuajado y bajo rendimiento (Paz-Vega, 1997; Lahav y Zamet, 1999; Bruwer y Robbertse, 2003; Dixon *et al.*, 2007a; Garner *et al.*, 2008; López-Jiménez *et al.*, 2011).

La alternancia productiva es iniciada por condiciones climáticas adversas (daño por frío, bajas o altas temperaturas durante el cuajado, disponibilidad hídrica) que resulta en pérdida de flores y frutos generando un bajo rendimiento, por tanto, las reservas del árbol son usadas en menor cantidad y quedan disponibles para el siguiente ciclo productivo donde el sistema fotoasimilatorio es mayor, razón por la cual, se genera una mayor floración, cuajado de frutos y cosecha (Lovatt, 2006). Una vez se inicia este proceso, el comportamiento se torna cíclico (un año de alta producción seguido de un año de baja producción) y la alternancia empieza a ser controlada por factores endógenos como la disponibilidad de carbohidratos, la dinámica de los flujos de crecimiento vegetativo y reproductivo y las relaciones hormonales. Este comportamiento no es siempre cíclico, árboles un año "on" fuerte puede ser seguido por más de un año "off" y viceversa (Paz-Vega, 1997).

Prácticas como la retención de fruta en los árboles con el fin de incrementar la materia seca y contenido de aceite terminan en una alternancia más marcada. Árboles con una elevada carga frutal demandan la producción de más brotes vegetativos a expensas de brotes florales del siguiente ciclo (Lovatt, 2006). Una excesiva carga de frutos o cosechas tardías contribuyen a incrementar la alternancia (Salazar-García y Lovatt, 2000; López-Jiménez *et al.*, 2011).

La producción alternada en el aguacate puede ocurrir en diferentes niveles; en áreas tropicales, donde las variaciones en las condiciones climáticas son moderadas, ocurre generalmente a nivel de huerto o árbol. Sin embargo, debido a que este fenómeno se origina en respuesta a condiciones externas, en algunas áreas con variaciones climáticas más extremas la alternancia ocurre en la mayor parte de los huertos o regiones completas (Paz-Vega, 1997).

Este fenómeno ha sido ampliamente estudiado bajo condiciones subtropicales donde los procesos de crecimiento y desarrollo de las plantas están determinados por las variaciones climáticas propias de cada estación. Los factores que determinan el número de brotaciones y la floración en este cultivo bajo condiciones tropicales son poco conocidos, al igual que se desconocen aquellos factores que controlan los procesos de crecimiento y desarrollo del fruto.

En el estudio realizado por Salazar-García *et al.* (1998) se encontró que el alto rendimiento de los árboles durante un año "on" reduce significativamente la intensidad de floración del siguiente ciclo productivo o año "off". Esta reducción fue asociada con una disminución en la producción de inflorescencias (13% del total de yemas/rama) lo cual fue acompañado por una alta producción de brotes vegetativos (72% del total de yemas/rama). Así, los flujos de crecimiento vegetativo ocurren en menor magnitud en el año "on" mientras que en el año "off" el crecimiento es mayor, diferencia considerada un determinante en la alternancia de cosecha en aguacate (Dixon, 2007).

Salazar-García *et al.*, (2006) encontraron que únicamente el 13% del total de brotes vegetativos producen brotes florales cuando los árboles salieron de un año "on", mientras que el 46% del total de brotes vegetativos producen brotes florales cuando los árboles salen de un año "off". Aunque se presenta una disminución en la magnitud de la floración, Salazar-García *et al.* (1998), reportan que el tiempo de inducción foral, la duración del desarrollo de la inflorescencia y el período de antesis no varían entre años "on" y "off".

En un año "off" las inflorescencias indeterminadas tienen un bajo porcentaje de cuajado (0,005%) debido a la competencia por agua, nutrientes y fotoasimilados que se presenta entre el crecimiento vegetativo apical, el cual ocurre generalmente durante antesis y cuajado de fruto (Salazar-García y Lovatt, 2000). En un estudio realizado por Dixon *et al.* (2007a) se encontró que el cuajado de frutos en el año "on" es dos veces mayor que para el año "off", así como la cantidad de inflorescencias determinadas; éste mayor cuajado correlacionó con el número de frutos a cosecha.

Dado que la presencia de un alto número de frutos en un año "on" inhibe el desarrollo de brotes florales del siguiente ciclo productivo pero, promueve el desarrollo de brotes vegetativos e incrementa el número de yemas inactivas, se ha encontrado que al remover todos los frutos de un árbol en año "on" se genera un incremento en el número de brotes florales indeterminados y una reducción en el número de brotes vegetativos y

yemas inactivas en el siguiente ciclo. La remoción de brotes vegetativos en un año "off" inhibe la producción de brotes florales en año "on" (Lovatt, 2006). Para prevenir un incremento en el crecimiento de brotes vegetativos a expensas de brotes reproductivos se deben manejar cuidadosamente prácticas culturales que pueden disminuir la floración como fertilización nitrogenada, podas o aplicación de ciertos reguladores de crecimiento (Salazar-García *et al.*, 2006).

Las primeras hipótesis planteadas para explicar fisiológicamente el fenómeno de alternancia hacen referencia a la integración de dos modelos. El primero basado en la explicación que la floración, cuajado y llenado de fruto, requieren grandes cantidades de nutrientes minerales, agua y carbohidratos; un árbol con elevada carga frutal en el año "on" agota las reservas disponibles de debido a la mayor extracción por lo cual no acumula los nutrientes necesarios para sostener una elevada intensidad de floración y una carga adecuada para el próximo año, mientras que árboles en un año "off" que presentan una cosecha liviana y mayor producción de estructuras vegetativas acumulan más reservas de nutrientes para producir una floración intensa y alto rendimiento en el siguiente ciclo (Paz-Vega, 1997).

En un estudio realizado por Gardiazábal *et al.* (2007) en aguacate variedad Hass se encontró que los niveles de nitrógeno (N), fósforo (P), potasio (K) y calcio (Ca) varían según el año productivo. Durante el año "on" los niveles de N son bajos, lo que es explicado por la alta extracción en fruta lo que significó un fuerte agotamiento de las reservas nitrogenadas disponibles para los árboles. En la temporada siguiente o año "off" la concentración de N amoniacal en hojas fue significativamente mayor. Así el manejo de agua y nutrientes en un año productivo "off" debe estar encaminado a reducir la fuerza de crecimiento del flujo vegetativo como principal vertedero, lo cual puede aumentar el cuajado y crecimiento de los frutos (Kohne, 2004; Salazar-García *et al.*, 2006; Gardiazábal *et al.*, 2007; Rocha-Arroyo *et al.*, 2011b).

El segundo modelo está basado en que la reciprocidad entre el desarrollo de brotes florales y brotes vegetativos para árboles en un año "on" "Vs." árboles en un año "off" es una clara indicación que los reguladores de crecimiento están jugando un papel más importante en la alternancia de los ciclos productivos en aguacate Hass que la disponibilidad de carbohidratos y nutrientes, los cuales reducen el desarrollo de brotes vegetativos y florales en la misma magnitud (Paz-Vega, 1997; Lovat, 2006).

Esta hipótesis se basa en que los reguladores de crecimiento presentes en la semilla del fruto en desarrollo durante una año "on" están en una mayor concentración por la mayor cantidad de frutos que llegan a cosecha, está alta concentración de hormonas como GA favorecen el crecimiento vegetativo durante el siguiente ciclo productivo o año "off" en detrimento de la producción de brotes reproductivos (Paz-Vega, 1997).

Basado en esto, una estrategia para reducir la alternancia en las cosechas es la reducción de la floración en el año "on" mediante la aplicación de GAs (Paz-Vega, 1997; Rossouw y Robbertse, 2001; Salazar-García y Lovatt, 2002b; Bruwer y Robbertse, 2003). En estudios realizados en aguacate Hass la aplicación de GA₃ disminuyó significativamente la floración en los años "on" y aumentó la producción de brotes vegetativos, lo que se reflejó en un aumento en la floración en el año "off" (Salazar-García y Lovatt, 2002b).

Es mínimo el número de estudios realizados donde se describe el comportamiento reproductivo del árbol bajo condiciones tropicales, la ausencia de un modelo fenológico no ha permitido la identificación de los factores determinantes en la producción. El objetivo de este trabajo es caracterizar los estados fenológicos del desarrollo reproductivo y los procesos de abscisión, crecimiento y desarrollo del fruto de aguacate variedad Lorena bajo condiciones de la región productora de Mariquita, Tolima,

1.1 Metodología

El estudio se llevó a cabo en la finca La María, ubicada en la vereda Pantano Grande, zona rural del municipio de Mariquita, Tolima, a una altitud de 495 msnm. Se seleccionaron seis árboles de aguacate variedad Lorena injertados sobre patrón antillano, de ocho años de edad con estabilidad en producción y un alto nivel de floración. Por tratarse de un huerto tecnificado, los árboles fueron manejados con una adecuada fertilización y control fitosanitario. Las evaluaciones se realizaron durante dos ciclos de producción: Abril-Septiembre de 2008 y Febrero-Agosto de 2009, tiempo durante el cual se contó con los valores diarios de precipitación, humedad relativa y temperatura de la estación climática del IDEAMAeropuerto Mariquita ubicada a 05°12' N 74°53' W, elevación 475 msnm. Durante el estudio la temperatura promedio de la zona fue de 26,6 °C, la humedad relativa del 75% y la tasa de precipitación de 2917 mm·año⁻¹.

El suelo del área experimental corresponde a un andisol de textura franco arenosa, densidad aparente de 0,97 g·cm⁻³ y porosidad del 60%. Presenta un pH moderadamente ácido (entre 5,95 y 5,51), una conductividad eléctrica de 0,44 dS·m⁻¹, baja capacidad de intercambio de cationes efectiva (9,15 cmol·kg⁻¹), alto contenido de materia orgánica (5,3%) y alto nitrógeno total (0,46%).

1.1.1. Descripción de los estados fenológicos de la floración

Con el fin de determinar la duración de los estados fenológicos del desarrollo reproductivo, previo al inicio del segundo ciclo de producción (Febrero-Agosto de 2009), en el estrato medio de los seis árboles se seleccionaron y etiquetaron cuatro ramas terciarias orientadas hacia los diferentes puntos cardinales, sobre las cuales se realizó la identificación y conteo de cada estadio de desarrollo floral según el modelo propuesto

por Cabezas *et al.* (2003). Se utilizó un modelo de regresión general para evidenciar la correlación entre las variables fenológicas y los parámetros climáticos.

1.1.2. Abscisión de estructuras reproductivas en inflorescencias

En cada uno de los seis árboles seleccionados se etiquetaron seis inflorescencias con crecimiento determinado y seis inflorescencias con crecimiento indeterminado (Figura 1-1) con cinco a ocho hojas presentes totalmente expandidas. En intervalos de 8 a 14 días desde el momento de antesis hasta cosecha en los dos ciclos productivos, se contabilizó el número de flores y frutos por inflorescencia para el cálculo de la tasa de abscisión acumulada y tasa de abscisión relativa en inflorescencias utilizando las siguientes ecuaciones:

$$AA = \frac{\sum \text{Frutoscaídos}}{\text{Totaldefrutosetiquetados}} * 100$$

$$AR = \frac{Ni - Nt}{Ni * d} * 100$$

Donde Ni es el número de estructuras al inicio de un intervalo, Nt es el número de estructuras al final del intervalo y d es número de días transcurridos (Laskowski, 2006).



Figura 1-1. Inflorescencia con crecimiento determinado (A) e indeterminado (B) en árboles de aguacate variedad Lorena.

Para determinar las diferencias entre la producción de flores por inflorescencia se realizó una ANOVA de dos vías con dos niveles, teniendo como primer factor el ciclo productivo y como segundo factor el tipo de inflorescencia. Para evaluar las diferencias en las curvas de abscisión acumulada y relativa entre los dos tipos de inflorescencias se realizó un análisis de medidas repetidas en el tiempo.

1.1.3. Abscisión global de estructuras reproductivas

Al inicio del período reproductivo, se extendieron polisombras debajo de tres de los árboles cubriendo la totalidad del área proyectada por el dosel con el fin de recoger las flores y frutos caídos desde el momento de floración hasta cosecha en intervalos de 8 a 14 días durante los dos ciclos productivos. En cada muestreo se seleccionaron tres submuestras de material vegetal donde se realizó el conteo de frutos y flores para estimar la caída total del árbol y determinar la tasa de abscisión acumulada y relativa según Laskowski (2006). Para determinar las diferencias entre la producción total de flores por árbol se realizó una ANOVA de una vía con dos niveles.

1.1.4. Crecimiento y desarrollo del fruto

En cada uno de los seis árboles se seleccionaron seis inflorescencias con crecimiento determinado y seis inflorescencias con crecimiento indeterminado y en cada una se realizó el análisis del crecimiento y desarrollo del fruto desde cuajado hasta cosecha. El crecimiento se determinó con base en el diámetro ecuatorial del fruto medido con un calibrador pie de rey digital con una precisión de 0,05 mm. Con el diámetro promedio se tomaron entre cuatro y diez muestras de frutos de los árboles cercanos, posteriormente fueron llevadas al laboratorio para ser separadas en cáscara (exocarpio), pulpa (mesocarpio y endocarpio) y semilla, y así evaluar el peso fresco de cada tejido. Las muestras se secaron en horno de ventilación forzada 70 °C hasta alcanzar peso constante para determinar el peso seco. Con los valores de peso seco se determinó la tasa absoluta de crecimiento (TAC) definida como la diferencia entre pesos en un intervalo de tiempo.

Para determinar las diferencias en el crecimiento de frutos provenientes de inflorescencias determinadas o indeterminadas se realizó una ANOVA de dos vías teniendo como primer factor el ciclo productivo y como segundo factor el tipo de inflorescencia. Para evaluar las diferencias en las curvas de crecimiento del fruto se realizó un análisis de medidas repetidas en el tiempo. Los datos del diámetro ecuatorial del fruto al momento de cosecha fueron analizados con un test Kruskal-Wallis (Análisis no paramétrico) y el peso fresco de fruto a cosecha se analizó con una ANOVA de una vía con dos niveles.

Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa STATISTICA 6 (Statsoft, 2003).

1.2 Resultados

1.2.1. Estados fenológicos del desarrollo reproductivo

Se identificaron 9 estadios fenológicos del desarrollo reproductivo. Los estadios A (yema en latencia), B (abandono de reposo), D (desarrollo de la inflorescencia) y F (antesis) presentaron una relación significativa con la precipitación y la humedad relativa durante el período de evaluación. Los estadios C (aparición de la inflorescencia), E (botón amarillo), G (marchitez de tépalos), H (cuajado) e I (fruto tierno) no fueron influenciados por factores ambientales. En la Tabla 1-1 se muestra el momento y el número de máxima aparición de estructuras (pico) de los diferentes estadios de desarrollo floral.

Tabla 1-1. Época y número máximo de estructuras florales en los estadios de floración del aguacate variedad Lorena.

Estadio de desarrollo	Momento de máxima aparición (DDIB)	Número máximo (estructuras/rama)
A	37	43
B	37	8
C	37	6
D	68	12
E	84	13
F	138	324
H	159	19
I	166	10

DDIB: Días después de iniciada la brotación

Desde el momento de inicio de brotación la aparición de las yemas florales (Estadio A), caracterizadas por permanecer en latencia, aumentó hasta los 37 días después de inicio de brotación (DDIB) donde se presentó el primer pico de máxima aparición (Tabla 1-1), período que coincidió con una baja precipitación. La emisión de yemas en latencia disminuyó drásticamente hasta los 84 DDIB, donde la precipitación diaria aumentó significativamente, alcanzando un acumulado de 509,3 mm entre los puntos de muestreo (Figura 1-2).

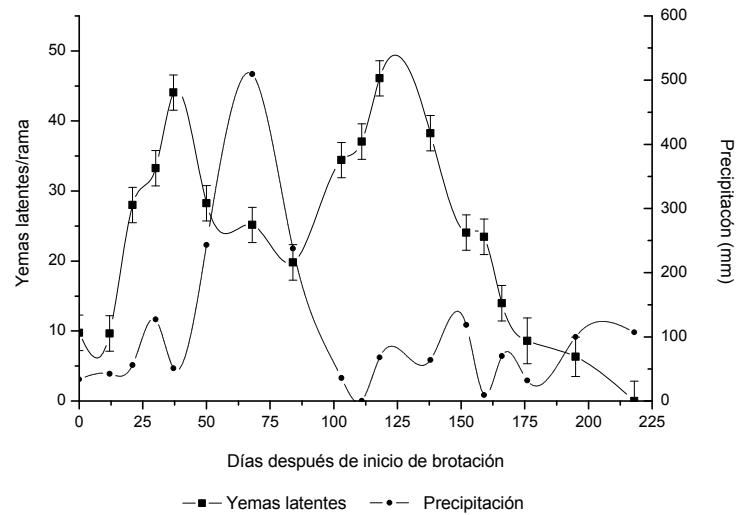


Figura 1-2. Número de yemas en latencia/rama (estadio A) en árboles de aguacate variedad Lorena y valores acumulados de precipitación entre muestreos en el Municipio de Mariquita - Tolima. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Desde los 12 DDIBse encontraron estructuras en el estadio de desarrollo floral B o de cambios morfológicos asociados al abandono del reposo, caracterizados por el hinchamiento de la yema como consecuencia del inicio de la morfogénesis de la inflorescencia. El número de estructuras en estadio B alcanzó su máximo pico a 37 DDIB lo que coincidió con un período de baja precipitación. La transición de yemas disminuyó drásticamente después de los 50 DDIB, donde la precipitación diaria aumentó significativamente (Figura 1-3). Aunque previo al período de inducción las temperaturas fueron levemente menores, la relación encontrada entre esta variable y el abandono del reposo de las yemas fue baja ($F_1 = 1,84$, $P = 0,19$, $r^2 = 0,04$).

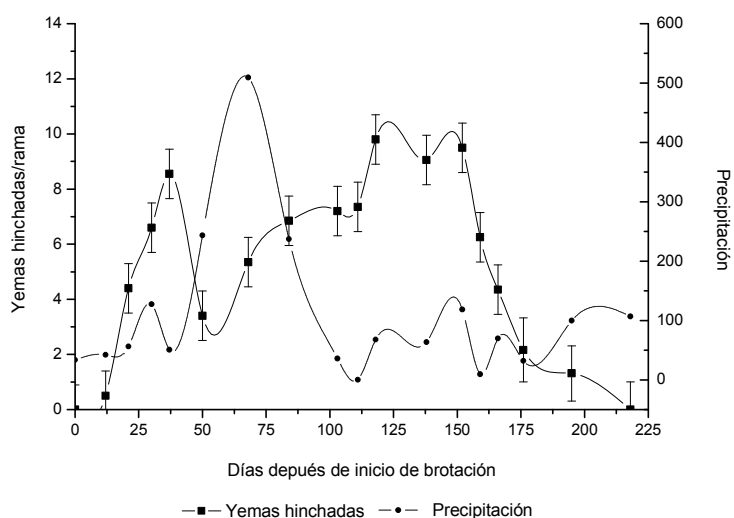


Figura 1-3. Número de yemas hinchadas/rama (estadio B) en arboles de aguacate variedad Lorena y valores acumulados de precipitación entre muestreos. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Después del hinchamiento de la yema las brácteas florales iniciaron su apertura, desde los 68 DDIB se presentó el estadio de desarrollo D (cambios morfológicos asociados al desarrollo de la inflorescencia) caracterizado por la aparición del botón, la elongación del eje primario y los ejes secundarios y terciarios, y la diferenciación de las flores en las panículas. Estos cambios se presentaron como respuesta a la disponibilidad hídrica encontrando una relación significativa entre el número de estructuras en D y el nivel de precipitación en la región durante este período de tiempo ($F_1 = 7,40$, $P = 0,015$, $r^2 = 0,56$) con un valor máximo $120 \text{ mm} \cdot \text{día}^{-1}$ entre puntos de muestreo (Figura 1-4).

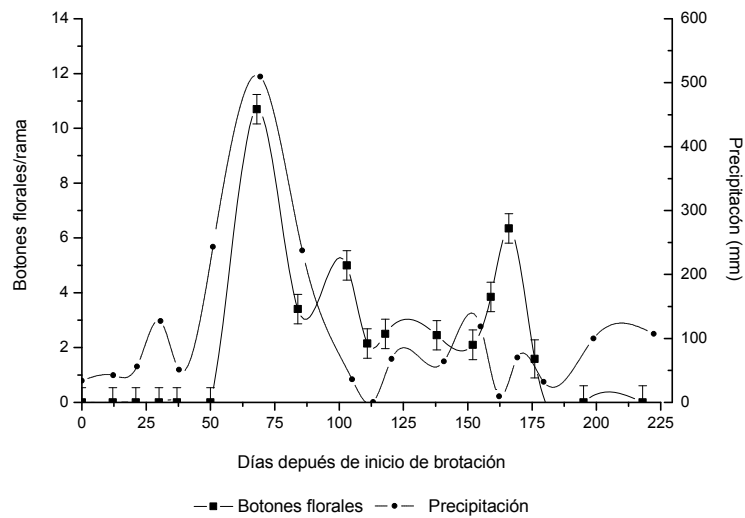


Figura 1-4. Número de botones florales/rama (estadio D) en árboles de aguacate variedad Lorena y valores acumulados de precipitación entre días de muestreo. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Desde los 84 DDIB se presentó un aumento en el número de flores en antesis, a los 138 DDIB se alcanzó un pico de 360 flores/rama y 124 flores/inflorescencia, lo que representó la apertura del 23% del total de flores producidas en el ciclo. El período de antesis se extendió hasta los 218 DDIB para completar 134 días de apertura floral. El número de flores en antesis presentó una relación significativa con la humedad relativa ($F_1 = 19,23$, $P = 0,005$, $r^2 = 0,69$), alcanzando el pico de floración a un humedad relativa promedio del 89% (Figura 1-5).

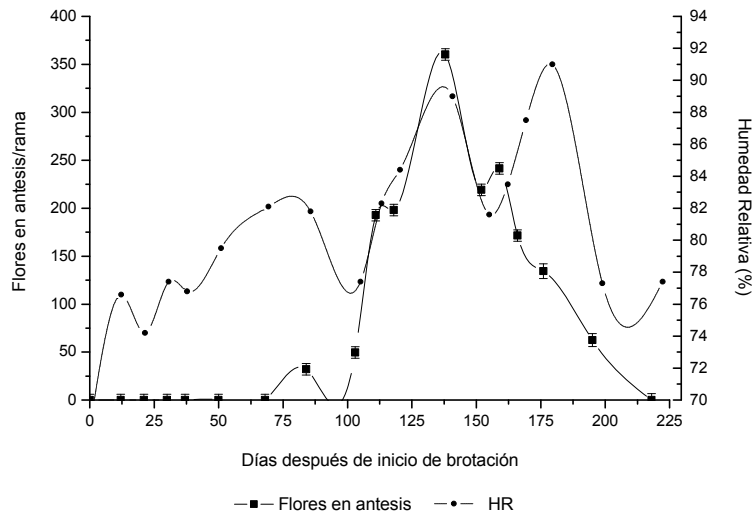


Figura 1-5. Número de flores en anthesis/rama (estado F) en árboles de aguacate variedad Lorena y valores promedio de humedad relativa entre días de muestreo. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Al considerar la evolución del total de estructuras reproductivas por rama, se observa que después del inicio de la emisión de yemas en latencia (estado A) el pico de transición a la fase reproductiva (estado B) se presentó cerca de los 37 DDIB, 31 días después se presentó el pico de inicio de desarrollo de la inflorescencia (68 DDIB) para finalmente presentarse el pico de anthesis con el mayor porcentaje de flores a los 138 DDIB (Figura 1-6).

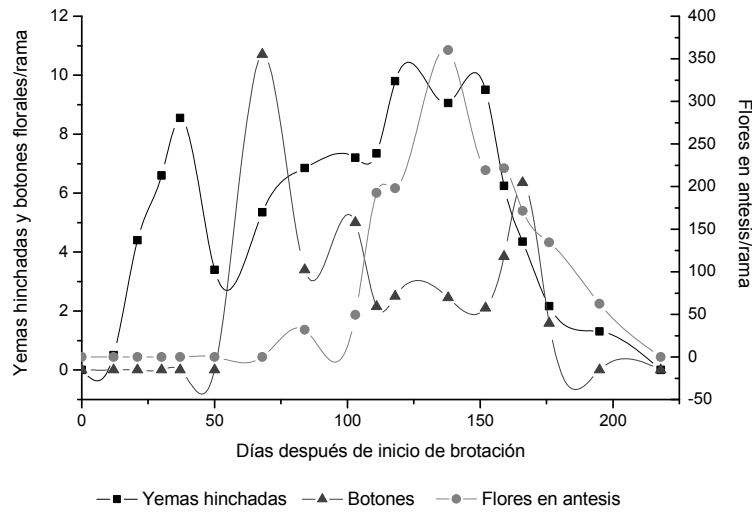


Figura 1-6. Número de yemas hinchadas, botones florales y flores en antesis/rama (estadios B, D y F) en árboles de aguacate variedad Lorena.

Una vez los niveles de precipitación disminuyeron después de los 68 DDIB, la emisión de yemas en latencia aumentó nuevamente a partir de los 84 DDIB, donde se alcanzó un segundo pico de emisión de estructuras en latencia (118 DDIB). Este período de bajas precipitaciones se prolongó hasta los 138 DDIB (Figura 1-2), tiempo en el cual la transición de yemas en latencia a estadio reproductivo B aumentó nuevamente, alcanzando un segundo pico 152 DDIB (Figura 1-3). Este segundo pico en transición de yemas representó la formación de nuevas inflorescencias, las cuales se incrementaron en número a los 166 DDIB y generaron un aumento en la cantidad de flores en antesis cerca de los 159 DDIB. Este pico de antesis fue de menor intensidad y solo representó el 11% del total de floración del ciclo de producción (Figura 1-6).

1.2.2. Abscisión de estructuras reproductivas

La caída de estructuras reproductivas fue relacionada para dos ciclos de producción: el primer ciclo comprendido entre abril y septiembre de 2008 y el segundo ciclo comprendido entre marzo y agosto de 2009. Los dos ciclos productivos se caracterizaron como año de alta producción (año "on") y año de baja producción (año "off") respectivamente, teniendo en cuenta el nivel de floración, el porcentaje de cuajado inicial y el número de frutos que llegan a cosecha.

Para el primer ciclo de producción (año "on") se presentó una elevada floración, alto porcentaje de cuajado inicial, mayor cantidad de frutos a cosecha y mayor tamaño de frutos, mientras que para el segundo ciclo de producción (año "off"), la magnitud en la floración, el porcentaje de cuajado inicial, la cantidad de frutos a cosecha y el tamaño del fruto fue significativamente menor.

Al considerar la abscisión de estructuras reproductivas en inflorescencias, se encontró que en el primer ciclo productivo, la producción de flores en cada inflorescencia fue significativamente mayor (en promedio 115 flores/inflorescencia), mientras que en el segundo ciclo productivo la producción de flores/inflorescencia fue menor (en promedio 73 flores/inflorescencia).

La determinación del número de flores en las inflorescencias con crecimiento determinado e indeterminado mostró diferencias significativas. En el año "on" la producción de flores en cada inflorescencia de tipo determinado fue mayor (127 flores/inflorescencia) que en las inflorescencias de tipo indeterminado (104 flores/inflorescencia). En el año "off", no se presentaron diferencias estadísticas significativas en la producción de flores entre los dos tipos de inflorescencias (Figura 1-7), donde la producción de flores en inflorescencias de tipo determinado fue de 76 flores/inflorescencia y en las de tipo indeterminado fue de 71 flores/inflorescencia.

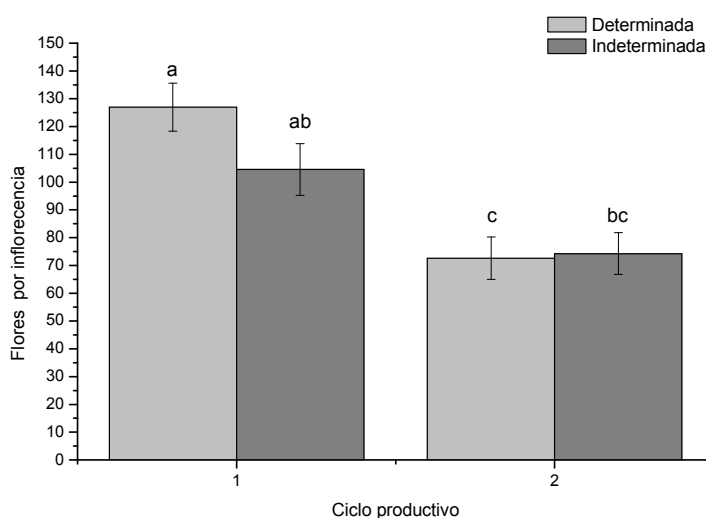


Figura 1-7. Número de flores por inflorescencia de tipo determinado e indeterminado en árboles de aguacate variedad Lorena para dos ciclos productivos: Ciclo 1 (año "on") y Ciclo 2 (año "off"). \pm SE. Letras distintas indican diferencias significativas según la prueba Tukey ($P < 0,05$). Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

En los dos períodos de evaluación, las curvas de abscisión acumulada presentaron un comportamiento similar, encontrándose diferencias únicamente en magnitud. La abscisión acumulada de flores fue rápida y progresiva después de la antesis. A los 10 días después de antesis (DDA) se presentó una mayor caída de estructuras en el año "on" (75,8%) que en el mismo período de tiempo en el año "off" (51,2%). 30 DDA la abscisión de estructuras fue del 98,2% en el año "on" y del 98,1% en el año "off", 40 DDA se presentó la caída del 99% de las flores y después de esto, la mayoría de estructuras

correspondieron a frutos en etapa de llenado. La abscisión continuó a una tasa menor y finalizó cuando los frutos llegaron al punto de madurez fisiológica (Figura 1-8).

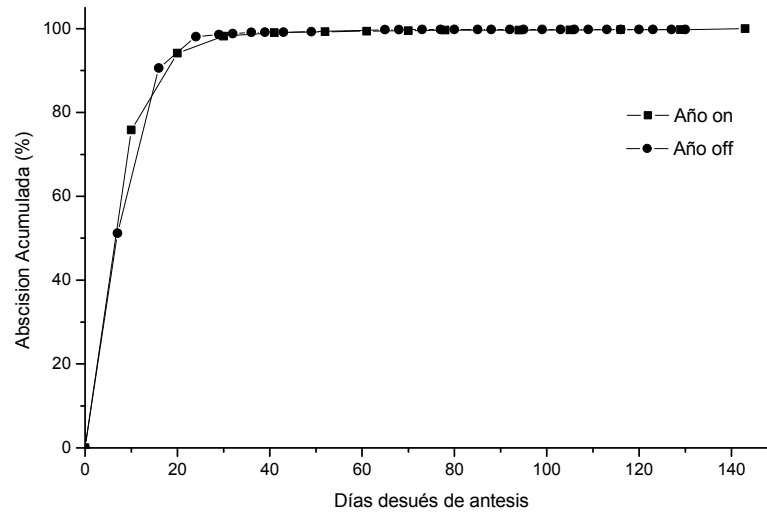


Figura 1-8. Abscisión acumulada de estructuras reproductivas en inflorescencias de árboles de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos de producción.

Al considerar la abscisión en términos relativos en los dos ciclos productivos las curvas de abscisión presentaron un comportamiento similar con varios picos máximos de abscisión de estructuras reproductivas, aun así se encontraron diferencias en magnitud entre los dos períodos. Tanto en el año "on" como en el año "off", el primer pico de caída se presentó cerca de 20 DDA con un mayor aporte de flores y coincidió con un aumento marcado en la tasa de abscisión acumulada. Este pico máximo fue menor en el año "on" (7,58%) que en el año "off" (9,19%) (Figura 1-9).

Durante el año "on" la tasa de abscisión relativa disminuyó después de 30 DDA para luego presentar un leve aumento a los 61 DDA (1,88%), en el año "off" disminuyó después del primer pico hasta 43 DDA para luego aumentar y alcanzar un segundo pico a los 49 DDA (3,83%) (Figura 1-9).

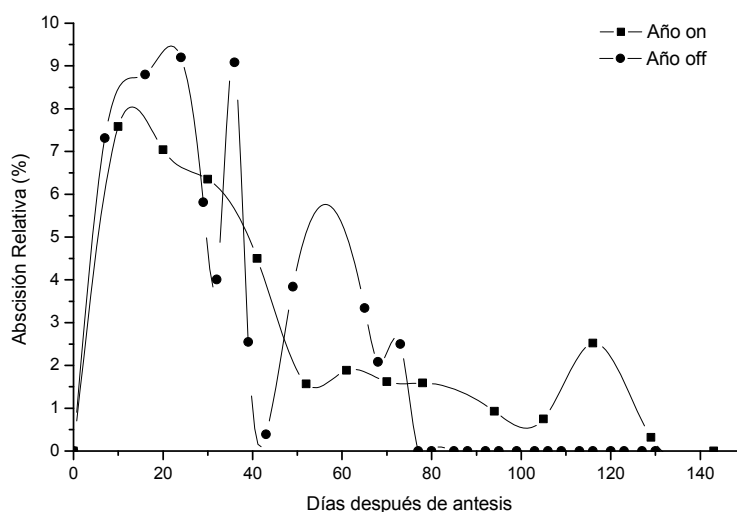


Figura 1-9. Abscisión relativa de estructuras reproductivas en inflorescencias en árboles de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos de producción.

Al realizar la comparación de la abscisión acumulada y relativa de estructuras presentes en inflorescencias de tipo determinado e indeterminado no se encontraron diferencias significativas en ninguno de los dos ciclos productivos (Tabla 1-2) (Figura 1-10 y 1-11).

Tabla 1-2. Valores de F y P para abscisión acumulada y abscisión relativa en días después de antesis (DDA), tipo de inflorescencia determina e indeterminada y su interacción, en dos ciclos productivos, años "on" y "off".

Año "on"	Abscisión Acumulada	Abscisión Relativa
DDA	$F_{13,84} = 157,54, p < 0,001$	$F_{13,84} = 11,610, p < 0,001$
Tipo de inflorescencia	$F_{1,84} = 0,2313, p = 0,6317$	$F_{1,84} = 0,02458, p = 0,8757$
Interacción	$F_{13,84} = 0,1071, p = 0,99$	$F_{13,84} = 0,5988, p = 0,8486$
Año "off"	Abscisión Acumulada	Abscisión Relativa
DDA	$F_{28,174} = 225,80, p < 0,001$	$F_{28,174} = 8,34, p < 0,001$
Tipo de inflorescencia	$F_{1,174} = 0,44587, p = 0,50523$	$F_{1,174} = 0,001, p = 1,000$
Interacción	$F_{28,174} = 0,31892, p = 0,9996$	$F_{28,174} = 0,98163, p = 0,4977$

En el año "on" a los 10 DDA la abscisión de estructuras en inflorescencias determinadas fue del 73,74% y en inflorescencias indeterminadas fue del 77,90%. En el año "off" a los 7 DDA la abscisión de estructuras en inflorescencias determinadas fue del 47,81% y en inflorescencias indeterminadas fue del 54,56% (Figura 1-10).

