

UNIVERSITAT POLITÈCNICA DE VALÈNCIA



UNIVERSITAT  
POLITÈCNICA  
DE VALÈNCIA

DEPARTAMENTO DE ECOSISTEMAS AGROFORESTALES  
MASTER UNIVERSITARIO EN SANIDAD Y PRODUCCIÓN  
VEGETAL

EL PAPEL DE LAS GIBERELINAS EN EL  
CUAJADO DEL FRUTO DEL AGUACATE (*Persea  
americana* Mill.)

**Curso académico: 2018-2019**

Autor: Alfonso Manuel Ramos Abellán

Tutor: Carmina Reig Valor

Cotutor: Manuel Agusti Fonfría

**Valencia, 11 de julio de 2019**

**Título:** EL PAPEL DE LAS GIBELERINAS EN EL CUAJADO DEL FRUTO DEL AGUACATE (*Persea americana* Mill.)

**Resumen (Español):**

El aguacate (*Persea americana* Mill.), es un frutal subtropical de origen americano. En los últimos años el interés en su cultivo ha aumentado en nuestro país, hasta el punto de llegar a ser España el único país europeo con una producción comercial importante de aguacates. La principal zona productora se localiza en las provincias de Málaga y Granada. El aguacate es una especie que presenta dicogamia con sincronía diurna y protoginia. Ello indica, por un lado, la dificultad de fecundación, y, por otro, la necesidad de polinización para que la flor cuaje.

El cuajado es el paso del ovario de la flor a fruto en desarrollo. En el aguacate, su peculiar modo de florecer y la floración muy abundante dificultan el proceso, lo que provoca la abscisión masiva de frutos durante la fase exponencial de su desarrollo, de modo que los frutos que no cuajan se pueden dividir en dos grupos, los provenientes de flores polinizadas pero que no llegaron a fecundarse, y aquellos que sí lo fueron pero no consiguen mantener su tasa de crecimiento. Algunos de éstos últimos, semillados, posponen su caída hasta fases avanzadas del desarrollo, y es esta segunda caída de frutos la que ha merecido mayor atención de estudio.

La posibilidad de un control hormonal de la primera caída de los frutos es el objeto de este estudio, en el que se correlaciona la síntesis de giberelinas con el cuajado del aguacate.

**Palabras clave:** Aguacate, cuajado, control hormonal, giberelinas

**Autor del TFM:** D. Alfonso Manuel Ramos Abellán

**Valencia, de julio de 2019**

**Tutor académico:** Prof. Dña Carmina Reig Valor

**Cotutor:** D. Manuel Agusti Fonfría

**Title:** GIBELLERIC AND FRUIT SET IN AVOCADO (*Persea americana* Mill.)

**Abstract:**

The avocado (*Persea Americana* Mill), is a subtropical fruit originated in American. In the recent years its cultivation in Spain has been increased being, nowadays, the only European country with a significant commercial production of avocados. The main production area is located in the provinces of Malaga and Granada. The avocado is a species that presents dichogamy with diurnal synchrony and protogyny. This indicates, on the one hand, a difficult fertilization, and, on the other hand, the need of pollination to set.

Fruit set is defined as the transition of the ovule to growing fruitlet. In the avocado, its peculiar way of flowering and its large number of flowers hinder the process, which causes the massive fruitlet abscission during their exponential phase of development. Abscising fruits are divided into two groups, those from pollinated but not fertilized flowers, and those fertilized but with a weak growth rate. The latter, seeded fruits, scarcely develop and abscise in an advanced stage of development, being this second fruit drop that has deserved more attention.

The possibility of a hormonal control of the first avocado fruitlet abscission is the aim of this study, in which the synthesis of gibberellins is correlated with fruit set.

**Keywords:** Avocado; fruit set; hormonal control, gibberellins

**Autor del TFM:** D. Alfonso Manuel Ramos Abellán

**Valencia, de julio de 2019**

**Tutor académico:** Prof. Dña Carmina Reig Valor

**Cotutor:** D. Manuel Agusti Fonfría

## **AGRADECIMIENTOS**

En primer lugar me gustaría dar mi agradecimiento a Carmina Reig Valor y a Manuel Agusti Fonfría, por su labor en la realización de este proyecto, sin la cual éste no hubiera sido posible, además de enseñarme valores profesionales, que me servirán en un futuro profesional.

En segundo lugar, me gustaría dar una especial atención a Vicent, al cual considero una gran persona y profesional, sin su ayuda no hubiera sido posible realizar la fase experimental de este proyecto, además de los momentos compartidos con él, durante los muestreos.

Por último, pero no menos importante, me gustaría dar mi agradecimiento por el apoyo incondicional que he recibido desde el principio por parte de mis padres, mi novia y mis amigos, sin los cuales no sería la persona que soy.

# Indice

## Índice

<b>I. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
1. Origen y capacidad de adaptación del aguacate.....	1
2. Problemáticas presentes en el cultivo.....	1
3. Biología floral del aguacate.....	2
<b>II. OBJETIVOS.....</b>	<b>4</b>
<b>III. MATERIAL Y MÉTODOS.....</b>	<b>5</b>
1. Material vegetal.....	6
2. Toma de muestras y tratamientos.....	7
3. Análisis hormonas vegetales.....	7
4. Análisis estadístico.....	8
<b>IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....</b>	<b>9</b>
1. Evolución del cuajado.....	10
2. Balance hormonal.....	14
<b>V. CONCLUSIONES.....</b>	<b>18</b>
<b>VI. BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>20</b>

## Índice de tablas

**Tabla 1:** Pesos medios del fruto expresados en gramos, por tratamiento con sus errores estándar, tomados de en un total de tres árboles, de los que se cogieron seis frutos, a los 42 y 64 días del tratamiento. La diferencia alcanza la significación estadística ( $P < 0.05$ ). Fecha de tratamiento: 24 de abril.....12

**Tabla 2.** Influencia de la aplicación de ácido giberelico ( $GA_3$ ;  $50 \text{ mg l}^{-1}$ ) y paclobutrazol (PBZ,  $50 \text{ mg l}^{-1}$ ) en antesis sobre la evolución del contenido en giberelina  $GA_1$  de los ovarios de aguacate. Cada valor es la media de 5 muestras. Valores expresados en  $\text{ng g}^{-1}$  PS. Letras diferentes para una misma fecha indican diferencias estadísticamente significativas ( $P < 0.05$ ). Ddt: Días después del tratamiento.....14

