

UNIVERSITAT POLITÈCNICA DE VALÈNCIA

ESCOLA TÈCNICA SUPERIOR D'ENGINYERIA
AGRONÒMICA I DEL MEDI NATURAL



El cuajado del fruto en el aguacate (*Persea americana*) y su relación con el aporte de carbohidratos. Efecto de la aplicación de triazoles

TRABAJO FIN DE GRADO

ALUMNA: Marta López Gramage

TUTORA: Carmina Reig Valor

COTUTOR: Manuel Agustí Fonfría

Curso Académico: 2014-2015

VALENCIA, 1 de Septiembre de 2015

TÍTULO: El cuajado del fruto en el aguacate (*Persea americana*) y su relación con el aporte de carbohidratos. Efecto de la aplicación de triazoles.

RESUMEN

En el aguacate la aplicación de ácido giberélico (AG) a una concentración de 25 mg/l al inicio del desarrollo de la floración incrementó inmediatamente el desarrollo vegetativo, mientras que la aplicación de paclobutrazol (PBZ), un inhibidor de la síntesis de giberelinas, a la misma concentración, la redujo aunque de un modo aplazado en el tiempo. Sin embargo, el porcentaje de flores cuajadas no fue alterado. Nuestros resultados, por tanto, no permiten concluir que el cuajado dependa exclusivamente de una competencia nutricional con el desarrollo vegetativo.

El PBZ anticipó la abscisión de flores, pero finalmente el porcentaje de frutos que cuajaron fue el mismo que cuando se aplicó AG, y el mismo que el de los árboles control sin tratar. Ello indica que el proceso del cuajado no está regulado, al menos en su totalidad, por fenómenos de competencia entre órganos en desarrollo.

El estudio del contenido en carbohidratos revela que las flores tratadas con PBZ redujeron inmediatamente su contenido en azúcares de transporte y de consumo respecto del control, sobre todo la concentración de perseitol y de glucosa, respectivamente, explicando así su efecto abscisor. Sin embargo, con el tiempo la concentración de perseitol siguió más baja en los tratados mientras que la de glucosa aumentó, lo que es reflejo de la anticipación de la abscisión de flores que provocó.

La posibilidad de que la disminución en el cuajado fuera consecuencia de la reducción de la viabilidad del grano de polen fue también estudiada, demostrándose que los triazoles no tienen ningún efecto sobre este proceso en el aguacate, por lo que su acción no es a través del impedimento de la fecundación.

Palabras clave: ácido giberélico, aguacate, carbohidratos, cuajado, desarrollo vegetativo, triazoles, viabilidad del grano de polen.

TITLE: Fruit set in avocado (*Persea americana*) and its relation with carbohydrates content. Effect of triazole treatments.

SUMMARY

In avocado gibberellic acid (AG) applied at a concentration of 25 mg/l at the onset of flowering immediately increased vegetative growth, whereas paclobutrazol (PBZ), an inhibitor of the gibberellin biosynthesis, at the same concentration, reduced it later in time. However the percentage of flower set did not change. Hence, our results do not allow conclude that fruit set depends mainly on the competition for carbohydrates between vegetative and reproductive growth in avocado.

PBZ significantly advanced flower abscission, although the number of fruits finally set was the same for AG treated trees or not treated control trees. It suggests that in avocado fruit set is not mostly under a competition phenomenon among developing organs.

Flowers treated with PBZ immediately reduced translocating and reducing concentration with regard to control, mainly perseitol and glucose concentration, respectively, in accordance with its abscising effect. However, perseitol concentration remained lower in treated flowers whereas that of glucose increased, in accordance with the advanced abscission due to PBZ.

The possibility that the reduction of pollen viability was related with lower fruit set of PBZ treated flower was also studied, results showing that triazoles have not any effect on the process, and suggesting that their effect reducing fruit set in avocado is not related with ovule fertilization.

Key words: avocado, carbohydrates, fruit set, gibberellic acid, triazoles, pollen viability, vegetative growth.

ÍNDICE

Índice	VII
Índice de figuras	VIII
I. INTRODUCCIÓN	1
3 CICLO VEGETATIVO	3
3.1. FLORACIÓN	3
3.2. POLINIZACIÓN	4
3.3. CUAJADO	5
4 APLICACIÓN DE FITORREGULADORES EN EL AGUACATE	6
5 HIPÓTESIS DE TRABAJO	7
II. MATERIAL Y MÉTODOS	8
1 Material Vegetal	8
2 Viabilidad del grano de polen	8
3 Competencia entre desarrollo vegetativo y reproductivo	8
4 Análisis de carbohidratos	9
5 Análisis estadístico	9
III. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	10
1 INFLUENCIA DE LA APLICACIÓN DE PBZ Y AG EN EL CRECIMIENTO VEGETATIVO Y ABSCISIÓN DE LAS FLORES	10
2 EFECTO DEL UNICONAZOL SOBRE LA VIABILIDAD DEL GRANO DE POLEN	13
3 INFLUENCIA DE LA APLICACIÓN DE PBZ EN EL METABOLISMO DE LOS CARBOHIDRATOS Y SU RELACIÓN CON EL CUAJADO.	14
IV. CONCLUSIONES	21
BIBLIOGRAFÍA	22
Bibliografía	20

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1 Evolución de la superficie (ha) y de la producción (t) de aguacate en el mundo. (Fuente: FAOSTAT, 2015). -----2

Fig. 2 Evolución de la superficie (ha) y de la producción (t) de aguacate en España. (Fuente: Magrama, 2015). -----3

Fig. 3 Aspecto que presenta una flor funcionalmente femenina (izda) y masculina (dcha).-----3

Fig. 4 Clasificación de los cultivares de aguacate según su comportamiento floral.-----4

Fig. 5 Influencia de la aplicación de inhibidores (PBZ) y promotores (AG) del desarrollo en el crecimiento vegetativo (A) y en la abscisión de las flores (B) del cv. Hass de aguacate. La aplicación se realizó en el estado 610 BBCH, cuando el 10% de las flores estaban abiertas. Cada punto es la media de 10 brotes y tirsos respectivamente. Las barras verticales indican el error estándar. En la gráfica B, estos fueron más pequeños que el símbolo. Letras diferentes para una misma fecha indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$). El eje superior representa los estados fenológicos según la escala BBCH. PBZ: paclobutrazol; AG: ácido giberélico. ----- 12

Fig. 6 Influencia de la aplicación de uniconazol sobre la viabilidad del polen en cultivares Hass (G x M) (A) y Edranol (híbrido G) (B). El eje horizontal superior representa los estados fenológicos según la escala BBCH. Fecha de los tratamientos: 10 de noviembre de 2014.----- 13

Fig. 7 Influencia de la aplicación de inhibidores del desarrollo (PBZ) en la concentración de azúcares de transporte (sacarosa+perseitol) de las flores y fruto del cv. Hass de aguacate. La aplicación se realizó en el estado 610 BBCH, cuando el 10% de las flores estaban abiertas. Cada punto es la media de 10 tirsos. Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes para una misma fecha indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$). El eje superior representa los estados fenológicos según la escala BBCH. PBZ: paclobutrazol. Fecha de los tratamientos: 9 de abril de 2015. ----- 14

Fig. 8 Influencia de la aplicación de inhibidores del desarrollo (PBZ) en la concentración de sacarosa (A) y perseitol (B) de las flores y fruto del cv. Hass de aguacate. La aplicación se realizó en el estado 610 BBCH, cuando el 10% de las flores estaban abiertas. Cada punto es la media de 10 tirsos. Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes para una misma fecha indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$). El eje superior representa los estados fenológicos según la escala BBCH. PBZ: paclobutrazol. Fecha de los tratamientos: 9 de abril de 2015.----- 16

Fig. 9 Influencia de la aplicación de inhibidores del desarrollo (PBZ) en la concentración de azúcares reductores (glucosa+fructosa) de las flores y fruto del cv. Hass de aguacate. La

aplicación se realizó en el estado 610 BBCH, cuando el 10% de las flores estaban abiertas. Cada punto es la media de 10 tirso. Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes para una misma fecha indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$). El eje superior representa los estados fenológicos según la escala BBCH. PBZ: paclobutrazol. Fecha de los tratamientos: 9 de abril de 2015. ----- 17

Fig. 10 Influencia de la aplicación de inhibidores del desarrollo (PBZ) en la concentración de glucosa (A) y fructosa (B) de las flores y fruto del cv. Hass de aguacate. La aplicación se realizó en el estado 610 BBCH, cuando el 10% de las flores estaban abiertas. Cada punto es la media de 10 tirso. Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes para una misma fecha indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$). El eje superior representa los estados fenológicos según la escala BBCH. PBZ: paclobutrazol. Fecha de los tratamientos: 9 de abril de 2015.----- 18

Fig. 11 Influencia de la aplicación de inhibidores del desarrollo (PBZ) en la concentración de glucosa-6-fosfato de las flores y fruto del cv. Hass de aguacate. La aplicación se realizó en el estado 610 BBCH, cuando el 10% de las flores estaban abiertas. Cada punto es la media de 10 tirso. Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes para una misma fecha indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$). El eje superior representa los estados fenológicos según la escala BBCH. PBZ: paclobutrazol. Fecha de los tratamientos: 9 de abril de 2015.----- 19