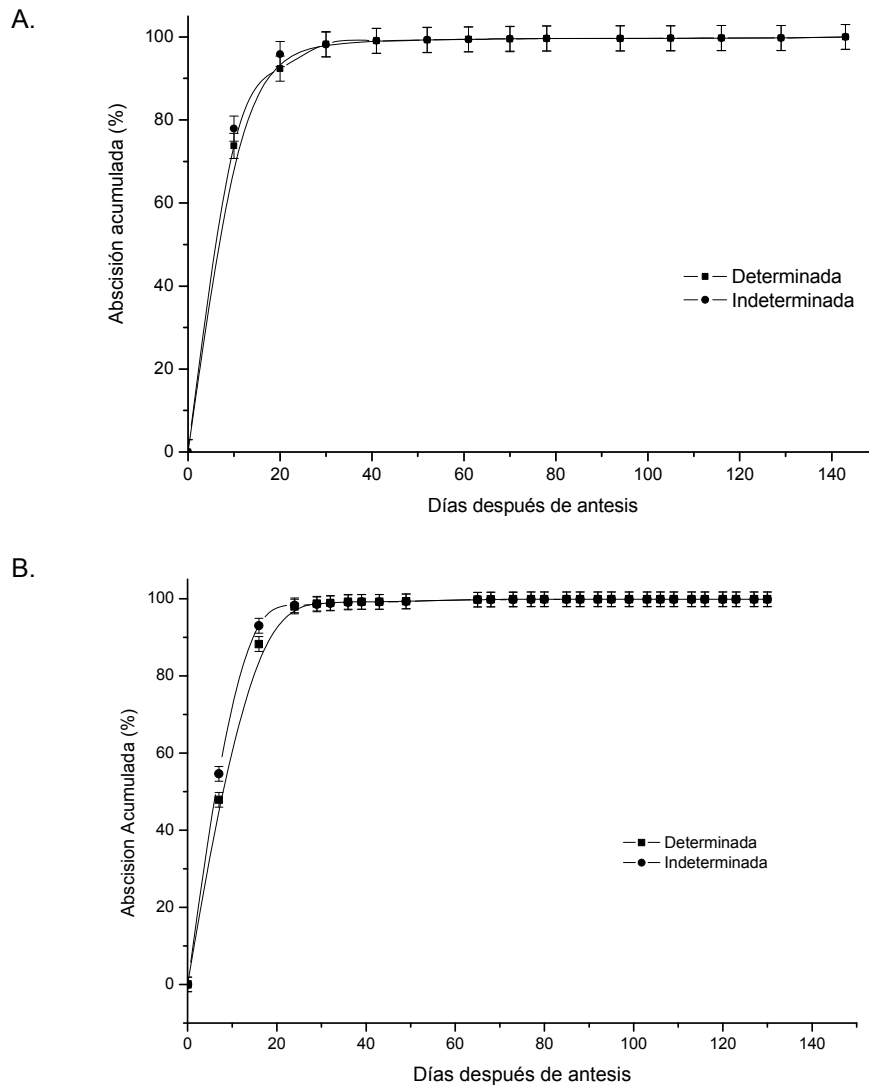


Figura 1-10. Abscisión acumulada de estructuras reproductivas en inflorescencias de tipo determinado e indeterminado en árboles de variedad Lorena durante dos ciclos de producción: A (año "on") y B (Año "off"). Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Al realizar la comparación de abscisión relativa de estructuras en inflorescencias determinadas e indeterminadas se encontró que en el año "on" los dos tipos presentaron un comportamiento similar en magnitud, razón por la cual llegó la misma cantidad de flores a cuajado y de frutos a cosecha (Figura 1-11 A). El año "off" la abscisión relativa en inflorescencias de tipo indeterminado presentó tres picos de mayor intensidad respecto al año "on", a los 16, 36 y 49 DDA (Figura 1-11 B), por esta razón los frutos provenientes de inflorescencias indeterminadas cayeron primero y llegaron en menor cantidad a cosecha que frutos provenientes de inflorescencias determinadas.

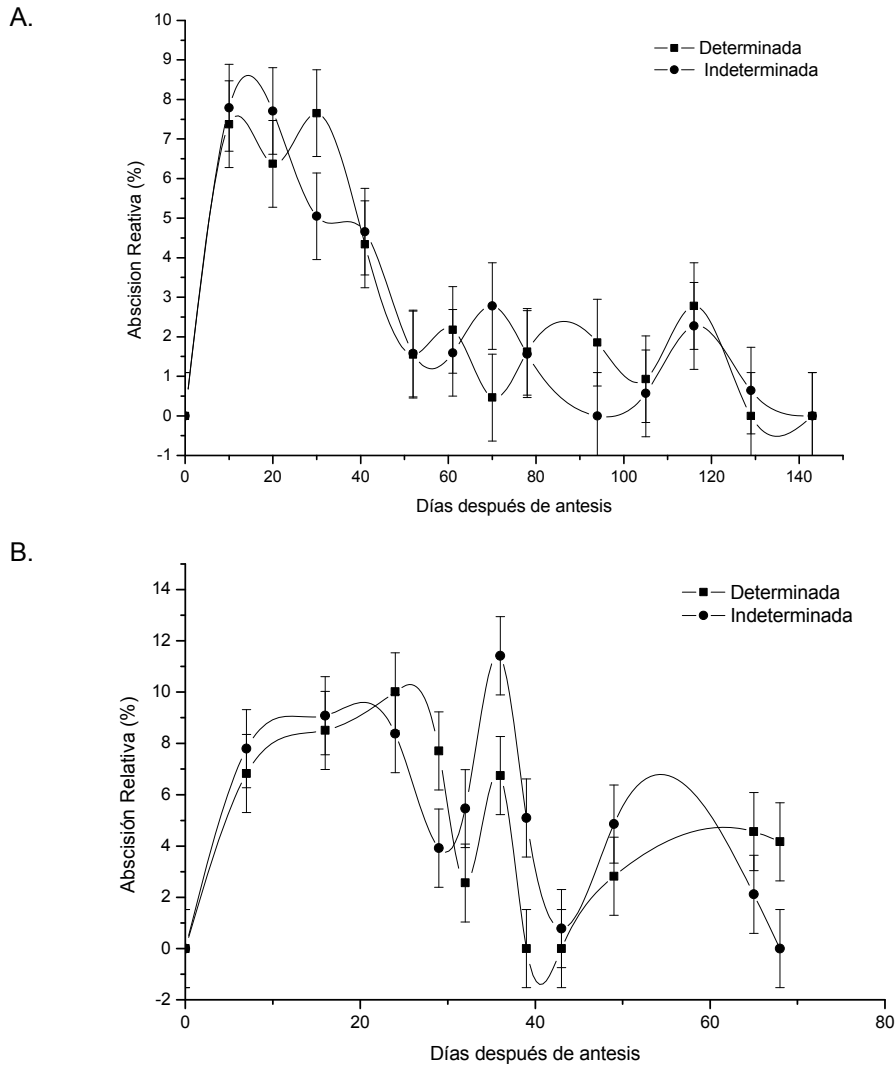


Figura 1-11. Abscisión relativa de estructuras reproductivas en inflorescencias de tipo determinado e indeterminado en árboles de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos de producción: A (año "on") y B (Año "off"). Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Se evaluó la producción total de estructuras reproductivas por árbol en los dos ciclos productivos. La producción total de flores por árbol no presentó diferencias significativas entre el año "on" y el año "off". En el año "on" se presentó una producción de 108.318 flores mientras que en año "off" fue de 94.685 flores (Figura 1-12 A). La cantidad de frutos que inician cuajado presentó diferencias significativas en los dos ciclos productivos. En el año el año "on" el cuajado inicial fue de 5.848 mientras que en el año "off" el cuajado fue de 2.645 frutos (Figura 1-12 B).

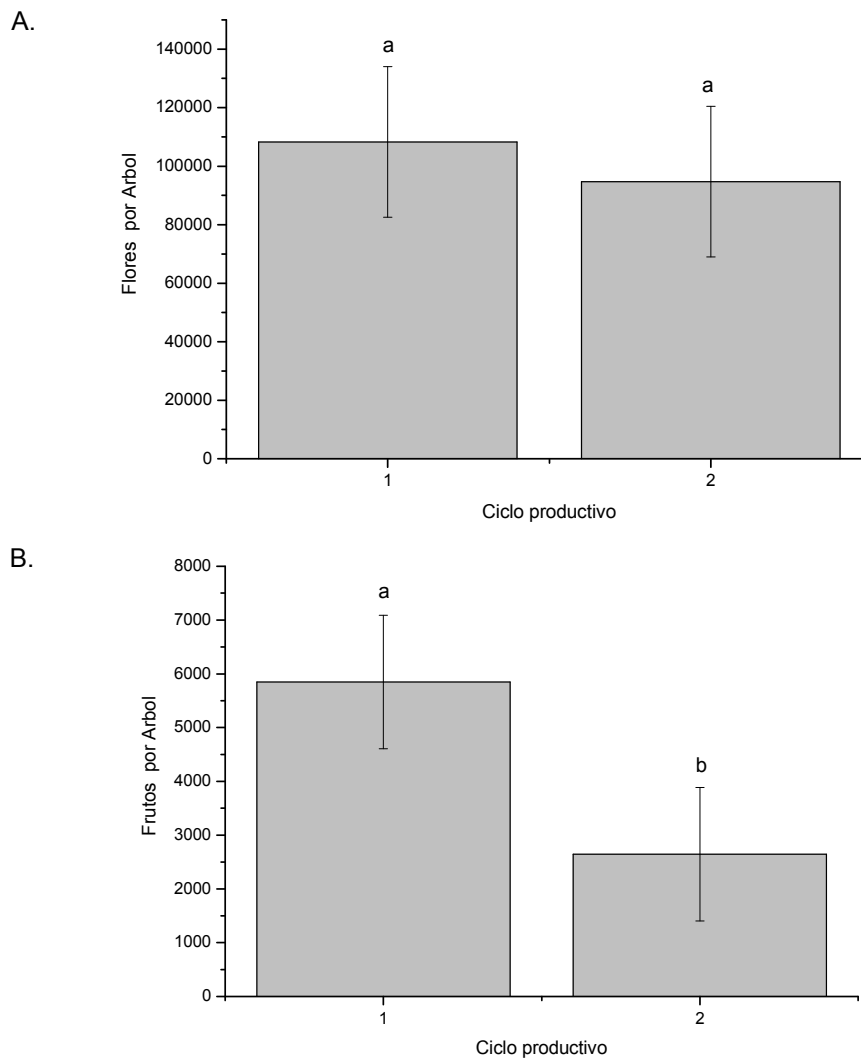


Figura 1-12. Número de flores producidas (A) y frutos que inicia cuajado (B) en el árbol de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos productivos. \pm SE. Letras distintas indican diferencias significativas según la prueba Tukey ($P < 0,05$). Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Al evaluar la abscisión acumulada global de estructuras del árbol de aguacate se encontró que en los dos períodos de evaluación las curvas de abscisión presentaron un comportamiento similar, encontrándose diferencias únicamente en magnitud. Al igual que la dinámica presentada para la abscisión de inflorescencias se encontró que la abscisión global acumulada de flores fue rápida y progresiva después de la antesis. A los 20 DDA se presentó una mayor caída de estructuras en el año "on" (82,37%) que en el año "off" (80,40%). A los 41 DDA la abscisión de estructuras fue del 96,41% en el año "on" y del 98,50% en el año "off" (Figura 1-13).

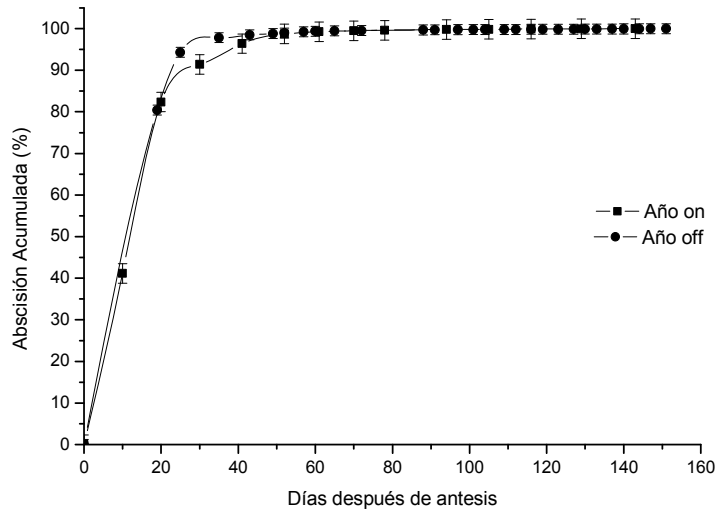


Figura 1-13. Abscisión acumulada global de estructuras reproductivas en árboles de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos de producción. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Al considerar la abscisión en términos relativos se encontró que en el año "on" se presentó un pico de abscisión relativa a los 20 DDA (7,07%) mientras que en el año "off" este primer pico se presentó con una mayor magnitud 5 días más tarde (11,29%) (Figura 1-14). En el año "on" los valores disminuyeron hasta los 40 DDA para luego aumentar hasta los 52 DDA fecha en la cual se alcanza un segundo pico de abscisión relativa de estructuras(5,87%). En el año "off" los valores disminuyeron hasta los 57 DDA para luego aumentar hasta los 60 DDA fecha en la cual se alcanza un segundo pico (6,44%), este valor disminuye nuevamente hasta 123 DDA, a partir de esta fecha la tasa de abscisión relativa presentó varios incrementos hacia el final del ciclo alcanzando un valor del 11,47% a los 140 DDA, época que coincidió con una marcada disminución en los niveles de precipitación y humedad relativa (54%), y un aumento marcado en la temperatura (31 °C) respecto a la misma etapa de crecimiento en el año "on" (temperatura promedio de 25 °C, humedad relativa cercana al 80%).

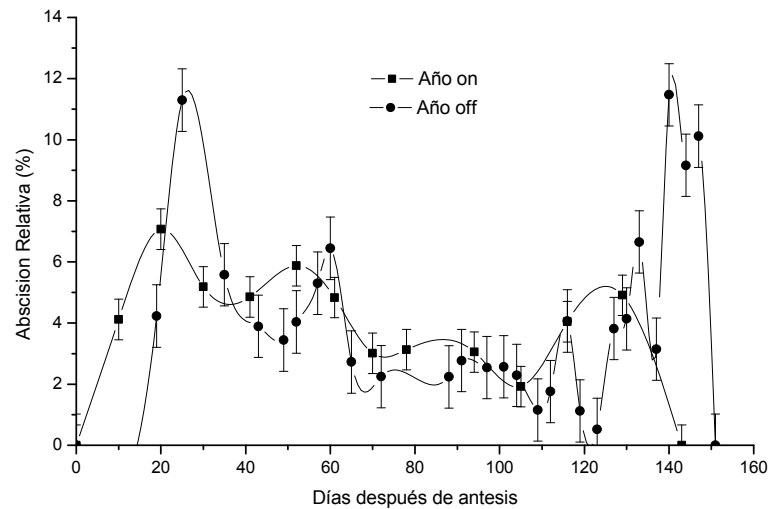


Figura 1-14. Abscisión relativa global de estructuras reproductivas de árboles de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos de producción. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

En los dos ciclos productivos el segundo pico de abscisión relativa se presentó cerca de 60 DDA, período que coincidió con el inicio de la etapa de crecimiento exponencial del fruto la cual va de los 61 a los 116 DDA (Figura 1-15 A y B).

Los arboles seleccionados para la determinación de abscisión global en el año "on" presentaron una tasa de cuajado inicial de frutos de 5,39% y un porcentaje de cuajado al final del ciclo del 0,15%, lo que representó una abscisión de estructuras reproductivas del 99,84%, mientras que para el año "off" la tasa de cuajado inicial de frutos fue de 2,79% y el porcentaje de cuajado al final del ciclo fue del 0,052%, lo que representó una abscisión de estructuras reproductivas del 99,94%. Esto significó que del total de flores producidas por el árbol, en el año "on" llegaron a cuajado inicial 5.848 frutos de los cuales fueron cosechados 168 frutos por árbol, mientras que en el año "off" llegaron a cuajado 2.645 frutos de los cuales a cosecha solo llegaron 50 frutos.

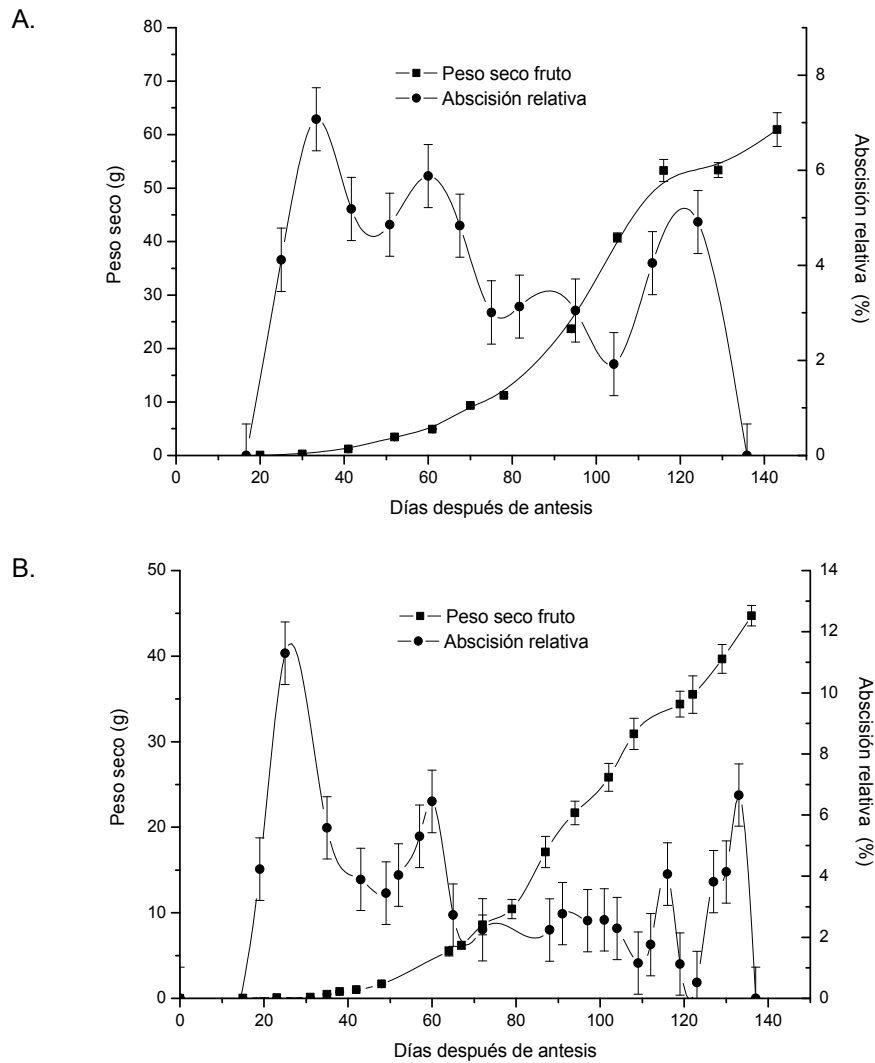


Figura 1-15. Crecimiento del fruto y tasa de abscisión relativa de estructuras reproductivas en inflorescencias de árboles de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos de producción: A (año "on") y B (Año "off"). Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

1.2.3. Crecimiento y desarrollo del fruto

El aumento en diámetro y longitud del fruto muestra un crecimiento continuo a través del tiempo desde el período de antesis hasta cosecha. Al realizar la comparación en la tasa de crecimiento de frutos provenientes de inflorescencias determinadas e indeterminadas no se encontraron diferencias significativas entre los dos tipos en el primer ciclo productivo o año "on", mientras que en el año "off" el crecimiento fue significativamente mayor para frutos provenientes de inflorescencias de tipo indeterminado (Figura 1-16) (Tabla 1-3).

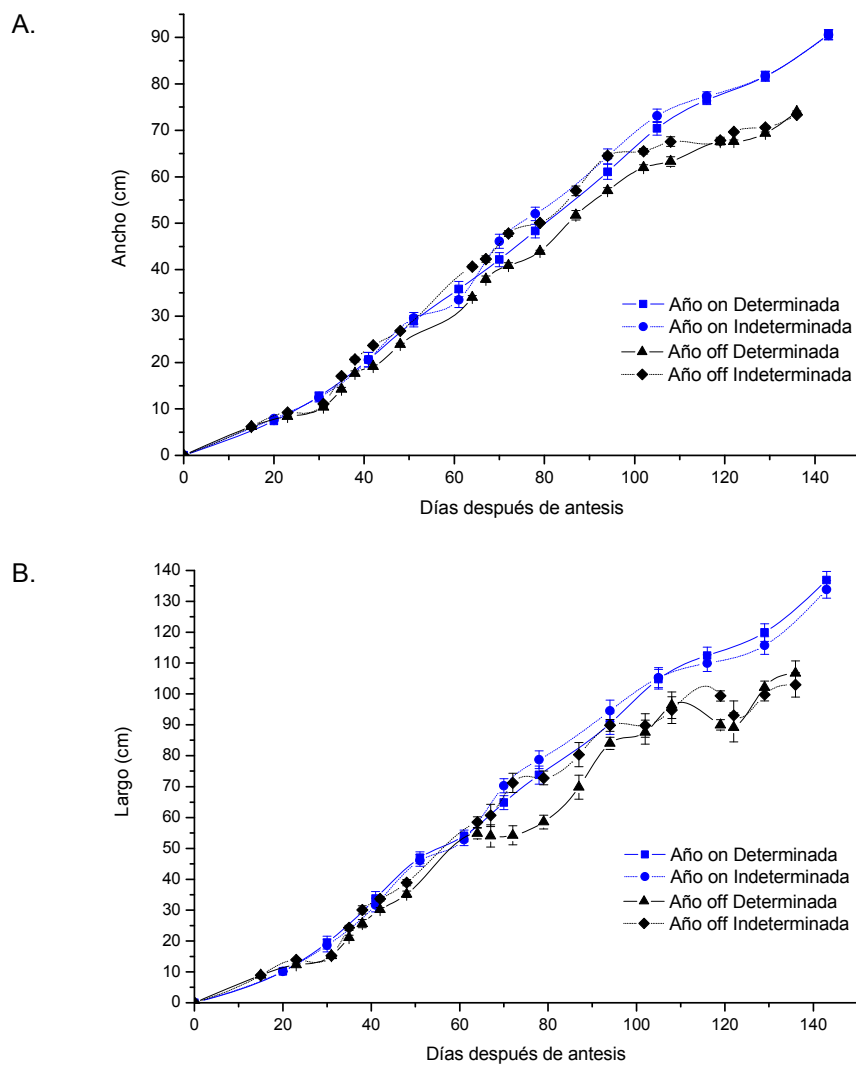


Figura 1-16. Ancho (A) y largo (B) de frutos de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos de producción. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Tabla 1-3. Valores de F y P para el crecimiento del fruto en días después de antesis (DDA), tipo de inflorescencia determinada e indeterminada y la interacción en dos ciclos productivos, años "on" y "off".

Año "on"	Ancho	Largo
DDA	$F_{10,80} = 1401,9, p < 0,001$	$F_{10,80} = 755,99, p < 0,001$
Tipo de inflorescencia	$F_{1,8} = 0,8835, p = 0,3747$	$F_{1,8} = 0,1673, p = 0,9002$
Interacción	$F_{10,80} = 1,87, p = 0,6053$	$F_{10,80} = 1,2830, p = 0,2542$
Año "off"	Ancho	Largo
DDA	$F_{18,72} = 4102,4, p < 0,001$	$F_{18,72} = 303,34, p < 0,001$
Tipo de inflorescencia	$F_{1,4} = 282,43, p < 0,001$	$F_{1,4} = 64,05, p = 0,0013$
Interacción	$F_{18,72} = 11,48, p < 0,001$	$F_{18,72} = 2,05, p = 0,016$

Al considerar la ganancia en peso fresco y seco, el fruto presentó un crecimiento sigmoide en donde se distinguen claramente tres fases. En la fase lineal o de crecimiento lento, donde los tépalos y androceos se desprendieron y el pedúnculo del fruto se engrosó, esta fase se presentó desde 0 hasta los 61 DDA. En esta fase los frutos en el año "on" alcanzaron una TAC máxima de $0,214 \text{ g}\cdot\text{d}^{-1}$, un diámetro de 35 mm, un peso fresco de 34,3 g y un peso seco de 5,0 g, mientras que los frutos en el año "off" alcanzaron una TAC máxima de $0,207 \text{ g}\cdot\text{d}^{-1}$, un diámetro de 23 mm, un peso fresco de 29 g y un peso seco de 3,3 g (Figura 1-17 y 1-18).

A partir del día 61 y hasta 116 DDA se presentó la fase de crecimiento exponencial. En este período los frutos en el año "on" alcanzaron una TAC máxima de $1,326 \text{ g}\cdot\text{d}^{-1}$, un diámetro de 73 mm, un peso fresco de 249,8 g y un peso seco de 40,0 g, mientras que los frutos en el año "off" alcanzaron una TAC máxima de $0,846 \text{ g}\cdot\text{d}^{-1}$, un diámetro de 63 mm, un peso fresco de 173 g y un peso seco de 28 g (Figura 1-17 y 1-18).

La fase de maduración se presentó desde 116 hasta 143 DDA, el fruto siguió aumentando su diámetro pero a una tasa progresivamente menor. En este período los frutos en el año "on" alcanzaron una TAC máxima de $0,54 \text{ g}\cdot\text{d}^{-1}$, un diámetro de 90,5 mm, un peso fresco de 475,9 g y un peso seco de 61,9 g, mientras que los frutos en el año "off" alcanzaron una TAC máxima de $0,430 \text{ g}\cdot\text{d}^{-1}$, un diámetro de 76 mm, un peso fresco de 256 g y un peso seco de 44,7 g (Figura 1-17 y 1-18).

Tanto en el año "on" como en el año "off" los frutos no alcanzaron a entrar en la etapa de estabilización del crecimiento debido a que los 475 g de peso fresco en el año "on" ya los 256 g de peso fresco en el año "off", los frutos se encontraban en su punto de madurez de cosecha.

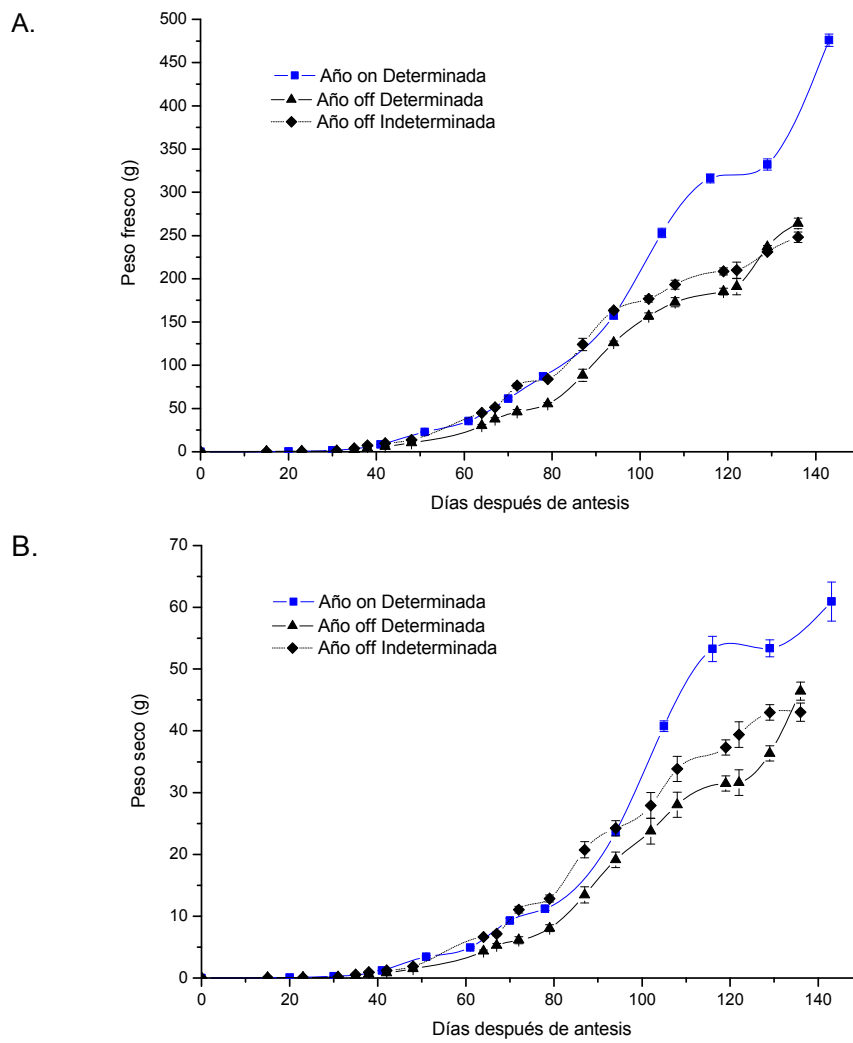


Figura 1-17. Peso fresco (A) y seco (B) del fruto de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos de producción. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

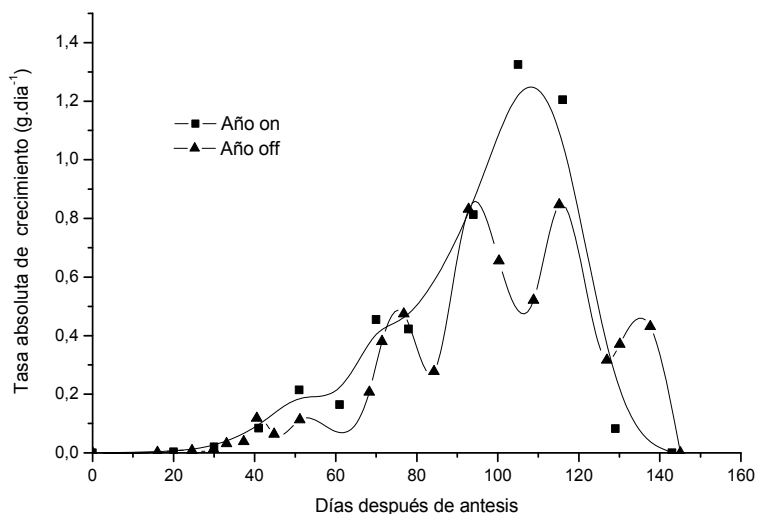


Figura 1-18. Tasa absoluta de crecimiento del fruto de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos de producción.

Durante el año "off" se observó que desde 7 DDA se encuentran la mayoría de frutos en inicio de cuajado, después de los 43 DDA, cuando el fruto alcanzó un diámetro ecuatorial de 19 mm se realizó la separación entre pulpa y semilla, presentándose a partir de este momento un crecimiento progresivo en los dos tejidos. A los 59 DDA, cuando el fruto alcanzó un diámetro de 30 mm, se realizó la separación entre pulpa (mesocarpio) y cáscara (exocarpio) (Figura 1-19).

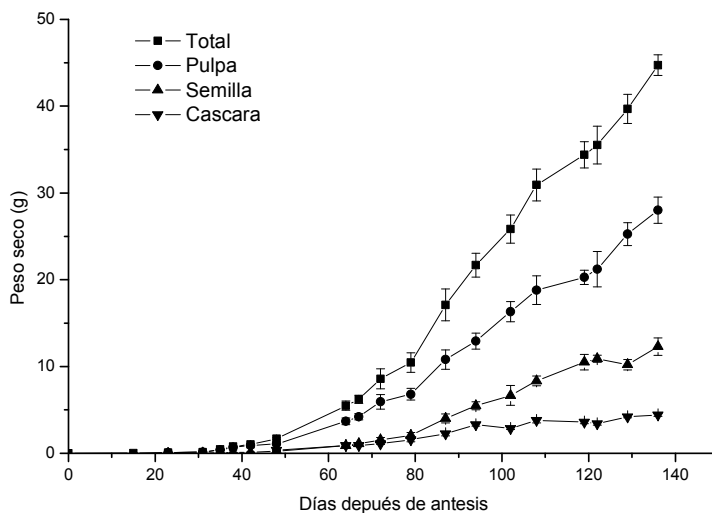


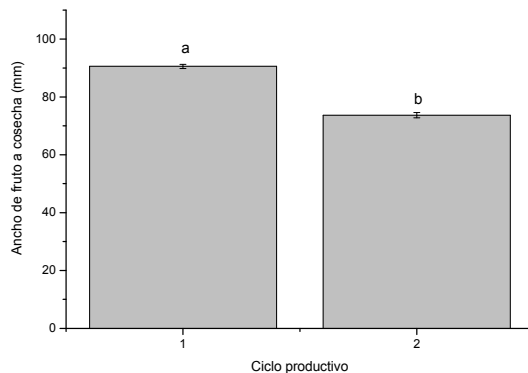
Figura 1-19. Peso seco de pulpa, semilla, y cáscara del fruto de aguacate variedad Lorena durante el año "off". Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Al analizar los datos de peso seco de semilla pulpa y cáscara, se encontró que la pulpa representa el mayor porcentaje del peso del fruto. Durante los dos períodos de evaluación el peso de la cáscara se incrementó poco. La relación semilla/pulpa desde los 43 DDA fue de 19% y aumento hasta 43% al momento de cosecha, lo cual indica que el tamaño de la semilla es grande en comparación al resto del fruto, común en aguacates de raza antillana.

Durante las evaluaciones, al determinar el peso fresco y seco de la semilla, pulpa y cáscara se estimó el porcentaje de humedad de cada tejido en un 76,2% para semilla, 86,4% para pulpa y un 85,5% para cáscara, en los dos ciclos de producción.

El ancho final de los frutos presentó diferencias significativas entre los dos ciclos productivos (Kruskal Wallis Test $H(1, N = 16) = 10.5882$ $P = 0,0011$) donde los frutos cosechados en el año "on" alcanzaron un diámetro de 90,55 mm mientras que los frutos cosechados en el año "off" alcanzaron un diámetro de 73,67 mm (Figura 1-20 A). El peso fresco de los frutos fue significativamente mayor para el año "on" ($F_{1,14} = 468.08$, $P < 0,001$) con 475,93 g mientras que el año "off" fue de 256,07 g (Figura 1-20 B).

A.



B.

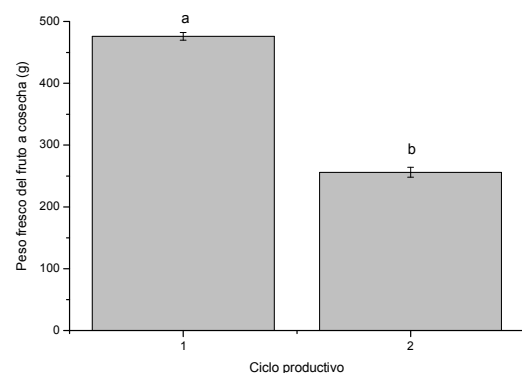


Figura 1-20. Ancho (A) y peso fresco (B) al momento de cosecha de frutos de aguacate variedad Lorena durante dos ciclos productivos. Letras distintas indican diferencias significativas (Test Tukey $p < 0.05$). Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

1.3 Discusión

1.3.1. Estados fenológicos del desarrollo reproductivo

En regiones subtropicales y templadas la temperatura es el principal factor responsable de la transición de las yemas en latencia a fase reproductiva, un período de bajas temperaturas es determinante en el inicio, duración e intensidad del proceso de floración en árboles de aguacate (Davenport, 1986; Wolstenholme *et al.*, 1990; Gazit y Degani, 2002; Salazar-García y Lovatt, 2002a; Pérez *et al.*, 2007). Diferentes trabajos en aguacate Hass, Choquette y Booth-8 han establecido que temperaturas inferiores a 20 °C son suficientes para inducir floración (Salazar-García *et al.* 2006; Avilán *et al.*, 2007; Cossio-Vargas *et al.*, 2007b; Pérez *et al.*, 2007). El tiempo de exposición a condiciones inductoras de baja temperatura es un factor clave para determinar la intensidad del proceso (Salazar-García *et al.*, 1999; Dixon *et al.*, 2007b).

Sin embargo, bajo condiciones tropicales donde las bajas temperaturas pueden ser breves, irregulares o no existir en algunas temporadas, no es claro cuál exactamente es el factor inductor (Pérez *et al.*, 2007; Wilkie *et al.*, 2008). Whiley (1990b) reporta que en regiones donde una disminución en la temperatura no es suficiente para lograr una detención completa del crecimiento vegetativo, un déficit hídrico de corta duración (2 meses) es favorable para la inducción floral. En el presente trabajo, el período de abandono del reposo estuvo marcado por un período de baja precipitación, resaltando el papel de la disponibilidad hídrica como elemento inductor del proceso de floración para condiciones tropicales. Aunque previo al período de inducción las temperaturas fueron levemente menores, la relación encontrada entre esta variable y el abandono del reposo de las yemas no fue significativa.

Trabajos previos en aguacate reportan que bajo condiciones del subtrópico, el estrés hídrico no induce floración bajo ningún régimen inductivo de alta temperatura, ni tampoco aumenta la tasa de floración bajo regímenes de temperaturas templadas inductivas. Sin embargo estos autores han reportado que la floración se retrasa e inicia casi un mes después del cese de un período de estrés hídrico (Gazit y Degani, 2002; Avilán *et al.*, 2007). En limas (*Citrus latifolia*) se reporta que períodos continuos de estrés hídrico por dos semanas inducen floración después de la rehidratación, este comportamiento también ha sido reportado en limón (*Citrus lemon*) (Southwick y Davenport, 1986; Wilkie *et al.*, 2008).