**Tabla 3.** Influencia de la aplicación de ácido giberelico ( $GA_3$ ) y paclobutrazol (PBZ) en antesis en la evolución del contenido en ácido indolacético (AIA) y trans-zeatina (tZ) de los frutos. Cada valor es la media de 5 muestras. Letras diferentes en una misma fila indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) para una misma hormona. Ddt: Días después del tratamiento.....15

## Indice de figuras

<b>Figura 1.</b> Zonas de origen de las razas de aguacate (Barrientos y López, 2000).....	1
<b>Figura 2.</b> Tipo florales dentro de <i>Persea americana</i> (VIVEROS BROKAW, 2019).....	3
<b>Figura 3.</b> Parcela en la que se realizó el estudio. Detalle del SIGPAC: <a href="https://www.mapa.gob.es/es/agricultura/temas/sistema-de-informacion-geografica-de-parcelas-agricolas-sigpac-/default.aspx">https://www.mapa.gob.es/es/agricultura/temas/sistema-de-informacion-geografica-de-parcelas-agricolas-sigpac-/default.aspx</a> .....	6
<b>Figura 4.</b> Panículas y sus botones florales muestreados.....	7
<b>Figura 5.</b> Evolución de la caída fisiológica de los frutos de aguacate ‘Fuerte’ tratados con 50 mg l <sup>-1</sup> de GA <sub>3</sub> o de PBZ, embolsados en preantesis y control. Cada valor es la media de 1 panícula por árbol y 10 árboles. Letras diferentes para una misma fecha indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ). Fecha de los tratamientos: 24 de abril.....	10
<b>Figura 6.</b> Efecto de la aplicación de GA <sub>3</sub> , 50 mg l <sup>-1</sup> , sobre el número de frutos por panícula. Cada valor es la media de 10 panículas por árbol y 10 árboles. Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ). Fecha del tratamiento: 24 de abril.....	11
<b>Figura 7.</b> Influencia de la aplicación de 50 mg l <sup>-1</sup> de GA <sub>3</sub> a los 64 días del tratamiento, sobre el porcentaje de frutos con semilla en el aguacate cv. ‘Fuerte’. Cada valor es la media de 6-8 frutos por árbol y 5 árboles. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ). Fecha del tratamiento: 24 de abril.....	12
<b>Figura 8.</b> Corte transversal de frutos de aguacate ‘Fuerte’ mostrando la ausencia de semilla por acción del GA <sub>3</sub> (50 mg l <sup>-1</sup> ).....	13



# **I. Introducción**



## 1. Origen y capacidad de adaptación del aguacate

El aguacate (*Persea americana* Mill.) es la única especie de la familia de las Lauráceas cuyo fruto es comestible (Morton, 1987) de carácter subtropical. El origen de esta especie, se sitúa en las zonas centro y este de Centroamérica, desde donde se distribuyó al resto del mundo (Popenoe, 1920; Storey et al., 1986). Dentro de esta especie, se pueden distinguir tres razas, Mexicana, Guatemalteca y Antillana, estando su zona de origen situada en tres áreas distintas incluidas en el conjunto de Mesoamérica, tal y como se muestra en la figura 1 (Téliz, 2007).



**Figura 1.** Zonas de origen de las razas de aguacate (Barrientos y López, 2000)

Tras el descubrimiento de México, Centro América, Colombia y Perú, los españoles llevaron el aguacate desde América hasta España, existiendo documentos en los cuales ya se describía la presencia de esta especie en el año 1572 en la costa mediterránea (Téliz, 2007). El éxito de su adaptación a las diferentes regiones donde ha llegado reside en la elevada variabilidad de condiciones ambientales presentes en sus zonas de origen. Ello ha permitido la existencia de cruzamientos naturales entre diferentes ecotipos y, con ello, incrementar la variabilidad genética y su adaptación a un elevado número de ambientes en los cuales puede desarrollarse (Barrientos y López, 2000).

## 2. Problemáticas presentes en el cultivo

Tradicionalmente el aguacate se ha cultivado en la zona sur de la península Ibérica y en las Islas Canarias. No obstante, en las últimas décadas, debido a la potencialidad económica de este cultivo en el área Mediterránea, se ha extendido a otras regiones en las que las condiciones climáticas distan más de las deseables para este frutal, pero en las que, sin embargo, parece desarrollarse exitosamente. Tal es el caso de la

Comunidad Valenciana, donde en la actualidad existen campos de cultivo comerciales. No obstante, en estas zonas marginales los problemas derivados del cuajado y de la alternancia de cosechas, propios de esta especie, se ven acentuados.

La alternancia de cosechas, se caracteriza por la presencia de un año "ON", es decir un año de cosecha abundante, seguido de un año "OFF", sin apenas cosecha. Se ha demostrado que éste fenómeno, es más severo en climas subtropicales templados. Una cosecha abundante durante el año "ON" puede reducir o suprimir la intensidad del crecimiento vegetativo de la yema terminal de los brotes mixtos, lo que origina al año siguiente una menor producción de inflorescencias o año "OFF". De forma general, se conoce que las semillas en desarrollo son una fuente de hormonas, además de ser órganos que poseen una intensa demanda metabólica, y ambos factores se consideraban, hasta hace unos pocos años, como los que podrían explicar el fenómeno de la alternancia (Calabrese, 1992). Actualmente, se conoce el papel del fruto como factor inhibidor de la expresión del gen FT y, en consecuencia, de la floración (Ziv et al., 2014).

En el aguacate, el número de frutos una vez finalizada la floración es muy superior al número de los que alcanzan la madurez, lo cual se debe a la abscisión masiva de frutos que acontece en dos fases durante el verano, en coincidencia con las dos brotaciones que tienen lugar durante esta estación (Lahav y Zamet, 1999). Los frutos de aguacate que no llegan a la madurez, se pueden dividir en dos grupos principales, los que proceden de flores polinizadas, pero en los que no se llegó a producir la fecundación, y los que fueron fecundados (Lovatt, 1990).