Fig. 12 Influencia de la aplicación de inhibidores (PBZ) y promotores (AG) del desarrollo en la concentración de carbohidratos de las hojas cv. Hass de aguacate. La aplicación se realizó en el estado 610 BBCH, cuando el 10% de las flores estaban abiertas. Cada punto es la media de 10 tirso. Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes para una misma fecha indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$). PBZ: paclobutrazol, AG: ácido giberélico. Fecha de los tratamientos: 9 de abril de 2015. Fecha de las muestras: 13 de julio de 2015. Estado 319 BBCH. ----- 20

I. INTRODUCCIÓN

1 DESCRIPCIÓN BOTÁNICA Y MORFOLÓGICA DE LA ESPECIE

El aguacate (*Persea americana* Mill) es un árbol de origen mesoamericano que pertenece a la familia *Lauraceae* y al género *Persea*. Dentro de éste se reconocen tres especies, siendo una de ellas la *americana* constituida por varios taxones que popularmente son descritos como razas. Los cultivares dentro de cada raza presentan respuestas similares a las condiciones edafoclimáticas. Aunque se distinguen numerosas variedades dentro de cada especie, en la actualidad sólo hay tres que se comercializan y son consideradas ecotipos geográficos:

- *P. americana* var *americana* Mill, que corresponde a la raza antillana o de las tierras bajas, originario de zonas plenamente tropicales. Cultivado bajo los 1200 m en los trópicos.
- *P. americana* var *drymifolia* (Schlet + Cham) Blake, conocida como raza mexicana, que se distribuye en las laderas orientales de las tierras altas a altitudes superiores a los 1000 m y en climas cálidos, de áridos a semiáridos.
- *P. americana* var *guatemalensis* Williams, conocida como raza guatemalteca. Crece en lugares de clima húmedo y caluroso de la selva lluviosa tropical, hasta lugares semiáridos, entre 100-2300 m de altitud.

Estos árboles presentan hojas grandes de color verde oscuro, brillantes en el haz y ligeramente pubescentes en el envés. Son hojas simples, enteras, alternas y pinnadas (Whiley *et al.*, 2007) que tardan, aproximadamente 42 días, en tener una tasa de asimilación de CO₂ neta positiva (Schaffer *et al.*, 1991).

Las flores agrupadas en una inflorescencias llamada tirso son perfectas, poseen simetría radial y un periantio formado por 6 piezas dispuestas en dos verticilos descritos como tres sépalos externos y tres pétalos internos, de color verde amarillento. Sin embargo, algunos autores proponen usar el término tépalos (Whiley *et al.*, 2007). En el androceo existen cuatro verticilos estaminales siendo los tres primeros fértiles y el cuarto siempre estaminoide. El pistilo es unicarpelar y tiene un sólo óvulo anatópico.

El fruto es una drupa con una semilla muy variable en tamaño y forma. Posee un elevado contenido en grasas (3% - 30%) y no madura en el árbol, con lo que puede mantenerse en el árbol después de que alcance la madurez comercial (Whiley *et al.*, 2007).

El sistema radicular es superficial debido a la evolución de esta especie, carece de pelos radiculares y las raicillas absorbentes blancas e insuberrizadas se encuentran en los primeros 60 cm del suelo.

2 IMPORTANCIA ECONÓMICA

Según datos actuales del FAOSTAT la superficie cultivada de aguacate en el mundo en el 2013 fue de 516.485 ha con una producción de $4,7 \times 10^6$ t, siendo México ($1,5 \times 10^6$ t), la República Dominicana ($3,9 \times 10^5$ t), Colombia (3×10^5 t), Perú ($2,9 \times 10^5$ t) e Indonesia ($2,8 \times 10^5$ t) los cinco principales países productores.

La tendencia a nivel mundial en cuanto a superficie y producción es creciente. De hecho, en los últimos 20 años se ha pasado de una producción de casi dos millones de toneladas en el año 1993 a superar los 4,5 millones de toneladas el año 2013 (Fig. 1).

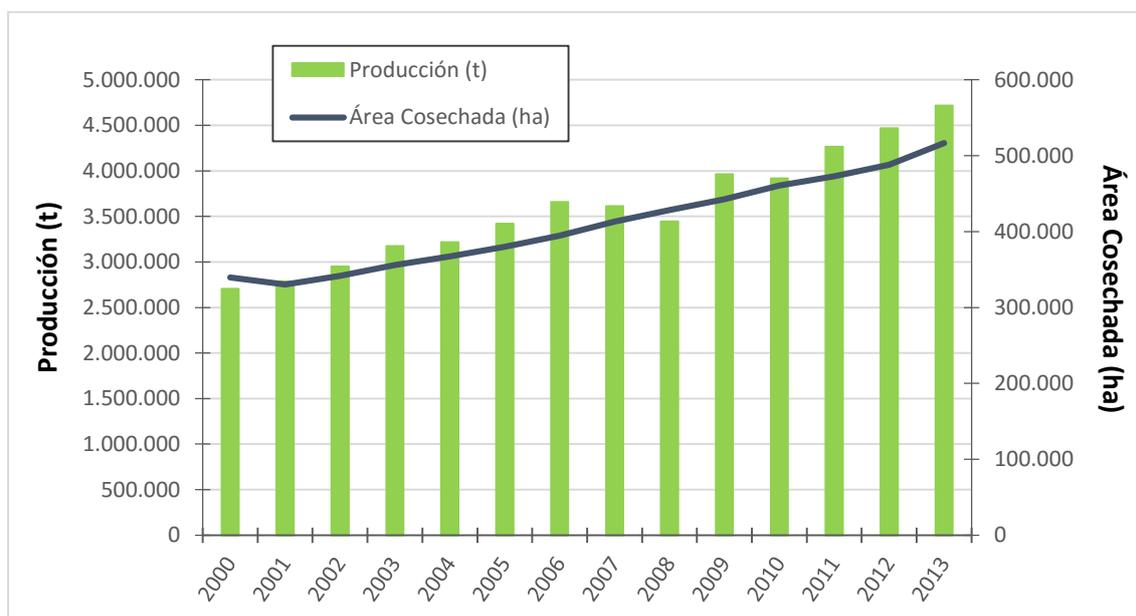


Fig. 1 Evolución de la superficie (ha) y de la producción (t) de aguacate en el mundo. (Fuente: FAOSTAT, 2015).

En España, la superficie dedicada a este cultivo también sigue una tendencia creciente aunque la producción, sin embargo, parece haberse estancado (Fig. 2). Según datos actuales, la superficie total en el año 2013 fue de 10.845 ha, siendo Andalucía la principal Comunidad (9.433 ha), seguida de Canarias (1.189 ha) y de la Comunidad Valenciana con tan sólo 215 ha. Sin embargo, es la Comunidad Valenciana la que entrega mayores rendimientos con un valor de 8.775 kg/ha (MAGRAMA, 2015).

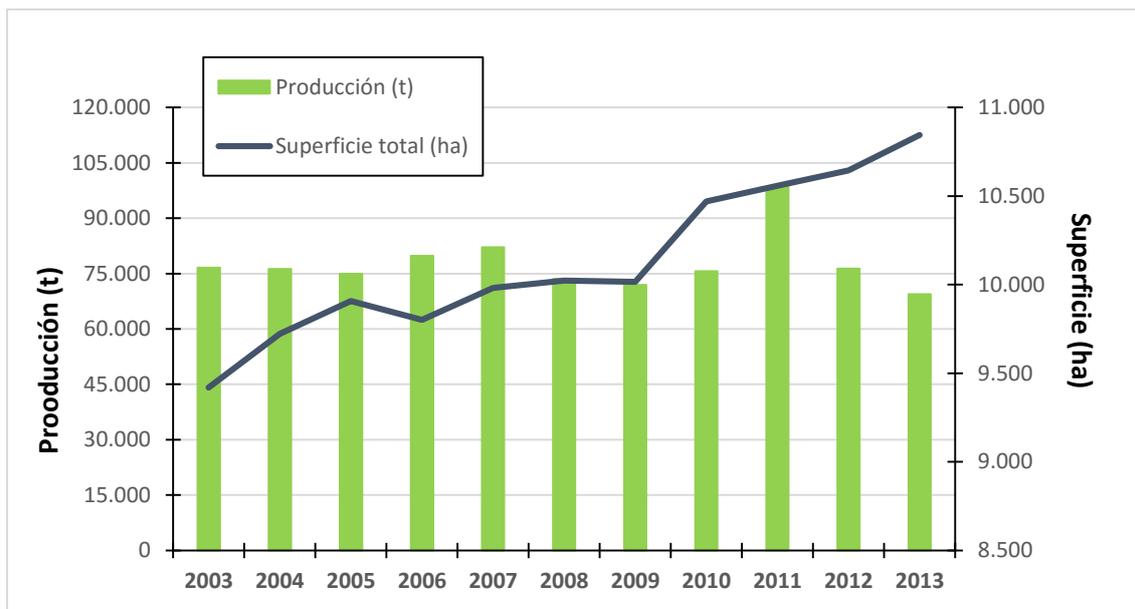


Fig. 2 Evolución de la superficie (ha) y de la producción (t) de aguacate en España. (Fuente: Magrama, 2015).