A los 68 DDIB se presentó un aumento en el nivel de precipitación que se relacionó con una mayor cantidad de brotes desde estados D en adelante o inicio del desarrollo de la inflorescencia, lo que resalta la presencia de lluvias como factor determinante para el

inicio de la antesis y el llenado de fruto. Los requerimientos de agua aumentan sustancialmente durante la floración debido a la formación de nuevas estructuras y un incremento en el área susceptible a perder agua (Whiley, 1990b). Según Avilán *et al.* (2007) durante la fase de floración cerca del 13% de la transpiración total de la copa de la planta puede ser atribuida a los órganos florales, lo cual indica que durante el proceso las demandas hídricas son elevadas. Adicional a esto la superficie aumenta aún más debido al flujo de crecimiento vegetativo que ocurre de forma simultánea al desarrollo de inflorescencias (Dixon, 2007; Rocha-Arroyo *et al.*, 2011a).

El manejo del agua en el huerto durante la floración puede ser crucial para la formación del fruto, en especial si los árboles están plantados en suelos con poca retención de agua. Cuando el agua es insuficiente, las flores son las primeras en entrar en abscisión, al igual que los frutos en su primera etapa de desarrollo pueden caer. Cuando el desarrollo del fruto ha avanzado los requerimientos de agua disminuyen, sin embargo, una situación de estrés excesivo durante esta época puede afectar la calidad de fruto además de aumentar la caída (Gazit y Degani, 2002).

Para las condiciones del Tolima, se encontró que en la variedad Lorena el paso de rompimiento de latencia hasta antesis tomó cerca de 72 días. En condiciones subtropicales se ha encontrado que este período es más extenso. Salazar-García *et al.* (2007) encontraron en aguacate Hass en la región productora de California un lapso de tiempo de 9 a 12 meses. Rosales *et al.* (2003) encontraron que para la misma variedad en la región de Quillota (Chile) este período tomó cerca de 4 meses, mientras que en Michoacán (México) tomó 5 meses. Rocha-Arrocha *et al.* (2011a) encontraron también en Michoacán (México) que el paso de inducción floral hasta antesis fue de 7-7,5 meses para el flujo reproductivo de verano, 9,5 a 10,5 meses para primavera y 13 a 13,5 meses para invierno. Cossio-Vargas *et al.* (2008) encontraron en aguacate Hass en Nayarit (México), que el tiempo completo de desarrollo floral tomó cerca de 7,5 meses en el flujo reproductivo de verano y 11,5 meses en invierno. Sin embargo Dixon *et al.* (2007b) evaluaron la fenología del árbol de aguacate Hass en Australia durante cuatro años y encontraron que el tiempo de rompimiento de latencia hasta antesis fue de solo un mes en un año "on" y cerca de 7 semanas en un año "off".

Una vez los arboles entraron en antesis la época de floración se extendió por 134 días abriéndose cada día un nuevo conjunto de flores por primera vez, no obstante, se reportan períodos más cortos en zonas templadas. Gazit y Degani (2002) reportan que la variedad Hass puede durar hasta 85 días en período de antesis. Scora *et al.* (2002) encontraron períodos aún más cortos, comprendidos entre 28 y 42 días, en los cuales la duración de las condiciones inductoras, como bajas temperaturas fue menor. Rosales *et al.* (2003) encontraron que para la misma variedad en la región de Quillota (Chile), la apertura floral tuvo una duración aproximada de un mes y ocurrió entre los 64 y 91 DDIB.

El número de flores en antesis presentó una estrecha relación con la humedad relativa alcanzando el pico de floración a una humedad relativa promedio del 89%. Lesley y

Bringhurst (1951) señalan que existe una estrecha relación entre la humedad relativa, la dehiscencia de las anteras y la liberación de los granos de polen, atribuyendo como responsable del grado de receptividad del estigma al estado higrométrico de la atmósfera.

Según los datos encontrados se presentan dos picos de emisión de estructuras reproductivas los cuales presentaron una estrecha relación con los niveles de baja precipitación en la región. El primer pico de transición de yemas generó una alta intensidad en la floración, con cerca del 23% del total de flores producidas durante todo el ciclo, el segundo pico fue de menor intensidad y correspondió solo al 11% del total de flores producidas en el período de tiempo evaluado, debido a la menor magnitud en el último pico de antesis, se generó una carga ligera de frutos la cual no fue evaluada en el presente ensayo.

Este comportamiento fenológico origina la presencia simultánea de frutos de diferentes edades en el árbol, así, bajo las condiciones productoras del Tolima se encuentra un comportamiento similar a lo reportado para el subtrópico, en donde se encuentran hasta cuatro ciclos de producción floral por año los cuales varían en intensidad y duración y generan diferentes niveles de carga frutal (Salazar-García *et al.*, 2007; Cossio-Vargas *et al.*, 2008; Rocha-Arroyo *et al.*, 2001a), determinados como floración loca (agosto-septiembre), adelantada (octubre-diciembre), normal (diciembre-febrero) y marceña (febrero-marzo) (Rocha-Arroyo *et al.*, 2001a).

1.3.2. Abscisión de estructuras reproductivas

La floración contribuye con un 8% de la producción total de biomasa seca en un ciclo completo de crecimiento y el proceso moviliza carbohidratos no estructurales de reserva y nutrientes móviles desde las hojas (Gazit y Degani, 2002). En el presente estudio se encontró que en un año de alta producción, de 108 mil flores solo 168 frutos llegan a cuajado. Estos resultados demuestran que el aguacate es un árbol poco eficiente en el cuajado de frutos.

Según Gazit y Degani (2002) un árbol adulto de raza guatemalteca puede llegar a producir 1,6 millones de flores sin embargo solo llegan a cuajar entre 0,001% a 0,23%. En un estudio realizado por Cossio *et al.* (2007a), se encontró una variación amplia de emisión de estructuras florales entre arboles de raza guatemalteca, entre 1,1 y 2,3 millones de los cuales llegaron a cosecha el 0,015%. Autores como Lahav y Zamet (1999) reportan que para el cultivar Fuerte solo 0,015% de las flores se convierten en frutos maduros. Otros autores reportan en variedades guatemaltecas, bajo condiciones subtropicales, cerca de 2 millones de flores producidas, pero se ha estimado que únicamente llegan a cuajado entre el 0,001% y 0,1% (Salazar-García y Lovatt, 1998; Dixon y Sher, 2002; Can-Alonzo *et al.*, 2005; Cossio-Vargas *et al.*, 2007b). Garner y

Lovatt (2008) reportan valores de cuajado más altos en el cultivar Fuerte en California (0,07%).

La producción global de flores en el árbol no presentó diferencias significativas entre el año "on" y el año "off". En el año "on" se presentó una producción 108.318 flores mientras que en año "off" fue de 94.685. Garner y Lovatt (2008) evaluaron la producción de estructuras reproductivas en Hass en California y encontraron una brecha mayor entre los dos ciclos alternantes presentándose una producción de 339.000 flores en el año "on" y 75.000 el año "off".

En los arboles evaluados se encontró que en el año "on" la producción de flores por inflorescencia fue de 117, mientras que en el siguiente ciclo productivo o año "off" esta cantidad fue de solo 74. Otros trabajos han reportado valores más altos, Cossio *et al.* (2007b) encontraron en cultivares de aguacate Hass en México una producción entre 228 a 545 flores por inflorescencia.

Aunque en el presente estudio no se evaluó la producción de inflorescencias en los dos ciclos alternantes, Salazar-García *et al.* (2006) indican que la menor intensidad en la floración en el año "off" no es solo el reflejo de una menor cantidad de flores por inflorescencia, sino también de una menor producción de inflorescencia por ramas. Estos autores encontraron que únicamente el 13% del total de brotes vegetativos producen brotes florales cuando los árboles se encuentran en un año "off", mientras que el 46% del total de brotes vegetativos producen brotes florales cuando los árboles se encuentran en un año "on".

La dinámica de abscisión de estructuras reproductivas presentó un comportamiento similar a lo reportado para condiciones subtropicales en otras variedades de aguacate (Lahav y Zamet, 1999; Dixon *et al.*, 2007a; Garner y Lovatt, 2008; Alcaraz *et al.*, 2011) y en otras especies frutales como cítricos (Laskowski, 2006), donde se presenta un pico máximo de abscisión relativa cercano a los valores máximos de abscisión acumulada durante el primer mes después de antesis; posteriormente presentan una caída abrupta en la tasa de abscisión relativa, que coincide con un aumento en la cantidad de frutos en cuajado, seguido se presenta un nuevo pico cerca al momento de la etapa de crecimiento exponencial del fruto.

La abscisión de flores comienza inmediatamente después de iniciar el proceso de antesis. En los primeros 20 DDA se presentó la mayor caída de estructuras reproductivas, siendo mayor para el año "on", donde la abscisión acumulada fue del 94,1% de inflorescencias y del 82,37% global; mientras que en la misma fecha en el año "off" la magnitud fue menor, con el 89,1% de abscisión acumulada en inflorescencias y el 80,40% abscisión acumulada global. Resultados similares fueron obtenidos por Garner y Lovatt (2008) quienes encontraron una rápida caída de estructuras reproductivas pocos días después del pico de antesis y una mayor magnitud en la abscisión acumulada

durante los primeros días después de antesis del año "on" debido a la mayor producción de flores en este ciclo productivo.

Al considerar la abscisión en términos relativos se encontró que para los años "on" y "off" se presentó un primer pico máximo de caída de estructuras reproductivas cercano a los 20 DDA. En el año "on" este valor correspondió al 7,58% en inflorescencias y al 7,07% global, para el año "off" estos valores fueron significativamente mayores con el 9,19% en inflorescencias y el 11,29% del global. Este primer pico está representado por una mayor caída de flores y coincidió con un aumento marcado en la tasa de abscisión acumulada. Garner y Lovatt (2008) en aguacate Hass encontraron un pico máximo de caída de flores cercano a los 30 DDA en un año "on", sin embargo en el año "off" este pico se presentó alrededor de un mes más tarde. Para el presente estudio el retraso fue de solo una semana.

La mayor magnitud en la caída de flores durante las primeras semanas después de antesis es atribuida principalmente a la abscisión de flores que no fueron fertilizadas y entraron en abscisión (Dixon y Sher, 2002; Kohne, 2004; Alcaraz *et al.*, 2011). Esta baja tasa de fertilización es debida a la compleja biología floral de la especie la cual tiene un efecto negativo sobre el proceso de polinización, por lo que no se genera el crecimiento del tubo polínico ni se realiza la fertilización.

La baja polinización y fertilización de flores puede ser acentuada por factores climáticos adversos. En estudios realizados por Lahav y Zamet (1999) en arboles de aguacate se encontró que la caída de flores se ve fuertemente influenciada por factores meteorológicos como velocidad del viento. En el presente estudio la velocidad del viento no superó los $11,5 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ y no se presentó correlación entre este parámetro y la caída de estructuras. Resultados similares fueron obtenidos por Garner y Lovatt (2008) donde la correlación no fue significativa debido a que la velocidad no superó los $13,6 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$.

Respecto a los demás factores ambientales como precipitación, radiación, temperatura diaria máxima y mínima, no se encontró relación entre estos y la caída de estructuras en ninguno de los dos ciclos productivos. Garner y Lovatt (2008) tampoco encontraron relación entre factores ambientales y la tasa de caída de estructuras florales bajo las condiciones de la región productora de California.

Una vez los frutos inician el cuajado, la abscisión se puede atribuir a frutos con fallas en el desarrollo de la semilla, aborto del embrión o muerte de la cubierta seminal (Dixon y Sher, 2002; Kohne, 2004; Alcaraz *et al.*, 2011). La caída de los frutos puede ser superior por efecto de un estrés ambiental, especialmente durante olas de frío o calor. Mientras más joven sea el fruto, mayor es su susceptibilidad a condiciones adversas (Gazit y Degani, 2002).

Después del primer pico, a los 40 DDA la tasa de abscisión relativa disminuyó, tiempo en el cual la mayoría de frutos ya se encontraban en cuajado y se inició el engrosamiento del pedúnculo, por lo cual la retención de fruta fue mayor. Luego la tasa de abscisión relativa aumenta nuevamente hasta alcanzar un segundo pico a los 61 DDA en el año "on" con un valor de 1,88% en inflorescencias y 5,87% en la abscisión global y para el año "off" el segundo pico se presentó a los 49 DDA con valores de 3,33% en inflorescencias y 6,44% global. Este segundo pico de caída de estructuras reproductivas también fue reportado por Garner y Lovatt (2008) en aguacate Hass cerca de los 60 DDA.

Este segundo pico de caída de estructuras, fue de frutos en llenado, coincidió con el inicio de la etapa de crecimiento exponencial del fruto la cual va de los 61 a los 116 días. Por lo tanto el incremento en la tasa de abscisión relativa se relaciona con una marcada aceleración en el crecimiento del fruto con un diámetro de 35 mm y un peso fresco de 40 g.

Gazit y Degani (2002) también reportan en la variedad Fuerte un segundo pico de abscisión atribuido a caída de frutos entre 50 y 100 g. Esta caída de frutos se debe a la rápida utilización de reservas de carbohidratos del árbol, la cantidad necesaria de fotosimilados se incrementa y excede la capacidad fotosintética de las hojas, por tanto el crecimiento del sumidero se limita por la disponibilidad de metabolitos, así la población de frutos en desarrollo es ajustada continuamente por la abscisión de frutos. Es probable que solo los frutos de mayor vigor puedan persistir en el árbol (Laskowski, 2006).

Esta competencia también se puede presentar entre el crecimiento de frutos jóvenes y el crecimiento vegetativo (Bower y Cutting, 1988; Gazit y Degani, 2002). El desarrollo del fruto compite fuertemente con el crecimiento de raíces y brotes nuevos, reduciendo las reservas al mínimo al momento de la caída de frutos (Wolstenholme y Whiley, 1995; Rosales *et al.*, 2003). Cossio-Vargas *et al.*, (2007a) reportan una caída importante de frutos que marcan los períodos de competencia entre el crecimiento vegetativo y el desarrollo del fruto, lo cual afecta directamente la productividad.

Aunque la implementación de prácticas de manejo que aumenten la polinización y la fertilización de las flores puede disminuir la tasa de abscisión de estas (Davenport, 1986; Dixon y Sher, 2002; Can-Alonzo *et al.*, 2005; Alcaraz *et al.*, 2011), se evidencia que después de este proceso existe una fuerte caída de frutos inmaduros, que inician la etapa de crecimiento lineal, sugiriendo que a partir de este pico de abscisión, es clave la implementación de estrategias para la retención de fruta hasta cosecha.

La disponibilidad de carbohidratos se ha considerado como el primer factor clave en la abscisión de frutos, demostrado por las correlaciones entre niveles de carbohidratos y rendimiento; en algunos estudios se ha demostrado que la implementación de técnicas para incrementar los niveles de carbohidratos han dado como resultado una mayor cantidad de frutos y de mayor tamaño al momento de cosecha (Wolstenholme *et al.*,

1990; Lovatt, 1997). Es así como la principal hipótesis que explica la abscisión de frutos jóvenes es un insuficiente suministro de fotoasimilados a los frutos como consecuencia de una baja producción en las hojas o baja asignación a los frutos, sin embargo otra hipótesis ha sido planteada, donde se atribuye gran parte de la caída de frutos a un mecanismo de regulación hormonal por el cual las plantas aseguran la supervivencia de frutos selectos (Paz-Vega, 1997; Lovat, 2006).

En el año "on", después del segundo pico de caída de estructuras reproductivas, estos valores disminuyeron gradualmente hasta el momento de cosecha (143 DDA), similar a lo reportado por Garner y Lovatt (2008) quienes encontraron que después de la máxima caída de frutos los valores de abscisión disminuyen a medida que el fruto se acerca al punto de madurez fisiológica. Sin embargo, en el presente estudio, en el año "off" los valores disminuyeron hasta los 120 DDA; a partir de esta fecha se evidenció un incremento en la tasa de abscisión de estructuras reproductivas y se presentó un tercer pico de caída de estructuras a los 140 DDA con un valor de 11,47%.

Comparativamente se evidenció que durante los dos ciclos productivos hay diferencias marcadas entre las tasas de abscisión. Las mayores tasas de abscisión relativa de estructuras reproductivas durante el año "off" y un pico adicional de abscisión relativa generó que los frutos en crecimiento en el año "off" cayeran primero y llegaron en menor cantidad a cosecha que frutos en crecimiento en el año "on". Sin embargo, debido a que el año "on" presenta una mayor producción de flores, los valores netos de caída de estructuras diarias fueron mayores a los encontrados para el año "off", así, el año "on" presentó una caída máxima de 5.771 estructuras en un día mientras que para el año "off" el valor máximo de caída en un día fue de 3.841. Autores como Garner y Lovatt (2008) encontraron para aguacate Hass que la caída de flores/día durante un año "on" es tres veces mayor que en un año "off", donde en un año "on" la caída fue de 5.378 flores/día mientras en el año "off" fue de 1.836 flores/día.

Las flores representaron cerca del 95,6% de estructuras reproductivas caídas en el año "on" y el 96,83% en el año "off". Similar al comportamiento descrito por Garner y Lovatt (2008) quienes encontraron un menor valor de caída de flores en el año "on" (94,97%) que en el año "off" (98,07%).

La tasa máxima de caída de frutos fue menor en el año "off" con 70,5 frutos/día mientras que para el año "on" fue de 268 frutos/día. Garner y Lovatt (2008) encontraron para aguacate Hass que la caída máxima fue de 50 frutos/día durante el año "off" y de 280 frutos/día en el año "on" la cual se presentó un mes después de antesis. Los frutos representaron cerca del 4,38% de estructuras reproductivas caídas en el año "on" y el 3,11% en el año "off". Similar a lo reportado por Garner y Lovatt (2008) quienes encontraron un mayor valor de caída de frutos en el año "on" (5,02%) que en el año "off" (1,92%).

La cantidad de frutos que inician cuajado fue de 5.848 el año "on" y 2.645 frutos en el año "off", estos valores son bajos según lo reportado en literatura donde se encuentran valores entre 12 mil y 15 mil frutos para variedad Fuerte y 100 mil para variedad Hass (Gazit y Degani, 2002; Kohne, 2004). Resultados similares fueron obtenidos por Dixon *et al.* (2007b) quienes encontraron que en huertos de aguacate variedad Hass en Nueva Zelanda la carga inicial de frutos en un año "on" fue casi del doble de frutos que en el año "off". Estas diferencias se deben principalmente a las características productivas de cada variedad, aun así las condiciones climáticas presentan una fuerte influencia sobre este parámetro.

Como resultado, el cuajado final de frutos en el año "on" fue de 168 frutos por árbol que correspondió al 0,16% del total de estructuras producidas, mientras que durante el año "off" donde las tasas de abscisión acumulada y relativa fueron comparativamente mayores, el cuajado final fue de 50 frutos por árbol que correspondió al 0,06% del total de estructuras producidas al inicio del ciclo productivo. Estos valores de porcentaje de cuajado fueron muy similares a los encontrados por Garner y Lovatt (2008), donde la cantidad de frutos a cosecha en un año "on" fue de 237 lo que represento un cuajado del 0,14%, mientras que en un año "off" la cantidad de frutos a cosecha fue de 105 lo que represento un cuajado del 0,07%.

Debido a que la producción de flores por árbol no presentó diferencias significativas, no se evidencia una relación entre la producción de flores y el número de frutos a cosecha, otros autores como Lahav y Zamet (1999) tampoco encontraron relación entre la cantidad de flores producidas y el total de frutos cosechados, mientras que unos árboles presentan una producción de 230 mil flores con una cosecha de 201 frutos, en otros la producción de flores fue de 1.277.000 y la cosecha fue de 144 frutos por árbol.

El cuajado inicial de frutos correlaciona positivamente con la cantidad de frutos a cosecha, similar a lo reportado en trabajos previos, la mayoría realizados para la variedad Hass (Paz-Vega, 1997; Lahav y Zamet, 1999; Bruwer y Robbertse, 2003; Dixon *et al.*, 2007b).

El tamaño de frutos a cosecha durante los dos ciclos alternantes fue diferente, mientras que en el año "on" el peso final del fue de 495 g, en el año "off" el peso final del fue de 256 g. Sin embargo en diferentes estudios realizados para evaluar la alternancia productiva no se encuentran diferencias en el tamaño final de los frutos en los dos ciclos alternantes en ninguna de las variedades evaluadas (Lahav y Zamet, 1999; Gazit y Degani, 2002; Garner y Lovatt, 2008).

Los árboles en un año "on" presentaron una mayor intensidad en la floración, adicional, una mayor cantidad de frutos iniciaron cuajado y llegaron a cosecha. Según estudios previos (Paz-Vega, 1997; Salazar-García *et al.*, 1998; Salazar-García y Lovatt, 2002) el alto rendimiento en un año "on" utiliza gran cantidad de energía agotando parte de las reservas del árbol así, la disponibilidad de recursos se ve limitada y se reduce

significativamente la intensidad de floración en el año "off". Esta reducción es asociada con una disminución en la producción de inflorescencias lo cual es acompañado por una alta producción de brotes vegetativos. Lovatt (2006) encontró que la presencia de un alto número de frutos en un año "on" inhibe el desarrollo de brotes florales pero promueve el desarrollo de brotes vegetativos e incrementa el número de yemas inactivas para el siguiente ciclo o año "off", esta diferencia está considerada como un determinante en la alternancia de cosecha en aguacate (Dixon, 2007).

Las bases fisiológicas y bioquímicas para explicar porque una alta carga frutal produce la temporada siguiente una reducción en la intensidad de la floración, no están bien definidas, hasta el momento se han propuesto que los carbohidratos y las hormonas son responsables de ésta característica genética (Paz-Vega, 1997).

Las primeras hipótesis planteadas para explicar fisiológicamente el proceso de alternancia hacen referencia a la integración de dos modelos. El primero basado en la explicación que la floración, cuajado y llenado de fruto requieren grandes cantidades de carbohidratos, así un déficit de éstos puede limitar el crecimiento y desarrollo lo cual da como resultado una alternancia. El segundo modelo incluye el papel de reguladores de crecimiento producidos por la semilla del fruto en desarrollo, los cuales durante un año "on" pueden inhibir la iniciación floral del siguiente ciclo productivo.

La reciprocidad entre el desarrollo de brotes florales y brotes vegetativos para árboles en un año "on" "Vs." árboles en un año "off" es una clara indicación de que los reguladores de crecimiento están jugando un papel más importante en la alternancia de los ciclos productivos en aguacate Hass que la disponibilidad de carbohidratos, los cuales reducen el desarrollo de brotes vegetativos y florales en la misma magnitud (Paz-Vega, 1997; Lovat, 2006; López-Jiménez *et al.*, 2011).

Paz-Vega (1997) establece que las GAs producidas por las semillas son responsables de la inhibición floral. Hoad (1984) señala que el GA producido en exceso por el endocarpio y el embrión de los frutos en un año de alta carga o año "on" limita la floración del siguiente ciclo productivo o año "off", por lo que el balance hormonal endógeno, podría ser más condicionante en el control de la floración que los niveles de carbohidratos.

Al hacer la comparación de la dinámica de producción y caída de estructuras en las inflorescencias determinadas e indeterminadas no se encontraron diferencias significativas entre el número de flores producidas en cada tipo de inflorescencia en el año "on" (127 y 104 flores/inflorescencias determinadas e indeterminadas, respectivamente) ni tampoco en el año "off" (76 y 71 flores/inflorescencias determinadas e indeterminadas, respectivamente). Resultados similares fueron encontrados por Dixon *et al.* (2007b) en aguacate Hass en nueva Zelanda donde la producción de flores y el cuajado de frutos en inflorescencias determinadas e indeterminadas no presentó diferencias significativas.

No se encontraron diferencias significativas en las tasa de abscisión acumulada y relativa de inflorescencias de tipo determinado e indeterminado en los dos ciclos productivos. En el año "on" a los 10 DDA la abscisión estructuras desde inflorescencias determinadas fue del 73,74% mientras que de inflorescencias indeterminadas fue del 77,90%. En el año "off" a los 7 DDA la abscisión estructuras desde inflorescencias determinadas fue del 47,81% mientras que de inflorescencias indeterminadas fue del 54,56%.

En cuanto a la abscisión relativa, en el año "on" los dos tipos de inflorescencias presentaron un comportamiento similar, mientras que en el año "off" se evidencian diferencias biológicas en la curva de abscisión, donde la abscisión relativa en inflorescencia de tipo indeterminado presentó tres picos de mayor intensidad a los 16, 36 y 49 DDA, por esta razón los frutos provenientes de inflorescencias indeterminadas cayeron primero y en mayor cantidad desde antesis hasta el inicio de la etapa de crecimiento exponencial que frutos provenientes de inflorescencias determinadas.

Estos resultados corroboran lo obtenido por Dixon *et al.* (2007b) quienes reportan una menor cantidad flores en brotes de tipo indeterminado en el año "off" y un menor cuajado de frutos en inflorescencias de tipo indeterminado. Similar a lo encontrado por Salazar-García y Lovatt (2000) quienes encontraron que en un año "off" las inflorescencias indeterminadas tienen un bajo porcentaje de cuajado (0,005%).

Este comportamiento posiblemente se debe a que durante un año "on", donde la disponibilidad de recursos es mayor y la intensidad del flujo de crecimiento vegetativo es baja, los dos tipos de inflorescencias no presentan una alta competencia por recursos, mientras que un año "off" la disponibilidad de recursos es menor y el flujo de crecimiento vegetativo es de mayor intensidad (Paz-Vega, 1997; Salazar-García *et al.*, 1998; Salazar-García y Lovatt, 2002a; Rocha-Arroyo *et al.*, 2011b).

En inflorescencias determinadas el fruto se encuentra acompañando por hojas maduras provenientes del ciclo anterior, donde todo el sistema asimilatorio está completamente desarrollado al momento de antesis y cuajado del fruto, mientras que en inflorescencias indeterminadas el fruto en desarrollo se encuentra acompañado por hojas del nuevo flujo de crecimiento vegetativo (Rosales *et al.*, 2003; Dixon, 2007) generando una competencia por agua, nutrientes y fotoasimilados entre frutos jóvenes y el crecimiento vegetativo apical el cual ocurre generalmente durante antesis y cuajado de fruto (Wolstenholme y Whiley, 1995; Bower y Cutting, 1988; Gazit y Degani, 2002; Rosales *et al.*, 2003).

Según Wolstenholme y Whiley (1995) el paso de vertedero a fuente de las hojas nuevas del flujo de crecimiento vegetativo en competencia ocurre a los 42 días después del pico de antesis, tiempo en el cual puede ocurrir la abscisión del 86% de los frutos por efecto de competencia por recursos. La disminución en la caída de frutos tiende a coincidir con la disminución del crecimiento del flujo vegetativo cerca de los 50 DDA, donde las hojas

se encuentran completamente expandidas y se incrementa la exportación de fotoasimilados a los frutos presentes en la misma rama (Dixon, 2007).

Aunque la planta de aguacate produce un elevado número de flores y la cantidad de frutos que inician cuajado es elevada, el árbol tiende a direccionar más los recursos al crecimiento vegetativo que a la producción de flores y frutos, esta competencia es de mayor magnitud durante los años donde el flujo de crecimiento vegetativo es de mayor intensidad (Whiley, 1990b). Cossio-Vargas *et al.* (2007a) reportan una caída importante de frutos que marcan los períodos de competencia entre el crecimiento vegetativo y el desarrollo del fruto en un año "off", la cual afecta directamente la productividad.

1.3.3. Crecimiento y desarrollo del fruto

El diámetro ecuatorial del fruto de aguacate muestra un crecimiento continuo a través del tiempo similar a lo reportado por Bower y Cutting (1988). Al considerar el peso fresco y acumulación de materia seca, el fruto presenta un crecimiento sigmoide simple, común de los frutos tipo baya (Barrientos *et al.*, 1996; Rosales *et al.*, 2003; Cossio *et al.*, 2007a), en donde se distinguen claramente las tres fases de crecimiento.

La fase de crecimiento lento incluye el desarrollo del ovario, fertilización y cuajado de fruto donde los tépalos y androceos se desprenden y el pedúnculo del fruto se engrosa (hasta 61 DDA). Tomando como base un año de alta producción o año "on", en este período la tasa de crecimiento fue baja y aproximadamente constante ($0,214 \text{ g}\cdot\text{d}^{-1}$) alcanzando un diámetro de 3,5 cm, un peso fresco de 34,3 g y un peso seco de 5,0 g. Cowan *et al.* (2001) reportan en aguacate Hass que esta fase tiene una duración de 40 días.

A partir de los 61 DDA inicia la fase lineal donde la velocidad de crecimiento en peso seco aumenta hasta alcanzar un valor máximo de $1,326 \text{ g}\cdot\text{d}^{-1}$ con un diámetro de 7,3 cm, un peso fresco de 249,8 g y un peso seco de 40,0 g. La velocidad de crecimiento es mayor debido a una mayor elongación celular, aun así la división celular continua hasta la madurez. En esta fase toma mayor fuerza la formación de semilla y el desarrollo embrionario (Cowan *et al.*, 2001). Cowan *et al.* (2001) reportan en aguacate Hass que esta fase puede llegar hasta los 120 DDA.

El éxito de la formación de frutos durante los primeros 60 días posteriores a la floración depende de la disponibilidad de asimilados almacenados, la fotosíntesis del momento y del tiempo de transición de las hojas del brote como órganos demandantes a órganos fuente (Wolstenholme y Whiley, 1995).

La fase de maduración se presentó de los 116 hasta los 143 DDA. En esta fase continúa la elongación celular y maduración del embrión (Scora *et al.*, 2002), por esta razón el fruto siguió aumentando su diámetro pero a una tasa progresivamente menor, la tasa

absoluta de crecimiento disminuyó hasta $0,54 \text{ g}\cdot\text{d}^{-1}$ y el fruto alcanzó un diámetro final de 9,05 cm, un peso fresco de 475,9 g y un peso seco de 61,9 g. Rios y Taffur (2003) reportan que el aguacate Lorena en el Valle del Cauca (Colombia) alcanza a cosecha un largo de 146,9 mm, un ancho de 91 mm, un peso fresco de 568 g, un peso de cáscara de 28,1 g, un peso de pulpa de 455,5 g y un peso de semilla de 107, 86 g.

El tiempo desde floración a cosecha es corto para las variedades de aguacate de raza antillana. En el presente estudio los frutos alcanzaron su madurez fisiológica a los 143 DDA. En variedades de razas mexicanas y guatemaltecas el tiempo de formación del fruto es mayor y puede tardar hasta 15 meses (Cossio-Vargas *et al.*, 2008; Garner y Lovatt, 2008; Rocha-Arroyo *et al.*, 2011a).

En un estudio realizado por Rosales *et al.* (2003) en aguacate Hass, la curva de crecimiento transversal como longitudinal del fruto mostró un incremento constante desde los 0 hasta los 62 días, para posteriormente aumentar al iniciar la fase de crecimiento lineal llegando a su máximo tamaño a los 244 días. Garner y Lovatt (2008) encontraron que para las condiciones de California, el fruto de aguacate Hass tomo 365 días desde el momento de floración hasta la madurez fisiológica. Cossio-Vargas *et al.* (2008) encontraron en aguacate Hass en México estado de Nayarit, que el tiempo completo de desarrollo del fruto tomo 8 meses, y Rocha-Arroyo *et al.* (2011a) encontraron en aguacate Hass en México estado de Michoacan, que el tiempo completo de desarrollo del fruto tomo cerca de 9 meses.

Al analizar los datos de peso seco de semilla pulpa y cáscara, se encontró que la pulpa representa el mayor porcentaje del peso del fruto. Durante los dos períodos de evaluación el peso de la cáscara se incrementó poco. La relación semilla/pulpa desde los 43 DDA fue de 19% y aumentó hasta 43% al momento de cosecha, lo cual indica que el tamaño de la semilla es grande en comparación con el fruto, común en aguacates de raza antillana. Estos resultados son mayores a los encontrados por Undurraga *et al.* (2007) quienes determinaron la relación semilla/pulpa en 19,6% para la variedad Isabel, donde la semilla es de un menor tamaño.

Durante las evaluaciones, al determinar el peso fresco y seco de la semilla, pulpa y cáscara se estimó el porcentaje de humedad de cada tejido en un 76,2%, 86,4% y 85,5% respectivamente, en los dos ciclos de producción, similar a lo reportado por Undurraga *et al.* (2007) quienes encontraron un porcentaje de humedad del 81,06% para la variedad Isabel. El contenido de humedad del mesocarpio disminuye durante el crecimiento y desarrollo del fruto, cerca del 20% hasta el momento de maduración en Fuerte y Hass. Durante el desarrollo y maduración del fruto una disminución en el potencial hídrico de la semilla es un indicador del aumento en el contenido vacuolar de solutos y disminución del contenido de humedad del mesocarpio (Kalala *et al.*, 2005).

Comparativamente se evidenció que durante los dos ciclos productivos hay diferencias marcadas entre el crecimiento y desarrollo del fruto, la menor disponibilidad de recursos

en el inicio de un año "off" junto a la competencia con el crecimiento de brotes vegetativos se vio reflejado en una menor TAC en los frutos de este ciclo lo que generó frutos de menor porte. Por el contrario, frutos que iniciaron cuajado en un año "on" cuentan con una mayor disponibilidad de reservas respaldadas en el crecimiento de flujo de crecimiento vegetativo previo, generando una mayor TAC que se vio reflejada en frutos de mayor tamaño.

A diferencia de lo encontrado en el presente estudio, trabajos previos han reportado que la alternancia de cosechas no presenta un efecto sobre el tamaño final del fruto, donde se sugiere que la abscisión de estructuras es el resultado de factores fisiológicos o genéticos independientes de la carga del cultivo (Garner y Lovatt, 2008). Por el contrario para el presente estudio la alternancia no solo determinó la cantidad de flores que cuajan y llegan a cosecha sino también el tamaño de frutos y el volumen final de materia seca producida por ciclo, involucrando también el papel de la disponibilidad de reservas para el desarrollo de un ciclo productivo.

Al realizar las comparaciones entre el crecimiento de frutos provenientes de inflorescencias de tipo determinado y tipo indeterminado, se encontró que para el año "on", el tiempo de cuajado y tiempo a cosecha fue similar entre los dos tipos de brotes. Los frutos alcanzaron un diámetro promedio de 9,0 cm, un peso fresco de 475 g y un peso seco de 61,9 g a los 143 DDA. Sin embargo en el año "off", los frutos provenientes de inflorescencias indeterminadas iniciaron el cuajado de frutos primero que frutos de inflorescencias de tipo determinado, razón por la cual en los muestreos los frutos indeterminados presentaron un mayor diámetro ecuatorial. Los frutos alcanzaron un diámetro promedio de diámetro 73,6 mm, 256 g en peso fresco y 44,7 g en peso seco.

Este comportamiento puede ser atribuido a que los árboles en un año "on" presentan una mayor disponibilidad de reservas para el desarrollo de estructuras, por lo tanto las inflorescencias de tipo determinado pueden soportar más frutos a pesar de no tener una fuente de fotoasimilados cercana. Por el contrario, en un año "off" donde la disponibilidad de recursos es menor, el brote vegetativo de la inflorescencia indeterminada presenta hojas completamente expandidas después de los 42 DDA que van a servir como fuente de recursos para sostener los frutos que inician la etapa de crecimiento exponencial, generando frutos de mayor tamaño. Las inflorescencia de tipo determinado se encuentran acompañadas por hojas del ciclo anterior que entran a senescencia una vez que retraslocan sus reservas a los frutos cercanos durante la etapa de crecimiento lineal, así, estos frutos necesitan fotoasimilados de fuentes más lejanas para terminar su ciclo, limitándose su crecimiento.

El hecho que las inflorescencias indeterminadas tengan más frutos en cuajado y llegan a cosecha frutos más grandes, sugiere cierta ventaja de estas en la competencia por carbohidratos. Bertling y Lovatt (1996) reportan una mayor acumulación de hormonas (GA y CTK) en frutos provenientes de inflorescencias indeterminadas en los estados

iniciales de desarrollo debido a un mayor flujo de transpiración por la presencia de hojas, lo que puede representar un mayor transporte de nutrientes y hormonas vía xilema que le puede brindar a estos frutos una mayor fuerza de vertedero (Blanke y Lovatt, 1996; Bertling y Lovatt, 1996).