Las dos épocas de abscisión de los frutos de aguacate ocurren durante las primeras tres a cuatro semanas, la primera, cuando se produce la mayor abscisión de frutos, y una segunda que ocurre durante los meses de verano, prolongándose hasta la cosecha, cuando el fruto ya ha alcanzado entre un 10% y un 40% de su tamaño final (Whiley et al., 1988; Wolstenholme et al., 1990).

### **3. Biología floral del aguacate**

El aguacate, presenta flores hermafroditas, sin embargo muy difícilmente tiene lugar la autofecundación (Calabrese, 1992). Esto es debido a que esta especie presenta dicogamia protógina, la cual consiste en una maduración a destiempo de los órganos masculinos y femeninos de la flor, es decir, cuando el estigma está receptivo, las anteras no liberan polen, y cuando las anteras liberan el polen, éste ya no se encuentra receptivo (Salazar-García, 2000).

Pero la dicogamia presente en el aguacate se ve compensada por la existencia de dos tipos sexuales, el tipo A, que presenta su estado femenino en la mañana del primer día y reabriéndose las mismas al día siguiente por la tarde como flores masculinas, y el tipo B, en el que las flores abren el primer día por la tarde como femeninas, y de nuevo por la mañana del día siguiente como masculinas (Figura 2). De esta manera, la coexistencia de ambos tipos en una misma plantación permite la polinización cruzada y la fecundación.

	DIA 1		DIA 2	
	MAÑANA	TARDE	MAÑANA	TARDE
FLOR TIPO A	ESTADO FEMENINO	CERRADA	CERRADA	ESTADO MASCULINO
FLOR TIPO B	CERRADA	ESTADO FEMENINO	ESTADO MASCULINO	CERRADA

**Figura 2.** Tipo florales dentro de *Persea americana* (VIVEROS BROKAW, 2019)

Los cultivares ‘Gwen’, ‘Hass’, ‘Lamb-Hass’, ‘Pinkerton’, ‘Wurtz’ y ‘Reed’ son de tipo A, mientras que los cultivares ‘Bacon’, ‘Fuerte’, ‘Sharwil’, ‘Shepard’ y ‘Zutano’, son de floración tipo B y en plantaciones comerciales se combina su cultivo para mejorar la. Particularmente el cultivar ‘Hass’, el más apreciado comercialmente, con el cv. ‘Fuerte’. No obstante, la dicogamia dentro del aguacate se ve afectada por la temperatura, de modo que las bajas temperaturas retrasan la apertura de las flores, facilitando un cierto grado de solapamiento entre la expresión sexual de las flores pudiéndose dar la autofecundación.

Un árbol adulto de aguacate, produce cientos de inflorescencias, cada una de ellas con mas de 100 flores, sin embargo, solamente uno o dos frutos por inflorescencia llegan a la madurez, estimándose un cuajado que va desde el 0,02% al 0,1% de las flores inicialmente formadas. La abscisión de frutos al inicio de su desarrollo se ha explicado i) atribuyendo un papel regulador a las giberelinas, ii) a través de un fenómeno de competencia por carbohidratos entre los frutos en desarrollo recién cuajados o iii) entre éstos y el desarrollo vegetativo y reproductivo (Whiley et al., 2007).

En este trabajo se aborda el estudio del control hormonal del cuajado de esta especie evitando, por un lado, la fecundación, y provocando, por otro, el cuajado mediante la aplicación de GA<sub>3</sub> y comprobando su acción con la aplicación de un inhibidor de la síntesis de giberelinas, el paclobutrazol (PBZ) {(R\*,R\*)-β-[(4-chlorophenyl)methyl]-α-(1,1-dimethylethyl)-1H-1,2,4-triazole-1ethanol} .

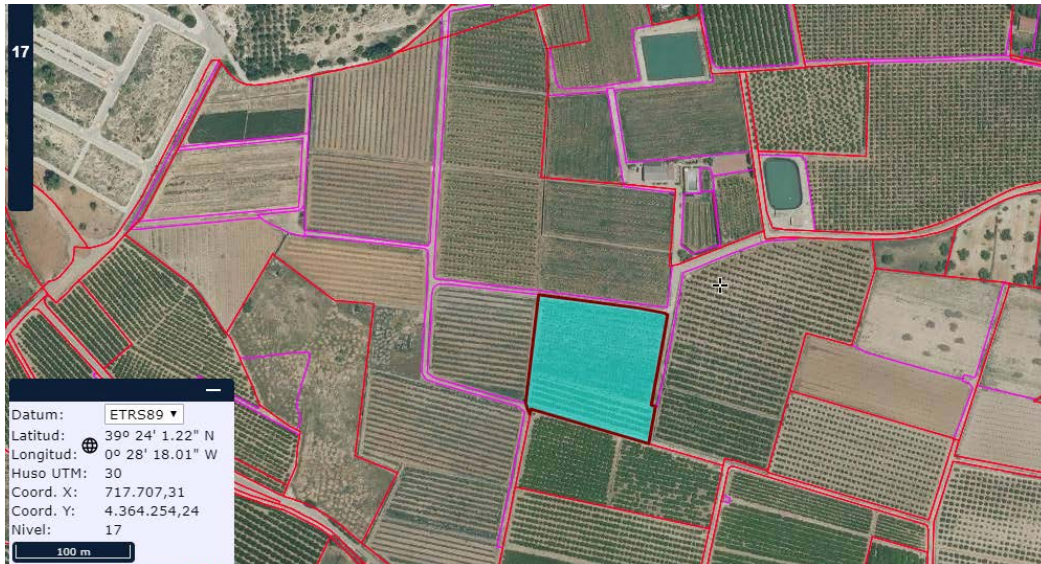
## **II. OBJETIVO**

Establecer el papel de las giberelinas en el cuajado del fruto de aguacate.

## **III. Material y Métodos**

## 1. Material vegetal

El estudio se llevó a cabo en una plantación de aguacate 'Fuerte', con 'Lamb-Hass' como polinizador, localizada en el término municipal de Torrent (Valencia), a una altitud de 76 msnm (Figura 3), De ella se seleccionaron 10 árboles en año ON.