3 CICLO VEGETATIVO

3.1. FLORACIÓN

El comportamiento floral de esta especie está descrito como ‘dicogamia protógina con sincronía diurna’ (Stout, 1923). Esto significa que los órganos femeninos y masculinos de una misma flor son funcionales en diferente tiempo que las flores abren dos veces y que en la primera apertura la flor es funcionalmente femenina. Como femenina permanece varias horas abierta, posteriormente se cierra y cuando vuelve a abrirse por segunda y última vez sólo es funcionalmente masculina. Durante la primera apertura los estambres se curvan hacia afuera y aunque el estigma está receptivo, los sacos polínicos permanecen cerrados. Sin embargo, en la segunda, los estambres están erectos cubriendo al pistilo, se produce la dehiscencia de las anteras y la superficie estigmática se marchita y oscurece (Papademetriou, 1976).

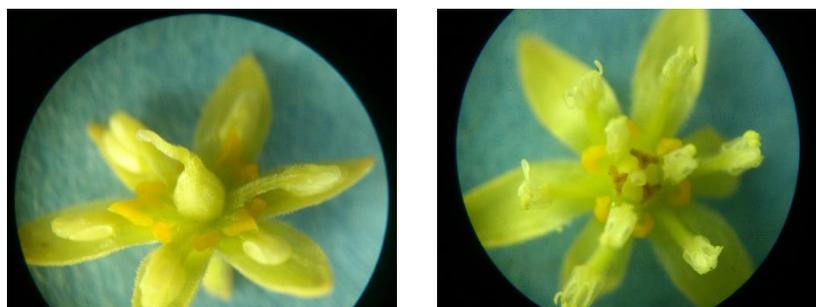


Fig. 3 Aspecto que presenta una flor funcionalmente femenina (izda) y masculina (dcha).

Basándose en este comportamiento, los cultivares de aguacate se clasifican en dos tipos florales (Stout, 1923).

- Cultivares tipo A: Primera apertura femenina por la mañana y se cierra antes de mediodía. La segunda apertura ocurre en la tarde del día siguiente y lo hace como masculina. El ciclo de apertura floral dura 30-36h.
- Cultivares tipo B: Patrón inverso. La apertura femenina ocurre por la tarde y la masculina a la mañana siguiente. El ciclo de apertura floral dura 20-24h.

	Tipo Floral	Mañana	Tarde
Día 1	A	♀	Cerrada
	B	Cerrada	♂
Día 2	A	Cerrada	♀
	B	♂	Cerrada

Fig. 4 Clasificación de los cultivares de aguacate según su comportamiento floral.

Este comportamiento ocurre cuando se cumplen unas determinadas condiciones ambientales, como son una temperatura mínima nocturna superior a 12°C y máxima diurna superior a 22°C para los cultivares del grupo A y una mínima nocturna superior a 12°C y máxima diurna superior a 26°C para los del grupo B (Lesley y Bringham, 1951). En climas templados con temperaturas nocturnas y diurnas inferiores a dichos valores la apertura floral femenina y masculina se retrasa, llegando incluso a causar la inversión del comportamiento floral entre cultivares (Stout, 1927).

3.2. POLINIZACIÓN

En el cultivo del aguacate existen tres posibles vías de polinización, la autopolinización o autogamia, la polinización cerrada o geitonogamia y la polinización cruzada o alogamia (Whiley *et al.*, 2007).

Aunque existe la posibilidad de la autopolinización, el comportamiento floral del aguacate favorece la alogamia o polinización cruzada que es llevada a cabo por insectos polinizadores. Se ha comprobado que los cultivares del grupo B son buenos polinizadores de los cultivares del grupo A, pero no a la inversa (Stout, 1923). Esto es debido a que la apertura masculina de los cultivares del grupo B coincide completamente con la apertura femenina del grupo A, sin embargo, la apertura masculina de los del grupo A no siempre es coincidente con la apertura femenina de los del grupo B (Papademetriou, 1976).

3.3. CUAJADO

Aunque esta especie puede llegar a producir miles de inflorescencias y cada una de ellas puede contener hasta 80 flores de media alcanzando un millón o más de flores por árbol (Sedgley, 1980), el porcentaje de cuajado es muy bajo, inferior al 1% (Alcaraz *et al.*, 2013a).

Los frutos de aguacate que no cuajan se dividen en dos grupos, provenientes de flores polinizadas pero en las que no se alcanzó la fertilización, y provenientes de flores polinizadas y fecundadas que dan lugar a un embrión normal (Whiley, *et al.*, 2007). De hecho, Eisenstein y Gazit, (1989) han estudiado la anatomía de los frutos que no cuajan clasificándolos en:

- Frutos con embrión y endospermo normal.
- Frutos con el embrión y endospermo degenerados.
- Pseudofrutos con ovario hinchado pero sin endospermo ni embrión.

Entre muchos de los factores que influyen en el cuajado final de esta especie, el tipo de inflorescencia tiene un efecto importante. Así, aquellas inflorescencias funcionalmente indeterminadas tienen un menor cuajado que las determinadas o las indeterminadas a las que se le quita la yema terminal (Alcaraz y Hormaza, 2014). Por lo general, la mayoría de los brotes producen inflorescencias funcionalmente indeterminadas, aunque la relación entre éstas y las determinadas es dependiente del cultivar, condiciones edafoclimáticas y edad del brote (Alcaraz y Hormaza, 2014). Todas las inflorescencias son consideradas como determinadas, no incluyéndose la yema vegetativa como parte de la inflorescencia. Sin embargo, algunos autores señalan que presentan crecimiento indeterminado, es decir, tienen una yema vegetativa en el extremo terminal y que ésta puede abortar o desarrollarse, llamándose inflorescencia determinada si aborta e indeterminada si no lo hace. Como se observa, existe confusión en torno a la definición de la estructura final de las subunidades de la panícula debido a la presencia o ausencia de la yema vegetativa terminal de la inflorescencia, por lo tanto, es necesario investigar más al respecto (Scora *et al.*, 2007).

El comportamiento floral del aguacate limita en gran medida su polinización y, como consecuencia, la fecundación y cuajado de las flores. En este sentido, la polinización manual en el cv 'Hass' aumentó su cuajado hasta el 3%, sugiriendo que la falta de una adecuada polinización podría ser uno de los factores del bajo rendimiento obtenido en esta especie (Alcaraz y Hormaza, 2009; Alcaraz *et al.*, 2013a). A pesar de ello, incluso después de una adecuada polinización se produce una caída masiva de flores y frutitos en desarrollo que sugieren que existen otros factores adicionales relacionados en el control de este proceso (Alcaraz *et al.*, 2013a).

Numerosos estudios sugieren que el aborto de frutos puede deberse a un límite en los recursos nutricionales (Stephenson, 1981). La baja disponibilidad de carbohidratos puede limitar el número de flores ya que se ha encontrado una correlación positiva entre el contenido de almidón en la madera del brote y el número de flores desarrolladas (Duchene *et al.*, 2003). Es más, estos carbohidratos tienen que repartirse entre los frutos que están cuajando, los que ya están en desarrollo y el crecimiento vegetativo que se produce simultáneamente (Whiley, *et al.*, 2007). El reparto de fotoasimilados está regulado por las interacciones fuente-sumidero. Aunque el sumidero más potente es el fruto, las hojas jóvenes en expansión compiten notablemente con éstos hasta que alcanzan su tamaño definitivo que se convierten en exportadoras netas (Ho, 1988). En el aguacate, este cambio de la hoja de sumidero a fuente ocurre cuando ésta alcanza entre el 80% y el 100% de su tamaño final (Blumenfeld *et al.*, 1989). Estudios en cítricos demuestran que las reservas de carbohidratos son usadas para mantener el desarrollo reproductivo inicial (Shimizu *et al.*, 1978), mientras que los productos de la

fotosíntesis de hojas maduras son principalmente usados para el crecimiento vegetativo (Akao *et al.*, 1981).

De todos los carbohidratos de reserva, el almidón presenta gran relevancia. Cambios en el contenido de almidón en diferentes estructuras de la planta juegan un papel importante como indicativos de la actividad fuente-sumidero (Ho, 1988). De hecho, está presente en el estilo de todas las flores que desarrollan fruto pero sólo en el de algunas flores que abortan (Rodrigo *et al.*, 2009). Además las flores que cuajan tienen mayor contenido de almidón en su estilo que aquellas que no lo hacen (Alcaraz *et al.*, 2013a).

Pese a que el desarrollo vegetativo y el del fruto demandan grandes cantidades de energía y que numerosos estudios sugieren que el aborto de frutitos podría deberse a una falta de carbohidratos (García-Luis *et al.*, 1988; Jean y Lapointe, 2011; Stephenson, 1981), otros, sin embargo, apuntan que la disponibilidad de carbohidratos es suficiente para sustentar el crecimiento de frutos y hojas en el momento del cuajado y que, por tanto, la abscisión de los frutos no es una cuestión nutricional (Finazzo *et al.*, 1994). De hecho, en este estudio se demostró que ningún sumidero tuvo limitaciones nutricionales durante este periodo crítico de desarrollo. Tampoco la disponibilidad de almidón pareció afectar a la abscisión de los frutos. Por todo ello, parece que los carbohidratos en el aguacate son necesarios sólo para el crecimiento de los frutos y de las hojas durante las primeras etapas de desarrollo reproductivo y pero que éstos no limitan el cuajado.