2. Comportamiento fotosintético de la especie

La fotosíntesis es el único mecanismo de entrada de energía a la biosfera y es uno de los procesos claves en la planta que determina directamente la productividad de los cultivos. La disminución en la productividad en muchas especies de plantas debido a condiciones ambientales adversas o prácticas de manejo inadecuadas, es frecuentemente asociada a la reducción en la capacidad fotosintética, esto radica en la importancia de su principal producto, un alto poder reductor para formar carbohidratos que son usados para el crecimiento y mantenimiento de la planta (Taiz y Zeiger, 2002; Schaffer y Whiley, 2003).

Factores ambientales como la luz, la temperatura y la concentración de CO₂ atmosférico no solo afectan la fotosíntesis y la respiración, sino que también tienen repercusiones sobre la distribución espacial y temporal de los carbohidratos en los distintos órganos (Schaffer y Whiley, 2002).

Debido a que su origen es de bosque lluvioso, donde la competencia por luz es elevada, el árbol de aguacate se ha caracterizado como una planta con un marcado favoritismo en la distribución de carbohidratos al crecimiento de brotes vegetativos más que a los órganos reproductivos (Wolstenholme, 1987; Schaffer y Whiley, 2002; Schaffer y Whiley, 2003). Esta producción a favor resulta en una rápida producción de hojas de vida corta y un incremento en el nivel de sombreado al interior del dosel lo que reduce el número de brotes terminales capaces de florecer (Schaffer y Whiley, 2003; Hadari, 2004).

En el aguacate, el principal limitante en el proceso fotosintético es la disponibilidad de radiación en las diferentes partes del dosel. Debido a la alta densidad y vigorosidad de los flujos de crecimiento vegetativo, el manejo inadecuado puede resultar en árboles de gran porte con alto sombreado interno. La baja disponibilidad lumínica en la parte interna en los estratos inferiores del árbol genera una reducción en la eficiencia fotosintética de la planta y una disminución en el rendimiento y calidad de los frutos (Schaffer y Whiley, 2002; Hadari, 2004; Medina-Torres *et al.*, 2011).

En cultivos comerciales en climas templados se ha encontrado que métodos como la poda selectiva permiten maximizar la distribución de luz en las partes internas del dosel, lo que incrementa la absorción de luz por el follaje, aun así, la tecnología para

plantaciones tropicales no están avanzadas y los árboles no son sometidos normalmente a podas selectivas debido a su continua brotación y carencia de períodos de latencia (Whiley 1994; Schaffer *et al.*, 1991; Schaffer y Whiley, 2002).

El estudio de la dinámica de los ciclos vegetativos y productivos, el entendimiento de la respuesta fotosintética a diferentes condiciones lumínicas y el estudio de la dispersión de la fotosíntesis representada mensual o estacionalmente para el crecimiento de los frutos y del árbol es crítico para el desarrollo de estrategias de manejo que optimicen la penetración y absorción de luz en el dosel y que permitan alcanzar el potencial fotosintético del árbol (Schaffer y Whiley, 2002).

Comportamiento fotosintético de la especie

El crecimiento vegetativo del árbol de aguacate se ha caracterizado por períodos de rápida acumulación de biomasa separados por períodos de baja actividad metabólica. Bajo condiciones subtropicales estos flujos se pueden presentar cuatro veces al año mientras que el crecimiento reproductivo en ocasiones solo una, razón por la cual el dosel está compuesto por hojas de diferentes edades y eficiencia variable (Whiley, 1990a; Schaffer *et al.*, 1991; Salazar-García *et al.*, 2007; Cossio-Vargas *et al.*, 2008; Rocha-Arroyo *et al.*, 2011b).

Desde la apertura de la yema, la expansión total de una hoja de aguacate puede tomar cerca de 65 días. En los primeros 27 días el balance en la asimilación de CO₂ es negativo, luego la producción de carbohidratos de la nueva hoja compensa las pérdidas por respiración; posteriormente a los 42 días las hojas individuales muestran una ganancia neta en asimilación de CO₂ cuando alcanzan un 80% de expansión total; y cerca de los 50 días de edad se alcanza la expansión completa de las hojas y la máxima tasa fotosintética a los 60 días (Whiley, 1990a; Schaffer *et al.*, 1991; Wolstenholme y Whiley, 1995; Liu *et al.*, 1999; Liu *et al.*, 2002; Schaffer y Whiley, 2002; Schaffer y Whiley, 2003).

Antes de alcanzar el 80% de expansión total, momento en el cual las hojas pasan de ser vertederos a fuentes, se genera una fuerte competencia entre el crecimiento de las hojas y la producción de flores y cuajado de frutos (Whiley, 1990a; Wolstenholme y Whiley, 1999), sumado a esto cuando las hojas nuevas están completamente expandidas y alcanzan su pico máximo de actividad fotosintética, las hojas viejas del ciclo anterior disminuyen su capacidad fotosintética hasta el 40% y se presenta cerca del 60% de la abscisión de estas (Liu *et al.*, 1999) razón por la cual en esta etapa se puede presentar hasta el 87% de la abscisión total de frutos, el 22% caen los siguientes 15 días, cerca de los 60 días la pérdida de frutos se estabiliza cuando los brotes alcanzan su máxima tasa de asimilación (Whiley, 1990a; Schaffer *et al.*, 1991; Wolstenholme y Whiley, 1999; Schaffer y Whiley, 2003). Esto sugiere que el tamaño del sistema asimilatorio (azúcares almacenados y producción por hojas maduras) y la fuerza del brote vertedero (vigor de

crecimiento) determina significativamente la retención y crecimiento de frutos los primeros 60 días (Whiley, 1990a).

En el aguacate las hojas tienen un ciclo de vida de 10 a 12 meses, esto es un tiempo de vida relativamente corto comparado con otros árboles frutales como mango y cítricos (Liu *et al.*, 2002; Mandemaker, 2007a). Aunque las hojas viejas juegan un papel fuerte en el suministro de carbohidratos, el sombreado por las hojas nuevas disminuye su producción (Mandemaker, 2007b). La mayoría de las hojas producidas en un flujo de crecimiento, entran en senescencia y abscisión durante el siguiente flujo de crecimiento vegetativo mientras ocurre la floración y cuajado del fruto. La hoja disminuye su capacidad fotosintética y no responden a incrementos en luz, y finalmente las hojas movilizan todas sus reservas cuando inicia el proceso de senescencia y abscisión (Liu *et al.*, 2002).

Atributos fisiológicos tales como un bajo punto de compensación lumínica (PCL) (nivel de intensidad lumínica en el que la fotosíntesis neta es igual a cero), una rápida transformación de las hojas de vertedero a fuente, y una duración corta del área foliar, son el reflejo de su centro de origen (Taiz y Zeiger, 2002; Hadari, 2004; Schaffer y Whiley, 2002). Para Hadari (2004), éste bajo PCL proporciona una ventaja adaptativa para plantas que crecen en condiciones de sombra, es su habilidad natural para un acelerado crecimiento vegetativo la que le permite reemplazar y producir constantemente nuevo material vegetal en búsqueda de luz. Sin embargo, bajo condiciones de plena radiación como en huertos comerciales esto se traduce en una elevada producción de hojas las cuales son potencialmente sombreadas en detrimento de la producción de flores y frutos (Schaffer y Whiley, 2003).

Según literatura se ha encontrado que para plantas de aguacate Hass sembradas en contenedor el PCL es de $63 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y para plantas sembradas en campo es de $10 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, ambos valores son considerablemente bajos y reflejan las condiciones ambientales en las cuales evoluciona el árbol (Schaffer y Whiley, 2002; Schaffer y Whiley, 2003).

En los primeros estudios realizados para determinar el punto de saturación lumínica (PSL) en hojas individuales se encontró un PSL entre 400 y $500 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en árboles de variedad fuerte sembrados en contenedores (Schaffer *et al.*, 1991). En el dosel completo de árboles de variedad Edranol se determinó que este punto estaba cerca de los $600 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, lo que representó entre el 20% y el 33% de luz solar incidente sobre la fronda del árbol (Whiley, 1990a; Schaffer *et al.*, 1991). Según estos autores se determinó que las hojas de aguacate son hojas de sombra debido a su bajo PSL. Sin embargo estudios recientes han demostrado valores mayores de PSL como lo encontrado por Whiley (1994) quien observó que el PSL para aguacate Hass en campo ocurrió a $1100 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, mucho mayor que lo medido para árboles en contenedores. El mayor punto de saturación en campo es el reflejo de la mínima

restricción en raíces comparado en recipientes, donde la fotosíntesis neta (F_n) fue de $7 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en promedio mientras en campo se alcanzó un valor de $23 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Schaffer y Whiley, 2003). Otros autores como Wolstenholme y Whiley (1999) y Mandemaker (2007a) han reportado que el PSL se presenta con cerca del 50% de la luz solar incidente, esto sugiere que las hojas de aguacate están cercanas a ser hojas adaptadas a luz.

Debido a las adaptaciones evolucionarias a bosques donde las hojas estuvieron expuestas a condiciones fluctuantes de intensidad lumínica (alta nubosidad y alta radiación) estas pueden presentar adaptaciones a cambios rápidos y fuertes de luminosidad en su ambiente (Wolstenholme y Whiley, 1999; Mandemaker, 2007a).

Existe una amplia variación en las tasas de asimilación de CO_2 dependiendo de la localidad y la variedad de aguacate (Bower *et al.*, 1977; Whiley, 1990a; Schaffer *et al.*, 1991; Schaffer y Whiley, 2002; Mandemaker, 2007a; Medina-Torres *et al.*, 2011). Los primeros estudios sobre el intercambio de CO_2 en aguacate fueron hechos sobre plantas cultivadas en contenedores donde las restricciones en el sistema radical generaron baja actividad en comparación a estudios posteriores donde los árboles evaluados fueron cultivados en campo. Para la variedad Edranol se observó una F_n de $7 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ cuando fue cultivado en contenedores, comparado con $23 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ cuando fue cultivado en el campo (Bower *et al.*, 1977). Medina-Torres *et al.* (2011) basados en mediciones sobre árboles cultivados en el campo, mostraron que para la época de fin de verano, la F_n alcanzó una tasa promedio de $18 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en los cultivares Hass, Colin V101 y Rincon.

Según Wolstenholme y Whiley (1995) árboles de aguacate cultivados en climas cálidos y húmedos presentan una F_n máxima de $17 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, valores altos comparados con otros frutales. Mandemaker (2007a) reporta diferentes estudios realizados en las regiones productoras de California, Queensland, Israel y Nueva Zelanda, donde se presentaron tasas fotosintéticas desde 6 hasta más de $20 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ según la variedad y las condiciones climáticas. Medina-Torres *et al.* (2011) reportan que en hojas de aguacates Booth-8 y Peterson cultivados en el campo la F_n fue de $5 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y $8 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ respectivamente.

Aunque existe una respuesta diferencial del crecimiento del árbol a la temperatura en las tres razas ecológicas, no está determinada la comparación entre respuestas fotosintéticas (Mandemaker, 2007a). Medina-Torres *et al.* (2011) reportan diferentes estudios donde se evidencia que la tasa de F_n en hojas de aguacate es fuertemente influenciada por la temperatura.

En Queensland, Australia, la F_n en 'Hass' se redujo de $19,8 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ durante el otoño, cuando las temperaturas mínimas diarias fueron más altas de 14°C , a $10,9 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en invierno donde las temperaturas estuvieron por debajo de 10°C (Mandemaker, 2007a). Schaffer y Whiley (2003) reportan que en la variedad Edranol la

Fn máxima se presentó a temperaturas entre 20 y 24 °C, y fluctuaciones de más o menos 5°C disminuyeron la actividad fotosintética en un 20%. En el cultivar Fuerte sembrado en contenedores se encontró que la Fn máxima se presentó a temperaturas entre 28 y 31°C, la tasa de fotosíntesis declinó cerca del 33% a temperaturas debajo de 15°C o por encima de 40°C (Scholefield *et al.*, 1980). Bower y Cutting (1988) reportan una Fn óptima entre 19y 24°C, por encima de 25°C decrece la producción de materia seca y rendimiento debido a una menor actividad fotosintética y un aumento en la fotorespiración.

Por su parte, Mandemaker (2007a) reportó en aguacate Hass en Nueva Zelanda, que el intercambio neto de CO₂ en verano y otoño bajo condiciones de saturación de luz, estuvo entre 7 y 12 μmol CO₂m⁻²·s⁻¹, a la mitad del invierno donde se presentan las temperaturas más frías, la Fn máxima fue de 0μmol CO₂m⁻²·s⁻¹. En climas cálidos como en Florida y California, las temperaturas alcanzan su nivel máximo durante el verano, lo que limita el rendimiento fotosintético. En aguacate Hass cultivado en campo se encontró que cuando la temperatura de la hoja estuvo entre 35 a 40°C la Fn se redujo acero, esto estuvo fuertemente correlacionado con la reducción en la conductancia estomática (Liu *et al.*, 2002).

La relación entre la asimilación de CO₂y la conductividad estomática varía entre especies, siendo fuerte en algunos casos mientras en otros es débil o puede no presentarse. Heath *et al.* (2010) documentaron la relación entre estos parámetros a diferentes horas del día y entre diferentes cultivares de aguacate, en todos los casos la relación fue alta sugiriendo que la conductancia es el principal factor que afecta la fotosíntesis en hojas de aguacate, cualquier factor que afecte este parámetro afecta directamente el desempeño fotosintético y potencialmente la productividad.

El sistema estomático en el aguacate es muy sensible al estatus hídrico de la planta, controlando la asimilación completamente. Altas temperaturas inhiben la asimilación y causan el cierre estomático debido a un aumento del CO₂ en los tejidos, sin embargo el cierre es lento y la transpiración continúa. Por otro lado el cierre estomático es rápido en respuesta a la luz, lo que significa que las hojas ubicadas en la parte interna del dosel, que tienen un alto nivel de sombreado tienen baja productividad. Un repentino aumento en la intensidad lumínica no resulta en un incremento en la productividad de las hojas de aguacate debido a que la apertura estomática es lenta (Heath y Arpaia, 2006).

Wolstenholme y Whiley (1999) encontraron que la conductancia estomática de las hojas de aguacate llegó a su punto más alto poco después del amanecer (425 mmol m²·sec⁻¹), cuando el déficit de presión de vapor (DPV) estuvo en su punto más bajo del día, hacia el mediodía la conductancia cayó a 105 mmol m²·sec⁻¹ cuando el DVP era más pronunciado. Bower *et al.* (1977) encontraron en aguacate Edranol una disminución del 50% en la fotosíntesis neta de los arboles debido a una reducción en la conductancia estomática como resultado de un aumento en el DPV.

Heathet *al.* (2010) encontraron que bajo las condiciones de las zonas productoras de California, en la mañana el DPV, la temperatura y la HR son significativamente mayores que en las horas de la tarde, lo que genera un alta conductancia en la mañana ($> 150 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) y genera un cierre de estomas en la tarde (50% del cierre estomático o más). Los mismo autores reportan que baja conductancia en la mañana resulta en alta conductancia en la tarde (10-20% del cierre estomático), esta relación es fuerte en la mayoría de variedades de aguacate, sin embargo la relación entre la conductancia de la mañana y de la tarde puede ser aumentada por el aumento del DVP como consecuencia de la disminución de la HR en la tarde.

Es mínimo el número de experimentos realizados para determinar la relación entre los factores ambientales y el comportamiento fotosintético del árbol de aguacate bajo condiciones tropicales. El objetivo de este trabajo es evaluar el comportamiento fotosintético del aguacate variedad Lorena en función del estado fenológico del desarrollo reproductivo bajo condiciones de la región productora de Mariquita, Tolima,

2.1 Metodología

El estudio se llevó a cabo en la finca La María, ubicada en la vereda Pantano Grande, zona rural del municipio de Mariquita, Tolima, a una altura de 495 msnm. Se seleccionaron seis árboles de aguacate variedad Lorena injertados sobre patrón antillano, de ocho años de edad con estabilidad en producción y un alto nivel de floración. Por tratarse de un huerto tecnificado, los árboles fueron manejados con una adecuada fertilización y control fitosanitario. Las evaluaciones se realizaron durante un ciclo productivo comprendido entre febrero y agosto de 2009.

2.1.1 Curva fotosintética de respuesta lumínica

Al momento de floración se seleccionaron tres brotes vegetativos, tres brotes reproductivos con crecimiento determinado y tres brotes reproductivos con crecimiento indeterminado presentes en el tercio medio de cada árbol. En el tercio medio de cada brote se seleccionó una hoja completamente expandida con el fin de realizar un ciclo de respuestas de fotosíntesis a distintos rangos de intensidades lumínicas teniendo como fuente de luz la cámara LED 6400-02 integrada al equipo portátil de fotosíntesis LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA).

El equipo LI-6400 cuenta con un sistema de análisis de gases infrarrojo (IRGA) para determinar la tasa de fotosíntesis neta mediante la diferencia entre la concentración de CO_2 en un área de 6 cm^2 de una hoja simple y el CO_2 de referencia en el IRGA. El LI-6400 permite controlar la intensidad lumínica, temperatura y la concentración de CO_2 en la cámara. La curva de respuesta fotosintética se construyó con ocho niveles de flujo

fotónico fotosintético (FFF) (0, 50, 100, 200, 400, 600, 800 y 1000 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) sobre cada hoja seleccionada utilizando el autoprograma "Light curve" con un período de tiempo mínimo de exposición de 90 a 120 s a la intensidad lumínica y un 3% en el coeficiente de variación en los datos antes de pasar al siguiente nivel de FFF. La curva de respuesta lumínica inicia a un FFF de 1000 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ y termina a 0 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, esto debido a una mayor estabilidad de los datos en cada nivel de FFF.

Se midió la tasa de fotosíntesis neta ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), transpiración ($\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), conductancia estomática ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), concentración interna de carbono ($\mu\text{mol CO}_2 \text{mol aire}^{-1}$), déficit de presión de vapor, humedad relativa de la hoja, temperatura de la hoja y radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).

Los datos de respuesta fotosintética fueron transformados con $\log(x + 3)$ con el fin de incrementar la homogeneidad de varianza y la normalidad de los residuos. Todas las variables fueron analizadas mediante una MANOVA (Intensidad lumínica y tipo de inflorescencia).

2.1.2 Determinación de la curva diaria fotosintética

Al momento de floración se seleccionaron tres brotes vegetativos, tres brotes reproductivos con crecimiento determinado y tres brotes reproductivos con crecimiento indeterminado presentes en el tercio medio de cada árbol. En el tercio medio de cada brote se seleccionó una hoja completamente expandida con el fin de hacer el seguimiento a la actividad fotosintética de cada hoja durante el día desde las 6:00 a.m. hasta las 6:00 p.m. usando el equipo portátil de fotosíntesis LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA).

Se midió la tasa de fotosíntesis neta ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), transpiración ($\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), conductancia estomática ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), concentración interna de carbono ($\mu\text{mol CO}_2 \text{mol aire}^{-1}$), déficit de presión de vapor, humedad relativa de la hoja, temperatura de la hoja y radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).

Para evaluar las diferencias en las curvas diarias fotosintéticas entre los tres tipos de hojas se realizó un análisis de medidas repetidas en el tiempo.

2.1.3 Intercambio gaseoso durante el crecimiento y desarrollo del fruto

Se seleccionaron tres brotes vegetativos, tres brotes reproductivos con crecimiento determinado y tres brotes reproductivos con crecimiento indeterminado presentes en el tercio medio de cada árbol. En el tercio medio de cada brote se seleccionó una hoja completamente expandida con el fin de realizar la medición puntual de intercambio

gaseoso entre las 10:00 am y 12:00 pm del día al momento de floración, fase de crecimiento lento, crecimiento lineal, maduración, cosecha y estado reproductivo cero, usando el equipo portátil de fotosíntesis LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA).

Se midió la tasa de fotosíntesis neta ($\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), transpiración ($\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), conductancia estomática ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), concentración interna de carbono ($\mu\text{mol CO}_2\text{ mol aire}^{-1}$), déficit de presión de vapor, humedad relativa de la hoja, temperatura de la hoja y radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

Para evaluar las diferencias en las curvas diarias fotosintéticas entre los tres tipos de hojas se realizó un análisis de medidas repetidas en el tiempo.

2.1.4 Patrón de interceptación de radiación fotosintéticamente activa

Al momento de floración, fase de crecimiento lento, crecimiento lineal, maduración, cosecha y estado reproductivo cero, entre las 10:00 am y 12:00 pm, se midió la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (RFA) (400-700 nm) incidente sobre la fronda del árbol usando un sensor LI-190SA que corresponde al 100% de la radiación incidente. De manera simultánea y utilizando un sensor cuántico lineal LI-191SA se midió la fracción de RFA incidente sobre cada uno de los estratos en que fue dividido el árbol en cada punto cardinal y a dos distancias del tallo principal. Los sensores se conectaron a un registrador automático de datos LI-1000. Con la información se estimó el porcentaje de interceptación en cada uno de los estratos del árbol.

Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa STATISTICA 6 (Statsoft, 2003).

2.2 Resultados

2.2.1. Curva fotosintética de respuesta lumínica

La actividad fotosintética de las hojas de aguacate está determinada significativamente por la intensidad lumínica. En hojas presentes en brotes con crecimiento vegetativo y hojas presentes en brotes con crecimiento reproductivo de tipo determinado e indeterminado se evidenció que incrementos en la intensidad lumínica resultan en incrementos significativos en la tasa fotosintética (Tabla 2-1 y Figura 2-1).

La actividad fotosintética de hojas presentes en brotes vegetativos y brotes reproductivos de tipo determinado e indeterminado presentó diferencias significativas en la respuesta a

incrementos en la intensidad lumínica (Tabla 2-1). La tasa de asimilación de CO₂ fue mayor en hojas de brotes vegetativos que en hojas presentes en brotes reproductivos. No se encontraron diferencias entre los dos tipos de brotes reproductivos (determinados e indeterminados) (Figura 2-1).

Tabla 2-1. Valores de F y P para fotosíntesis, transpiración, conductancia y concentración interna de carbono en hojas presentes en ramas con crecimiento vegetativo, determinado e indeterminado a diferentes intensidades lumínicas (0, 50, 100, 200, 400, 600, 800 y 1000 $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) y su interacción.

	Fotosíntesis	Transpiración	Conductancia	Ci
Tipo de rama	$F_{2,48} = 4,00$ $p = 0,02454$	$F_{2,48} = 81,51$ $p < 0,001$	$F_{2,48} = 50,354$ $p < 0,001$	$F_{2,48} = 8,77$ $p < 0,001$
Intensidad Lumínica	$F_{7,48} = 79,11$ $p < 0,001$	$F_{7,48} = 2,056$ $p = 0,066$	$F_{7,48} = 1,60$ $p = 0,1576$	$F_{7,48} = 75,33$ $p < 0,001$
Interacción	$F_{14,48} = 1,6467$ $p = 0,10$	$F_{14,48} = 0,019$ $p = 1,0$	$F_{14,48} = 0,052$ $p = 1,0$	$F_{14,48} = 1,70$ $p = 0,85$

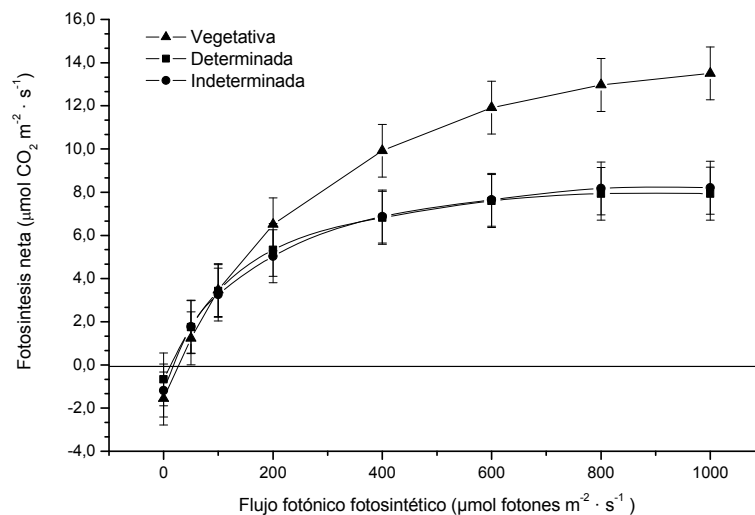


Figura 2-1. Fotosíntesis neta ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a diferentes intensidades de lumínicas (0, 50, 100, 200, 400, 600, 800 y 1000 $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) en hojas de brotes vegetativos y de brotes reproductivos de tipo determinado e indeterminado al momento de floración en árboles de aguacate (*Persea americana* Mill) variedad Lorena en el Municipio de Mariquita – Tolima. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Cuando el flujo fotónico fotosintético (FFF) se encuentra entre los 0 y 50 $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, se presenta el PCL, donde la fotosíntesis neta (F_n) es de 0 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, es decir, la cantidad de CO₂ fijado por la hoja (tasa de asimilación bruta) es igual a la cantidad de CO₂ respirado. Las tasas negativas que se presentan con valores de FFF cercanos a los 0 $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ indican que la hoja presenta una mayor actividad respiratoria. En hojas de brotes reproductivos se presentó el PCL a 20 μmol de fotones

$\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, mientras que hojas de brotes vegetativos se presentó a $30 \mu\text{mol}$ de fotones $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Figura 2-1).

El punto de saturación lumínica (PSL) se presentó a un FFF de $800 \mu\text{mol}$ fotones $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, alcanzando una F_n de $7,93 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en hojas de brotes reproductivos de tipo determinado y $8,21 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en hojas de brotes reproductivos de tipo indeterminado. En las hojas de brotes vegetativos, se observó un mayor requerimiento de luz para alcanzar el punto de saturación lumínico el cual se presentó a $1000 \mu\text{mol}$ fotones $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ con una F_n de $13,5 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Figura 2-1).

Con un 94% de confiabilidad estadística (Tabla 2-1), se observa que los incrementos en la intensidad lumínica generan una mayor tasa transpiratoria. La tasa de transpiración presentó una mayor repuesta en hojas presentes en brotes vegetativos que en reproductivos. Con un FFF de 1000mmol fotones $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ la tasa transpiratoria fue $118,03 \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en hojas de brotes reproductivos de tipo determinado, $98,90 \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en hojas de brotes reproductivos de tipo indeterminado y de $231,66 \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en las hojas de brotes vegetativos (Figura 2-2).

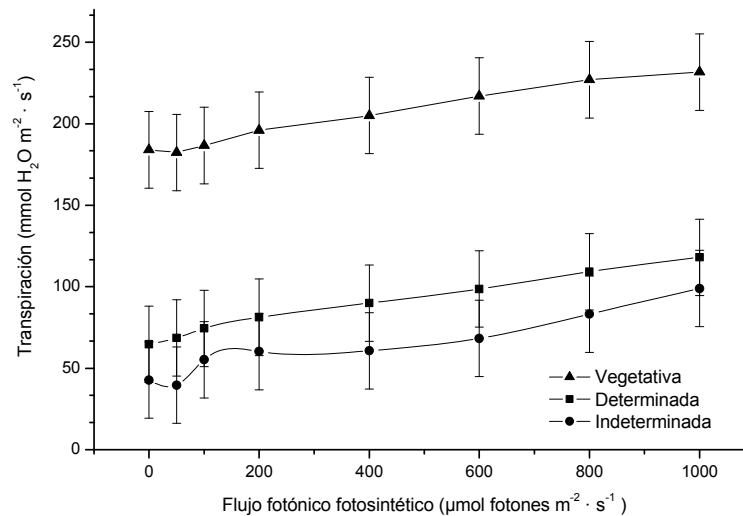


Figura 2-2. Transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a diferentes intensidades lumínicas en hojas de brotes vegetativos y de brotes reproductivos de tipo determinado e indeterminado al momento de floración en árboles de aguacate variedad Lorena. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

No se encontró un efecto significativo de la intensidad lumínica sobre la conductancia estomática (Tabla 2-1). Los valores de conductancia fueron significativamente mayores en hojas de brotes vegetativos que en hojas de brotes reproductivos. Con un FFF de $1000 \mu\text{mol}$ fotones $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ la conductancia fue de $63,9 \mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en hojas de brotes reproductivos de tipo determinado, $62,27 \mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en hojas de brotes

reproductivos de tipo indeterminado y $106,83 \mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en las hojas de brotes vegetativos (Figura 2-3).

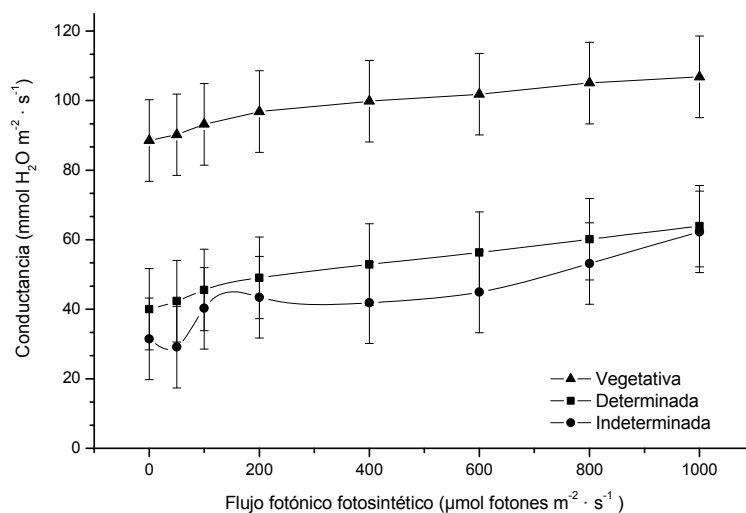


Figura 2-3. Conductancia estomática ($\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a diferentes intensidades lumínicas en hojas de brotes vegetativos y de brotes reproductivos de tipo determinado e indeterminado al momento de floración en árboles de aguacate variedad Lorena. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

La concentración interna de CO_2 (C_i) está determinada significativamente por la intensidad lumínica (Tabla 2-1). Se evidenció que incrementos en el FFF resultan en una marcada disminución en la C_i . La C_i presentó una mayor disminución en hojas de brotes vegetativos que en hojas de brotes reproductivos. Con un FFF de $1000 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ la C_i fue de $176,66 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol aire}^{-1}$ en hojas de brotes reproductivos de tipo determinado, $169,7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol aire}^{-1}$ en hojas de brotes reproductivos de tipo indeterminado y $162,33 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol aire}^{-1}$ en las hojas de brotes vegetativos (Figura 2-4).

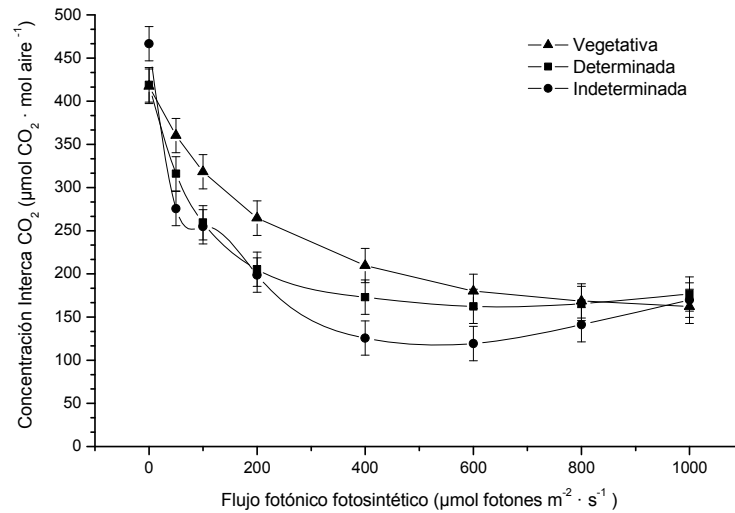


Figura 2-4. Concentración interna de CO₂ (µmol CO₂ mol aire⁻¹) a diferentes intensidades lumínicas en hojas de brotes vegetativos y en brotes reproductivos de tipo determinado e indeterminado al momento de floración en árboles de aguacate variedad Lorena. Las barras sobre los promedios indican ± Error Estándar.

2.2.2. Comportamiento diario fotosintético

La actividad fotosintética presentó un comportamiento diferencial durante el transcurso del día ($F_{4,192} = 71,77$, $P < 0,001$), sin embargo no se encontraron diferencias significativas entre las tasas de Fn en hojas de brotes vegetativos y hojas de brotes reproductivos de tipo determinado e indeterminado ($F_{2,48} = 0,7930$, $P = 0,4583$) (Figura 2-5).

Al momento de la determinación de la curva diaria se encontró que el FFF máximo incidente sobre la fronda del árbol se presentó cerca del medio día con un valor de 1800 µmol fotones m⁻²·s⁻¹, sin embargo se observa que el FFF al interior del estrato alto, medio y bajo fue de 1717, 670 y 475 µmol fotones m⁻²·s⁻¹ respectivamente, por tanto solo llega el 37% de la radiación total incidente al estrato medio del árbol y el 26% al estrato bajo. Esta tendencia se mantuvo a lo largo del día.

La dinámica de actividad fotosintética diaria presentó un comportamiento paralelo a los cambios en el FFF durante el día (Figura 2- 5 y 2- 6). Hacia las 6:00 am el FFF en el estrato medio del árbol presentó valores cercanos a los 90 µmol fotones m⁻²·s⁻¹, razón por la cual la Fn es baja, cercana a 1,15 µmol CO₂m⁻²·s⁻¹ en los tres tipos de hojas. Conforme transcurre el día, el FFF se incrementa hasta alcanzar un pico a las 12 pm con una intensidad de 630 µmol fotones m⁻²·s⁻¹ en el estrato medio del árbol, lo que se vio reflejado en un pico en la Fn cercano a 5,80 µmol CO₂m⁻²·s⁻¹ en los tres tipos de hojas.

Después del medio día el FFF disminuyó hasta $25 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ al momento del último muestreo diario donde los valores de F_n estuvieron cercanos a los $3,93 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en los tres tipos de hojas.

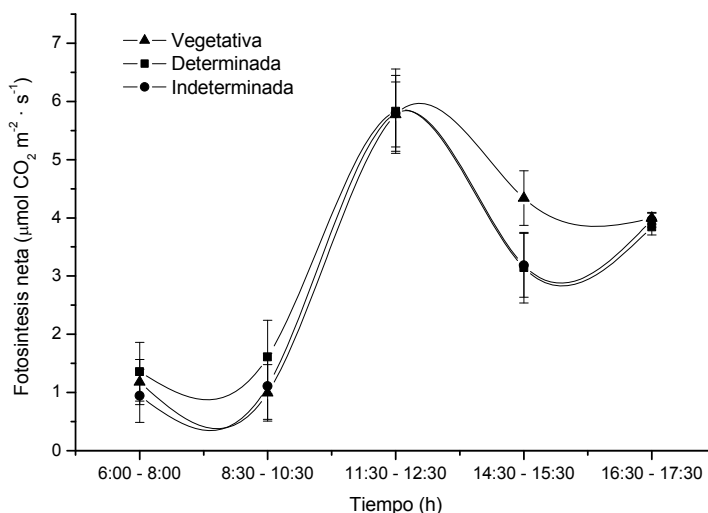


Figura 2-5. Fotosíntesis neta ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) en hojas de brotes vegetativos y de brotes reproductivos de tipo determinado e indeterminado del árbol de aguacate variedad Lorena durante el transcurso de día. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Similar a lo encontrado en la dinámica del FFF, la temperatura presentó una relación lineal positiva respecto la actividad fotosintética. Hacia las 6:00 am la temperatura fue menor respecto al resto del día ($28,9 \text{ }^\circ\text{C}$), conforme transcurre el día la temperatura se incrementa hasta alcanzar un pico a las 12 pm con un valor de $37,3 \text{ }^\circ\text{C}$. Después del medio día la temperatura disminuyó hasta los $32 \text{ }^\circ\text{C}$ (Figura 2-6).