**Figura 3.** Parcela en la que se realizó el estudio. Detalle del SIGPAC: <https://www.mapa.gob.es/es/agricultura/temas/sistema-de-informacion-geografica-de-parcelas-agricolas-sigpac-/default.aspx>

En preantesis se seleccionaron al azar 4 ramas por árbol, con panículas bien desarrolladas, a cada una de las cuales se les aplicó uno de los siguientes tratamientos cuando la mayor parte de las flores habían perdido los pétalos (experimento 1):

1. Control, sin tratar
2. GA<sub>3</sub>, 50 mg l<sup>-1</sup>
3. PBZ, 50 mg l<sup>-1</sup>
4. Embolsado, para evitar la polinización cruzada

Los tratamientos se llevaron a cabo con un spray manual, rociando completamente las panículas hasta el goteo

En 10 árboles adicionales, y en el mismo estado fenológico, se llevaron a cabo los siguientes tratamientos utilizando 5 árboles por cada uno de ellos (experimento 2):

1. Control, sin tratar
2. GA<sub>3</sub>, 50 mg l<sup>-1</sup>

Los tratamientos se realizaron con una mochila de presión manual, mojando completamente los árboles hasta el goteo.



En todos los casos, se añadió un agente tensoactivo no iónico (éter nonilfenil polietilenglicol, 20% p/p) a una concentración 0.01%.

## 2. Toma de muestras y tratamientos

Desde el momento de la antesis y hasta el final de la fase exponencial del crecimiento del fruto (42 días después de los tratamientos) se tomaron periódicamente muestras de 200 flores y frutos que se congelaron, inmediatamente, en el campo con N líquido y se transportaron al laboratorio para su almacenamiento a -20°C hasta su liofilización y posterior análisis (Figura 4).



**Figura 4.** Panículas y sus botones florales muestreados

A partir del día 9 y hasta el día 20 de los tratamientos (experimento 1), se procedió al conteo de los frutos que permanecían en las ramas.

A los 35 días y hasta los 64 del tratamiento al árbol completo (experimento 2), se procedió al conteo de frutos de 20 panículas elegidas al azar de cada uno de los 5 árboles tratados y control sin tratar. De ellas se tomaron al azar 6-8 frutos por árbol, se llevaron al laboratorio, se pesaron y se determinó la presencia de semilla.

## 3. Análisis hormonas vegetales

Para el análisis del contenido hormonal se pesaron 50 mg de material liofilizado. Posteriormente, alícuotas duplicadas de cada muestra (50 mg) fueron extraídas con metanol 80%: ácido acético 1% (v/v) en presencia de los estándares internos específicos (hormonas marcadas con deuterio para cuantificar las pérdidas de cada hormona inherentes al proceso de extracción [OIChemim Ltd - Olomouc, o Cambridge Isotope Lab - Andover]: [2H5]-IAA. Estos estándares fueron añadidos para la cuantificación del ácido indolacético (AIA). En el caso de la trans-zeatina (tZ) se utilizó esta citoquinina deuterada (D-tZ) como estándar interno.

Para recuperar la fracción ácida donde se localiza el IAA, los extractos pasaron consecutivamente a través de columnas HLB (Waters Cromatografía, S.A., Barcelona, Spain) en fase reversa, MCX (intercambio catiónico) y WAX (intercambio iónico) (Oasis 30 mg, Waters Cromatografía S.A., Barcelona, España) como se describe en Seo et al. (2011). Para la recuperación de la fracción básica, donde se localizan las citoquininas, las muestras pasaron en primer lugar a través de un cartucho HLB (elución CH<sub>3</sub>CN80: Ácido acético 1%) y a continuación a través de una columna MCX. Las muestras se llevaron a sequedad en rotovapor.

El residuo seco fue disuelto en acetonitrilo al 5% y ácido acético al 1%, y las hormonas fueron separadas usando ultra-cromatografía en fase reversa (UPHL) mediante una columna RP-MS Accucore 2,6 µm (50 mm x 2,1 i.d.: Thermo Fisher Scientific Inc., Waltham, MA, EEUU) con un gradiente de acetonitrilo del 5 al 50%, tras lo cual fueron detectadas y analizadas en un espectrómetro masas/masas (Q-exactive Orbitrap detector, Thermo Fisher Scientific Inc., Waltham, MA, EEUU). Las concentraciones hormonales finales de los extractos fueron determinadas usando las curvas de calibración realizadas previamente. La interpretación de los resultados se realizó mediante los programas Xcalibur 2.2 SP1 build 48 y TraceFinder.

Se han analizado el contenido en la giberelina activa GA<sub>1</sub>, ácido indolacético (AIA), y trans- zeatina (Tz).

#### **4. Análisis estadístico**

A los resultados obtenidos se les aplicó el análisis de la varianza con un nivel de confianza ( $P \leq 0.05$ ). Para la separación de medias se aplicó el test de Student-Newman-Keuls utilizando el programa informático StatGraphics Centurion.