A pesar de que el papel que los carbohidratos juegan en el cuajado es conocido desde hace tiempo, técnicas de cultivo como el anillado se han utilizado con el objetivo de aumentar la disponibilidad de carbohidratos y con ello, el cuajado. Resultados satisfactorios se han obtenido en diversos frutales como manzano (Griggs y Schrader, 1941), cítricos (Rackham, 1966) o aguacate (Lahav *et al.*, 1971).

4 APLICACIÓN DE FITORREGULADORES EN EL AGUACATE

Los organismos multicelulares coordinan las actividades de sus células, tejidos y órganos mediante las hormonas vegetales, fitohormonas o reguladores del crecimiento naturales, que transmiten la información entre las células coordinando su crecimiento y desarrollo. Los reguladores del crecimiento son sustancias sintéticas que presentan actividad biológica similar a las fitohormonas y que a baja concentración promueven, inhiben o modifican el crecimiento y desarrollo de la planta.

En el aguacate se usa un grupo de reguladores, los triazoles, que inhiben la biosíntesis de giberelinas cuando se aplican exógenamente a la planta (Davis *et al.*, 1988). El paclobutrazol (PBZ) y el uniconazol son dos triazoles usados en el cultivo del aguacate para reducir el crecimiento vegetativo (Köhne y Kremer-Köhne, 1989). Lo que se persigue mediante la aplicación de este tipo de reguladores es eliminar la competencia que hay entre los brotes de primavera en desarrollo y los frutos recién cuajados.

El diseño de los huertos actuales va enfocado a la utilización de densidad media a alta debido a que una plantación con árboles más cercanos tiene un rendimiento potencial más elevado. El éxito de esta técnica, depende en gran medida del uso de métodos de control del crecimiento del árbol. Entre otros métodos está el uso de reguladores del crecimiento, entre los que se encuentran los triazoles, para controlar el tamaño de los árboles.

Existen aplicaciones de otras hormonas como auxinas, para controlar el crecimiento de los rebrotes cortados en el tronco o para mejorar el enraizamiento de estacas, etileno, en poscosecha para maduración del fruto, o ácido giberélico, para mejorar la germinación de la semilla. Sin embargo, la aplicación de este último no ha sido muy bien estudiado sobre el cultivo de aguacate (Whiley, 2007).

5 HIPÓTESIS DE TRABAJO

En el aguacate, el cuajado depende de la competencia por carbohidratos entre los ovarios en desarrollo y el crecimiento vegetativo. Para confirmar esta hipótesis, se planteó el siguiente **objetivo**:

- Estudiar la influencia de la aplicación de retardadores (PBZ) y promotores (AG) del desarrollo vegetativo, en el crecimiento de los brotes, balance nutricional y viabilidad del grano de polen y la repercusión que éstos tienen en el cuajado.

II. MATERIAL Y MÉTODOS

Los experimentos se llevaron a cabo en la finca experimental de la Facultad de Agronomía de la Pontificia Universidad Católica de Valparaíso (Quillota, Chile), y en una plantación comercial situada en el término municipal de Llaurí (Valencia). En la primera se estudió la influencia de la aplicación de paclobutrazol en la capacidad germinativa del grano de polen como factor decisivo del cuajado, y en la segunda la competencia nutricional entre el desarrollo vegetativo y el desarrollo del fruto en el momento del cuajado.

1 Material Vegetal

En el experimento de Chile se utilizaron 10 árboles de aguacate (*Persea americana* Mill), cvs. Hass (grupo A de floración) y Edranol (grupo B de floración), dispuestos al azar en la misma plantación, de 4 años de edad sobreinjertados sobre patrón franco.

En el experimento de España se utilizaron 4 árboles del cv. Hass, dispuestos al azar en la misma plantación y de 6 años de edad injertados sobre patrón franco. En esta plantación existían árboles del cv. Fuerte (grupo de B de floración) en proporción 8:1 para asegurar la polinización.

En ambos casos los árboles presentaban un perfecto estado fitosanitario, con riego localizado y bajo condiciones normales de cultivo.

2 Viabilidad del grano de polen

En el momento de la floración se tomaron de cada uno de los dos cvs. entre 15 y 20 flores abiertas por tirso, de 5-7 tirso por árbol en cuatro fechas diferentes, aproximadamente cada 7 días. En el caso del cv. Hass las flores se tomaron por la tarde y en el cv. Edranol por la mañana, para garantizar la dehiscencia de las anteras.

Las flores se trasladaron a baja temperatura (7-10 °C) al laboratorio, donde se secaron y se extrajo el polen. Éste se depositó sobre 4 placas Petri por cultivar y fecha, y se tiñó con cloruro de 2-(p-yodofenil)-3-(p-nitrofenil)-5-fenil tetrazolio (0,5 % p/v). Tras dos horas en oscuridad se contó el número de granos de polen teñidos de rojo, utilizando un microscopio (Nikon FQ350, Tokio, Japón).

La observación se repitió en 5 campos de visión por cada placa Petri y los resultados se expresaron en porcentaje de granos de polen viable.

3 Competencia entre desarrollo vegetativo y reproductivo

Para establecer la influencia del desarrollo vegetativo sobre el cuajado, se tomaron 10 brotes florales (los cuales incluyen varios tirso), repartidos en dos árboles sin tratar, y otros 10 procedentes de dos árboles tratados con ácido giberélico (AG) y con paclobutrazol (PBZ), a una concentración de 25 mg/l.

Semanalmente se midió la longitud del brote terminal y la evolución de la abscisión de flores/frutos. Para esto último la inflorescencia se introducía en una bolsa y se agitaba mínimamente para recoger todas las flores que habían iniciado el proceso de abscisión. Las flores recogidas se llevaron al laboratorio a baja temperatura (7 °C), se contaron, y se congelaron para su liofilización. A continuación se trituraron para su posterior análisis de carbohidratos.

En la última fecha (13 de julio), cuando ya no se desprendía ninguna flor del tirso, se tomaron frutos cuajados y hojas. Se llevaron al laboratorio a baja temperatura (7 °C), y se congelaron para su liofilización. A continuación se trituraron para su posterior análisis de carbohidratos.

4 Análisis de carbohidratos

El análisis de azúcares solubles se realizó según el protocolo de Tesfaya *et al.*, (2012) con ciertas modificaciones. A partir de las muestras de flores, hojas y frutos de aguacate liofilizadas y trituradas, se tomaron dos alícuotas de cada una (100 mg) y se introdujeron en tubos de centrífuga, debidamente etiquetados, a los que se añadieron 10 ml de ethanol (80%) y 100 µl de manitol como estándar interno, un azúcar no existente en los tejidos vegetales y que se usa como estándar para cuantificar las pérdidas del resto de azúcares durante el proceso de extracción y purificación de los mismos. Las muestras se incubaron en baño termostatzado a 80 °C durante 60 min, agitándose cada 15 min aproximadamente. Posteriormente, las muestras se conservaron a 4 °C durante toda la noche.

Se centrifugaron las muestras (12000 g, 4 °C, 15 min) para recuperar el sobrenadante y se filtraron con lana de vidrio. Las muestras fueron evaporadas hasta sequedad en Speed Vac Concentrator (Savant®) (Savant Instruments, INC., Hicksville, NY, USA). Luego, fueron diluidas en agua Milli-Q y se filtraron con filtros de nylon de 0.45 µm. Las muestras se llevaron de nuevo a sequedad, posteriormente fueron diluidas en 100 µl de agua Milli-Q para su posterior inyección en un equipo de detección HPLC Spectra System® (Spectra, San Jose, CA, EEUU) conectado a un refractómetro diferencial (Spectra R150), con una bomba de vacío (Spectra P2000), y equipado con una columna Hypersil® APS-2 (250 x 4.6 mm) (Thermo Quest Inc., San Jose, CA, EEUU) que se mantuvo a 85 °C en un horno calefactor durante todo el trabajo. Los cromatogramas fueron interpretados con el software ChromQuest® Chromatography Data System for Windows NT (Thermo Quest Inc., San Jose, CA, EEUU). Como solvente se utilizó agua Milli-Q a un flujo de 0.6 ml/min. Los azúcares presentes en las muestras fueron identificados y cuantificados según sus tiempos de retención, y las curvas de calibración realizadas previamente con las diferentes concentraciones de azúcares estándar. Cada muestra fue extraída por duplicado e inyectada dos veces. Los resultados se expresan como mg/g de peso seco.

5 Análisis estadístico

A los resultados se les aplicó el análisis de la varianza, utilizando el test de Newman-Keuls para la separación de medias. En el caso de porcentajes, se aplicó la transformación \sqrt{p} para su normalización utilizando el StatGraphics.

III. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

1 INFLUENCIA DE LA APLICACIÓN DE PBZ Y AG EN EL CRECIMIENTO VEGETATIVO Y ABCISIÓN DE LAS FLORES

La aplicación de AG directamente a las inflorescencias con yema terminal vegetativa del cv. Hass, cuando el 10% de sus flores estaban en antesis (610 BBCH), aumentó significativamente la longitud del brote (36 cm) respecto de las tratadas con PBZ (17,5 cm) y las del control (22,5 cm), aproximadamente 90 días después del tratamiento, cuando el fruto ya había alcanzado el 40 % de su tamaño final (714 BBCH). La respuesta al AG fue inmediata y 7 días después del tratamiento estos brotes ya eran prácticamente el doble que los tratados con PBZ y el control. Sin embargo, el PBZ no fue tan eficaz y sólo al final del periodo estudiado consiguió reducir la longitud del brote respecto del control (Fig. 5A). Estos resultados coinciden con los de otros autores que mediante la aplicación de PBZ consiguieron reducir el crecimiento de los brotes de primavera e incrementar la materia seca de los frutos de este mismo cultivar (Whiley *et al.*, 2007). Wolstenholme, (1990) con aplicaciones crecientes de PBZ a árboles del cv. Hass redujeron en un 40% el crecimiento de los brotes y aumentaron la retención del fruto y su tamaño. También en el cv. Hass la aplicación de AG (1000 ppm) afectó al crecimiento de los brotes, estimulando, por una parte, el desarrollo del brote de inflorescencias indeterminadas (Salazar-García y Lovatt, 1999) y aumentando el número de brotes apicales vegetativos por otra (Salazar-García y Lovatt, 1997).

La acción del PBZ se vio marcadamente reflejada promoviendo y adelantando la abscisión de las flores. Así, mientras en las inflorescencias control y tratadas con AG una semana después del tratamiento, esto es, cuando el 40% de las flores de la panícula estaban abiertas, ya se habían caído el 20% de las flores, en las tratadas con PBZ lo hicieron el 58% (Fig. 5B). Quince días más tarde mientras en las primeras todavía permanecían el 35% de las flores, en las segundas, sin embargo, ya se habían caído prácticamente todas. Sin embargo, a pesar de anticiparse notablemente la abscisión de las flores por efecto del PBZ, no se encontraron diferencias entre los tratamientos en el momento de plena antesis (619 BBCH) en la que el 97,5% de las flores se habían caído. Esto es coherente con el bajo porcentaje de cuajado que de forma natural presenta esta especie (inferior al 1%). En nuestro caso el PBZ no consiguió reducir la abscisión del número de flores y, por tanto, aumentar el número de frutos cuajados como lo hicieron Köhne y Kremer-Köhne (1987) cuando lo aplicaron más tarde, en plena antesis. A pesar de que el primer flujo de crecimiento vegetativo (estados 310-319 de la escala BBCH) ocurre en primavera coincidiendo con la floración, y que la fuerte competencia por carbohidratos entre las flores, y los brotes y frutos en desarrollo se ha sugerido como responsable de la excesiva abscisión de las flores (Whiley *et al.*, 2007), nuestros resultados no apoyan esta idea puesto que los brotes más largos, hasta 18.5 cm más, conseguidos por efecto del AG no aumentaron la abscisión de las flores respecto del resto de tratamientos. El mayor desarrollo vegetativo conseguido con la aplicación de AG y, por tanto, mayor competencia por carbohidratos entre los brotes y las flores, no alteró el cuajado inicial.

Teniendo en cuenta que el cuajado final se reduce tras las dos caídas fisiológicas de frutos producidas a finales de primavera y verano, respectivamente, cuando el fruto ha alcanzado entre el 20% y el 50% de su tamaño final (Alcaraz *et al.*, 2013b), nuestras aplicaciones de PBZ con el fin de retardar el crecimiento de la yema terminal y, con ello, aumentar el número de frutos resultó parcialmente eficaz. Si bien el crecimiento de la yema terminal se redujo significativamente respecto del control y del AG en 5 y 18.5 cm, respectivamente, (Fig. 5A) el porcentaje de frutos cuajados después de la primera caída fisiológica en los dos primeros tratamientos fue idéntico (40%) y sólo en el caso del AG se redujo a la mitad. Estos resultados difieren parcialmente de los encontrados por Wolstenholme, (1990) que además de reducir el crecimiento de los brotes consiguieron aumentar el cuajado final en este mismo cultivar. Esta diferencia podría deberse a la concentración de la hormona y/o a un efecto directo sobre la segunda caída fisiológica de los frutos no evaluada en nuestro experimento.

Por otra parte, sabiendo que las aplicaciones foliares de AG reducen la intensidad de floración en numerosas especies frutales como en los cítricos (Guardiola *et al.*, 1977), el mango (Núñez-Elisea y Davenport, 1991) o el aguacate, (Rossouw *et al.*, 2000), y que ésta es un factor limitante en el crecimiento vegetativo del aguacate, sería interesante tener en cuenta el efecto indirecto que esta hormona tiene en la floración siguiente y, como consecuencia, en el cuajado. Sin embargo, los estudios sobre su uso en esta especie son insuficientes para extraer conclusiones fiables.

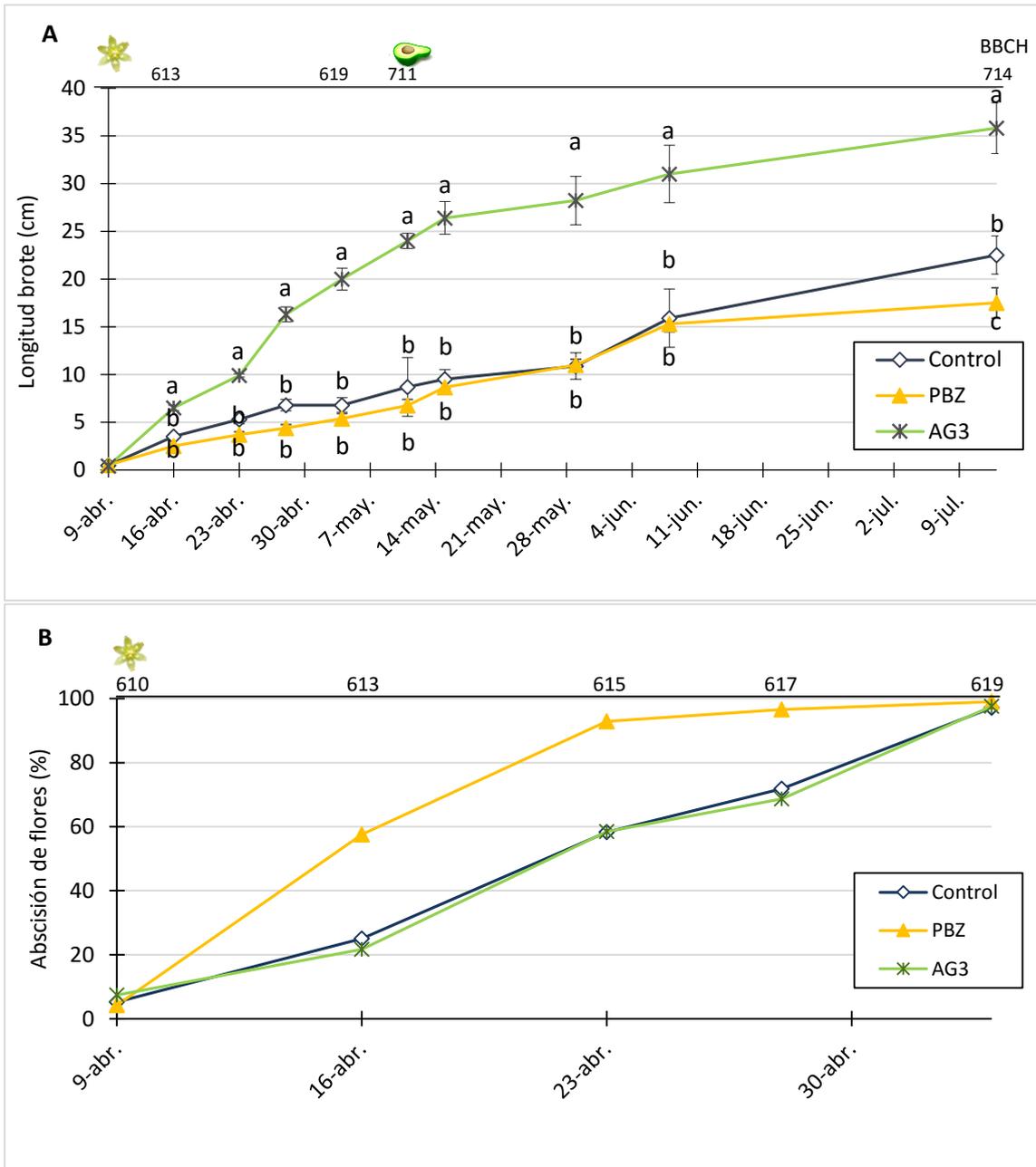


Fig. 5 Influencia de la aplicación de inhibidores (PBZ) y promotores (AG) del desarrollo en el crecimiento vegetativo (A) y en la abscisión de las flores (B) del cv. Hass de aguacate. La aplicación se realizó en el estado 610 BBCH, cuando el 10% de las flores estaban abiertas. Cada punto es la media de 10 brotes y tirso respectivamente. Las barras verticales indican el error estándar. En la gráfica B, estos fueron más pequeños que el símbolo. Letras diferentes para una misma fecha indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$). El eje superior representa los estados fenológicos según la escala BBCH. PBZ: paclobutrazol; AG: ácido giberélico.