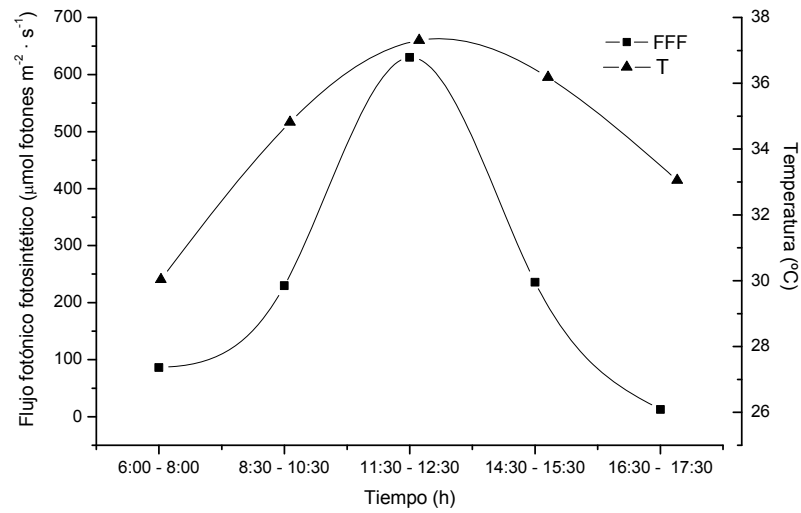


Figura 2-6. Flujo fotónico fotosintético y temperatura al momento de floración en el estrato medio de árboles de aguacate variedad Lorena durante el transcurso de día.

A pesar que se presentó una marcada disminución en la HR después de las 10 am, alcanzando un pico mínimo de 45,55%, esta no afectó la tasa de intercambio gaseoso debido a que no se encontraron diferencias en la transpiración al mediodía respecto a las horas de la mañana. Hacia las horas de la tarde la disminución en la Fn es atribuida a una menor tasa transpiratoria como consecuencia de la variación de la humedad relativa, la cual presentó sus niveles más bajos después del mediodía (Figura 2-7).

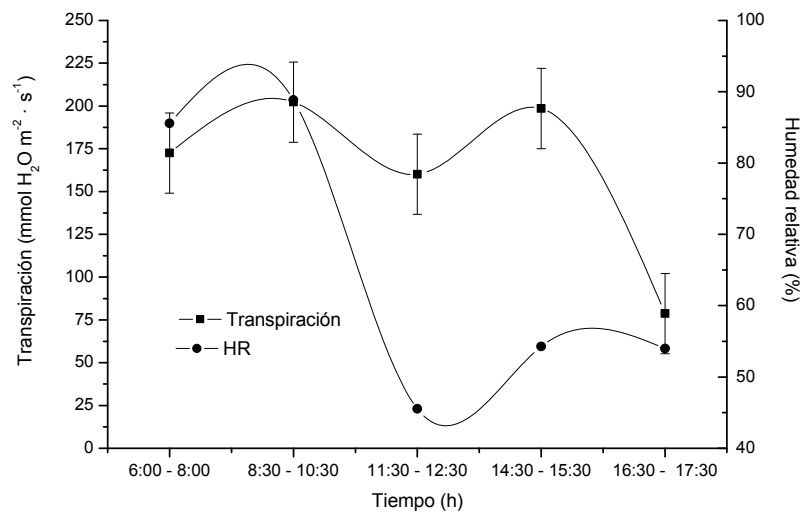


Figura 2-7. Transpiración y humedad relativa al momento de floración en el estrato medio de árboles de aguacate variedad Lorena durante el transcurso del día. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

2.2.3. Comportamiento fotosintético durante el crecimiento y desarrollo del fruto

En hojas de brotes vegetativos y hojas de brotes reproductivos de tipo determinado e indeterminado no se encontraron diferencias significativas en el comportamiento fotosintético durante el desarrollo reproductivo ($F_{2,27} = 0,6452$, $P = 0,5324$). Sin embargo se evidenció un comportamiento diferencial de la actividad fotosintética durante las diferentes fases de desarrollo reproductivo ($F_{3,81} = 4,14$, $P = 0,008$) (Figura 2-8).

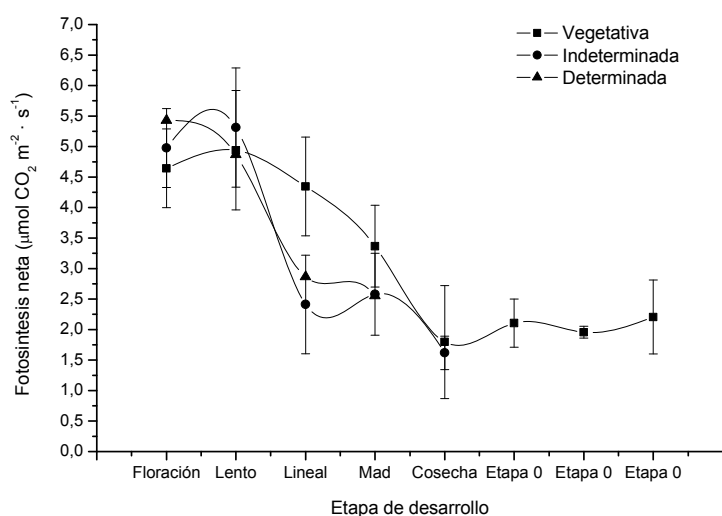


Figura 2-8. Fotosíntesis neta ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) en hojas de brotes vegetativos, y en brotes reproductivos de tipo determinado e indeterminado durante el desarrollo reproductivo del árbol de aguacate variedad Lorena. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Al momento de floración la actividad fotosintética mostró los valores mayores durante todo el desarrollo reproductivo ($5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) a pesar de presentarse un bajo FFF ($424 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ en la fronda del árbol y $93,5 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ en el estrato medio). En la fase de crecimiento lento del fruto, comprendida entre los 0 y 61 DDA, se evidenció un comportamiento similar en la tasa de fotosíntesis neta cuando los frutos presentaban un peso seco de 3,44 g y un diámetro de 3 cm (Figura 2-9). En este momento del desarrollo se presentó el mayor FFF ($1700 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ en la fronda del árbol y $670 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ en el estrato medio) (Figura 2-10).

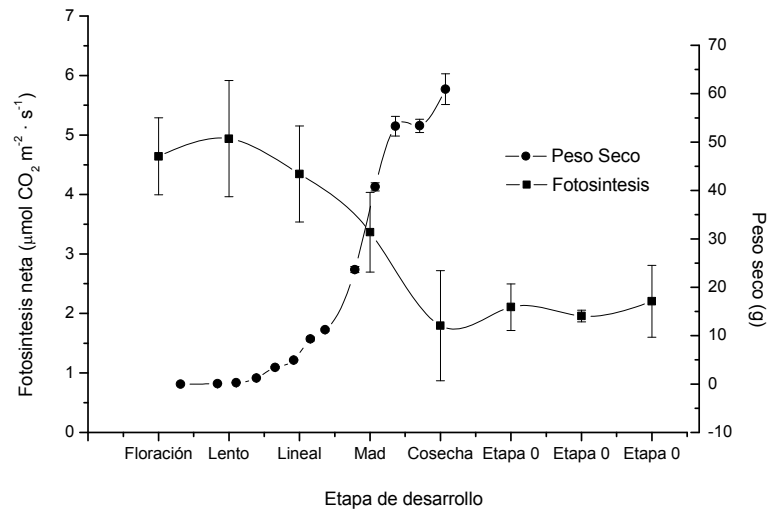


Figura 2-9. Fotosíntesis neta ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) y peso seco del fruto de aguacate variedad Lorena. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Durante la fase de crecimiento lineal, comprendida entre los 61 y los 116 DDA, y cuando el fruto tenía un peso seco de 23,65 g y un diámetro de 6 cm, se encontraron valores más bajos de F_n , cercanos a los $4,34 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Al momento de la fase de maduración, comprendida entre los 116 a los 143 DDA, y cuando el fruto tenía un peso seco de 53,28 g y un diámetro de 7,9 cm, se encontró la misma tendencia que en la fase lineal, valores menores en la actividad fotosintética, cercanos a los $3,36 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. A pesar que los requerimientos de fotosintetizados son mayores en esta etapa y se espera una mayor actividad fotosintética se evidencia que al momento de la evaluación el FFF en el estrato medio del árbol fue menor respecto a las dos fases de crecimiento anterior (Figura 2-10).

Las lecturas de F_n al momento de cosecha son más bajas que en la etapa anterior, a los 143 DDA y cuando el fruto tenía un peso seco de 60,93 g y un diámetro de 9 cm, se encontraron valores menores en la actividad fotosintética cercana a $1,79 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Uno, dos y tres meses después de cosecha, durante la etapa cero, donde no hay frutos presentes en el árbol y aun no se ha iniciado la producción de yemas del siguiente ciclo, se evidenciaron los valores más bajos de F_n (2,10, 1,95 y 2,20 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, en los tres meses de etapa 0 respectivamente) (Figura 2-11).

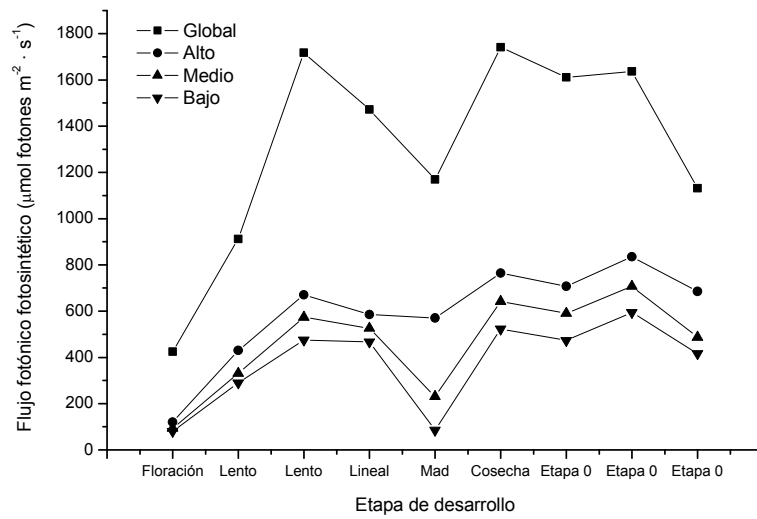


Figura 2-10. Flujo fotónico fotosintético sobre la fronda del árbol y en el interior de los estratos alto medio y bajo durante el desarrollo reproductivo del aguacate variedad Lorena.

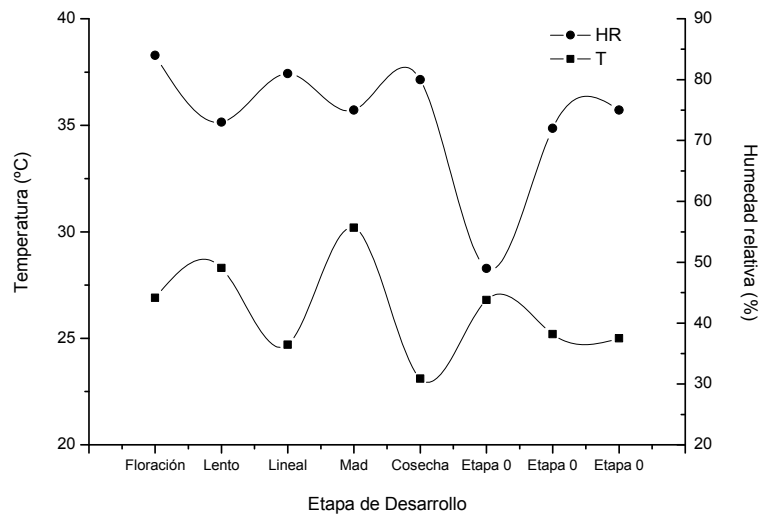


Figura 2-11. Temperatura y humedad relativa durante el desarrollo reproductivo del aguacate variedad Lorena.

2.3 Discusión

2.3.1. Curva fotosintética de respuesta lumínica

Los arboles de aguacate se caracterizan por tener un metabolismo fotosintético tipo C3, en los cuales la actividad fotosintética está limitada principalmente por la disponibilidad y el suministro de CO₂ a los cloroplastos (Schaffer y Whiley, 2003). A diferencia de las especies C4, las cuales presentan una anatomía especializada que les permite incrementar sus tasas fotosintéticas conforme aumenta la intensidad de luz, en las especies C3, sus tasas fotosintéticas se ven afectadas cuando se presentan altas radiaciones (Taiz y Zeiger, 2002).

El PCL corresponde al FFF con la cual el intercambio neto de CO₂ de la hoja es cero debido a que se iguala el consumo fotosintético de CO₂ con la cantidad gastada en respiración (Taiz y Zeiger, 2002). En aguacate se ha determinado que este depende de la variedad, el estado fenológico de la planta, el desarrollo de la hoja y las características ambientales (Whiley, 1994; Wolstenholme y Whiley, 1995).

Para las condiciones del presente ensayo se encontró que el PCL estuvo cercano a los 25 μmol de fotones $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Autores como Whiley (1994) y Schaffer y Whiley (2003) reportan valores más bajos en el PCL cercanos a los 10 μmol fotones $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en aguacate Hass bajo condiciones del subtrópico; esta diferencia puede ser atribuida a la menor intensidad lumínica bajo estas condiciones en ciertas etapas del año, por tanto las hojas están adaptadas a una menor disponibilidad lumínica. Autores como Wolstenholme y Whiley (1995) reportan que este punto puede variar entre 13 y 30 μmol de fotones $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ según la altura y grado de sombreado del árbol.

Varios atributos fisiológicos, tales como un bajo PCL, la rápida transformación de las hojas al pasar de vertedero a fuente y una duración corta, son el reflejo de su centro de origen (Schaffer y Whiley, 2003). Este PCL bajo proporciona una ventaja adaptativa para plantas que crecen en condiciones de sombrío, además de su habilidad natural de un acelerado crecimiento vegetativo que le permite remplazar y producir constantemente nuevo material vegetal en búsqueda de luz (Hadari, 2004). Sin embargo bajo condiciones de plena radiación como en huertos comerciales, este bajo PCL se traduce en una elevada producción de hojas las cuales son potencialmente sombreadas en detrimento de la producción de flores y frutos (Schaffer y Whiley, 2003; Hadari, 2004). Según Wolstenholme y Whiley (1999) este PCL es intermedio y no lo suficientemente bajo como para calificar como hojas verdaderas de sombra pero indica una considerable tolerancia a bajas intensidades lumínicas.

El PSL es la intensidad de la luz a partir de la cual no se presentan más incrementos en la actividad fotosintética con aumentos en el FFF, aun así, leves incrementos en el FFF por encima de este punto no representan efectos adversos sobre el aparato fotosintético, este exceso de luz produce más ATP que NADPH que puede ser usado en procesos no

fotoquímicos (Taiz y Zeiger, 2002). Este punto es común en hojas completamente iluminadas, las hojas sombreadas permanecen por debajo de esta intensidad lumínica la mayor parte del día. Cuando la intensidad de luz supera los 2500 μmol de fotones $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, se pueden presentar daños en la maquinaria fotosintética y la F_n disminuye significativamente (Taiz y Zeiger, 2002; Hadari, 2004).

Para las condiciones del presente ensayo se encontró que el PSL lumínico se presentó entre 800 y 1000 μmol de fotones $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, punto en el cual la tasa de fotosíntesis neta estuvo entre 7,93 y 13,5 $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ según el tipo de brote donde se encuentra ubicada la hoja.

Los primeros estudios realizados para determinar el comportamiento fotosintético en respuesta a la intensidad lumínica arrojaron valores de PSL cercanos a los 600 μmol de fotones $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en la variedad Edranol (Bower *et al.*, 1977). Más adelante, Scholefield *et al.* (1980) encontraron en la variedad Fuerte valores más bajos, entre 400 y 500 μmol de fotones $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, que representan cerca del 30% de la radiación total incidente sobre la fronda del árbol. Estos valores significativamente menores fueron atribuidos a que estas plantas fueron crecidas en recipientes donde la restricción radical fue un factor limitante en la actividad fotosintética (Schaffer y Whiley, 2003; Hadari, 2004). Valores de PSL bajos se han encontrado recientemente en plantas de 8 semanas donde el PSL se presentó a los 600 μmol de fotones $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Wolstenholme y Whiley, 1999).

En aguacate Hass, bajo condiciones de campo en la región productora de California se han reportado valores cercanos a los 1.100 μmol de fotones $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, lo que representa cerca del 50% de la radiación total incidente sobre la fronda del árbol (Whiley, 1994; Wolstenholme y Whiley, 1999).

Bajo las condiciones de las zonas productoras de Nueva Zelanda, Mandemaker (2007b) encontró en aguacate Hass un PSL de 1.181 μmol de fotones $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, este punto varió con la temperatura de la región. Bajo este PSL la actividad fotosintética máxima fue de 7 $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en otoño, 12 $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en invierno y 18 $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en verano. Autores como Schaffer y Whiley (2003) reportan una tasa máxima de 23 $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en la misma región productora con un PSL de 1.100 μmol de fotones $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Turner *et al.* (2010) reportan PSL entre 700 y 1200 μmol de fotones $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ con tasas de F_n entre 5 y 25 $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ dependiendo de las condiciones ambientales.

Según Liu *et al.* (2002) la F_n puede ser muy variable (hasta el doble) en hojas de la misma edad en el mismo flujo de crecimiento. Las curvas de respuesta lumínica también pueden presentar una amplia variación entre experimentos, variedades y condiciones ambientales, además estas diferencias se pueden dar entre hojas presentes en diferentes tipos de ramas en un mismo árbol. En el presente trabajo se encontró que las hojas en ramas vegetativas necesitan una mayor cantidad de luz para saturar sus

fotosistemas, mientras que las hojas presentes en ramas reproductivas son menos eficientes en el uso de la luz.

Durante el ciclo productivo de evaluación (año "off") donde la producción de brotes vegetativos es mayor, se presenta una marcada competencia entre este y el flujo de crecimiento reproductivo. Esta mayor eficiencia fotosintética en hojas presentes en ramas con crecimiento vegetativo es la respuesta a una alta demanda de carbohidratos por las hojas en pleno crecimiento en este mismo brote, además de las demandas por el flujo de crecimiento reproductivo al momento de floración. Respecto a las hojas de brotes reproductivos, su menor eficiencia fotosintética puede ser explicada en el hecho que las hojas presentes en brotes con crecimiento determinado son hojas que se desarrollaron en el flujo de crecimiento vegetativo del ciclo anterior, por tanto son hojas viejas que entraron en senescencia en el presente ciclo, de ahí su menor actividad, de igual manera, las hojas presentes en brotes con crecimiento indeterminado son brotes jóvenes que se encuentran en pleno crecimiento y aún no han alcanzado su máximo potencial (Salazar-García *et al.*, 2006; Gazit y Degani, 2002; Scora *et al.*, 2002; Salazar-García *et al.*, 2007).

2.3.2. Comportamiento diario fotosintético

El dosel del árbol de aguacate es denso y la radiación no puede penetrar en el interior fácilmente por lo cual la efectividad del proceso fotosintético se puede volver baja en las partes internas del dosel, en las partes donde la limitación de luz es mayor, las hojas pueden permanecer con un balance fotosintético negativo, consumiendo agua nutrientes y fotoasimilados sin contribuir con la producción primaria (Heath *et al.*, 2003; Hadari, 2004).

Al determinar la cantidad de radiación incidente sobre la copa del árbol y la que llega al interior de los tres estratos se observó que estos valores difieren significativamente. Cerca del medio día donde la radiación incidente sobre la fronda del árbol fue la máxima, $1800 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, la radiación que llega al interior del estrato alto, medio y bajo fue de 1717, 670 y $475 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ respectivamente, lo que genera una interceptación de luz cercana al 60% para el estrato alto del árbol y del 40% para el estrato medio, donde se encuentran las hojas evaluadas. Este comportamiento se mantuvo durante todo el transcurso del día.

Las relaciones entre luz y fotosíntesis de una hoja simple completamente expandida expuesta a luz, difiere dramáticamente del dosel completo donde la mayoría de hojas están bajo la sombra (Wolstenholme y Whiley, 1995). Se evidencia que las hojas del árbol pueden presentar un comportamiento diferencial en su actividad fotosintética respecto al nivel de radiación que incide sobre la hoja. Mientras una hoja se satura a un determinado PSL, el dosel entero no, mayor incremento en la luz incidente por encima del PSL de una hoja individual tiende a incrementar la producción global del árbol. Así,

entre el dosel los niveles de radiación pueden variar de plena luz solar directa a luz difusa en unos pocos centímetros (Hadari, 2004).

El FFF y la temperatura han sido caracterizados como los principales factores que determinan la actividad fotosintética y la productividad de especies cultivables como el aguacate (Musyimi, 2007; Medina-Torres *et al.*, 2011). Según los resultados obtenidos se observa que las fluctuaciones diarias en estos dos parámetros son determinantes en la dinámica diaria fotosintética. Se evidencia que a lo largo del día la actividad fotosintética presenta amplias variaciones determinadas principalmente por el FFF incidente sobre la fronda del árbol presentando un comportamiento paralelo entre estos dos parámetros.

Desde las 6:00 am hasta las 6:00 pm las hojas presentaron un balance de actividad fotosintética positivo debido a que el FFF siempre se presentó por encima del PCL. En las primeras horas del día el FFF presentó valores cercanos a $90 \mu\text{mol fotonos m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ lo que generó una baja actividad fotosintética, $1,15 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en los tres tipos de hojas.

La máxima actividad fotosintética se presentó cerca del mediodía donde la radiación incidente sobre el estrato medio fue la máxima, $670 \mu\text{mol fotonos m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, viéndose reflejado en un pico en la tasa de Fn cercano a $5,80 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en los tres tipos de hojas. Esta tasa de fotosíntesis máxima ocurre durante un período corto del día, similar a lo reportado por Liu *et al.* (2002). Después del medio día el FFF disminuyó hasta $25 \mu\text{mol fotonos m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ al momento del último muestreo diario donde los valores de fotosíntesis neta estuvieron cercanos a los $3,93 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en los tres tipos de hojas.

Este comportamiento coincide con lo encontrado por Mandemaker (2007b) quien determinó el comportamiento diario fotosintético en hojas de aguacate Hass en Nueva Zelanda, encontrando que hacia las horas de la mañana la tasa de Fn es baja debido a un menor FFF el cual estuvo por debajo del PCL y generó un valor de Fn de $-1,2 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Hacia el mediodía el FFF aumentó significativamente hasta los $1.280 \mu\text{mol fotonos m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ lo que generó una máxima tasa fotosintética diaria de $18 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y una conductancia estomática de $190 \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. En la tarde cuando el FFF disminuyó a la tercera parte, la Fn se redujo a la mitad.

La temperatura también es un factor importante que determina la dinámica diaria fotosintética (Taiz y Zeiger, 2002). En el presente estudio el mayor pico de actividad fotosintética, el cual se presentó hacia el mediodía, coincidió con la mayor temperatura ($37,3 \text{ }^\circ\text{C}$). Cuando se presentó una menor actividad fotosintética se registraron temperaturas menores, $28,9 \text{ }^\circ\text{C}$ en la mañana y $32 \text{ }^\circ\text{C}$ en las horas de la tarde. Mandemaker (2007b) encontró que la temperatura y la actividad fotosintética presentaron una estrecha relación donde el máximo pico de Fn coincidió con la mayor temperatura a un valor máximo de $20 \text{ }^\circ\text{C}$, hacia las horas de la mañana y de la tarde, donde la temperatura estuvo cercana a los $12,1 \text{ }^\circ\text{C}$ la actividad fotosintética fue menor respecto al

medio día. Según lo reportado, en un día soleado se presenta una relación lineal positiva entre la tasa de fotosíntesis neta y la temperatura (Mandemaker, 2007b).

En aguacate variedad Edranol se encontró que la mayor actividad fotosintética presentó un óptimo a 20-24 °C. Valores de ± 5 °C disminuyen la fotosíntesis en un 20%. En aguacate Fuerte el rango óptimo fue de 28-31 °C, valores de temperatura cercanos a los 15 o a los 40 °C disminuyen la actividad en un 33% (Mandemaker, 2007b).

La humedad relativa es un factor determinante en el desempeño fotosintético (Taiz y Zeiger, 2002), sin embargo, en el presente estudio no se presentó una relación fuerte con este parámetro. En las horas de la mañana donde la humedad relativa es alta, la actividad fotosintética estuvo limitada más por la disponibilidad lumínica y la temperatura. Al medio día, donde la temperatura y el FFF fue mayor, la humedad relativa disminuyó significativamente, aun así, el déficit hídrico atmosférico no presentó un efecto significativo sobre la tasa de transpiración. Hacia las horas de la tarde la disminución en la tasa de F_n es atribuida a una menor tasa transpiratoria como consecuencia de la dinámica de humedad relativa la cual presentó sus niveles más bajos después del mediodía, aunque la temperatura y la RFA también disminuyen. En arboles de aguacate variedad Hass, se ha encontrado que en la tarde la disminución de la actividad fotosintética es atribuida principalmente a la humedad relativa incluso bajo condiciones óptimas de FFF y temperatura (Lui *et al.*, 2002; Heath y Arpaia, 2006).

A pesar que el comportamiento diario mantiene una dinámica similar a lo encontrado en estudios previos, se evidencia que la magnitud en las tasas diarias de fotosíntesis netas es menor respecto a lo encontrado en estudios previos bajo condiciones del subtrópico.

Mientras que para el presente estudio la máxima actividad se alcanzó al medio día con un valor de $5,80 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, Mandemaker (2007b) encontró un valor máximo de $18 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Gil *et al.* (2006) encontraron que para aguacate Hass una tasa máxima diaria de $14 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Medina-Torres *et al.* (2011) trabajaron en aguacate Hass, Colín V-101 y Rincón en Nayarit, México, los máximos valores alcanzados fueron de $30,5 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en aguacate Hass, y $17,61 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en aguacate Colín V-101 y $16,2 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en aguacate Rincón.

Otros autores han encontrado valores significativamente menores en el subtrópico en plantas en vivero. Musyimi (2007) encontró en aguacate Puebla de 8 meses en Kenya que durante el día se presentaron valores máximos de fotosíntesis neta de $6,37 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, con una tasa de transpiración de $284,0 \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, con una conductancia de $23 \mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y una C_i de $169 \mu\text{mol CO}_2 \text{mol aire}^{-1}$. Mandemaker (2007a) reporta valores máximos de fotosíntesis para plantas en vivero de $5,17 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, una conductancia estomática de $12,7 \mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, C_i de $224 \mu\text{mol CO}_2 \text{mol aire}^{-1}$ y una transpiración de $59 \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Mickelbart y Arpaia (2002) encontraron en plantas de aguacate variedad Thomas, Toro Canyon y Duke 7 de un año de edad valores de actividad fotosintética cercanos a los $8 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

Chartzoulakisa *et al.* (2002) en aguacate Hass y Fuerte de dos años de edad en contenedor encontraron valores diarios máximos de $10 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para las dos variedades.

Dado que el valor de FFF sobre las hojas del estrato medio del árbol no fue suficiente para llegar al PSL, no se evidenció un cierre estomático ni una saturación de los fotosistemas al medio día, típico de especies C3, donde la actividad fotosintética disminuye notoriamente debido a la alta radiación incidente. A pesar de esto es posible que las hojas expuestas hacia la periferia del árbol muestren un comportamiento diferencial y debido a la exposición directa a alta radiación las hojas se saturan rápidamente hacia el mediodía dado que se supera el PSL que fue encontrado cerca de los $1000 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

Los valores encontrados demuestran que a lo largo del día la planta no alcanza su potencial fotosintético respecto a la disponibilidad de luz, pues otros factores como la humedad relativa y la temperatura influyen en el grado de apertura de los estomas, y por tanto en la asimilación de CO_2 (Schaffer y Whiley, 2003; Heath *et al.*, 2004). Sumado a esto, los valores altos de PSL indican que para asegurar la máxima productividad fotosintética se debe exponer el máximo de hojas a luz plena (Mandemaker, 2007b; Musyimi *et al.*, 2007).

Un importante aspecto del manejo de un huerto de aguacate, es la estrategia para manipular culturalmente los árboles con el fin de optimizar la radiación y por ende la fotosíntesis dentro del dosel del árbol y dirigir la partición de carbono preferencialmente en mayor proporción a los órganos de interés económico, los frutos de aguacate (Salazar-García *et al.*, 2006). En esta especie la arquitectura floral poliaxial y pseudoterminal obliga a los arboles a aumentar continuamente de tamaño para buscar una mayor intensidad lumínica y seguir siendo productivos, sin embargo esta rápida y abundante producción de brotes vegetativos genera un alto nivel de sombreado. Ensayos de poda en Sudáfrica (Davie y Stassen, 1997) demuestran mejoras en el rendimiento de huertos de aguacate logrando arboles más pequeños y uniformes por medio de un diseño piramidal de la copa, lo que aparentemente mejora la intercepción de luz por las hojas; éste diseño de copa mejora el ángulo de incidencia de radiación solar y evita el sombreado entre hileras.

2.3.3. Comportamiento fotosintético durante el crecimiento y desarrollo del fruto

En hojas de brotes vegetativos y hojas de brotes reproductivos de tipo determinado e indeterminado no se encontraron diferencias significativas en el comportamiento fotosintético durante el desarrollo reproductivo. Aun así se evidencia que al momento del crecimiento lineal del fruto y la etapa de maduración la actividad fotosintética en hojas presentes en brotes de crecimiento indeterminado fue más alta, posiblemente porque en

esta etapa del desarrollo estas hojas ya alcanzaron su desarrollo completo y presentan una mayor actividad debido a que son más próximas a los frutos, que son los vertederos más fuertes en ese momento de la etapa de desarrollo.

Se evidenció un comportamiento diferencial de la actividad fotosintética durante las diferentes fases de desarrollo reproductivo. Según Medina-Torres *et al.*, 2011, la época del año y el estado fenológico del desarrollo del aguacate presenta una fuerte influencia sobre el desempeño fotosintético.

Al momento de floración la actividad fotosintética mostró valores cercanos a los $5 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, más tarde, en la fase de crecimiento lento del fruto, comprendida entre los 0 y 61 DDA, se evidenció un comportamiento similar en la tasa de fotosíntesis neta cuando los frutos presentaban un peso seco de 3,44 g y un diámetro de 3 cm. En este momento se presentaron las mayores tasas de FFF con valores cercanos a $1700 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en la fronda del árbol y $670 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en el estrato medio del árbol. En esta etapa del desarrollo reproductivo la exigencia de demandas en fotoasimilados, agua y nutrientes minerales es elevada debido a la elevada producción de flores y frutos en cuajado (Wolstenholme y Whiley, 1999; Gazit y Degani, 2002; Lovatt, 2006). El éxito de la formación de frutos en los primeros 60 días posteriores a la floración depende de la disponibilidad de fotoasimilados almacenados y de la fotosíntesis del momento (Wolstenholme y Whiley, 1995).

En el sur de California durante primavera y verano, época de cuajado y crecimiento del fruto la actividad fotosintética disminuye debido a que se pueden presentar cambios rápidos a altas temperaturas y baja HR, condiciones que pueden resultar en el cierre de estomas aun cuando las condiciones son de alta radiación (Heath *et al.*, 2003).

En la floración la disponibilidad lumínica fue la menor durante todo el período de evaluación, sin embargo se reporta que las hojas aumentan su eficiencia fotosintética en el uso de la luz con el fin de suplir las altas demandas de las estructuras reproductivas en crecimiento (Medina-Torres *et al.*, 2011)

Al inicio de la etapa de crecimiento lento del fruto la actividad fotosintética fue levemente mayor respecto al momento de floración. Aun así, esta mayor actividad no es suficiente para el soporte de todos los frutos que inician cuajado, la limitada oferta de fotoasimilados genera cerca del 90% de la abscisión del total de frutos, los que además compiten con el flujo de crecimiento vegetativo aun en crecimiento (Liu *et al.*, 1999). Medina-Torres *et al.* (2011) reportan para los cultivares Edranol, Fuerte y Hass que en las primeras fases de crecimiento del fruto se presentó un incremento importante en la tasa de F_n y en la conductancia debido posiblemente al estado fenológico de mayor demanda de fotoasimilados.

Durante la fase de crecimiento lineal, comprendida entre los 61 y los 116 DDA, y cuando el fruto tenía un peso seco de 23,65 g y un diámetro de 6 cm, se encontraron valores

menores en la actividad fotosintética cercanos a los $4,34 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, a pesar que los requerimientos de fotoasimilados son mayores en esta etapa y se espera una mayor actividad fotosintética, se evidencia que al momento de la evaluación el FFF en el estrato medio del árbol fue menor respecto a las dos fases de crecimiento anterior con valores de $500 \mu\text{mol fotones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Medina-Torres *et al.* (2011) encontraron en aguacate Hass, Colín V-101 y Rincón en Nayarit, México, que la disponibilidad de luz solar durante las estaciones del año afectan la actividad fotosintética, en época de verano y primavera donde la intensidad lumínica es mayor, se generan una mayor actividad fotosintética, mientras en períodos de otoño e invierno donde la nubosidad es mayor, la disponibilidad de luz y la actividad fotosintética disminuyen.

Al momento de la fase de maduración, comprendida entre los 116 a los 143 DDA, y cuando el fruto tenía un peso seco de 53,28 g y un diámetro de 7,9 cm, se encontraron valores menores en la actividad fotosintética cercanos a los $3,36 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Por el contrario Medina-Torres *et al.* (2011) encontraron que cuando los frutos se encontraban cercanos a madurez fisiológica la actividad fotosintética se incrementó hasta los $18,45 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Esto coincidió por lo encontrado por Whiley (1994) quien en la misma etapa de crecimiento del fruto encontró valores de fotosíntesis neta cercanos a los $30 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. En estos estudios el incremento en la F_n es atribuido a que una mayor cantidad de fotoasimilados son requeridos para la síntesis de ácidos grasos en el fruto (Medina-Torres *et al.*, 2011). Sin embargo en el presente estudio se evidenció que en esta etapa de crecimiento del fruto la radiación incidente fue baja, lo que pudo haber generado una menor actividad fotosintética.

Al momento de cosecha la actividad fotosintética disminuye aún más, cuando el fruto tenía un peso seco de 60,93 g y un diámetro de 9 cm, se encontraron valores de $1,79 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Whiley (1994) reporta este mismo comportamiento y lo atribuyó a que las hojas estaban próximas a iniciar el proceso de senescencia.

Uno, dos y tres meses después de cosecha, durante la etapa 0, donde no hay frutos presentes en el árbol y aun no se ha iniciado la producción de yemas del siguiente ciclo, se evidenciaron los valores más bajos de fotosíntesis, los valores fueron de 2,10, 1,95 y $2,20 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en los tres meses. Este período coincidió con valores más bajos de humedad relativa y de temperatura. Según Schaffer *et al.* (1991) después de cosecha la actividad fotosintética disminuye debido a la remoción de frutos, este efecto es atribuido a que la planta ya no cuenta con su principal vertedero donde los asimilados son almacenados en forma de sacarosa, por tanto estos son acumulados en forma de almidón en los cloroplastos, generando una interferencia en la absorción de luz o la disrupción de las membranas tilacoidales debido a la acumulación de sacarosa en las hojas.

3. Contenido de azúcares y ácidos grasos durante la floración y crecimiento y desarrollo del fruto

Los carbohidratos pueden llegar a ser el 95% de la materia seca del fruto de aguacate, debido a esto, son el recurso que representa mayores limitaciones al rendimiento (Whiley, 1990b). Existe una estrecha relación entre las reservas de carbohidratos y la intensidad de la floración y la formación de frutos (Whiley, 1990a).

El almidón y los azúcares solubles son los principales carbohidratos de reserva disponibles para proveer energía de crecimiento y mantenimiento (Taiz y Zeiger, 2002). En árboles como el aguacate, el patrón de acumulación de reservas en los órganos de almacenamiento es determinado por el uso y movilización de carbohidratos durante el desarrollo de la especie (Delgado *et al.*, 2003; Bertling y Bower, 2006). Los estados de desarrollo reproductivo más demandantes son la floración y el cuajado del fruto, donde gran cantidad de carbohidratos no estructurales de reserva son movilizados desde las hojas hacia los frutos, y la fase maduración del fruto donde se presenta una rápida utilización de carbohidratos para la formación de ácidos grasos (Gazit y Degani, 2002; Knight, 2002; Rosales *et al.*, 2003; Burdon *et al.*, 2011; Grant *et al.*, 2011).

El costo metabólico del desarrollo de un fruto de aguacate hasta madurez se ha considerado más alto que el de un fruto que predominantemente almacena azúcar (Wolstenholme, 1987). Al considerar su alto contenido de aceite, el bajo contenido de humedad y la presencia de una semilla grande y rica en carbohidratos la movilización y consumo de reservas es considerable (Castillo-González *et al.*, 1998).