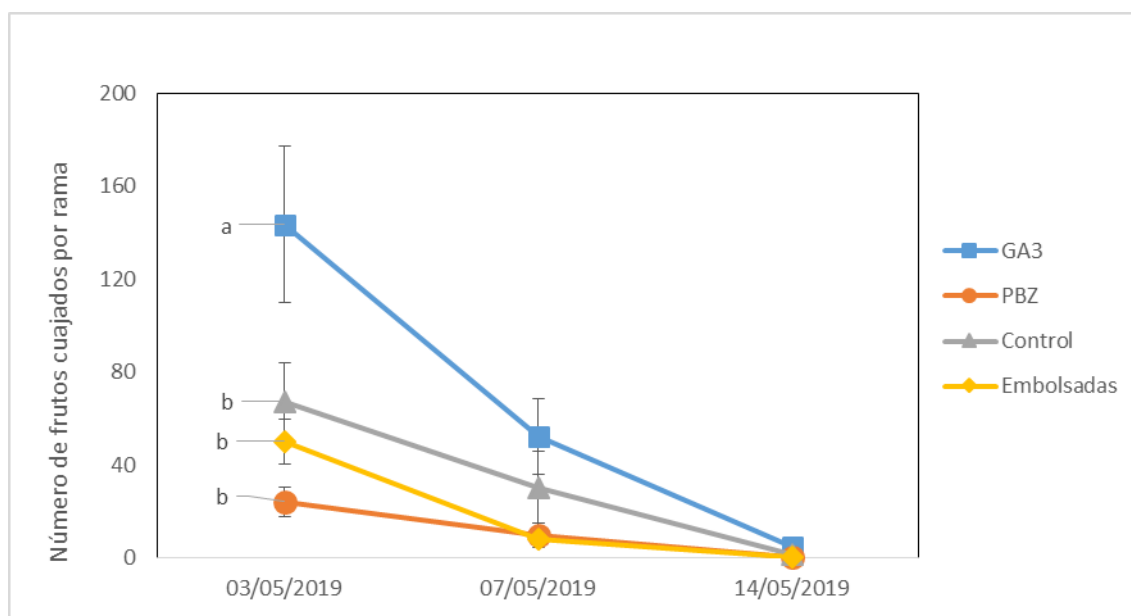
## **IV. Resultados y discusión**

## 1. Evolución del cuajado

La aplicación de ácido giberélico (AG) a una concentración de 50 mg/l, durante la caída de pétalos, retardó la abscisión de las flores y frutos recién cuajados. A los 9 días del tratamiento las panículas de las ramas tratadas presentaron un aumento del 47% en el número de frutos cuajados respecto de las ramas control (Figura 5).

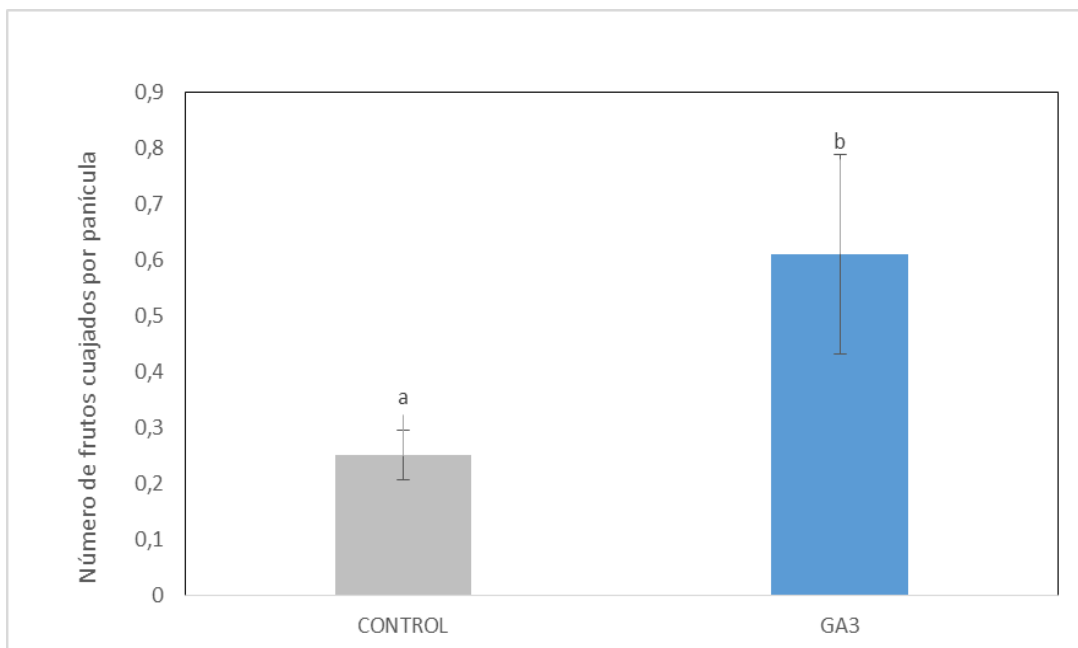
A los 9 y 13 días del tratamiento, las ramas tratadas con PBZ presentaban un 64% y un 68% menos de frutos cuajados, respectivamente, que las ramas control. A los 20 días las ramas tratadas ya no presentaron ningún fruto en desarrollo (Figura 5).

Algo parecido ocurrió con las panículas embolsadas y, por tanto, sin posibilidad de polinización, sólo que en este caso 9 días después del tratamiento inicialmente cuajaron 5 frutos por panícula, igual que en el control, pero 6 días más tarde se redujeron a 0,8, igualándose, en este caso, a las panículas tratadas con PBZ (Figura 5).



**Figura 5.** Evolución de la caída fisiológica de los frutos de aguacate 'Fuerte' tratados con 50 mg l<sup>-1</sup> de GA3 o de PBZ, embolsados en preantesis y control. Cada valor es la media de 1 panícula por árbol y 10 árboles. Letras diferentes para una misma fecha indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ). Fecha de los tratamientos: 24 de abril

Treinta y cinco días después del tratamiento, los árboles tratados por completo con 50 mg l<sup>-1</sup> de GA<sub>3</sub>, habían aumentado significativamente el número de frutos cuajados de 25 a 61 por 100 panículas (Figura 6).



**Figura 6.** Efecto de la aplicación de GA<sub>3</sub>, 50 mg l<sup>-1</sup>, sobre el número de frutos por panícula. Cada valor es la media de 10 panículas por árbol y 10 árboles. Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas (P<0.05). Fecha del tratamiento: 24 de abril.