2 EFECTO DEL UNICONAZOL SOBRE LA VIABILIDAD DEL GRANO DE POLEN

En el cv. Hass, la viabilidad del grano de polen disminuye con el tiempo pasando de cerca de un 90% de granos de polen viables a principios de noviembre, a menos del 30% a finales del mismo mes (Fig. 6A). En el cv. Edranol, por el contrario, la viabilidad del grano de polen permanece prácticamente constante (45-50%) de principios a mediados de noviembre, disminuyendo, como en el cv. Hass, a finales de dicho mes (Fig. 6B).

En los árboles Hass no parece haber una correlación clara entre el tratamiento con uniconazol y la viabilidad del grano de polen, pues tanto en los árboles tratados con una concentración de 2 l/ha como en los tratados con 4 l/ha el efecto fue aleatorio, disminuyendo su valor inicialmente y luego aumentando, sin ninguna relación entre ambas concentraciones (Fig. 6A).

Por el contrario, los árboles de Edranol tratados con 4 l/ha tienen mayor porcentaje de viabilidad para los estados BBCH 616 y 617, pero no para los estados 619 y 711, en los que no hay diferencias significativas (Fig. 6B). El hecho de que en el estado 711 (crecimiento inicial del ovario) haya datos de viabilidad de polen se debe a que, como se ha comentado anteriormente, esta especie florece en tirso y las flores abren en oleadas, por tanto para una misma fecha es posible encontrar flores y frutitos en desarrollo en el mismo tirso.

En mutantes de *Arabidopsis* (Goto y Pharis, 1999) y tomate (Nester y Zeevaart, 1988) para la síntesis de GA_1 , la ausencia de esta hormona impide la viabilidad del grano de polen. La aplicación del uniconazol, un inhibidor de la síntesis de giberelinas, podría tener un efecto semejante en el aguacate, pero nuestros resultados no permiten concluir que esta sustancia reduzca dicha viabilidad.

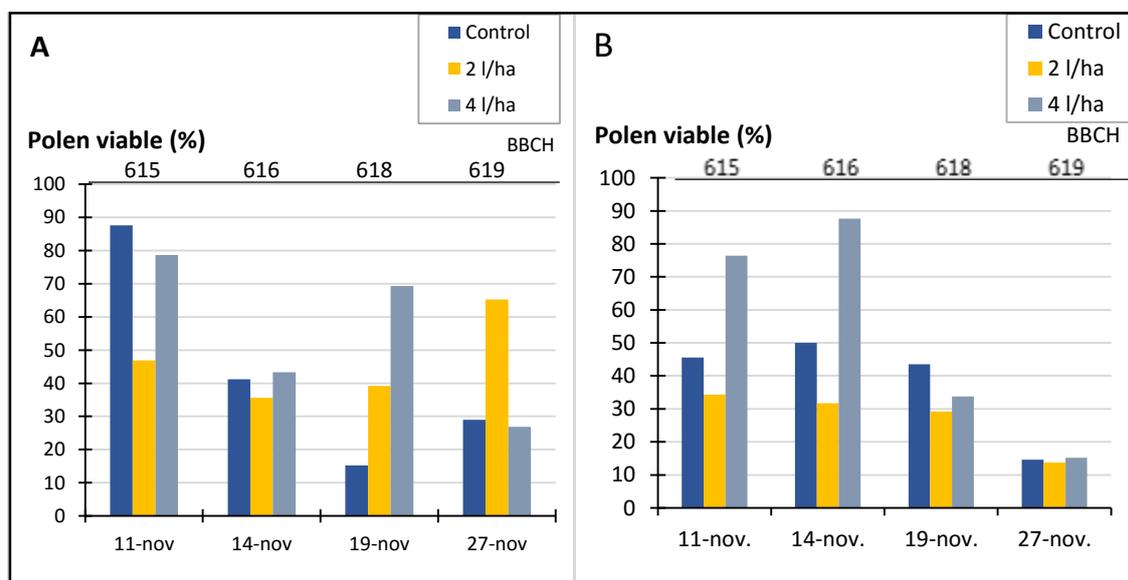


Fig. 6 Influencia de la aplicación de uniconazol sobre la viabilidad del polen en cultivares Hass (G x M) (A) y Edranol (híbrido G) (B). El eje horizontal superior representa los estados fenológicos según la escala BBCH. Fecha de los tratamientos: 10 de noviembre de 2014.

3 INFLUENCIA DE LA APLICACIÓN DE PBZ EN EL METABOLISMO DE LOS CARBOHIDRATOS Y SU RELACIÓN CON EL CUAJADO.

La aplicación de PBZ (25 mg/l) directamente a los tirso cuando éstos presentaban el 10% de sus flores abiertas no modificó el contenido en azúcares de transporte de las que se cayeron, pero si el de los frutos cuajados que fue significativamente mayor en los tratados (141,3 mg/g PS) que en los controles (120,3 mg g⁻¹ ms) (Fig. 7).

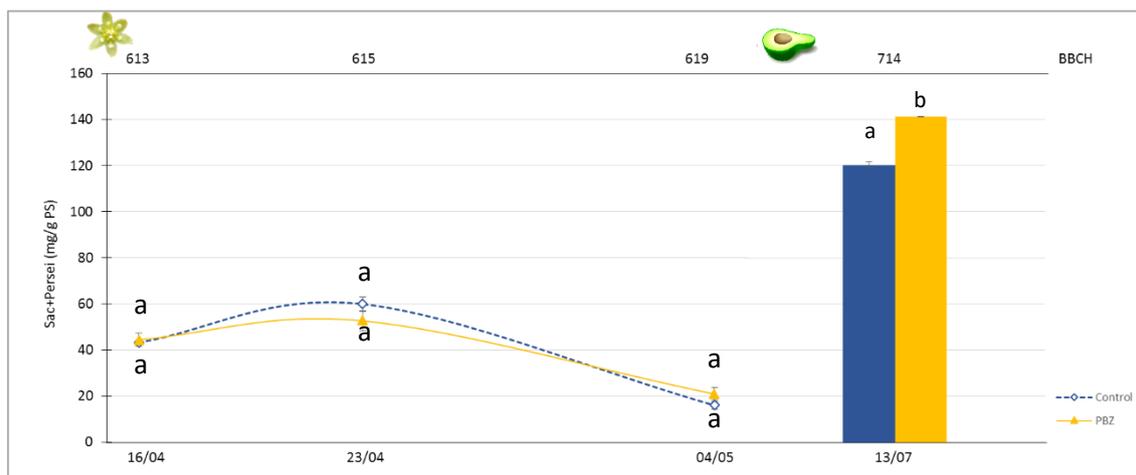


Fig. 7 Influencia de la aplicación de inhibidores del desarrollo (PBZ) en la concentración de azúcares de transporte (sacarosa+perseitol) de las flores y fruto del cv. Hass de aguacate. La aplicación se realizó en el estado 610 BBCH, cuando el 10% de las flores estaban abiertas. Cada punto es la media de 10 tirso. Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes para una misma fecha indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$). El eje superior representa los estados fenológicos según la escala BBCH. PBZ: paclobutrazol. Fecha de los tratamientos: 9 de abril de 2015.

Sin embargo, al estudiar el contenido de estos azúcares individualmente se observó que aunque la tendencia de ambos azúcares en los dos tratamientos fue la misma, sí que se encontraron diferencias cuantitativas. En general el contenido en sacarosa y perseitol de las flores tratadas con PBZ no cuajadas fue inferior al de las flores control, excepto a los 7 días del tratamiento que las primeras tuvieron 5 mg/g PS más de sacarosa que las segundas (Figs. 8A y B). Ambos azúcares, independientemente del tratamiento, presentaron un pico máximo en plena antesis (615 BBCH) que cuantitativamente fue más notable en el caso de la sacarosa, alcanzando valores de 43,6 mg/g PS por término medio, que en el perseitol que fueron de 16,3 mg/g PS (Figs. 8A y B). Estos resultados son coherentes con los encontrados en el % de abscisión de las flores, ya que los tirso tratados con PBZ anticiparon significativamente su abscisión respecto del control, de manera que mientras en el control del estado 613 al 615 de la BBCH se habían caído el 60% de las flores, en las tratadas lo hizo un 96% (Fig. 5B). Esto indica una menor movilización de carbohidratos durante la floración a favor del proceso de transición de la flor a fruto en formación. Es más, el balance de carbohidratos desciende rápidamente durante la floración hasta encontrarse en niveles muy bajos cuando empieza la abscisión de los frutos (Wolstenholme, 1990). El descenso acusado de los azúcares de transporte, fundamentalmente de la sacarosa, es lógico puesto que coincide con dos efectos sumideros que acontecen al mismo

tiempo, la floración y la primera brotación. También este comportamiento puede explicarse por el efecto inhibitorio que los azúcares de 7C (D-manoheptulosa y perseitol) tienen sobre las hexoquinazas que hace que el punto de partida de la glicólisis no provenga de la fosforilación de la glucosa o fructosa obtenidas a partir de la sacarosa como ocurre en la mayoría de las especies frutales (Board *et al.*, 1995; Leon y Sheen, 2003).

Por el contrario, en los frutos cuajados el contenido en sacarosa y perseitol fue significativamente superior en los que se trataron con PBZ que en los controles, pero en este caso fue cuantitativamente más importante el segundo que el primero con valores promedio de 115,4 y 25,9 mg/g PS, respectivamente (Figs. 8A y B).