A pesar de la importancia de los carbohidratos y el contenido de ácidos grasos en el crecimiento y desarrollo del fruto de aguacate, poca es la información disponible sobre la dinámica en la acumulación y distribución de estos durante la ontogenia del fruto. La determinación del contenido de los diferentes tipos de ácidos grasos es de particular importancia para su posible aprovechamiento industrial, especialmente en la industria cosmética y de alimentos.

Dinámica de acumulación y distribución de fotoasimilados en el aguacate

El almidón y los azúcares solubles son los carbohidratos predominantes como reservas de energía para el crecimiento y mantenimiento. El almidón es la forma más común e importante dentro de los carbohidratos y las concentraciones en las plantas pueden alcanzar el 20% de la masa seca de algunos tejidos; además es el indicador más útil de fluctuaciones estacionales en cosechas y está estrechamente relacionado con el desempeño del árbol (Paz-Vega, 1997).

La sacarosa es el principal carbohidrato soluble usado en el metabolismo de las plantas, sin embargo, también oligosacáridos, azúcares alcoholes o alditoles son importantes en algunas especies frutales y han sido reportados por jugar un papel importante en el metabolismo, como el perseitol en el aguacate, estaquiosa en cucúrbitas, sorbitol en pera, manitol en manzana e inositol en granos (Cripps y Cowan, 2000; Bertling y Bower, 2006).

En diferentes estudios se han reportado azúcares como perseitol y manoheptulosa como los productos primarios de la fijación fotosintética de CO₂ en aguacate, además de ser componentes característicos del flujo de savia que va desde de las hojas a los vertederos en crecimiento (Cripps y Cowan, 2000; Liu *et al.*, 2002; Xuan *et al.*, 2002; Burdon *et al.*, 2007). El perseitol es un carbohidrato no estructural dominante en la pulpa del aguacate y en menor cantidad la manoheptulosa, los niveles de fructosa, glucosa y fructosa son en promedio más bajos (Liu *et al.*, 1999; Cripps y Cowan, 2002; Burdon *et al.*, 2007).

El perseitol puede ser fácilmente convertido a manoheptulosa, estos dos son usados en diferentes rutas metabólicas; éste se encuentra en concentraciones considerablemente altas en varias partes de la plantas de aguacate y ha sido caracterizado como reserva de energía durante el proceso de maduración del fruto dada su función como molécula simple para proveer esqueletos de carbono para la formación de proteínas y aceites, de ahí su importancia en la partición de carbono durante las diferentes fases de desarrollo del fruto (Liu *et al.*, 1999; Xuan *et al.*, 1999b; Xuan *et al.*, 2002; Bertling y Bower, 2006; Grant *et al.*, 2011).

Las hojas de aguacate pueden almacenar grandes cantidades de carbohidratos y minerales que se reciclan durante los períodos de demanda (Whiley, 1990a). De manera similar, los componentes estructurales del árbol como tallo y raíces tienen la capacidad de almacenar el exceso de carbohidratos en forma de almidón (Wolstenholme, 1987).

La dinámica de acumulación de carbohidratos en las hojas está asociada con la fenología del árbol. Previo al inicio de la emisión de brotes vegetativos y reproductivos las concentraciones de carbohidratos son bajas, una vez inicia la brotación, la cantidad de azúcares totales en las hojas es más alta; al momento de floración gran cantidad de carbohidratos no estructurales de reserva son movilizados desde las hojas (Gazit y

Degani, 2002). A medida que la mayoría de flores entran en abscisión e inicia el cuajado de frutos estas concentraciones disminuyen debido a las mayores demandas metabólicas en esta fase (Rosales *et al.*, 2003; Burdon *et al.*, 2011; Grant *et al.*, 2011).

Gazit y Degani (2002) reportan que la mayor abscisión de frutos se debe a la rápida utilización de reservas de carbohidratos del árbol, la cantidad de fotoasimilados necesarios se incrementa y excede la capacidad fotosintética de las hojas, por tanto el crecimiento del sumidero se limita por la baja disponibilidad de metabolitos en las hojas.

Durante la fase de crecimiento lineal del fruto las concentraciones en las hojas aumentan de nuevo debido a que la mayoría de hojas son maduras e inician mayor producción de fotoasimilados (Rosales *et al.*, 2003; Burdon *et al.*, 2011; Grant *et al.*, 2011), aun así, en la fase de maduración del fruto la concentración de carbohidratos en las hojas disminuye nuevamente debido a la rápida utilización de estos en la formación de ácidos grasos. Al momento de cosecha el contenido de aceite en la pulpa puede llegar hasta el 25% por lo tanto el consumo de carbohidratos es alto en las fases finales de crecimiento (Knight, 2002).

La disponibilidad de carbohidratos en el árbol se ha considerado como el primer factor clave en la abscisión de frutos, esto demostrado con correlaciones entre niveles de carbohidratos y rendimiento, en algunos estudios se ha demostrado que la implementación de técnicas para incrementar los niveles de carbohidratos resultan en una mayor cantidad de frutos y en frutos de mayor tamaño al momento de cosecha (Wolstenholme *et al.*, 1990; Paz-Vega, 1997; Lovat, 2006).

La concentración de azúcares en los frutos también varía según la etapa de desarrollo. Los frutos que superan el pico de cuajado y permanecen en el árbol presentan incrementos en la concentración de azúcares en semilla y pulpa de manera lineal conforme se incrementa la acumulación de materia seca. Hacia las fases finales del desarrollo del fruto la concentración de carbohidratos disminuye lo que está asociado con el inicio del período de maduración en aguacate Hass (Cripps y Cowan, 2000; Liu *et al.*, 2002; Burdon *et al.*, 2007). Según Bertling y Bower (2006) los niveles de perseitol, manoheptulosa, sacarosa y glucosa en pulpa y semilla disminuyen previo a la fase de maduración y de forma simultánea se presenta un incremento en la concentración de aceites en la pulpa (Xuan *et al.*, 1999b; Xuan *et al.*, 2002).

El fruto de aguacate contiene altos niveles de ácidos grasos (cerca del 40% del peso seco en algunos cultivares), por lo cual se requiere grandes cantidades de carbohidratos comparado con otro tipo de frutales que almacenan solo azúcares, como manzana, banano o naranja. El alto contenido de aceite, junto con el gran tamaño de la semilla, son los responsables del alto consumo de energía durante el crecimiento y desarrollo del fruto, razón por la cual las reservas de carbohidratos son agotadas tanto en hojas como en pulpa y semilla durante las fases finales del crecimiento y desarrollo del fruto (Paz-Vega, 1997; Xuan *et al.*, 1999b).

El contenido de aceite en aguacate, determinado con base en el peso seco, varía según la raza, de 2,5% a 8,0% en las variedades de la raza Antillana, entre 10% a 13% en variedades de raza Guatemalteca y de 15% a 25% o incluso más, en las variedades Mexicanas. En diferentes variedades comerciales se ha determinado un contenido de aceite cercano al 20% (Knight, 2002). En la variedad Hass, el contenido de aceite pasa de un 8,83% a un 13,37% durante el desarrollo del fruto, en la variedad Fuerte el contenido de aceite pasa de un 12,43% a un 20,14% y en la variedad Isabel el contenido de aceite pasa de un 12,46% a un 18,7 (Olaeta *et al.*, 2007).

El mínimo contenido de aceites para comercialización es del 8%, después de maduración este puede aumentar hasta el 20%, ocurriendo entre el período de cosecha, cuando el fruto alcanza la maduración completa y el punto de madurez comercial, la cantidad de ácidos grasos insaturados aumenta y la de saturados disminuye (Ozdemir y Topuz, 2004).

El alto contenido de aceite y lípidos que constituyen el fruto de aguacate, incluyen tri-, di- y mono-glicéridos. Los lípidos son compuestos que tienen uno o dos más ácidos grasos, en general es la combinación de ácidos grasos lo que determina las características fisicoquímicas y nutricionales de los lípidos (Renquejo-Tapia *et al.*, 1999). En un fruto maduro aproximadamente el 85% de estos lípidos son triglicéridos usados principalmente como compuestos de almacenamiento que proveen esqueletos de carbono y energía para las semillas que van a germinar. Estos lípidos son sintetizados únicamente durante el crecimiento y la maduración del fruto una vez cosechados la producción es nula (Campos *et al.*, 2011) y su contenido en el fruto es afectado por factores como la variedad, la posición del fruto en el árbol, ubicación dentro del fruto, grado de madurez, prácticas culturales, condiciones ambientales, y manejo poscosecha (Renquejo-Tapia *et al.*, 1999; Campos *et al.*, 2011).

Los lípidos presentes en la pulpa del aguacate en su mayoría corresponden a ácidos grasos insaturados (80 a 85% del contenido total de aceite) (Olaeta, *et al.*, 1999; Renquejo-Tapia *et al.*, 1999; Knight, 2002; Ozdemir y Topuz, 2004; Olaeta *et al.*, 2007).

Los ácidos grasos en la pulpa son largos con cadenas de 16 carbonos o más. Los triacilglicerolés pueden contener una amplia variedad de ácidos grasos, aunque solo cinco o seis están presentes usualmente en cantidades significativas en el fruto de aguacate, siendo el ácido oleico el más abundante (cerca del 60% del total de lípidos), seguido de los ácidos palmítico y linoleico. El ácido palmitoleico puede o no estar presente. Más del 95% del total de lípidos contenidos en la pulpa está compuesto por cuatro ácidos: entre los mono-insaturados, el ácido oleico (C18:1) que constituye entre el 42% y 81% y el ácido palmítico (C16:1) con 0% a 8,3% del total de lípidos; el ácido linoleico, del tipo poli-insaturado (C18:2), que varía entre 6% y 18,5% y el ácido palmítico, saturado (C16), cuyo nivel puede fluctuar entre 7,2% y 25% de los lípidos totales

(Olaeta, *et al.*, 1999; Renquejo-Tapia *et al.*, 1999; Knight, 2002; Ozdemir y Topuz, 2004; Olaeta *et al.*, 2007).

Otros ácidos grasos que se forman con el desarrollo del fruto, si bien en proporciones muy inferiores al oleico son: linoleico (10 a 11%) y palmítico (casi 7%). También aparecen trazas de ácido esteárico, mirístico, linolénico y araquídico. En cualquier caso los ácidos grasos insaturados prevalecen en la composición, lo que hace que del aceite de aguacate apto para el consumo humano. Al comparar el índice de yodo con el de otros alimentos este posee un valor más alto que otros aceites lo que supone que la formación de colesterol sea reducida, porque a mayor índice de yodo menor es la presencia de ácidos grasos saturados (Campos *et al.*, 2011).

A medida que el fruto se desarrolla existe un incremento significativo en el contenido de aceite y a su vez cada cultivar presenta curvas características (Olaeta, *et al.*, 1999; Knight, 2002; Olaeta *et al.*, 2007). El contenido de ácidos grasos aumenta en el mesocarpio pocos días después del cuajado del fruto, este contenido se correlaciona fuertemente con la edad del fruto. A medida que aumenta el contenido de aceite, la humedad disminuye en la misma proporción, así el porcentaje de agua y aceite permanece constante durante todo el desarrollo del fruto. Sin embargo la biosíntesis de triglicéridos inicia tiempo después del cuajado del fruto (Knight, 2002; Ozdemir y Topuz, 2004; Undurraga *et al.*, 2007).

La concentración de aceite en aguacate aumenta durante su desarrollo y es significativamente determinante para su palatabilidad; esta variable fue uno de los primeros índices de madurez y continua siendo el indicador más confiable (Hofman *et al.*, 2002). En algunos países se han determinado niveles mínimos de aceite que garanticen una buena aceptabilidad. Por ejemplo, para 'Hass', Estados Unidos exige un 8% e Israel un 9% (Undurraga *et al.*, 2007).

A pesar de la importancia de los carbohidratos y el contenido de ácidos grasos en el crecimiento y desarrollo del fruto de aguacate, poca es la información disponible sobre la dinámica en la acumulación y distribución de estos durante la ontogenia del fruto. El objetivo de este trabajo es determinar la dinámica de acumulación de fotoasimilados en la planta de aguacate (*Persea americana* Mill.) variedad Lorena durante las fases del desarrollo reproductivo bajo las condiciones de la región productora de Mariquita, Tolima.

3.1 Metodología

3.1.1 Determinación del contenido de azúcares en hojas, flores y pulpa de frutos

Para la determinación de la dinámica de azúcares totales y reductores se colectaron 100 g de flores al momento de anthesis, 100 g de hojas presentes en brotes con crecimiento vegetativo y hojas presentes en brotes con crecimiento reproductivo a los 0, 38, 79, 102 y 122 DDA y 10 frutos a los 38, 48, 79, 102, 122 y 136 DDA los cuales fueron separados en pulpa, semilla y cáscara. Las muestras se secaron en horno de ventilación forzada a 60 °C durante 48 horas, posteriormente el material fue molido y pasado por un tamiz de 0,2 mm.

Contenido azúcares totales

La extracción de la muestra se llevó a cabo con agua destilada y para la cuantificación se siguió el método de Dubois *et al.* (1956).

Preparación de soluciones:

Se pesaron 8,0 g de fenol en un frasco ámbar de 25 mL, se disolvió en agua destilada agitando fuertemente hasta completar a 10 mL, y formar una emulsión lechosa. Para elaborar el patrón de calibración se pesaron 0,0250 g de D-glucosa para ser disueltos en 10 mL de agua destilada, luego aforados a 25 mL con agua destilada ([Glucosa]= 1,0 mg · mL⁻¹), la solución fue almacenada en un tubo Falcon en nevera a 4 °C.

Curva de calibración:

Se utilizó como patrón la solución de D-glucosa de aproximadamente 1,00 mg·mL⁻¹ previamente preparada. Se realizaron las mezclas de reacción indicadas en la tabla 3-1, para lo cual en un tubo de reacción de 2,0 mL se agregó el volumen respectivo de agua destilada y las diferentes cantidades de patrón con ayuda de micropipeta y por triplicado, posteriormente se agregaron 200 µL de fenol 80%, recién preparado y agitado. Seguido, se adicionaron 1,0 mL (1000 µL) de ácido sulfúrico concentrado y se agito en vórtex por 1 minuto, luego se dejó enfriar a temperatura ambiente y en oscuridad. Se leyó la absorbancia a 590 nm contra el blanco de reactivos, el cual se preparó al mismo tiempo que la curva de calibración corresponde al primer tubo de la tabla 1. Se construyó la gráfica de azúcar total (mg·mL⁻¹ o µg·µL⁻¹) Vs. absorbancia promedio a 590 nm (Figura 3-1).

Tabla 3-1. Mezclas de reacción para construcción de curva de calibración para azúcares solubles totales por el método de Dubois *et al.* (1956). Glc= glucosa.

Agua destilada (μL)	Volumen Patrón Glc (μL)	Fenol 80 % (p/v) (μL)	$\text{H}_2\text{SO}_4 > 98$ % (μL)
210	0	200	1000
205	5	200	1000
200	10	200	1000
195	15	200	1000
190	20	200	1000
185	25	200	1000
180	30	200	1000

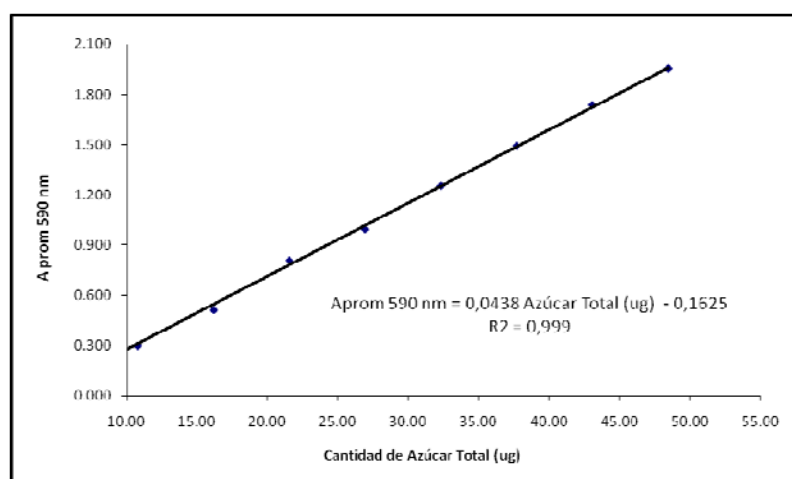


Figura 3-1. Azúcares totales ($\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ o $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$) Vs. absorbancia promedio a 590 nm.

Procesamiento de muestras: Se pesaron 25,0 mg de material vegetal seco y se llevaron a un tubo de reacción de 15 mL y se agregaron 5,0 mL de agua destilada, se agitó a temperatura ambiente en agitador horizontal por 60 minutos. Luego se centrifugó a 6000 rpm durante 30 minutos a 12 °C. Por último se hizo la separación del sobrenadante (extracto) del sedimento.

En un tubo de reacción de 2,0 mL se mezclaron 180 μL de agua destilada y 30 μL del extracto, se adicionaron 200 μL de fenol 80%. Posteriormente se adicionó 1,0 mL de ácido sulfúrico concentrado. La muestra se agitó con vórtex por 1 minuto, luego se dejó enfriar a temperatura ambiente y en oscuridad. Se leyó la absorbancia a 590 nm. El blanco de la determinación fue 210 μL de agua destilada, 200 μL de fenol 80% (p/v) y 1,0 ml de ácido sulfúrico > 98%. Las lecturas se interpolaron directamente en la curva de calibración.

Para encontrar la concentración de azúcares totales ($\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$) se despeja la ecuación como sigue:

$$C_{Azúcar\ Total} = \frac{A_{Promedio\ 590nm} + 0,1625}{0,0438}$$

Para encontrar la cantidad de azúcar total en reacción se multiplicó la concentración encontrada por el volumen total de la reacción (1410 μL):

$$C_{Azúcar\ Total} \frac{\mu\text{g}}{\mu\text{L}} \times 1410\mu\text{L} = X \mu\text{g}\ Azúcar\ Total$$

Cantidad que se encuentra en 30 μL de un total de 5000 μL de extracto, con lo cual:

$$X \mu\text{g}\ Azúcar\ Total \times \frac{5000\ \mu\text{L}}{30\mu\text{L}} = X \mu\text{g}\ de\ Azúcar\ Total$$

Para determinar la relación entre la cantidad de azúcar extraída y la cantidad de material vegetal, en μg azúcar total extraído $\cdot\text{mg}^{-1}$ material vegetal fresco, se toma la cantidad de azúcar encontrada y se divide entre la cantidad de material vegetal que se sometió a extracción:

$$\frac{X \mu\text{g}\ de\ Azúcar\ Total}{25,0\ \text{mg}\ Material\ Vegetal\ Fresco} = X \frac{\text{mg}\ de\ Azúcar\ Total}{\text{g}\ Material\ Vegetal\ Fresco}$$

El contenido final se expresa en Azúcares totales/Material vegetal fresco ($\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$).

Contenido de azúcares reductores

El método de Nelson (1944) - Somogyi (1952) propone la formación de un complejo entre el tartrato de sodio y potasio y el Cu^{2+} a pH menor a 7,0, el cual es capaz de oxidar los monómeros de carbohidratos o azúcares con cualquier extremo reductor. El método se basa en la reducción cuantitativa del Cu^{+2} para la generación de óxido cuproso Cu_2O , el cual reacciona cuantitativamente para la formación de un complejo que puede ser seguido a 660 nm. Aunque el mecanismo no se ha elucidado completamente, sí se conoce que todos los aldehídos y cetonas α - hidroxiladas, como lo son las aldosas y cetosas, pueden ser objeto de oxidación por el Cu^{2+} bajo las condiciones de pH y calentamiento adecuadas. El precipitado de Cu_2O (amarillo-naranja) puede aparecer, dependiendo de la cantidad de azúcar en la muestra, en ese caso es necesario centrifugar antes de hacer la medida espectrofotométrica.

Preparación de soluciones:

Somogyi I: Se disolvieron 3,75 g de tartrato de sodio y potasio tetrahidratado ($\text{PM } 282,23 \text{ g}\cdot\text{mol}^{-1}$), en 100,0 mL de agua destilada, se adicionaron 7,50 g de carbonato de sodio anhidro ($\text{PM } 105,99 \text{ g}\cdot\text{mol}^{-1}$), se agitó hasta que los sólidos se disolvieron completamente, luego se adicionaron 4,50 g de sulfato de sodio, la solución se mezcló y se llevó a un volumen de 250,0 mL en un balón aforado. La solución fue filtrada y llevada a nevera a 4 °C.

Somogyi II: Se disolvieron 4,00 g de sulfato de cobre pentahidratado ($\text{PM } 249,68 \text{ g}\cdot\text{mol}^{-1}$) en agua destilada, luego se adicionó 36,00 g de sulfato de sodio anhidro ($\text{PM } 142,04 \text{ g}\cdot\text{mol}^{-1}$), y se mezcló hasta disolver totalmente. Se llevó a un volumen final de 200 mL. La solución fue filtrada y llevada a nevera a 4 °C.

Reactivo de Nelson

Solución A: Se disolvieron 25,0 g de molibdato de amonio tetrahidratado ($\text{PM } 1235,86 \text{ g}\cdot\text{mol}^{-1}$) en 400 mL de agua destilada, luego se adicionó gota a gota en agitación constante y sobre cama de hielo 21 mL de ácido sulfúrico concentrado.

Solución B: Se disolvieron 0,60 g de arsenato monoácido de sodio heptahidratado ($\text{PM } 311,90 \text{ g}\cdot\text{mol}^{-1}$) en 25 mL de agua destilada.

La solución A y B fueron mezcladas y llevadas a un volumen final de 500 mL con agua destilada, se incubó a 37 °C por 36 horas, posteriormente la solución fue filtrada y almacenada a 4 °C.

Buffer acetato de sodio 50 mM pH 5,00: Se disolvió 3,40 g de acetato de sodio trihidratado ($\text{PM } 136,08 \text{ g}\cdot\text{mol}^{-1}$) en 450 mL de agua destilada, el pH fue ajustado con ácido acético 0,1 N y se llevó a 500 mL con agua destilada.

Estándar de calibración: Se pesaron 0,1 g de glucosa y disolvieron en 80 mL de buffer acetato de sodio 50 mM pH 5,0. Se aforo a 100 mL con el mismo buffer de extracción (patrón = $1,00 \text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$).

Curva de calibración: Se realizó usando un patrón de glucosa $1,00 \text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ en buffer acetato de sodio 50 mM pH 5,0. Se realizaron las mezclas de reacción presentadas en la tabla 3-2, para lo cual, en un tubo de reacción de 2,0 mL se adicionó el volumen respectivo de buffer acetato de sodio 50 mM pH 5,0 y la cantidad de patrón. Sobre la mezcla anterior, se agregó a cada tubo 250 μL de reactivo somogyi I y rápidamente 50 μL de reactivo somogyi II, se agitó fuertemente con vórtex por 20 segundos y a temperatura ambiente. Luego, se sometió a calentamiento (80-85 °C) en agua en ebullición por 1 h. La solución se dejó enfriar a temperatura ambiente y en oscuridad. Se agitó con vórtex y se agregó 500 μL de reactivo de Nelson. Se adicionaron 500 μL de agua destilada, luego se agitó con vórtex por 30 segundos para retirar el CO_2 restante. La solución se centrifugó a 14000 rpm durante 30 minutos a 12 °C. La absorbancia fue

leída a 660 nm contra el blanco de reactivos, el cual consistió en 270 μL de buffer acetato de sodio 50 mM pH 5,0, 250 μL de somogyi I, 50 μL de reactivo somogyi II, 500 μL de reactivo Nelson y 500 μL de agua destilada. Se construyó la gráfica Concentración de azúcares reductores ($\text{mg}\cdot\text{mL}$ o $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}$) Vs. absorbancia promedio a 660 nm (Figura 3-2).

Tabla 3-2. Mezclas de reacción para construcción de curva de calibración para azúcares reductores por el método de Somogyi-Nelson.

Volumen Buffer (μL)	Volumen Patrón (μL)	Somogyi I (μL)	Somogyi II (μL)	Nelson (μL)	Agua destilada (μL)
270	0	250	50	500	500
265	5	250	50	500	500
260	10	250	50	500	500
250	20	250	50	500	500
245	25	250	50	500	500
240	30	250	50	500	500
235	35	250	50	500	500
230	40	250	50	500	500

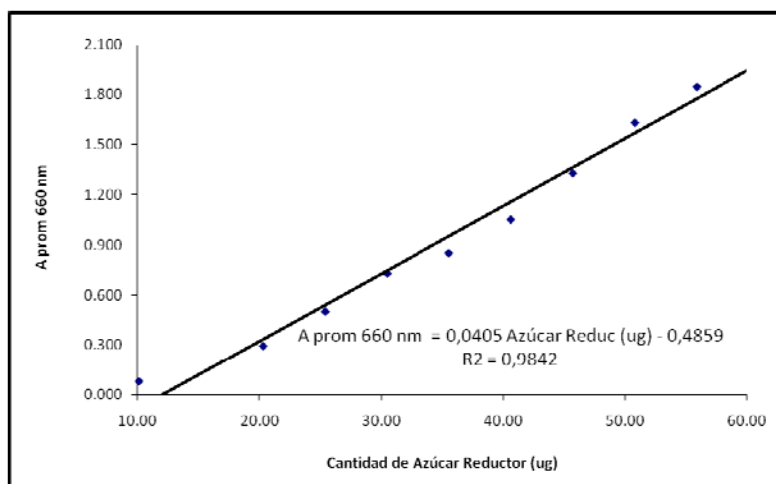


Figura 3-2. Azúcares reductores ($\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ o $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$) Vs. absorbancia promedio 660 nm.

Procesamiento de muestras: Se pesaron 10,0 mg de material vegetal seco en un tubo de reacción de 15 mL. La extracción se realizó por triplicado. A cada tubo se agregaron 4,0 mL de buffer acetato de sodio 50 mM pH 5,0. Las muestras se llevaron a un agitador horizontal a temperatura ambiente por 60 minutos. Luego se centrifugó a 6000 rpm durante 30 minutos a 12 °C, por último se realizó la separación del extracto del sedimento.

Con el fin de realizar la determinación de los azúcares reductores en el extracto, se preparó la siguiente mezcla de reacción por triplicado en un tubo de reacción de 2,0 mL: 240 μL de buffer acetato de sodio 50 mM pH 5,0 y 30 μL del extracto, inmediatamente se adicionaron 250 μL de reactivo somogyi I y 50 μL de reactivo somogyi II, se agitó con vórtex por 20 segundos. Luego, se calentó en agua en ebullición por 1 hora. Las muestras se dejaron enfriar a temperatura ambiente y se agitaron en vórtex. Se les agregó 500 μL de reactivo de Nelson, y en agitación constante, 500 μL de agua destilada, se continuó agitando en vórtex por 30 segundos para retirar el CO_2 restante. Se centrifugó a 14000 rpm durante 30 minutos a 12 °C. Se leyó la absorbancia a 660 nm contra el blanco de reactivos, que consistió en 270 μL de buffer acetato de sodio 50 mM pH 5,0, 250 μL de somogyi I, 50 μL de reactivo somogyi II, 500 μL de reactivo Nelson y 500 μL de agua destilada. Las lecturas se interpolaron directamente en la curva de calibración.

Para encontrar la concentración de azúcares reductores ($\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$) se despeja la ecuación como sigue:

$$C_{\text{Azúcar Reductor}} = \frac{A_{\text{Promedio } 660\text{nm}} + 0,4859}{0,0405}$$

Para encontrar la cantidad de azúcar reductor en reacción se multiplico la concentración encontrada por el volumen total de la reacción (1570 μL):

$$C_{\text{Azúcar Reductor}} \frac{\mu\text{g}}{\mu\text{L}} \times 1570\mu\text{L} = X \mu\text{g Azúcar Reductor}$$

Cantidad que se encuentra en 170 μL de un total de 3000 μL de extracto, con lo cual:

$$X \mu\text{g Azúcar Total} \times \frac{3000 \mu\text{L}}{170\mu\text{L}} = X \mu\text{g de Azúcar Total}$$

Para determinar la relación entre la cantidad de azúcar extraída y la cantidad de material vegetal, en μg azúcar reductor extraído $\cdot\text{mg}^{-1}$ material vegetal, se toma la cantidad de azúcar encontrada y se divide entre la cantidad de material vegetal que se sometió a extracción:

$$\frac{X \mu\text{g de Azúcar Total}}{10,0 \text{ mg Material Vegetal Fresco}} = X \frac{\text{mg de Azúcar Total}}{\text{g Material Vegetal Fresco}}$$

El contenido final se expresa en Azúcares reductores/material vegetal fresco ($\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$).

Para evaluar las diferencias en las curvas de contenido de azúcares totales y reductores entre los dos tipos de hojas y en el contenido de azúcares totales y reductores entre la

pulpa, semilla y cáscara de los frutos se realizó un análisis de medidas repetidas en el tiempo utilizando el programa STATISTICA 6 (Statsoft, 2003).

3.1.2 Determinación de perfil de ácidos grasos en pulpa de frutos

Para la determinación de ácidos grasos los frutos fueron colectados a los 79, 102, 122 y 136 DDA. En laboratorio se realizó la separación de la pulpa, la cual fue secada en horno a 60 °C durante 48 horas, posteriormente el material fue molido y pasado por un tamiz de 0,2 mm. Para caracterizar el perfil de ácidos grasos se utilizó una muestra compuesta por 10 frutos.

La extracción de aceite se realizó por el método Soxleth con hexano, se siguió el procedimiento oficial de determinación de contenido de aceite de órganos vegetales de la USDA (Lee, 1981). El análisis de perfil de ácidos grasos se realizó determinando los ésteres metílicos de ácidos grasos mediante cromatografía de gases (GC) con detector de ionización en llama (FID). Los análisis se realizaron de acuerdo con las normas AOCS (American Oil Chemists' Society) Official Method Ce 2-66 y Ce 1-62).

La muestra de aceite se saponificó usando KOH/MeOH. Los ácidos grasos se derivaron a ésteres usando una solución de BF₃ en metanol. Los ésteres se extrajeron y 1 uL se inyectó al sistema cromatográfico. El equipo utilizado fue un cromatógrafo de gases 7890 A (Agilent Technologies, Wilmington, DE, E.E.U.U), la columna empleada en el análisis fue una DB-23 (J&W Scientific, Cat. 122-2362) 60m x 0.25 mm D.I. x 0.25 um f.e. La inyección se realizó en el modo split (50:1). Se usó hidrógeno como gas de arrastre a un flujo constante de 33 cm Soxleth. Como patrón de referencia para los tiempos de retención se empleó una mezcla SupelcoTM 37 component FAME mix (Supelco, Bellefonte, PA, Cat No 47885-U).

Los esterres metílicos de los ácidos grasos se identificaron por comparación con los tiempos de retención de la mezcla patrón analizada bajo las mismas condiciones cromatográficas y la cuantificación se realizó mediante el método de normalización de áreas. Los resultados se expresaron en porcentaje masa a masa (m/m) de conformidad con la norma AOCS Ce 1-62.

3.2 Resultados

3.2.1. Contenido de azúcares en hojas de brotes vegetativos y reproductivos

No se presentaron diferencias significativas en la concentración de azúcares totales ni en la concentración de azúcares reductores entre hojas de brotes vegetativos y hojas de brotes reproductivos (Tabla 3-3).

A diferencia de la concentración de azúcares totales, la concentración de azúcares reductores en hojas presentó una variación significativa entre las distintas fases del desarrollo del fruto (Tabla 3-3).

Tabla 3-3. Valores de F y P para el contenido de azúcares totales y reductores en hojas de brotes vegetativos y reproductivos entre las distintas fases de crecimiento y desarrollo del fruto.

	Totales	Reductores
Tipo de brote	$F_{1,4} = 30,67, p = 0,6091$	$F_{1,4} = 1,33, p = 0,311$
Tiempo	$F_{4,16} = 2,31, p = 0,101$	$F_{4,16} = 5,096, p = 0,007$
Interacción	$F_{4,16} = 1,71, p = 0,1948$	$F_{4,16} = 12,36, p < 0,001$

Se presentaron diferencias significativas entre la concentración de azúcares totales y la concentración de azúcares reductores en hojas de brotes vegetativos ($F_{1,4} = 10,36, P < 0,001$) durante las fases del desarrollo del fruto (Figura 3-3).

En hojas de brotes vegetativos la concentración de azúcares totales se presentó constante durante las fases de desarrollo reproductivo con valores entre $45,74 \pm 0,77$ y $47,94 \pm 0,35 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$. Sin embargo se evidenció una ligera disminución durante la fase de crecimiento lineal del fruto (Figura 3-3).

La concentración de azúcares reductores en hojas de brotes vegetativos presentó diferencias significativas durante las fases del desarrollo reproductivo. Se evidenció una disminución en la concentración conforme el fruto se desarrolla. Al momento de floración la concentración fue más alta ($29,03 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1} \pm 3,75$) y durante la fase de crecimiento lineal del fruto se presentó la más baja ($15,69 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1} \pm 2,66$) (Figura 3-3).

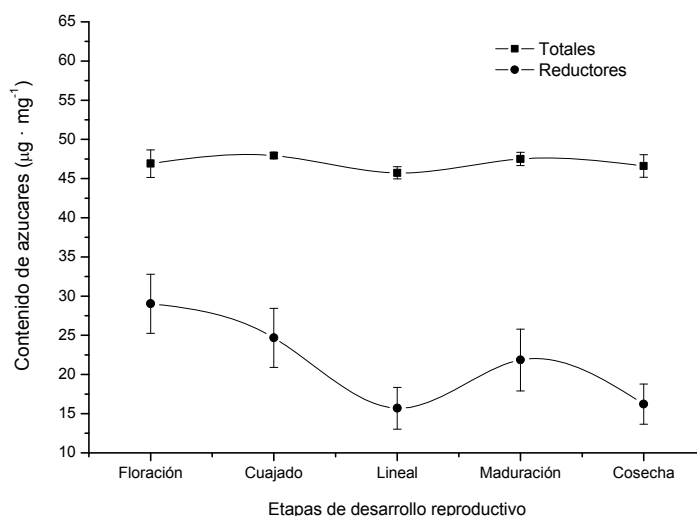


Figura 3-3. Contenido de azúcares totales y reductores en hojas de brotes vegetativos durante el desarrollo del fruto de aguacate (*Persea americana* Mill) variedad Lorena en el Municipio de Mariquita – Tolima. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Se presentaron diferencias significativas entre la concentración de azúcares totales y la concentración de azúcares reductores en hojas de brotes reproductivos ($F_{1,4} = 9,38$, $P < 0,001$) durante las fases del desarrollo del fruto (Figura 3-4).

En hojas de brotes reproductivos la concentración de azúcares totales se presentó constante durante las fases de desarrollo del fruto con valores entre $45,03 \pm 0,77$ y $52,47 \pm 1,75 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$. Sin embargo se evidenció una ligera disminución en la concentración durante la fase de crecimiento lineal del fruto (Figura 3-4).

La concentración de azúcares reductores en hojas de brotes reproductivos presentó diferencias significativas durante las fases del desarrollo del fruto. Se evidenció que los valores más bajos se presentaron al momento de floración ($14,15 \pm 3,75 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$), estos aumentaron levemente al momento del cuajado del fruto ($23,36 \pm 3,75 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) y disminuyeron nuevamente hacia la fase de maduración del fruto ($18,65 \pm 2,55 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) (Figura 3-4).

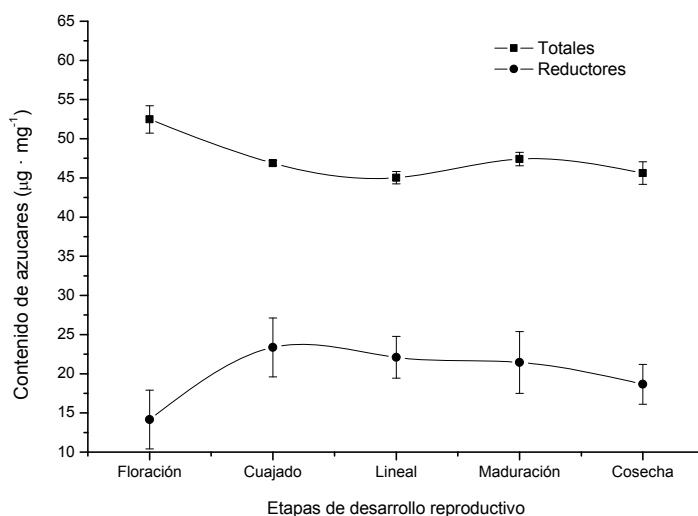


Figura 3-4. Contenido de azúcares totales y reductores en hojas de brotes reproductivos durante el desarrollo del fruto de aguacate variedad Lorena. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Al hacer la comparación entre tipos de hojas de brotes reproductivos de tipo determinado y hojas de brotes reproductivos de tipo indeterminado, no se encontraron diferencias significativas en la concentración azúcares totales ($F_{1,4} = 0,0011$, $P = 0,9750$) ni en la concentración de azúcares reductores ($F_{1,4} = 0,1772$, $P = 0,6954$).