En el aguacate, una de las principales causas de la baja producción es la abscisión masiva de frutos jóvenes (Biran, 1979; Sedgley, 1980; Lahav y Zamet, 1999). Se ha sugerido que la competencia por carbohidratos que existe entre los frutos en desarrollo (Sedgley, 1987), o entre éstos y el crecimiento vegetativo (Biran, 1979), es una de las principales responsables de la abscisión, tanto de flores como de frutos. Sin embargo, experimentos realizados mediante el rayado de panículas en anthesis no consiguieron aumentar el número de frutos cuajados respecto del control, sugiriendo que el cuajado en esta especie no está regido sólo por un aporte nutricional. Es más, el hecho de que los árboles tratados con PBZ, con independencia de la fecha de aplicación, tuvieran menos frutos inicialmente cuajados (Wolstenholme.,1990) deriva el proceso a un control hormonal. También en nuestras panículas tratadas con PBZ el número de frutos inicialmente cuajados fue menor, contrariamente a lo obtenido por Köhne y Kremer-Köhne (1989) que fue mayor cuando realizaron las aplicaciones en plena anthesis. Por otra parte, el hecho de que la aplicación de GA<sub>3</sub> consiguiera aumentar notablemente el cuajado final ratifica la implicación hormonal en el proceso. Es más, los estudios realizados por Finazzo et al. (1994) acerca de la distribución y el reparto de carbohidratos en el aguacate, concluyeron que la disponibilidad de carbohidratos en la planta es suficiente para sustentar el crecimiento tanto de los frutos recién cuajados como de las hojas de los brotes en desarrollo durante los estadios tempranos del cuajado y, por consiguiente, la abscisión de los frutos jóvenes no se debería a la escasez de carbohidratos. Por otra parte, el inexistente cuajado conseguido en las panículas embolsadas pone de manifiesto la importancia de la polinización como

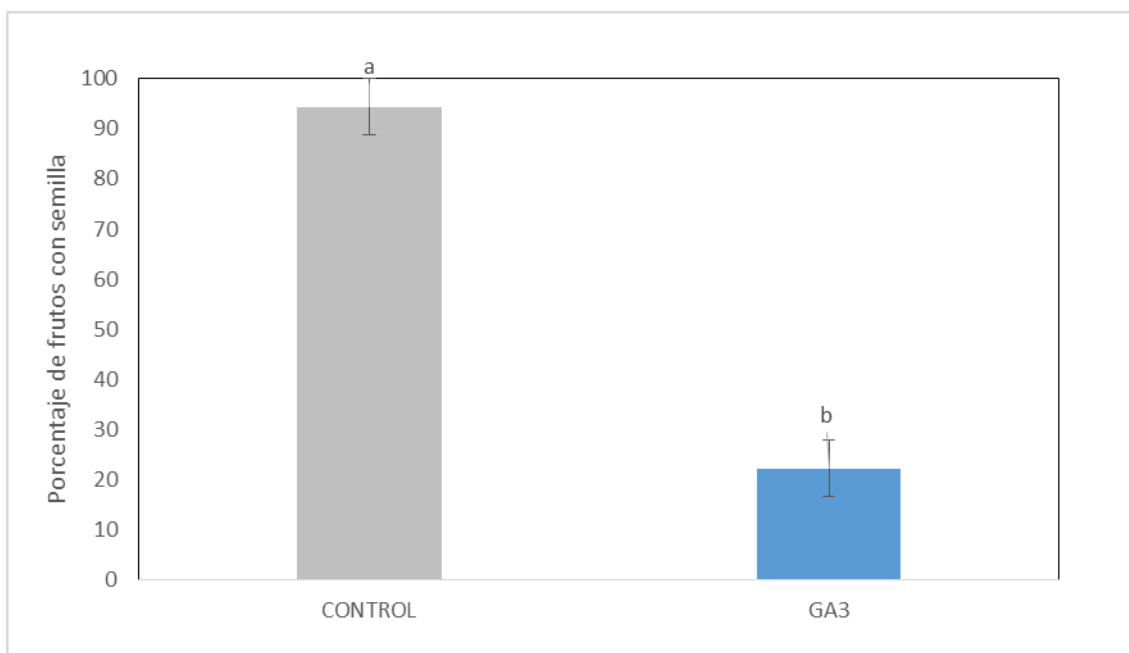
requisito indispensable para el cuajado de la especie. Es más, Sedgley (1987) determinó una fuerte abscisión de flores dos semanas después de la antesis que se correspondía únicamente con aquellas que no fueron polinizadas y no por motivos de competencia como establecen diversos autores (Garner y Lovatt, 2008; Garner et al., 2008).

Pero 42 días después del tratamiento, los frutos de los árboles tratados con GA<sub>3</sub> pesaban 1.3 g, mientras que los de los árboles sin tratar habían alcanzado 9.8 g (Tabla 1). Esta diferencia aumentó marcadamente con el tiempo, y a los 64 días del tratamiento los frutos control pesaban un 91.5% más que los tratados con GA<sub>3</sub>.

**Tabla 1:** Pesos medios del fruto expresados en gramos, por tratamiento con sus errores estándar, tomados de en un total de tres árboles, de los que se cogieron seis frutos, a los 42 y 64 días del tratamiento. La diferencia alcanza la significación estadística ( $P < 0.05$ ). Fecha de tratamiento: 24 de abril.

Ddt	CONTROL	GA <sub>3</sub>
42	9,8±5,6 a	1,3±0,7 b
64	38,6±22,3 a	3,3±1,9 b

Esta diferencia en el peso correlaciona con la presencia de semilla en el fruto. Así, a los 64 días del tratamiento, mientras en los frutos de los árboles control el 94,4% de los frutos tenían una semilla en desarrollo, en los de los árboles tratados con 50 mg l<sup>-1</sup> de GA<sub>3</sub> sólo la tenían el 22,2% de los frutos (Figura 8).



**Figura 7.** Influencia de la aplicación de 50 mg l<sup>-1</sup> de GA<sub>3</sub> a los 64 días del tratamiento, sobre el porcentaje de frutos con semilla en el aguacate cv. 'Fuerte'. Cada valor es la media de 6-8 frutos por árbol y 5 árboles. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ). Fecha del tratamiento: 24 de abril.

Esa diferencia de peso, era visible notablemente, entre los frutos control (fruto lado derecho) y los frutos tratados (fruto lado izquierdo), tal y como se observa en la Figura 9.



**Figura 8.** Corte transversal de frutos de aguacate 'Fuerte' mostrando la ausencia de semilla por acción del  $GA_3$  ( $50 \text{ mg l}^{-1}$ ).

Un aspecto distinto lo constituye la competencia entre órganos en desarrollo en relación a su tamaño. El mayor número de frutos conseguido en los árboles tratados con  $GA_3$  respecto del control, en detrimento de su tamaño final, indica que el crecimiento del fruto ya formado es un proceso nutricionalmente dependiente, al igual que en todas las especies leñosas. El hecho de que las semillas del fruto sean una fuente de giberelinas (Blumenfeld y Gazit., 1970) y, con ello, aumenten la capacidad sumidero del fruto, explicaría el mayor tamaño adquirido por éstos. Además, estos resultados coinciden con los observados en especies afines, en las que los frutos con semillas dañadas y, por tanto, de menor peso, alcanzaron un menor tamaño final (Proctor et al., 1992).