Merece la pena destacar que mientras en las flores no cuajadas el azúcar de transporte más importante fue la sacarosa, en los frutos cuajados, por el contrario, lo fue el perseitol. Estos resultados coinciden con los de Liu *et al* (2002) y ponen de manifiesto que este azúcar de 7 carbonos se transporta en esta especie con la misma facilidad que lo hace la sacarosa en otras especies. Esto es coherente ya que en el aguacate el perseitol es un potente inhibidor de la glicólisis y este efecto es necesario para la carga y exportación de azúcares en el floema que sustenten el desarrollo del fruto.

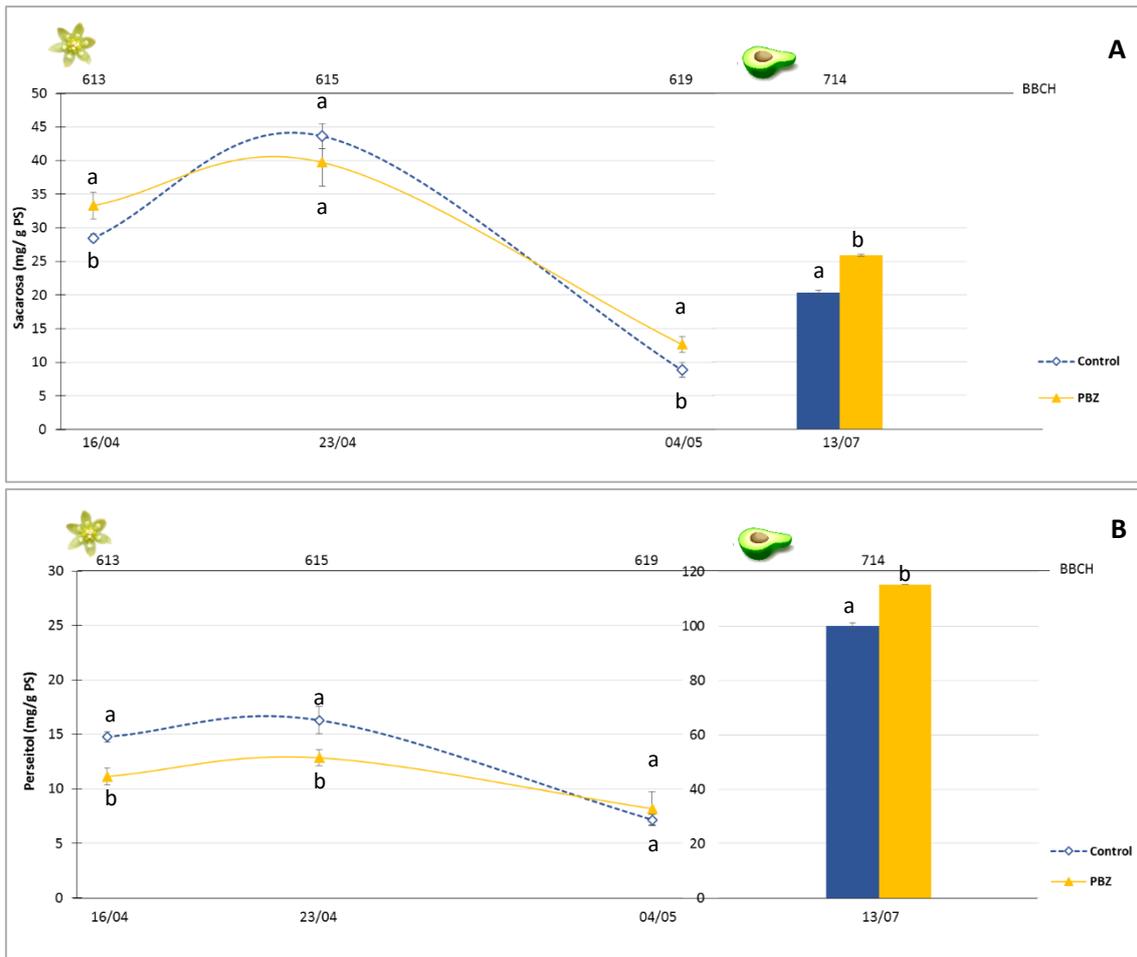


Fig. 8 Influencia de la aplicación de inhibidores del desarrollo (PBZ) en la concentración de sacarosa (A) y perseitol (B) de las flores y fruto del cv. Hass de aguacate. La aplicación se realizó en el estado 610 BBCH, cuando el 10% de las flores estaban abiertas. Cada punto es la media de 10 tirso. Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes para una misma fecha indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$). El eje superior representa los estados fenológicos según la escala BBCH. PBZ: paclobutrazol. Fecha de los tratamientos: 9 de abril de 2015.

La sacarosa, es la principal forma de carbono importada a la mayoría de los tejidos no fotosintéticos y por tanto puede considerarse que es el verdadero azúcar sustrato de la respiración vegetal. En las primeras etapas de la glicólisis, la sacarosa se hidroliza en glucosa y fructosa que entran rápidamente en la ruta glicolítica (Taiz y Zeiger, 2002a).

Como se observa en la Fig. 9, una semana después de los tratamientos (estado 613 BBCH) la concentración de azúcares reductores (glucosa y fructosa) era mayor en los árboles control que en los tratados con PBZ, y este resultado es coherente con la mayor abscisión de flores en los árboles tratados (Fig. 5B). En efecto, el PBZ provocó una reducción inmediata del aporte de carbohidratos al fruto, mayoritariamente perseitol (Fig. 8B), y posteriormente también de sacarosa, reduciendo la concentración de azúcares de consumo y dando lugar, con ello, a una mayor abscisión de flores. Sin embargo, esta situación se invirtió en las dos fechas posteriores para las que la concentración de azúcares reductores fue significativamente superior en árboles tratados que en los no tratados (estados 615 y 619 BBCH). La razón de ello es la menor competencia entre flores en las inflorescencias tratadas consecuencia de su mayor abscisión. Y

este es el primer dato a favor de que la competencia por carbohidratos rige la supervivencia de las flores en esta especie, esto es, su cuajado.

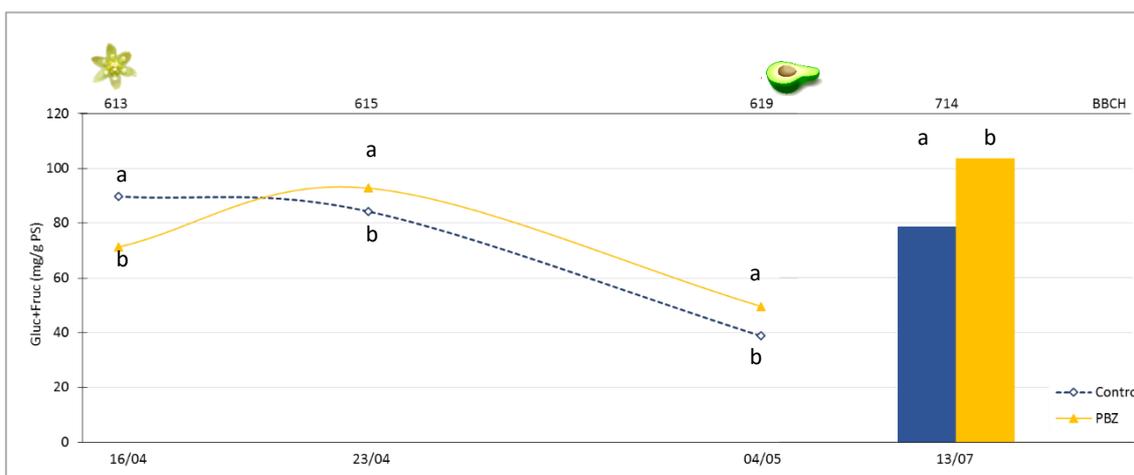


Fig. 9 Influencia de la aplicación de inhibidores del desarrollo (PBZ) en la concentración de azúcares reductores (glucosa+fructosa) de las flores y fruto del cv. Hass de aguacate. La aplicación se realizó en el estado 610 BBCH, cuando el 10% de las flores estaban abiertas. Cada punto es la media de 10 tirso. Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes para una misma fecha indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$). El eje superior representa los estados fenológicos según la escala BBCH. PBZ: paclobutrazol. Fecha de los tratamientos: 9 de abril de 2015.

Al separar los azúcares glucosa y fructosa de su cómputo global se observa que mientras la glucosa sigue una pauta similar, la concentración de fructosa apenas se altera por acción del PBZ, salvo en la primera fecha de muestreo ya señalada. Así, una semana después del tratamiento ambos azúcares, glucosa y fructosa, (Fig. 10A y B) presentaron una concentración significativamente inferior en las flores de los tirso tratados con paclobutrazol que los que no lo estaban (32,8 y 38,4 frente a 39,2 y 50,5 mg/g PS, respectivamente), pero a partir de las dos semanas del tratamiento mientras para la fructosa estas diferencias entre tratamientos desaparecieron, para la glucosa la concentración era significativamente mayor en los frutos tratados con paclobutrazol. En todos los casos, la concentración de estos azúcares descendió con el tiempo, consecuencia de su metabolización, como corresponde a una fase tan exigente en energía, y de su dilución, al aumentar el peso seco del fruto.