3.2.2. Contenido de azúcares durante el crecimiento y desarrollo del fruto

La concentración de azúcares totales y reductores en pulpa, cáscara y semilla de aguacate, presentó una variación significativa durante el crecimiento y desarrollo del fruto (Tabla 3-4).

Tabla 3-4. Valores de F y P para el contenido de azúcares totales y reductores en pulpa semilla y cáscara entre las distintas fases de desarrollo del fruto de aguacate.

	Totales	Reductores
Tejido	$F_{2,6} = 1,56$, $p = 0,2837$	$F_{2,6} = 26,62$, $p < 0,001$
Tiempo	$F_{3,18} = 16,85$, $p < 0,001$	$F_{3,18} = 10,106$, $p < 0,001$
Interacción	$F_{6,18} = 3,1728$, $p = 0,026$	$F_{6,18} = 8,89$, $p = 0,00014$

Se presentaron diferencias significativas entre la concentración de azúcares totales ($41,36 \pm 0,51 \mu\text{m} \cdot \text{mg}^{-1}$) y la concentración de azúcares reductores ($26,92 \pm 0,96 \mu\text{m} \cdot \text{mg}^{-1}$) en flores de aguacate ($F_{5,8} = 12,39$, $P < 0,001$).

Se presentaron diferencias significativas entre la concentración de azúcares totales y la concentración de azúcares reductores en la pulpa ($F_{5,8} = 12,39$, $P < 0,001$) entre las distintas fases de desarrollo del fruto. Se evidencia una relación inversa entre la concentración de azúcares totales y reductores (Figura 3-5).

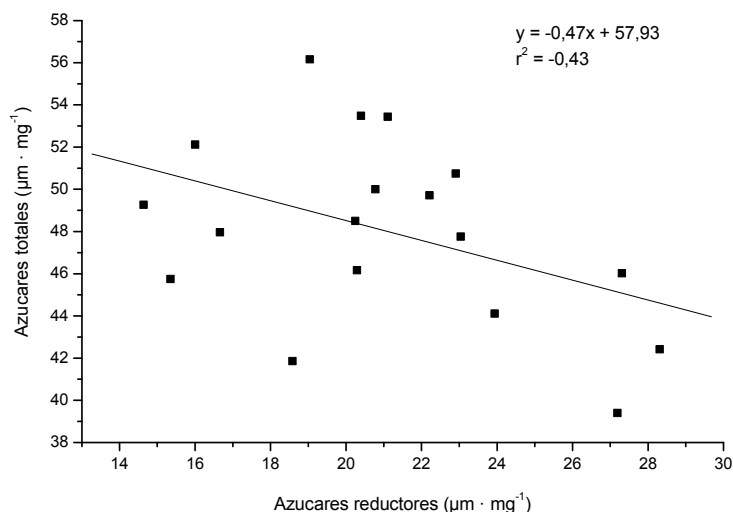


Figura 3-5. Relación entre contenido de azúcares totales y reductores en pulpa durante el desarrollo del fruto de aguacate variedad Lorena.

La concentración de azúcares totales en la pulpa del fruto de aguacate presentó una variación significativa durante el desarrollo del fruto. Los valores más altos se presentaron durante la fase de crecimiento lineal ($52,31 \pm 1,23 \mu\text{m} \cdot \text{mg}^{-1}$) y disminuyó hacia la fase de cosecha ($41,79 \pm 1,01 \mu\text{m} \cdot \text{mg}^{-1}$) (Figura 3-6).

La concentración de azúcares reductores también presentó una variación significativa durante el desarrollo del fruto. Los valores más bajos se presentaron al momento de cuajado ($15,33 \pm 0,77 \mu\text{m} \cdot \text{mg}^{-1}$), luego la concentración aumentó hasta alcanzar el valor máximo en la fase de maduración ($25,95 \pm 2,43 \mu\text{m} \cdot \text{mg}^{-1}$) y disminuyó nuevamente al momento de cosecha ($23,24 \pm 3,79 \mu\text{m} \cdot \text{mg}^{-1}$) (Figura 3-6).

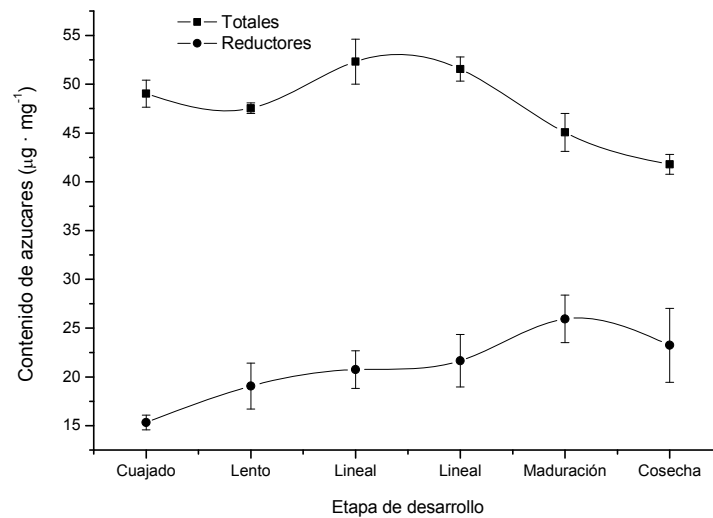


Figura 3-6. Contenido de azúcares totales y reductores en pulpa durante el desarrollo del fruto de aguacate variedad Lorena. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Se presentaron diferencias significativas entre la concentración de azúcares totales y la concentración de azúcares reductores en la semilla ($F_{3,6} = 18,13$, $P < 0,001$) durante el desarrollo del fruto (Figura 3-7).

La concentración de azúcares totales en la semilla del fruto de aguacate presentó una variación significativa durante el desarrollo del fruto. Los valores más altos se presentaron al inicio de la fase de crecimiento lineal del fruto ($55,01 \pm 2,30 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$), luego la concentración disminuyó presentándose los menores valores en la fase de maduración ($40,24 \pm 1,95 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) y aumentó levemente al momento de cosecha ($43,38 \pm 1,01 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) (Figura 3-7).

La concentración de azúcares reductores en la semilla no presentó una variación significativa durante el desarrollo del fruto, los valores permanecieron entre $16,53 \pm 3,79$ y $18,69 \pm 2,68 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$ (Figura 3-7).

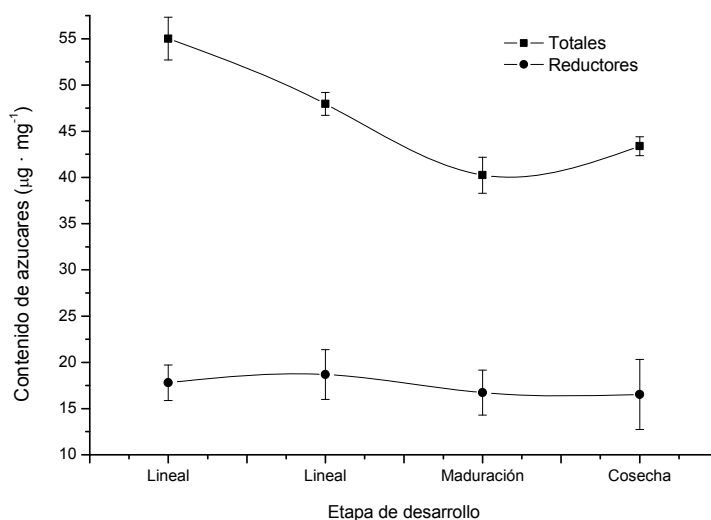


Figura 3-7. Contenido de azúcares totales y reductores en semillas durante el desarrollo del fruto de aguacate variedad Lorena. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Se presentaron diferencias significativas entre la concentración de azúcares totales y la concentración de azúcares reductores en la cáscara ($F_{3,6} = 14,45$, $P < 0,001$) durante el desarrollo del fruto (Figura 3-8).

La concentración de azúcares totales en la cáscara del fruto de aguacate presentó una variación significativa durante el desarrollo del fruto. Los valores más altos se presentaron al inicio de la fase de crecimiento lineal ($60,95 \pm 2,30 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$), luego la concentración disminuyó en la fase de maduración ($42,09 \pm 1,23 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) y aumentó levemente al momento de cosecha ($46,92 \pm 1,01 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) (Figura 3-8).

La concentración de azúcares reductores también presentó una variación significativa durante el desarrollo del fruto. Los valores más bajos se presentaron al inicio de la fase de crecimiento lento ($16,38 \pm 1,92 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$), luego la concentración aumentó hacia la fase de maduración del fruto y presentó los valores más altos al momento de cosecha ($33,15 \pm 3,79 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) (Figura 3-8).

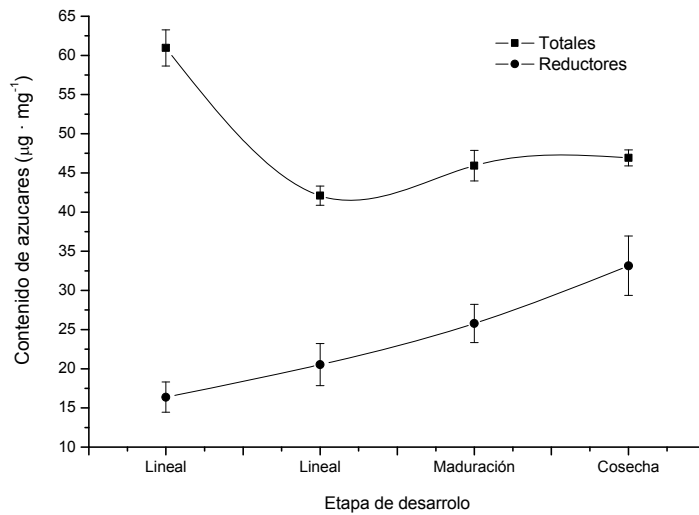


Figura 3-8. Contenido de azúcares totales y reductores en cáscara durante el desarrollo del fruto de aguacate variedad Lorena. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Al hacer la comparación en los contenidos de azúcares totales entre los tipos de tejidos no se encontraron diferencias significativas (Tabla 3-4, Figura 3-9).

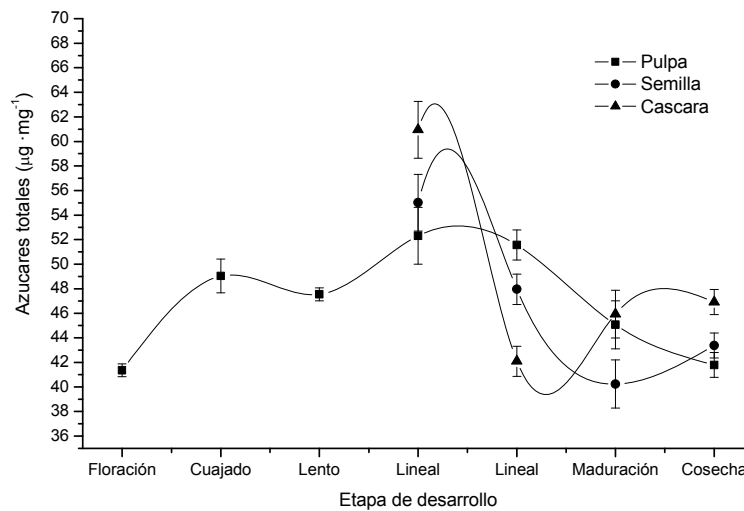


Figura 3-9. Contenido de azúcares totales en flores, pulpa, semilla y cáscara durante el desarrollo del fruto de aguacate variedad Lorena. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

Al hacer la comparación en los contenidos de azúcares reductores entre los tipos de tejidos se presentaron diferencias significativas (Tabla 3-4, Figura 3-10). Se evidenció que hacia las fases finales del desarrollo la concentración tiende a aumentar en todo el fruto.

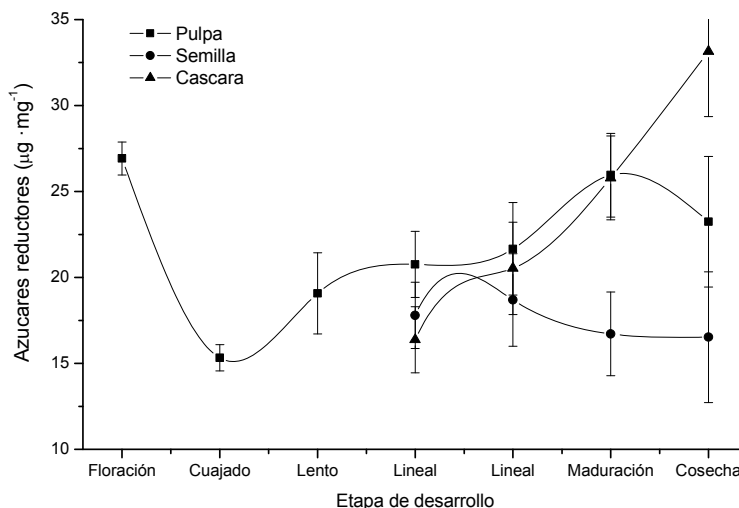


Figura 3-10. Contenido de azúcares reductores en flores, pulpa, semilla y cáscara durante el desarrollo del fruto de aguacate variedad Lorena. Las barras sobre los promedios indican \pm Error Estándar.

3.2.3. Contenido de ácidos grasos en la pulpa del fruto

Se identificaron 11 ácidos grasos en la pulpa de aguacate, seis de tipo insaturado (ácido oleico, linoleico, palmitoleico, vaccénico, α -linolénico, eláidico y gondoico) y cinco de tipo saturado (ácido palmítico, esteárico, araquídico y mirístico).

El aceite de aguacate está constituido principalmente por ácidos grasos insaturados, el contenido de estos en la pulpa fluctuó entre 66,8% y 69,7% desde el inicio de la fase de crecimiento lineal (79 DDA) hasta el momento de cosecha, mientras que el contenido de ácidos grasos saturados fluctuó entre 30,3% y 33,2% del total de lípidos contenidos en la pulpa (Figura 3-11).

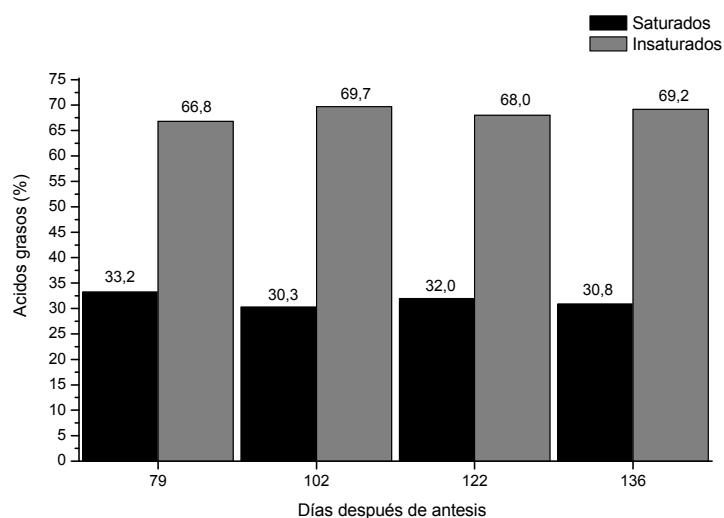


Figura 3-11. Relación de ácidos grasos saturados e insaturados en pulpa de aguacate variedad Lorena durante el crecimiento del fruto.

El ácido oleico es el principal ácido graso insaturado acumulado durante el período de crecimiento del fruto. Se evidencia que desde la fase de crecimiento lineal la proporción es baja (13,22%) y aumenta hasta la fase final de desarrollo (43,37%). El ácido linoleico es el segundo ácido insaturado en proporción respecto al total de lípidos, durante la fase de desarrollo del fruto presenta un comportamiento contrario, donde al momento de la fase lineal se presentó el mayor porcentaje respecto al total de lípidos (33,62%) y este disminuyó hasta la cosecha (14,61%). Los ácidos α -linolénico, palmitoleico, vaccénico, elaídico y gondoico se presentaron como los ácidos grasos insaturados de menor proporción. El ácido α -linolénico tuvo su mayor porcentaje al momento de la fase de crecimiento lineal del fruto (13,40%) y este disminuyó hasta la cosecha (1,25%). Los ácidos palmitoleico, vaccénico, elaídico y gondoico mostraron una acumulación constante respecto al total de lípidos durante las fases finales de desarrollo del fruto, con valores entre 3,40% y 5,04% para el ácido palmitoleico, 3,10% y 3,48% para el ácido vaccénico, 0,54% y 0,69% para el ácido elaídico y 0,20% y 0,24% para el ácido gondoico (Figura 3-12).

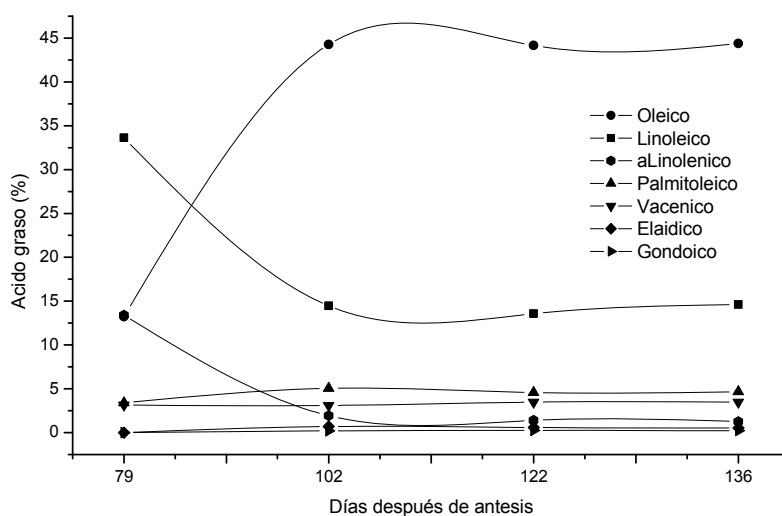


Figura 3-12. Contenido de ácidos grasos insaturados en pulpa de aguacate variedad Lorena durante el crecimiento del fruto.

La concentración de los ácidos grasos saturados presentó una acumulación constante respecto al total de lípidos presentes en la pulpa de aguacate. El ácido graso saturado de mayor concentración fue el ácido palmítico el cual presentó valores entre el 28,55% y 32,31% desde la fase de crecimiento lineal hasta cosecha. En menor concentración se presentaron los ácidos mirístico, esteárico y araquídico los cuales presentaron también un porcentaje de acumulación constante durante el desarrollo del fruto, con valores entre 1,29% y 1,30% para el ácido esteárico, 0,14% y 0,88% para el ácido mirístico, y 0,24% y 0,26% para el ácido araquídico (Figura 3-13).

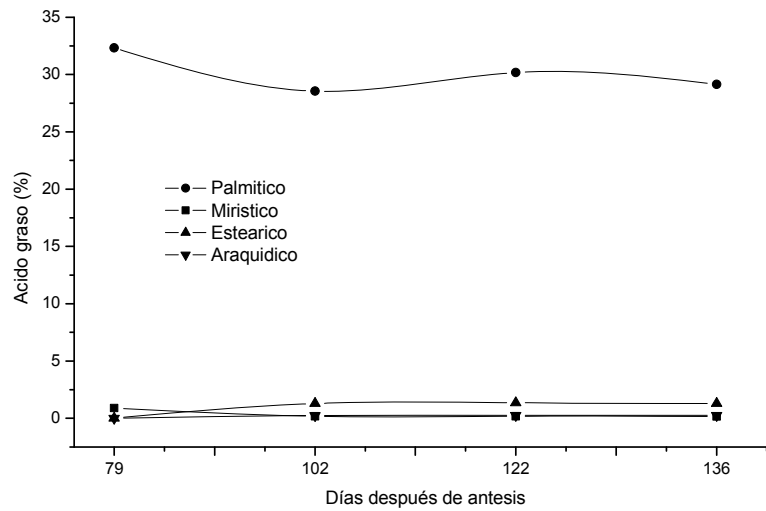


Figura 3-13. Contenido de ácidos grasos saturados en pulpa de aguacate variedad Lorena durante el crecimiento del fruto.

De esta manera se encontró que los ácidos grasos de mayor proporción en la pulpa de aguacate son los ácidos oleico, palmítico, linoleico, palmitoleico y α -linolénico, los cuales al momento de cosecha representaron el 94% del total de lípidos en la pulpa (Figura 3-14).

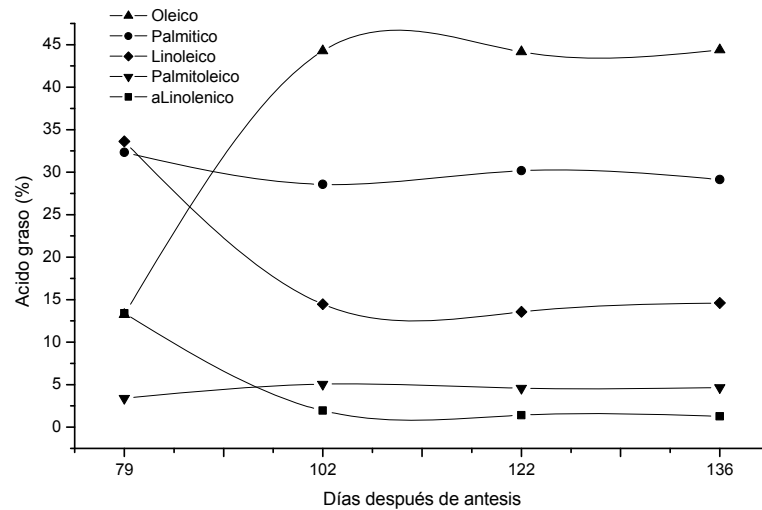


Figura 3-14. Contenido de ácidos grasos de mayor proporción en pulpa de aguacate variedad Lorena durante el crecimiento del fruto.

3.3 Discusión

El almidón y los azúcares solubles son los principales carbohidratos de reserva disponibles para proveer energía de crecimiento y mantenimiento (Taiz y Zeiger, 2002). En arboles como el aguacate, el patrón de acumulación de reservas en los órganos de almacenamiento es determinado por el uso y movilización de carbohidratos durante el desarrollo de la especie (Delgado *et al.*, 2003; Bertling y Bower, 2006). Los estados de desarrollo reproductivo más demandantes son la floración y el cuajado del fruto, donde gran cantidad de carbohidratos no estructurales de reserva son movilizados desde las hojas hacia los frutos, y la fase maduración del fruto donde se presenta una rápida utilización de carbohidratos para la formación de ácidos grasos (Gazit y Degani, 2002; Knight, 2002; Rosales *et al.*, 2003; Burdon *et al.*, 2011; Grant *et al.*, 2011).

La concentración de azúcares reductores en hojas de aguacate fue considerablemente menor (entre 14,15 y 23,36 $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) respecto a la concentración de azúcares totales (entre 45,03 y 52,47 $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) durante las fases del desarrollo reproductivo, similar a lo encontrado por Delgado *et al.* (2003) en las variedades V-33, Hass y Fuerte con concentraciones de 62,58, 65,31 y 68,25 $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$ para azúcares totales y 10,42, 9,79 y 29,23 $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$ para azúcares reductores, respectivamente. Castillo-González *et al.* (1998) encontraron resultados similares en hojas de árboles de aguacate Colin V-33 con concentraciones de 78,30 $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$ para azúcares totales y 12,03 $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$ para azúcares reductores.

Al hacer la comparación entre tipos de hojas de brotes reproductivos de tipo determinado y hojas de brotes reproductivos de tipo indeterminado, no se encontraron diferencias significativas en la concentración de azúcares totales ni en la concentración de azúcares reductores. Los resultados obtenidos coinciden con lo reportado por Delgado *et al.* (2003) quienes encontraron una concentración de azúcares similar en hojas de brotes reproductivos determinados y hojas de brotes reproductivos indeterminados en aguacate Colín V-33, Hass y Fuerte.

En el presente estudio no se presentaron diferencias significativas en las concentraciones de azúcares totales pero si en la de azúcares reductores durante las distintas fases del desarrollo reproductivo. Trabajos realizados por Xuan *et al.* (1999a) en aguacate Hass si se reportan diferencias marcadas en la concentración de azúcares totales y reductores en las fases de desarrollo reproductivo, similar a lo reportado por Castillo-González *et al.* (1998) en arboles de aguacate Colin V-33.

Al momento de la floración la concentración de azúcares totales y reductores fue diferente entre hojas de brotes vegetativos y hojas de brotes reproductivos. El gasto y utilización de azúcares se evidenció en mayor magnitud en hojas de brotes vegetativos donde la concentración de azúcares totales fue menor (46,91 $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) y la concentración de azúcares reductores mayor (29,03 $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$), respecto a hojas de brotes reproductivos

(52,47 $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$ para azúcares totales y 14,15 $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$ para azúcares reductores). Esta menor concentración de azúcares totales y mayor concentración de azúcares reductores en hojas de brotes vegetativos puede ser atribuida a una mayor actividad de las invertasas para hidrolizar azúcares de transporte o almacenamiento en condiciones donde haya una alta demanda por hexosas (Lowell et al., 1989; Taiz y Zeiger, 2002).

Castillo-González *et al.* (1998) encontraron que los menores valores de concentración de azúcares totales en hojas se presentaron al momento de floración, donde su función como fuente de carbohidratos a los órganos vertederos como flores, exige mayor gasto de carbohidratos como suministro de energía para el mantenimiento de una mayor actividad fotosintética. Xuan *et al.* (1999a) en aguacate Hass encontraron que los picos de acumulación de azúcares ocurren antes de floración y una vez las flores inician su desarrollo, la disminución de carbohidratos en hojas es significativa.

El contenido de azúcares disminuyó levemente en hojas de brotes vegetativos cerca de la fase de cuajado de fruto. Castillo-González *et al.* (1998) encontraron bajas concentraciones de azúcares totales en hojas en época de cuajado, similar a lo encontrado por Xuan *et al.* (1999a). El fruto en cuajado se convierte en un fuerte vertedero reproductivo por un mayor gasto de energía metabólica y en crecimiento, además de actuar como vertedero de acumulación de azúcares durante la fase inicial de desarrollo (Xuan *et al.*, 1999b). Esta demanda de carbohidratos resulta en una disminución en el contenido de azúcares totales en hojas y otros tejidos de reserva. La disminución de las reservas se presenta en primera medida en las la ramas y hojas, los niveles de reservas en el tallo principal y raíces permanecen constantes la mayor parte del tiempo (Xuan *et al.*, 1999a).

Xuan *et al.* (1999a) encontraron para la variedad Hass que el contenido de azúcares totales disminuye significativamente hasta la fase de crecimiento lineal del fruto, solo a partir de esta fase las concentraciones en hojas permanecieron constantes hasta el momento de la cosecha con valores entre 58 y 62 $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$, similar a lo encontrado en el presente trabajo pero con valores de concentración más bajos (entre 45,74 y 47,94 $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$). Los mismos autores reportan para la variedad Hass, un incremento en la demanda de reservas por el fruto, debido a una gran cantidad de carbohidratos que son requeridos para la formación de ácidos grasos.

Al analizar la concentración de azúcares en flores de aguacate se evidenció que la concentración de azúcares totales fue considerablemente mayor (41,36 $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) respecto a la concentración de azúcares reductores (26,92 $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$). Delgado *et al.* (2003) encontraron en las variedades V-33, Hass y Fuerte concentraciones de 51,78, 50,84 y 58,26 $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$ para azúcares totales y 12,22, 13,58 y 18,89 $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$ para azúcares reductores, respectivamente. Castillo-González *et al.* (1998) encontraron una concentración de azúcares totales de 51,78 $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$ y de azúcares reductores de 12,22 $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$ en inflorescencias de árboles de aguacate Colín V-33.

Los valores de azúcares totales en flores fueron menores que los encontrados en la pulpa del fruto durante la fase inicial de crecimiento ($49,04 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$), lo que hace suponer que los frutos en cuajado, por su alta actividad metabólica están demandando mayor cantidad de azúcares. La flor, generalmente tiene una prioridad menor que el fruto en atraer fotoasimilados, de hecho, el desarrollo inicial de la flor puede ser retrasado por una fuerte competencia con el crecimiento vegetativo. Una vez que los frutos inicia su crecimiento, la dirección del transporte de fotoasimilados cambia en favor del crecimiento del fruto (Delgado *et al.*, 2003). Los flores que presentan una transición a frutos cuajados manifiestan una mayor concentración de carbohidratos que flores que entran en abscisión donde no se acumulan carbohidratos (Alcaraz *et al.*, 2011).

En la pulpa de aguacate se evidenció una relación inversa entre la concentración de azúcares totales y reductores, es decir que conforme se presentan niveles altos de azúcares reductores se presentan niveles altos en azúcares totales. Debido a la diferencia en la demanda por carbohidratos durante el desarrollo del fruto, se evidencia que una vez los azúcares totales inician el proceso de hidrólisis, es mayor la disponibilidad de azúcares reductores. La concentración de los dos tipos de azúcares varió significativamente respecto a la fase de desarrollo, similar a lo encontrado por Burdon *et al.* (2011) en aguacate Hass.

Al momento del cuajado la concentración de azúcares totales presentó valores bajos ($49,04 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) respecto a la siguiente fase de desarrollo al igual que la concentración de azúcares reductores ($15,33 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$), esto se debe posiblemente a que durante esta fase predomina el gasto de energía metabólica para la formación de tejidos nuevos. Según Xuan *et al.* (1999b) desde la fase inicial de crecimiento los azúcares de 7 carbonos son predominantes, donde manohetpulsula alcanza un 19% en pulpa y perseitol un 15%.

En la fase de crecimiento lineal del fruto la concentración de azúcares totales presentó un incremento ($52,31 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) junto con la concentración de azúcares reductores ($21,66 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$), este comportamiento es atribuido a que durante esta fase es necesaria una mayor acumulación de azúcares en el fruto que después serán destinados para la formación de ácidos grasos. Según Xuan *et al.* (1999b) cuando el fruto finaliza la fase de crecimiento lineal, los contenidos de fructosa y glucosa disminuyen a muy bajas concentraciones.

En la fase de maduración del fruto la concentración de azúcares totales disminuyó ($45,06 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) y la concentración de azúcares reductores presentó su mayor pico ($25,95 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) como consecuencia de la utilización de azúcares en la formación de ácidos grasos. Según Xuan *et al.* (1999b) cuando el fruto llega a la fase de maduración las concentraciones de manohetulsula y perseitol disminuyen.

Al momento de cosecha la concentración de azúcares totales disminuyó aún más ($41,79 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) y la concentración de azúcares reductores disminuyó levemente ($23,24 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) como consecuencia de la utilización de azúcares en la síntesis de ácidos grasos.

La concentración de azúcares totales en la semilla presentó una variación significativa durante el desarrollo del fruto. Los valores más altos se presentaron al inicio de la fase de crecimiento lineal ($55,01 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) y tendió a disminuir conforme se desarrolló el fruto ($40,24 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$). La concentración de azúcares reductores en semilla se presentó constante durante el desarrollo del fruto con valores entre $16,53$ y $\mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$. La continua disminución en la concentración de azúcares totales y la baja concentración de azúcares reductores es el reflejo del metabolismo de azúcares, el cual es destinado a la formación de almidón para ser acumulado en la semilla, más que la hidrólisis para formación de azúcares reductores para síntesis de lípidos (Xuan *et al.*, 1999b).

La concentración de azúcares totales en la cáscara presentó una variación significativa durante el desarrollo del fruto. Los valores más altos se presentaron al inicio de la fase de crecimiento lineal ($60,95 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$), posteriormente disminuyó en la fase de maduración ($42,09 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$) y aumentó levemente al momento de cosecha ($46,92 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$). La concentración de azúcares reductores presentó valores bajos al inicio de la fase de crecimiento lento ($16,38 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$), luego aumentó hasta el momento de cosecha ($33,15 \mu\text{m}\cdot\text{mg}^{-1}$). Según Xuan *et al.* (1999b) la acumulación de azúcares en la cáscara del fruto es determinada principalmente por cambios en acumulación de materia seca.

Las fluctuaciones en acumulación de azúcares totales y reductores durante las fases finales de desarrollo del fruto presentaron una estrecha relación con la síntesis de ácidos grasos.

Las plantas sintetizan todos los constituyentes lipídicos que necesitan para su estructura y función a partir de precursores no grasos (aminoácidos y carbohidratos). La conversión de azúcares en lípidos tiene una gran importancia metabólica, pues es una forma de aumentar la capacidad de almacenamiento de energía. Durante el desarrollo del fruto los carbohidratos que son translocados desde las hojas son convertidos en hexosas y 6-fosfogluconato en el citosol de las células del mesocarpio (Taiz y Zeiger, 2002). Los mismos autores afirman que la enzima glucosa-6-fosfato deshidrogenasa, responsable de la producción de gluconato a partir de glucosa-6-fosfato, está presente en el citosol mientras que la enzima 6-fosfogluconato deshidrogenasa, distribuida ampliamente en los proplastidios, cataliza la producción de ribulosa-5-fosfato en la vía de las pentosas fosfato, donde finalmente se produce fructosa-6-fosfato. En la glucólisis, la fructosa-6-fosfato es convertida en acetil-CoA. La vía de las pentosas fosfato y la glucólisis producen el poder reductor (NADPH y NADH) y energía (ATP), los cuales serán utilizados en la síntesis de las cadenas de ácidos grasos (Taiz y Zeiger, 2002).

La malonil-CoA es aceptada por una proteína acil-transportadora (ACP) que hace parte del complejo enzimático ACP-ácido graso sintetasa. La condensación de malonil-CoA

con varias moléculas de acetil-CoA produce acetoacetil-palmitico que, posteriormente por condensaciones múltiples forma el ácido palmítico, a este se adiciona un residuo de acetil durante el proceso de elongación de la cadena para producir ácido esteárico el cual es desaturado aeróbicamente para producir ácido oleico; este último es transportado luego al retículo endoplasmático donde sufre varias modificaciones para producir otros ácidos insaturados como linoleico y linolénico (Taiz y Zeiger, 2002).

El aceite de aguacate Lorena está constituido principalmente por ácidos grasos insaturados con un alto porcentaje de monoinsaturados, el contenido de estos en la pulpa fluctuó entre 66,8% y 69,7% desde el inicio de la fase de crecimiento lineal hasta el momento de cosecha, mientras que el contenido de ácidos grasos saturados fluctuó entre 30,3% y 33,2% del total de lípidos contenidos en la pulpa. Olaeta *et al.* (1999) encontró que el aceite crudo de aguacate Hass contiene alrededor de 80 a 85% de ácidos grasos insaturados. Campos *et al.*, (2011) encontraron en aguacate variedad Méndez que el porcentaje de ácidos grasos insaturados fluctuó entre 78,6% y 87,9%. El contenido de ácidos grasos saturados fluctuó entre 8,9 y 14,5%.

En el presente estudio se identificaron 11 ácidos grasos en la pulpa de aguacate, seis de tipo insaturado (ácido oleico, linoleico, palmitoleico, vaccénico, α -linolénico, elaidico y gondoico) y cinco de tipo saturado (ácido palmítico, esteárico, araquídico y mirístico). Jeng-Jung y Shen-Wen (2011) encontraron ocho ácidos saturados, entre los cuales el ácido palmítico y oleico presentaron las mayores concentraciones. Campos *et al.* (2011) identificaron 13 ácidos grasos en pulpa de aguacate y un total de 37 ácidos grasos en todo el fruto de aguacate variedad Méndez, entre los que se encontraron en ácido butírico, caproico, cáprico, undecanoico, láurico, pentadecanoico, palmítico, palmitoleico, heptadecanoico, esteárico, elaidico, α -Linolenico, Cis-11-eicosenoico, Cis-11,14-eicosadienoico y Cis-8,11,14- eicosatrienoico.