## 2. Balance hormonal

La concentración de GA<sub>1</sub> de los ovarios recién tratados con GA<sub>3</sub> fue significativamente mayor que la de los ovarios fecundados (control), independientemente de la fecha de análisis (Tabla 2). Quince días después del tratamiento los ovarios tratados con GA<sub>3</sub> tenían una concentración doble que los ovarios sin tratar, y esa diferencia se fue ampliando con el tiempo llegando a ser 20 veces superior a los 20 días del tratamiento y 60 veces 10 días después.

La concentración de GA<sub>1</sub> en los frutos tratados con PBZ llegó a ser 0 a los 20 días del tratamiento y no consiguió detectarse durante el resto del tiempo que duró el experimento (Tabla 2).

**Tabla 2.** Influencia de la aplicación de ácido giberelico (GA<sub>3</sub>; 50 mg l<sup>-1</sup>) y paclobutrazol (PBZ, 50 mg l<sup>-1</sup>) en antesis sobre la evolución del contenido en giberelina GA<sub>1</sub> de los ovarios de aguacate. Cada valor es la media de 5 muestras. Valores expresados en ng g<sup>-1</sup> PS. Letras diferentes para una misma fecha indican diferencias estadísticamente significativas ( $P < 0.05$ ). Ddt: Días después del tratamiento.

Tratamientos			
Ddt	GA <sub>3</sub>	PBZ	Control
15	39 a	17 b	20 b
20	900 a	0 b	45 c
30	1200 a	0 b	20 c

Al comparar el contenido de GA<sub>1</sub> en los ovarios de las flores de los diferentes tratamientos y relacionarlo con el número de frutos cuajados en cada uno de ellos, cobra de nuevo importancia el control hormonal, esto es, la capacidad sumidero del fruto. De ahí que la aplicación de PBZ anule la concentración de GA<sub>1</sub> en el ovario de la flor y ello pueda justificar el menor número de frutos cuajados. Por otra parte, la baja concentración de esta hormona en los frutos control, podría indicar el mínimo nivel endógeno necesario para regular este proceso. Es más, Blumenfeld y Gazit (1970) detectaron una elevada concentración de giberelinas en las semillas de los frutos recién cuajados que disminuyó significativamente durante la fase de crecimiento lineal.

La respuesta en el resto de hormonas analizadas fue diferente. A los 15 días del tratamiento, mientras la concentración de ácido indolacético (AIA) en los frutos cuajados de las panículas tratadas con PBZ era muy bajo (1 ng g<sup>-1</sup> PS), en la de los



controles o tratados con GA<sub>3</sub> fue, en promedio, de 67 ng g<sup>-1</sup> PS (Tabla 3). Cinco días más tarde todos aumentaron su contenido en AIA, pero mientras el control y los tratados con PBZ lo hicieron en 51.3 y 62.6 ng g<sup>-1</sup> PS, respectivamente, los del GA<sub>3</sub> tan solo lo hicieron en 9.5 ng g<sup>-1</sup> PS (Tabla 3).

**Tabla 3.** Influencia de la aplicación de ácido giberelico (GA<sub>3</sub>) y paclobutrazol (PBZ) en anthesis en la evolución del contenido en ácido indolacético (AIA) y trans-zeatina (tZ) de los frutos. Cada valor es la media de 5 muestras. Letras diferentes en una misma fila indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) para una misma hormona. Ddt: Días después del tratamiento.

Ddt	Tratamientos					
	GA <sub>3</sub>	PBZ	CNT	GA <sub>3</sub>	PBZ	CNT
	IAA (ng/g DW )			tZ (ng/g DW )		
15	66,9± 0,1 b	1,0± 0,1 a	67,9 ± b	50,2 ± 0,07 c	2,9 ±0,7 b	1,5 ±0,07 a
20	76,5±2,0 a	63,6±6,9 a	119,2 ±3,1 b	3,1 ± 0,05 b	1,6 ±0,1 a	32,7 ± 4,18 c
30	71,7 ±6,2 a	476,3 ±3 b	93,5±23 a	9,3 ± 0,3 a	317,8±47b	392,5±51 b

La aplicación de GA<sub>3</sub> incrementó, también, significativamente el contenido del fruto en trans-zeatina (tZ), alcanzando valores de 50.2 ng g<sup>-1</sup> PS, frente a los 1.5 y 2.9 de los frutos control y tratados con PBZ, respectivamente (Tabla 3). Cinco días más tarde, y en contraste con el AIA, su concentración se redujo un 93% por acción del GA<sub>3</sub> y un 56% en los árboles tratados con PBZ, mientras aumentó 20 veces en el control.

Finalmente, a los 30 días del tratamiento la respuesta fue otra: mientras los tratados con GA<sub>3</sub> mantuvieron la concentración de AIA y aumentaron la de tZ, los tratados con PBZ aumentaron ambas concentraciones espectacularmente, hasta 7.5 veces y 198 veces más, respectivamente, y los controles disminuyeron la de AIA en 25.6 ng g<sup>-1</sup> PS y aumentaron la de tZ hasta 12 veces, alcanzándose así el valor máximo (Tabla 3). Es de destacar que en esta fecha el número de frutos por panícula en los árboles tratados con PBZ (1 fruto por panícula) y en el control (1.2 frutos por panícula) era significativamente menor que en los tratados con GA<sub>3</sub> (6 frutos por panícula), lo que sugiere, a la vista de los valores hormonales iniciales (15 días después del tratamiento) una acción regida por las giberelinas y las citoquininas en el cuajado de esta especie. El retraso en la abscisión de frutos lo demuestra, ya que necesariamente implica un mayor número de frutos inicialmente cuajados.