Ozdemir y Topuz (2004) encontraron en aguacate Hass y Fuerte que palmítico, palmitoleico, oleico y linoleico fueron los principales ácidos grasos en pulpa de aguacate a cosecha. El ácido araquídico se presentó en menor proporción y no se detectó esteárico ni α -linolénico.

El ácido oleico es el principal ácido graso insaturado acumulado durante el período de crecimiento del fruto. Se evidencia que desde la fase de crecimiento lineal la proporción es baja (13,22%) y aumenta hasta la fase final de desarrollo (43,37%). Jeng-Jung y Shen-Wen (2011) encontraron al momento de cosecha que la proporción de este ácido fue de 33,17% respecto al total de lípidos. Costa (2001) encontró una proporción mayor (75%) en aguacate variedad Fuerte. Campos *et al.* (2011) determinaron en aguacate Méndez que el principal ácido graso en pulpa es el oleico con un porcentaje del 63.5%. Human (1987) reporta en aguacate Edranol un porcentaje de 70,05%. Ozdemir y Topuz (2004) encontraron en aguacate Hass un porcentaje de 59,5% y en Fuerte 73,0%. Olaeta

et al. (1999) determinaron en aguacate Fuerte una proporción superior al 50%. Renquejo-Tapia *et al.* (1999) reportan en aguacate Hass un porcentaje del 71%.

El ácido linoleico es el segundo ácido en proporción respecto al total de lípidos, durante la fase de desarrollo del fruto presenta un comportamiento contrario, donde al momento de la fase lineal se presentó el mayor porcentaje respecto al total de lípidos (33,62%) y este disminuyó hasta la cosecha (14,61%). Costa (2001) encontró en aguacate Fuerte proporciones menores (8,76%). Campos *et al.* (2011) encontraron una proporción del 12,08% en aguacate Méndez. Ozdemir y Topuz (2004) determinaron en aguacate Hass un porcentaje de 10,3%. Olaeta *et al.* (1999) encontraron en aguacate Fuerte una proporción del 8%. Renquejo-Tapia *et al.* (1999) reportan en aguacate Hass un porcentaje del 11%.

Los ácidos α -linolénico, palmitoleico, vaccénico, eláidico y gondoico se presentaron como los ácidos grasos insaturados de menor proporción.

El ácido α -linolénico tuvo su mayor porcentaje al momento de la fase de crecimiento lineal del fruto (13,40%) y este disminuyó hasta la cosecha (1,25%). Costa (2001) encontró una proporción menor (0,74%) en aguacate variedad Fuerte. Human (1987) reporta en aguacate Edranol un porcentaje de 9,5%. Ozdemir y Topuz (2004) encontraron en aguacate Fuerte un porcentaje de 0,1% y de 0,3 en Hass. Renquejo-Tapia *et al.* (1999) determinaron en aguacate Hass un porcentaje del 1,4%.

Los ácidos palmitoleico, vaccénico, eláidico y gondoico mostraron una acumulación constante respecto al total de lípidos durante las fases finales de desarrollo del fruto, con valores entre 3,40% y 5,04% para el ácido palmitoleico, 3,10% y 3,48% para el ácido vaccénico, 0,54% y 0,69% para el ácido eláidico y 0,20% y 0,24% para el ácido gondoico. Costa (2001) encontró en aguacate Fuerte proporciones de 1,48% de ácido palmitoleico. Ozdemir y Topuz (2004) determinaron en aguacate Hass un porcentaje de 5,6% en ácido palmitoleico en Fuerte y 10,4% en Hass. Renquejo-Tapia *et al.* (1999) reportan en aguacate Hass un porcentaje de ácido palmitoleico del 6%.

El ácido graso saturado de mayor concentración fue el ácido palmítico el cual presentó valores entre el 28,55% y 32,31% desde la fase de crecimiento lineal hasta cosecha. Jeng-Jung y Shen-Wen (2011) encontraron que a la cosecha el porcentaje fue de 48,32%, el mayor de todos los saturados. Costa (2001) reportó una proporción menor (8,61%) en aguacate variedad Fuerte. Campos *et al.* (2011) determinaron una proporción del 8,7% en aguacate Méndez. Human (1987) obtuvo en aguacate Edranol un porcentaje de 11,8%. Ozdemir y Topuz (2004) consiguió en aguacate Hass un porcentaje de 16,8% y en Fuerte 12,0%. Olaeta *et al.* (1999) reportan en aguacate Fuerte una proporción del 10%. Renquejo-Tapia *et al.* (1999) determinaron en aguacate Hass un porcentaje del 15% como segundo ácido en abundancia.

En menor concentración de ácidos saturados se presentaron los ácidos mirístico, esteárico y araquídico los cuales presentaron también un porcentaje de acumulación constante durante el desarrollo del fruto, con valores entre 1,29% y 1,30% para el ácido esteárico, 0,14% y 0,88% para el ácido mirístico, y 0,24% y 0,26% para el ácido araquídico. Costa (2001) encontró en aguacate Fuerte proporciones de ácido esteárico de 0,70%, 0,03% de ácido mirístico, 0,06 de ácido araquídico. Campos *et al.* (2011) determinaron una proporción del 1,83% de ácido esteárico en aguacate Méndez. Ozdemir y Topuz (2004) reportan en aguacate Fuerte un porcentaje de ácido esteárico 0,2% y de 0,2% en Hass, y un porcentaje de ácido araquídico 0,3% en Fuerte y de 0,7% en Hass.

Costa (2001) encontró en aguacate Fuerte otros ácidos grasos como ácido octadecanoico en proporciones de 0,56%, 0,21% de ácido eicosaenoico, 0,13% de ácido decaenoico y 0,04% de ácido octadecadienoico.

La concentración y presencia de los ácidos grasos insaturados presentes en la pulpa se modificó conforme el fruto va logrando su madurez, similar a lo encontrado por Campos *et al.* (2011) en aguacate variedad Méndez. Por el contrario, la concentración de los ácidos grasos saturados presentó una acumulación constante durante las fases finales del desarrollo del fruto.

El porcentaje de ácido oleico tiene a aumentar desde la fase de crecimiento lineal del fruto hasta el momento de cosecha, por el contrario los ácidos linoleico y α -linolenico tienden a disminuir. El resto de ácidos grasos insaturados y los ácidos grasos saturados presentaron una acumulación constante durante las fases finales del desarrollo del fruto.

Según Renquejo-Tapia *et al.* (1999), Campos *et al.* (2011) y Ozdemir y Topuz (2004) el mayor porcentaje de ácidos grasos como oleico, palmítico, linoleico y esteárico se presenta al momento del cuajado de fruto, durante la fase de crecimiento lineal la proporción disminuye y aumenta nuevamente durante la fase de maduración. El ácido oleico se acumula al final del crecimiento del fruto y muestra una mayor concentración, y los ácidos grasos que se mantiene estables al o largo del crecimiento son el palmítico y esteárico, este último disminuye su concentración conforme madura el fruto y se detecta la presencia de ácido oleico

Olaeta *et al.* (1999) reportan un comportamiento similar en la variedad Hass y Fuerte para los ácidos oleico y palmítico, mientras que la proporción de los ácidos linoleico, α -linolenico y palmitoleico disminuye durante la fase de maduración.

En el trabajo realizado por Olaeta *et al.* (2007) se evidenció que el perfil lipídico expuesto para las variedades Fuerte, Hass e Isabel desde el momento en que cada variedad alcanzó su madurez hasta cosecha se mantiene relativamente constante a lo largo del tiempo, a excepción de lo que ocurre con el ácido oleico en la variedad Isabel, en donde que se aprecia un incremento significativo en la proporción en este ácido. Por otra parte,

en la variedad Hass, se observa una fuerte caída en el contenido de ácido oleico, lo que se puede atribuir a que el estado de desarrollo del fruto implica una variación del contenido lipídico.

4. Conclusiones y recomendaciones

4.1 Conclusiones

La baja precipitación es un elemento clave en la inducción floral en el aguacate, una alta disponibilidad hídrica es necesaria para el inicio del desarrollo de las inflorescencias.

Un año de alta producción está determinado por un mayor nivel de floración, mayor cantidad de frutos que inician cuajado, menor tasa de abscisión de estructuras reproductivas y un mayor tamaño del fruto a cosecha.

La abscisión de estructuras reproductivas se presenta en dos momentos claves, durante las primeras semanas después de anthesis; determinada principalmente por flores que no son polinizadas, y al inicio de la etapa exponencial del fruto; determinada por la competencia entre frutos jóvenes.

Durante un ciclo de baja producción, los frutos provenientes de inflorescencias determinadas llegan en menor cantidad a cosecha, mientras que los frutos de inflorescencias indeterminadas llegan con mayor peso a cosecha gracias al respaldo del flujo de crecimiento vegetativo generado durante este ciclo.

El punto de compensación lumínico de hojas de aguacate es intermedio y no lo suficientemente bajo como para calificar como hojas verdaderas de sombra. Valores altos en el punto de saturación lumínico indican que para asegurar la máxima productividad fotosintética se debe exponer el máximo de hojas a luz plena.

Durante el transcurso del día la mayoría de las hojas no alcanzan su potencial fotosintético debido a que la radiación incidente sobre la fronda del árbol permanece por debajo del punto de saturación lumínico.

Dado que el flujo fotónico fotosintético sobre las hojas del estrato medio del árbol no fue suficiente para llegar al punto de saturación lumínico, no se evidencia un cierre estomático ni una saturación de los fotosistemas al medio día, típico de especies C3.

La actividad fotosintética presenta amplias variaciones determinadas principalmente por el flujo fotónico fotosintético incidente sobre la fronda del árbol y la temperatura.

Durante un ciclo de baja producción el metabolismo de carbohidratos es más activo en hojas maduras de brotes vegetativos las cuales son responsables del flujo de crecimiento reproductivo y el nuevo flujo de crecimiento vegetativo.

El gasto de carbohidratos en fases iniciales del desarrollo del fruto es destinado para crecimiento de fruto y en las fases finales para la síntesis y acumulación de ácidos grasos.

Las fluctuaciones en la acumulación de azúcares totales y reductores durante las fases finales de desarrollo del fruto presentaron una relación con la síntesis de ácidos grasos.

4.2 Recomendaciones

Se deben desarrollar estudios posteriores en donde se determine el carácter alternante de la especie.

Aunque existe una estrecha relación entre los niveles de precipitación y la inducción floral, es necesario complementar con estudios de potenciales hídricos en suelo y planta.

Es necesario generar estudios enfocados al desarrollo de estrategias para maximizar la eficiencia fotosintética en términos de captación de luz.

Establecer dinámicas de crecimiento de los flujos vegetativos, reproductivos y radicales para determinar los puntos de competencia más importantes con el fin de orientar prácticas de manejo.

Determinar el contenido de azúcares y aceites durante el crecimiento y desarrollo del fruto durante los dos ciclos alternantes con el fin de establecer el efecto de la carga frutal sobre el rendimiento.

Bibliografía

1. Alcaraz, M., J. Rodrigo y J. Hormaza. 2011. Implications of starch content in the flower at anthesis on final fruit set in avocado. p 7. En: Memorias VII World Avocado Congress. Cairns, Australia.
2. Avilán, L., E. Soto, M. Pérez, M. Rodríguez y J. Ruiz. 2007. Fenología de cultivares e híbridos de aguacate de la raza mexicana en la región centro-norte costera de Venezuela. *Agronomía Trop.* 57(2), 89-98.
3. Barrientos, A., E. García y E. Avieta. 1996. Anatomía del fruto de aguacate. Drupa o Baya. *Revista Chapingo, Serie Horticultura.* 2(2), 189-198.
4. Bernal, A. y C. Díaz. 2008. Tecnología para el cultivo del Aguacate. Manual técnico 5. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, CORPOICA, Centro de Investigación La Selva, Rio Negro, Colombia. 241 p.
5. Bertling, I. y C. Lovatt. 1996. Uptake of PGRs into determinate versus indeterminate inflorescences of the 'Hass' avocado (*Persea Americana* Mill.). pp 63-66. En: Proceedings 1996 Avocado Research Symposium of the California Avocado Society. Riverside, California, Estados Unidos.
6. Bertling, I. y J. Bower. 2006. Avocado sugars during early fruit development. *South African Avocado Growers Association Yearbook.* 29, 38-39.
7. Blanke, M. y C. Lovatt. 1996. Determinate versus indeterminate inflorescences of the 'Hass' avocado. pp 39-43. En: Proceedings 1996 Avocado Research Symposium of the California Avocado Society. Riverside, California, Estados Unidos.
8. Blumenfeld, A y S. Gazit. 1970. Cytokinin activity in avocado seeds during fruit development. *Plant Physiol.* 46, 331-333.
9. Bower, J. y J. Cutting. 1988. Avocado fruit development and ripening physiology. *Horticultural Reviews.* 10, 229-271.
10. Bower, J., B. Wolstenholme y J. de Jager. 1977. Incoming solar radiation and internal water status as stress factors in avocado, *Persea americana* (Mill.) cv Edranol. Pp. 35-40. En: Proceedings of the Technical Committee of the South African Avocado Growers Association. South Africa.
11. Bruwer, A. y P. Robbertse. 2003. Flowering of avocado (*Persea americana* Mill.) as influenced by gibberellic acid treatments. pp. 227-230. En: Proceedings V World Avocado Congress, Málaga, España.
12. Burdon, J., N. Lallu, G. Haynes, P. Pidakala, P. Willcocks, D. Billing, K. McDermott, D. Voyle y H. Boldingh. 2007. Carbohydrate status of late season

- 'Hass' avocado fruit. New Zealand Avocado Growers Association. Annual Research Report. 7, 97-102.
13. Burdon, J., N. Lallu, G. Haynes, P. Pidakala, D. Billing, P. Houghton, D. Voyle y H. Bolding. 2011. Fruit carbohydrate content and quality of New Zealand-grown 'Hass' avocado fruit. p 10. En: Memorias VII World Avocado Congress. Cairns, Australia.
 14. Cabezas, C., J. Hueso y J. Cuevas. 2003. Identificación y descripción de los estados fenológicos-tipo del aguacate (*Persea Americana* Mill.). pp. 237-242. En: Proceedings V World Avocado Congress. Málaga, España.
 15. Campos, R., U. SantaCruz, M. Flórez, G. Rivera y J. Rodríguez-Pérez. 2011. Dinámica de la acumulación de ácidos grasos en aguacate (*Persea americana* Mill.) selección 'Méndez'. p 8. En: Memorias VII World Avocado Congress. Cairns, Australia.
 16. Can-Alonzo, C., J. Quezada-Euán, P. Xiu-Ancona, H. Moo-Valle, G. Valdovinos-Núñez y S. Medina-Peralta. 2005. Pollination of 'criollo' avocados (*Persea americana*) and the behaviour of associated bees in subtropical Mexico. Journal of Apicultural Research. 44(1), 3-8.
 17. Castillo-González, A., M. Colinas-León, M. Ortega-Delgado, A. Martínez-Garza y E. Avitia-García. 1998. Variación estacional de carbohidratos en hojas e inflorescencias de aguacatero (*Persea americana* Mill.). Revista Chapingo Serie Horticultura. 4(1), 13-18.
 18. Castillo, A., M. Arriaga y A. Martínez. 2007. Variación anual de boro en aguacate (*Persea americana* Mill.) CV. COLIN V-33. pp 5. En: Proceedings VI World Avocado Congress. Viña Del Mar, Chile.
 19. Chartzoulakisa, K., A. Patakasb, G. Kofidisc, A. Bosabalidisc y A. Nastoub. 2002. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. Scientia Horticulturae. 95, 39-50.
 20. Cossio-Vargas, L., S. Salazar-García, I. González-Duran y R. Medina-Torres. 2007a. Algunos aspectos reproductivos del aguacate 'Hass' en clima semicálido. p. 11. En: Proceedings VI World Avocado Congress. Viña Del Mar, Chile.
 21. Cossio-Vargas, L., S. Salazar-García, I. González-Durán y R. Medina-Torres. 2007b. Modelos de predicción de la determinación irreversible a la floración en los aguacates 'Choquette' y 'Booth-8'. pp. 11. En: Proceedings VI World Avocado Congress. Viña Del Mar, Chile.
 22. Cossio-Vargas, L., S. Salazar-García, I. González-Durán y R. Medina-Torres. 2008. Fenología del aguacate 'Hass' en el clima semicálido de Nayarit, México. Revista Chapingo, Serie Horticultura. 14(3), 319-324.
 23. Costa, V. 2001. Extracción enzimática y caracterización del aceite de palta (*Persea americana* Mill.). En: Avocado Source, <http://www.avocadosource.com>. 23 p.; consulta; octubre de 2011.
 24. Cowan, A. 1997. Why are Small Hass Fruit Small. South African Avocado Growers Association Yearbook. 20, 52-54.
 25. Cowan, A., C. Moore-Cordon, I. Bertling y B. Wolstenholme. 1997. Metabolic control of avocado fruit growth. Plant Physiol. 11(4), 511-518.

26. Cowan, A., R. Cripps, E. Richings y N. Taylor. 2001. Fruit size: Towards an understanding of the metabolic control of fruit growth using avocado as a model system. *Physiol. Plant.* 111, 127-136.
27. Cowan, A., N. Taylor y J. Van Staden. 2005. Hormone homeostasis and induction of the small-fruit phenotype in 'Hass' avocado. *Plant Growth Regulation.* 45, 11-19.
28. Cripps, R. y A. Cowan. 2000. Sucrose movement and metabolism in small Hass avocado fruit. *South African Avocado Growers Association Yearbook.* 23, 63-69.
29. Davenport, T. 1986. Avocado Flowering. *Horticultural Reviews.* 8, 257-289.
30. Davenport, T. 2000. Processes influencing floral initiation and bloom: The role of phytohormones in a conceptual flowering model. *Hort Technology* 10(4), 733-739.
31. Davie, S. y P. Stassen. 1997. Avocado tree girdling and fruit thinning. *South African Avocado Growers Association Yearbook.* 20, 55-58.
32. Delgado, G., A. Castillo, E. Avitia y M. Arriaga. 2003. Contenido de carbohidratos en hojas e inflorescencias de tres cultivares de aguacate (*Persea americana* Mill.). En: *Avocado Source*, <http://www.avocadosource.com>. 7 p.; consulta; octubre de 2011.
33. Dixon, J. y D. Sher. 2002. Pollination of avocados. *Annual Research Report of New Zealand Avocado Growers Association.* 2, 31-40.
34. Dixon, J. 2007. Shoot growth of 'Hass' avocado trees in 'on' and 'off' flowering years in the western bay of plenty. *Annual Research Report of New Zealand Avocado Growers Association.* 7, 41-48.
35. Dixon, J., T. Elmsly y A. Greenwood. 2007a. Differences in initial fruit set on determinate and indeterminate flowering shoots. *Annual Research Report of New Zealand Avocado Growers Association.* 7, 31-40.
36. Dixon, J., T. Elmsly, E. Dixon y A. Mandemaker. 2007 b. 'Hass' avocado tree phenology 2004-2008 in the Western Bay of Plenty. *Annual Research Report of New Zealand Avocado Growers Association.* 7, 21-29.
37. Dubois, M., K. Gilles, J. Hamilton, P. Rebers y F. Smith. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.* 28, 350-356.
38. FAO. 2011. Estadísticas. En: FAO Statistics División, FAOSTAT, <http://faostat.fao.org/site/339/default.aspx>. 1 p.; consulta: febrero de 2011.
39. Gardiazábal, F., F. Mena y C. Magdahl. 2007. Efecto de la fertilización en base a N-P-K-Ca-Mg-B-Zn en palto (*Persea americana* Mill.) cv. Hass sobre su desarrollo, productividad y postcosecha de la fruta. pp. 12. En: *Proceedings VI World Avocado Congress.* Viña Del Mar, Chile.
40. Garner, L. y C. Lovatt. 2008. The Relationship between flower and fruit abscission and alternate bearing of 'Hass' avocado. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 133(1), 3-10.
41. Gazit, S. y C. Degani. 2002. Capítulo 5: Reproductive Biology. pp. 103-131. En: *Whiley, A., B. Schaffer y B. Wolstenholme (ed.). The avocado, botany, production and uses.* Primera edición. CABI Publishing, Londres.

42. Gil, P., B. Schaffer, S. Gutiérrez y C. Li. 2006. Effect of waterlogging on plant water status, leaf gas exchange and biomass of avocado (*Persea americana* Mill). pp 13. En: Proceedings VI World Avocado Congress. Viña Del Mar, Chile.
43. Grant, T., A. Barnett, H. Boldingh, T. Elmsly y P. Minchin. 2011. Is boron transport to avocado flowers regulated by carbohydrate supply? p 6. En: Memorias VII World Avocado Congress. Cairns, Australia.
44. Hadari, M. 2004. A three-dimensional model of the light regime in an avocado orchard. Tesis de Maestría. Israel Institute of Technology. Israel.
45. Heath, R., M. Arpaia y M. Mickelbart. 2003. Avocado tree physiology-understanding the basis of productivity. pp 5. En: Midyear Report of the California Avocado Commission, California, Estados Unidos.
46. Heath, R. y M. Arpaia. 2006. Avocado Tree Physiology - Understanding the Basis of Productivity. Pp. 93-107. En: Proceedings of the California Avocado Research Symposium, University of California. California, Estados Unidos.
47. Heath, R., M. Mickelbart, M. Arpaia, C. Fassio y R. Miller. 2010. Midday depression of stomatal conductance in avocado leaves. En: Avocado Source, http://www.avocadosource.com/journals/civdmchile_1990/civdmchile_1990_pg_06.pdf. 13 p,; consulta: abril de 2011.
48. Hoad, G. 1984. Hormonal regulation of fruit-bud formation in fruit trees. Acta Horticulture. 149, 13-23.
49. Hofman, P., Y. Fuchs y D. Milne. 2002. Capítulo 14: Harvesting, packing, postharvest technology, transport and processing. pp. 363-401. En: Whiley, A., B. Schaffer y B. Wolstenholme (ed.). The avocado, botany, production and uses. Primera edición. CABI Publishing, Londres.
50. Human, T. 1987. Oil as a byproduct of the avocado. South African Avocado Growers Association Yearbook. 10, 159-162.
51. Jeng-Jung, S. y T. Shen-Wen. 2011. Determination of oil content and fatty acids composition of some local avocados in Taiwan.p 11. En: Memorias VII World Avocado Congress. Cairns, Australia.
52. Kalala, M., A. Modi y A. Cowan. 2005. Contribution of the seed to fruit development: A tool to understand avocado tree management and fruit maturity parameters. Yearbook of South African Avocado Growers Association. 28, 33-39.
53. Knight, R. 2002. Capítulo 1: History, distribution and uses. pp. 13-24. En: Whiley, A., B. Schaffer y B. Wolstenholme (ed.). The avocado, botany, production and uses. Primera edición. CABI Publishing, Londres.
54. Kohne, J. 2004. Flowering, fruit development and manipulation of yield in avocado. p 9. En: Memorias Segundo Seminario Internacional de Paltos. Quillota, Chile.
55. Lahav, E. y D. Zamet. 1999. Flowers, fruitlets and fruit drop in avocado trees. Revista Chapingo Serie Horticultura. 5, 95-100.
56. Laskowski, L. 2006. Características de la abscisión del fruto de Naranja *Citrus sinensis* (L.) Osbeck var. Salustiana. Bioagro. 18(1), 25-30.
57. Lee, S. 1981. Methods for percent oil analysis of avocado fruit. California Avocado Society Year Book. 65, 133-141.

58. Lesley, J. y R. Bringhurst. 1951. Environmental conditions affecting pollination of avocados. *California Avocado Society Yearbook*. 36, 169-173.
59. Liu, X., R. Hofshi y M. Arpaia. 1999. Hass avocado leaf growth, abscission, Carbon production and fruit set. pp 52-55. En: *Proceedings of Avocado Brainstorming*. Riverside, California.
60. Liu, X., M. Mickelbart, P. Robinson, R. Hofshi y M. Arpaia. 2002. Photosynthetic Characteristics of Avocado Leaves. *Acta Hort*. 575, 865-875.
61. López-Jiménez, A., B. Eyheraguibel, Y. Zheng, T. Khuong, J. Aviles, y C. Lovatt. 2011. Mitigating alternate bearing of 'Hass' avocado in California. p 9. En: *Memorias VII World Avocado Congress*. Cairns, Australia.
62. Lovatt, C. y S. Salazar-García. 1994. Fruit set and yield of 'Hass' avocado can be increased by shifting the time of bloom or by proper timing of nitrogen fertilization. *California Avocado Society Yearbook*. 78, 179-181.
63. Lovatt, C. 1997. Pollination biology and fruit set in avocado. pp 98-105. En: *Proceedings from Conference: Searching for Quality*. Joint Meeting of the Australian Avocado Grower's Federation and NZ Avocado Growers Association. Australia.
64. Lovatt, C. 2006. Eliminating Alternate Bearing of the 'Hass' Avocado. pp. 127-142. En: *Proceedings of the California Avocado Research Symposium*, University of California, Riverside. California, Estados Unidos.
65. Lowell, C., P. Tomlinson y K. Koch. 1989. Sucrose-metabolizing enzymes in transport tissues and adjacent sink structures in developing citrus fruit. *Plant Physiol*. 90, 1394-1402.
66. Mandemaker, A. 2007a. Review: Photosynthesis of avocado. *New Zealand Avocado Growers Association Annual Research Report*. 7, 1-10.
67. Mandemaker, A. 2007b. Photosynthetic performance of overwintered leaves. *New Zealand Avocado Growers Association Annual Research Report*. 7, 11-20.
68. Medina-Torres, R., S. Salazar-García, M. Ortiz-Catón y R. Valdivia-Bernal. 2011. Variación estacional de la fotosíntesis en varios cultivares de aguacate. *Revista Biociencias*. 1(3). 36-45.
69. Mena, F., F. Gardiazábal y C. Magdahl. 2007. Efecto de la época de poda y el uso de reguladores de crecimiento sobre el desarrollo y floración de rebrotes de poda. pp 15. En: *Proceedings VI World Avocado Congress*. Viña Del Mar, Chile.
70. Mickelbart, M. y M. Arpaia. 2002. Rootstock influences changes in ion concentrations, growth, and photosynthesis of 'Hass' avocado trees in response to salinity. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 127(4), 649-655.
71. Moore-Gordon, C., A. Cowan, I. Bertling, C. Botha y R. Cross. 1998. Symplastic solute transport and avocado fruit development: A decline in cytokinin/ABA ratio is related to appearance of the Hass small fruit variant. *Plant and Cell Physiology*. 39(10), 1027-1038.
72. Musyimi, M. 2007. Photosynthetically active radiation influence on gas exchange parameters of avocado seedlings growing under saline conditions. *Journal of Biological Sciences*. 7(8), 1400-1405.

73. Musyimi, M., W. Netondo y G. Ouma. 2007. Effects of salinity on gas exchange and nutrients uptake in avocados. *Journal of Biological Sciences*. 7(3), 496-505.
74. Nelson, N. 1944. A photometric adaption of the Somogyi method for the determination of glucose. *J. Biol. Chem.* 153, 375-380.
75. Olaeta, J., P. Undurraga y M. Schwartz. 1999. Determinación de la evolución y caracterización de los aceites en paltas (*Persea americana* Mill.) cvs. Fuerte y Hass cultivados en Chile. *Revista Chapingo, Serie Horticultura*. 5, 117-122.
76. Olaeta, J., P. Undurraga y G. Espinosa. 2007. Evolution of the content of oil and unsaponifiable compounds in Hass, Fuerte and Isabel avocados (*Persea americana* Mill.). pp. 183-196. En: *Proceedings VI World Avocado Congress*. Viña Del Mar, Chile.
77. Ozdemir, F. y A. Topuz. 2004. Changes in dry matter, oil content and fatty acids composition of avocado during harvesting time and post-harvesting ripening period. *Food Chemistry*. 86, 79-83.
78. Paz-Vega, S. 1997. Alternate bearing in the avocado (*Persea americana* Mill.). *California Avocado Society Yearbook*. 81, 117-148.
79. Pérez, M., L. Avilan, E. Soto, M. Rodríguez y J. Ruiz. 2007. Thermal and hydric behaviour in mexican variety avocado (*Persea spp*) flowering in the coastal north-center region of Venezuela. pp 9. En: *Proceedings VI World Avocado Congress*. Viña Del Mar, Chile.
80. Requejo-Tapia, L., A. Woolf, G. Roughan, R. Schroeder, H. Young y A. White. 1999. Avocado Postharvest Research: 1998/99: Seasonal Changes in Lipid Content and Fatty Acid Composition of 'Hass' Avocados. En: *Avocado Source*, http://www.avocadosource.com/international/new_zealand_papers/requejo_l1999.pdf. 27 p.; consulta: diciembre de 2010.
81. Ríos, D. y R. Tafur. 2003. Variedades de aguacate para el trópico: Caso Colombia. pp. 143-147. En: *Proceedings V World Avocado Congress*. Malaga, España.
82. Rocha-Arroyo, J., S. Salazar-García, A. Bárcenas-Ortega, I. González-Durán y L. Cossio-Vargas. 2011a. Fenología del aguacate 'Hass' en Michoacán. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*. 2 (3), 303-316.
83. Rocha-Arroyo, J., S. Salazar-García, A. Bárcenas-Ortega, J. González-Durán y R. Medina-Torres. 2011b. Crecimientos vegetativo y reproductivo del aguacate 'Hass' en diversos climas de Michoacán, México. p 10. En: *Memorias VII World Avocado Congress*. Cairns, Australia.
84. Rosales, J., G. Parodi y B. Carlini. 2003. Evaluación del ciclo fenológico del palto (*Persea americana* Mill) cv. Hass para la zona de la irrigación Santa Rosa, Perú. pp. 311-316. En: *Proceedings V World Avocado Congress*. Málaga, España.
85. Rossouw, T. y P. Robbertse. 2001. Effect of gibberellic acid treatments on flower development of avocado. *South African Avocado Growers Association Yearbook*. 24(4), 1-4.
86. Salazar-García, S. y C. Lovatt. 1998. GA3 application alters flowering phenology of the 'Hass' avocado. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 123(5), 791-797.

87. Salazar-García, S., E. Lord y C. Lovatt. 1998. Inflorescence and flower development of the 'Hass' avocado (*Persea americana* Mill.) during "On" and "Off" crop years. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 123(4), 537-544.
88. Salazar-García, S., E. Lord y C. Lovatt. 1999. Inflorescence development of the 'Hass' avocado: commitment to flowering. J. Am. Soc. Hort. Sci. 124 (5), 478-482.
89. Salazar-García, S. y C. Lovatt. 2000. Use of GA₃ to manipulate flowering and yield of 'Hass' avocado. J. Am. Soc. Hort. Sci. 125(1), 25-30.
90. Salazar-García, S. y C. Lovatt. 2002a. Flowering of avocado (*Persea americana* Mill.). I. Inflorescence and flower development. Revista Chapingo Serie Horticultura. 8(1), 71-75.
91. Salazar-García, S. y C. Lovatt. 2002b. Flowering of avocado (*Persea americana* Mill.). II. Manipulation with GA₃. Revista Chapingo Serie Horticultura. 8(1), 77-82.
92. Salazar-García, S., L. Cossio-Vargas, C. Lovatt, I. González-Duran y M. Pérez-Barraza. 2006. Crop load affects vegetative growth flushes and shoot age influences irreversible commitment to flowering of Hass avocado. Hort Science. 41(7), 1541-1546.
93. Salazar-García, S., L. Cossio-Vargas, I. González-Durán y C. Lovatt. 2007. Desarrollo floral del aguacate 'Hass' en clima semicálido. Parte I. Influencia de la carga de fruto y edad de los brotes. Revista Chapingo Serie Horticultura. 13(1), 87-92.
94. Schaffer, B., A. Whiley y R. Kohli. 1991. Effects of leaf age on gas exchange characteristics of avocado (*Persea americana* Mill.). Scientia Horticulturae. 48: 21-28.
95. Schaffer, B. y A. Whiley. 2002. Capítulo 6. Environmental physiology. pp. 133-154. En: Whiley, A., B. Schaffer y B. Wolstenholme (ed.). The avocado, botany, production and uses. Primera edición. CABI Publishing, Londres.
96. Schaffer, B. y A. Whiley. 2003. Environmental regulation of photosynthesis in avocado trees - A mini-review. pp. 335-342. En: Proceedings V World Avocado Congress, Malaga, España.
97. Scholefield, P., J. Walcott, P. Kriedemann y A. Ramadasan. 1980. Some environmental effects on photosynthesis and water relations of avocado leaves. California Avocado Society Yearbook. 64, 93-106.
98. Scora, R., B. Wolstenholme y U. Lavi. 2002. Capítulo 2. Taxonomy and Botany. pp. 25-45. En: Whiley, A., B. Schaffer y B. Wolstenholme (ed.). The avocado, botany, production and uses. Primera edición. CABI Publishing, Londres.
99. Sedgley, M. y C. Annells. 1981. Flowering and fruit set response to temperature in the avocado cultivar 'Hass'. Scientia Horticulturae. 14, 27-33.
100. Somogyi, M. 1952. Note on sugar determination. J. Biol. Chem. 195, 19-25.
101. Southwick, S. y T. Davenport. 1986. Characterization of water stress and low temperature effects on flower induction in Citrus. Plant Physiol. 81, 26-29.
102. Taiz, L. y E. Zeiger. 2002. Plant Physiology. Tercera Edición. Sinauer Associates, Inc., Sunderland. 764 p.

103. Taylor, N. y K. Cowan. 2001. Plant hormone homeostasis and the control of avocado fruit size. *Plant Growth Regulation*. 35, 247-255.
104. Turner, W., J. Fortescue y D. Thomas. 2010. Capítulo 2. Bananas: Environment and crop physiology. pp. 7-36. En: F. Dmatta (ed.). *Ecophysiology of tropical tree crops*. Primera edición. Nova Science Publishers, Inc. New York, EU.
105. Undurraga, P., A. Olaeta y A. Bontá. 2007. Evolución de la madurez de frutos del cultivar Isabel (*Persea americana* Mill.), injertados sobre patrón Mexícola. pp. 45-58. En: *Proceedings VI World Avocado Congress*. Viña Del Mar, Chile.
106. Whiley, A. 1990a. CO₂ assimilation of developing fruiting shoots of cv Hass avocado (*Persea americana* Mill.). *South African Avocado Growers Association Yearbook*. 13, 28-33.
107. Whiley, A. 1990b. Interpretación de la fenología y fisiología del palto para obtener mayores producciones. En: *Avocado Source*, http://www.avocadosource.com/journals/civdmchile_1990/civdmchile_1990_pg_06.pdf. 24 p.; consulta: abril de 2009.
108. Whiley, W. 1994. *Ecophysiological studies and tree manipulation for maximization of yield potential in Avocado (Persea americana Mill.)*. PhD Thesis University of Natal.
109. Wilkie, J., M. Sedgley y T. Olesen. 2008. Regulation of floral initiation in horticultural trees. *J. Exp. Bot.* 59(12), 3215–3228.
110. Wolstenholme, B. 1987. Some aspects of avocado research world-wide. *South African Avocado Growers Association Yearbook*. 10, 8-12.
111. Wolstenholme, B., A. Whiley y J. Saranah. 1990. Manipulating Vegetative: Reproductive Growth in Avocado (*Persea americana* Mill.) with Paclobutrazol Foliar Sprays. *Scientia Horticulturae*. 41, 315-327.
112. Wolstenholme, B. y A. Whiley. 1995. Strategies for maximising avocado productivity: An overview. pp 61-70. En: *Proceedings III World Avocado Congress*. Israel.
113. Wolstenholme, B. y A. Whiley. 1999. Ecophysiology of the avocado (*Persea americana* Mill.) tree as a basis for pre-harvest management. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 5, 77-88.
114. Xuan, L., P. Robinson, M. Madore, G. Witney y M. Arpaia. 1999a. 'Hass' avocado carbohydrate fluctuations. I. Growth and phenology. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 124(6), 671-675.
115. Xuan, L., P. Robinson, M. Madore, G. Witney y M. Arpaia. 1999b. 'Hass' avocado carbohydrate fluctuations. II. Fruit Growth and Ripening. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 124(6), 676-681.
116. Xuan, L., J. Sievert, M. Arpaia y M. Madore. 2002. Postulated physiological roles of the seven-carbon sugars, mannoheptulose, and perseitol in avocado. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 127(1), 108-114.