Gazit y Blumenfeld (1970) encontraron que los altos niveles de citoquininas en el fruto de aguacate promovían su capacidad sumidero y, con ello, se aumentaba notablemente el aporte de carbohidratos y, en consecuencia, su desarrollo. También Richards (1980) y Goussard (1981) relacionaron que las altas concentraciones de citoquininas en el fruto durante las primeras fases de su desarrollo, promovían la división celular. En este sentido, nuestros resultados coinciden parcialmente ya que el mayor contenido de esta hormona corresponde a los tratamientos que mayor cuajado obtuvieron entre los 15 y 20 días después de la antesis.

Por otra parte, el mayor contenido de AIA en los ovarios de las flores polinizadas (Control) y tratadas con GA<sub>3</sub>, a los quince días del tratamiento, es decir, durante la transición de la flor a fruto en desarrollo, indica su papel regulador en el proceso. De hecho, los niveles altos de auxinas incrementan la densidad del sistema vascular y, como consecuencia, aumentan el aporte de agua y nutrientes al fruto en desarrollo, favoreciendo su retención (La Motte y Jacobs, 1963). Sin embargo, no se ha conseguido aumentar el cuajado en el aguacate mediante aplicaciones exógenas de auxinas, a pesar de aumentar la capacidad sumidero del fruto (Gazit y Blumenfeld, 1972; Cutting *et al*, 1989).

## **V. CONCLUSIONES**

## CONCLUSIONES

1. La aplicación de GA<sub>3</sub> durante la antesis retrasa la primera caída fisiológica de frutos y promueve el cuajado. Su mecanismo de acción es promover temporalmente la síntesis de GA<sub>1</sub>, AIA y Tz.
2. La aplicación de GA<sub>3</sub> durante la antesis reduce significativamente el peso del fruto que inicia un desarrollo partenocárpico.
3. La aplicación de su inhibidor (PBZ) durante la antesis, anticipa la primera caída fisiológica de frutos hasta su totalidad, impidiendo la síntesis de GA<sub>1</sub>.

## **VI. BIBLIOGRAFÍA**

## Bibliografía

Barrientos-Priego, Alejandro F., y Luis López-López. "Historia y genética del aguacate." *el aguacate y su manejo integrado*. Téliz, D.; González, H (2000): 19-31.

Biran, D. (1979). Fruitlet abscission y spring growth retardation – their influence on avocado productivity. MSc thesis, The Hebrew University of Jerusalem, Rehovot, Israel.

Blumenfeld, A., y S. Gazit. "Cytokinin activity in avocado seeds during fruit development." *Plant physiology* 46.2 (1970): 331-333.

Calabrese, Francesco. El aguacate. Mundi-Prensa, 1992.

Cutting, J. G. M., y J. P. Bower. "The relationship between basipetal auxin transport and calcium allocation in vegetative and reproductive flushes in avocado." *Scientia Horticulturae* 41.1-2 (1989): 27-34.

Finazzo, S.F., Davenport, T.L. y Schaffer, B. (1994). Partitioning of photoassimilates in avocado (*Persea Americana* Mill.) during flowering and fruit set. *Tree Physiology* 14, 153-164.

Garner, L.C. y C.J. Lovatt. 2008. The relationship between flower and fruit abscission and alternate bearing of 'Hass' avocado. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 133:3-10.

Köhnw, J.S. y Kremer-Köhne, S. (1989). Comparison of growth regulators paclobutrazol and uniconazole on avocado. *South African Avocado Grower's Association Yearbook* 12, 38-39.

Lahav, E. y Zamet, D. (1999). Flowers, fruitlet and fruit drop in avocado trees. *Revista Chapingo Serie Horticultura Núm. Especial V*, 95-100.

Lovatt, Carol J. "Factors affecting fruit set/early fruit drop in avocado." *California Avocado Society Yearbook* 74 (1990): 193-199.

Morton, J., y C. F. Dowling. "Avocado." *Fruits of warm climates* (1987): 91-102.

Popenoe, W. 1920. *Manual of tropical and subtropical fruits*. MacMillan, New York, NY

Proctor, J.T.A. y Schechter, I. 1992. Effect of Ovule Damage on Fruit Development in Three Apple Cultivars. *HortScience* 27(1):18-19. 1992.

Richards, JoAnne S. "Maturation of ovarian follicles: actions and interactions of pituitary and ovarian hormones on follicular cell differentiation." *Physiological Reviews* 60.1 (1980): 51-89.

Salazar-García, Samuel, y Carol J. Lovatt. "Use of GA3 to Manipulate Flowering and Yield of Hass' Avocado." *Journal of the American Society for Horticultural Science* 125.1 (2000): 25-30.

Sedgley, M. (1980). Anatomical investigation of abscised avocado flowers and fruitlets. *Annals of Botany*. 46, 771-777.

Sedgley, M. (1987). Flowering, pollination and fruit-set of avocado. *South African Avocado Growers Association Yearbook* 10, 42-43.

Storey, W.B., B.O. Bergh, y G.O. Zentmyer. 1986. The origin, indigenous range and dissemination of the avocado. *California Avocado Soc. Yrbk.* 70:127–133.

Téliz Ortiz, Daniel, y Antonio Mora Aguilera. El aguacate y su manejo integrado. 2ª ed., Mundi-Prensa México, 2007.

VIVEROS BROKAW (2019). El tipo de flor en el cultivo del aguacate. <https://www.viverosbrokaw.com/tipo-de-flor-en-cultivo-de-aguacate/> [Consultado el 20 de junio]

Whiley, A. W., K. R. Chapman, y J. B. Saranah. "Water loss by floral structures of avocado (*Persea americana* cv. Fuerte) during flowering." *Australian Journal of Agricultural Research* 39.3 (1988): 457-467.

Whiley, A.W., Schaffer, B. y Wolstenholme, B.N. (2007). El Palto. Botánica, producción y usos. Ediciones Universitarias de Valparaíso. Chile.

Wolstenholme, B. N., A. W. Whiley, y J. B. Saranah. "Manipulating vegetative: reproductive growth in avocado (*Persea americana* Mill.) with paclobutrazol foliar sprays." *Scientia Horticulturae* 41.4 (1990): 315-327.

Ziv, Dafna, et al. "Expression profiling of FLOWERING LOCUS T-Like gene in alternate bearing 'Hass' avocado trees suggests a role for PaFT in avocado flower induction." *PloS one* 9.10 (2014): e110613.