Esta tendencia queda ratificada al estudiar los contenidos en el fruto recién cuajado. En el estado BBCH 714 (Fig. 10A y B), la concentración de glucosa y fructosa era superior en los frutos tratados con PBZ que en los controles no tratados, con independencia del azúcar.

El mayor contenido en el fruto de fructosa respecto de glucosa se debe a la propia hidrólisis de la sacarosa que lo hace mediante dos enzimas citosólicos, la invertasa ácida y la sacarosa sintasa. La invertasa rinde una molécula de glucosa y una de fructosa por cada molécula de sacarosa. La sacarosa sintasa, rinde una de UDP-glucosa y una de fructosa. La UDP-glucosa es un nucleótido precursor, entre otros, de la síntesis de polisacáridos estructurales como la celulosa y se utiliza

para formar la pared celular. Dicho de otro modo, en general la sacarosa rinde mayor número de moléculas de fructosa que de glucosa y, por tanto, su concentración en el fruto es mayor.

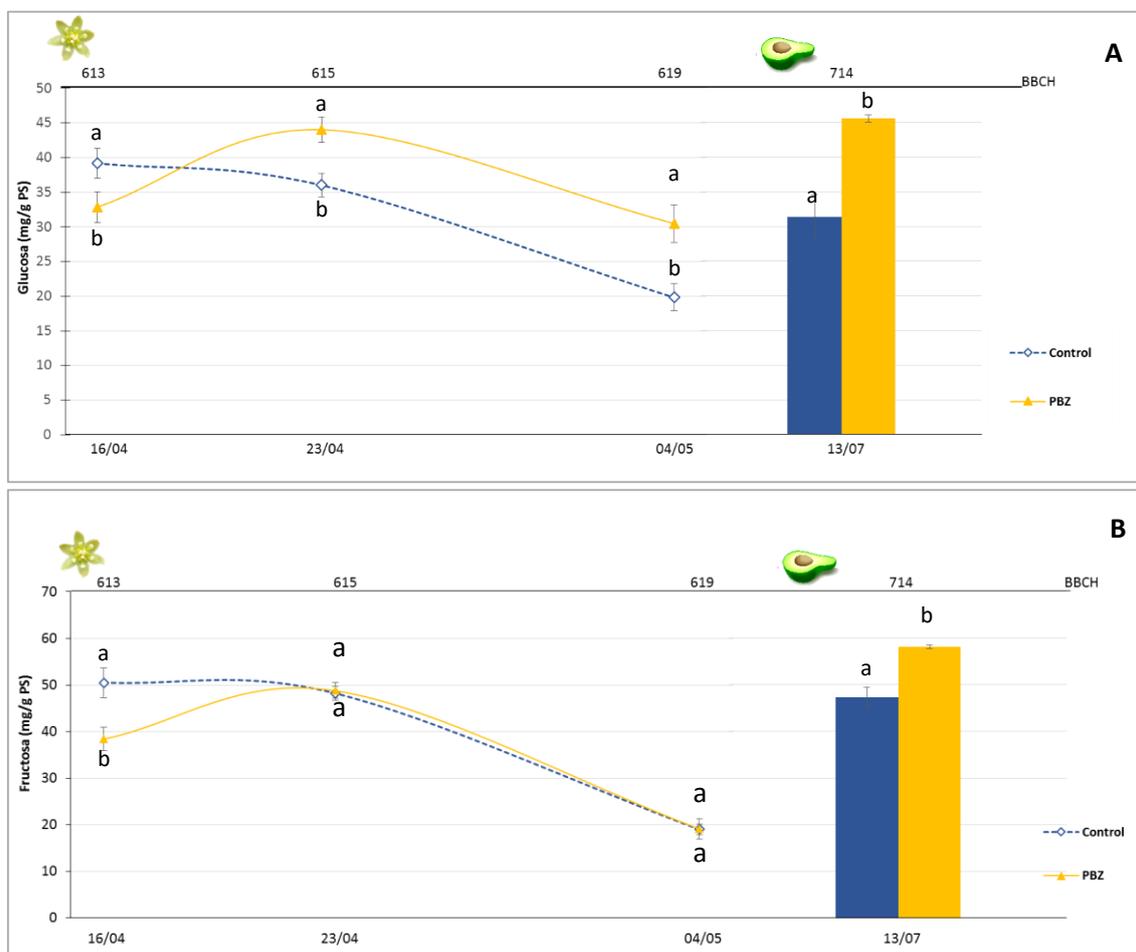


Fig. 10 Influencia de la aplicación de inhibidores del desarrollo (PBZ) en la concentración de glucosa (A) y fructosa (B) de las flores y fruto del cv. Hass de aguacate. La aplicación se realizó en el estado 610 BBCH, cuando el 10% de las flores estaban abiertas. Cada punto es la media de 10 tirso. Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes para una misma fecha indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$). El eje superior representa los estados fenológicos según la escala BBCH. PBZ: paclobutrazol. Fecha de los tratamientos: 9 de abril de 2015.

La glucosa-6-fosfato presenta una evolución diferente al resto de azúcares, decreciendo con el tiempo entre los estados fenológicos 613 al 615 de la escala BBCH, para después incrementar su valor ligeramente. Este descenso es mayor en los árboles control. Además, su concentración es marcadamente inferior a la de los azúcares de transporte y reductores.

Esta especie utiliza a la G-6-P como azúcar clave en la interconexión de sus rutas metabólicas, tales como síntesis de azúcares en el ciclo fotosintético de reducción del carbono (Ciclo de Calvin), la respiración (glicólisis), y la vía de las pentosas-fosfato. Además, la G-6-P, en presencia de las enzimas transcetolasas y transaldolasas, puede formar por sí sola heptosas-P, azúcares de gran importancia en el aguacate, a una velocidad relativamente rápida, a pesar de no tener un aceptor como el gliceraldehído-3-P o la eritrosa-4-P (Datta y Racker, 1961).

Este azúcar, por tanto, es un indicador de la actividad metabólica celular. Su descenso con el tiempo indica que ésta se incrementa gradualmente, como corresponde al proceso de cuajado, y que es menor en los frutos tratados con PBZ (Fig. 11). Su mayor concentración en éstos indica su menor metabolización celular y, por tanto, una menor actividad de estos frutos que, como consecuencia de todo ello se desprenden en mayor proporción de la inflorescencia tratada que de la sin tratar.

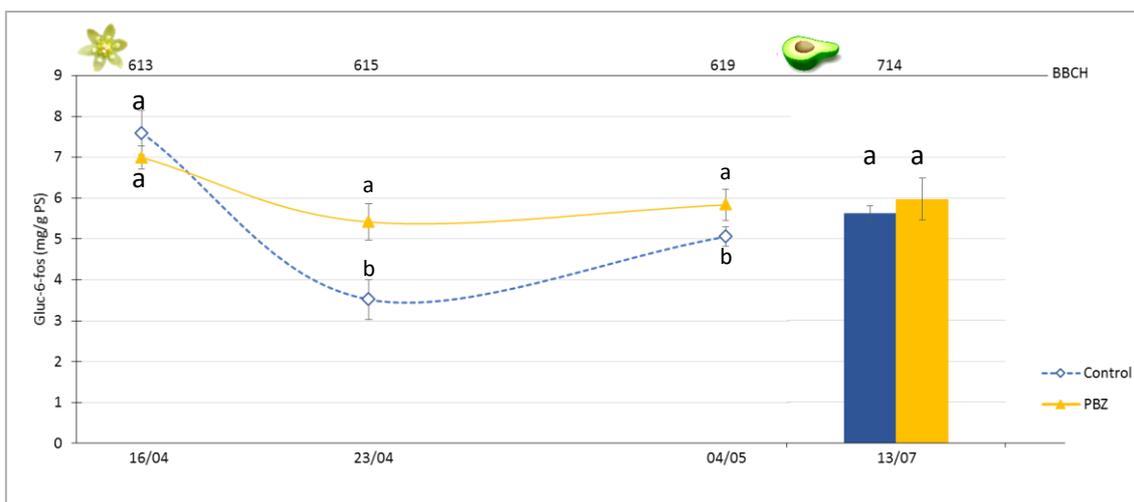


Fig. 11 Influencia de la aplicación de inhibidores del desarrollo (PBZ) en la concentración de glucosa-6-fosfato de las flores y fruto del cv. Hass de aguacate. La aplicación se realizó en el estado 610 BBCH, cuando el 10% de las flores estaban abiertas. Cada punto es la media de 10 tirso. Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes para una misma fecha indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$). El eje superior representa los estados fenológicos según la escala BBCH. PBZ: paclobutrazol. Fecha de los tratamientos: 9 de abril de 2015.

El PBZ no modificó el balance de los azúcares en las hojas. Tanto la concentración de azúcares de transporte como la de los reductores fue prácticamente igual a la de los árboles control (Fig. 12). Esto es coherente con los resultados obtenidos en el crecimiento de los brotes ya que ambos presentaron un crecimiento idéntico hasta mediados de junio (Fig. 5A), es decir, durante el periodo de cuajado. El comportamiento similar en el contenido de G-6-P entre ambos tratamientos indica ambas hojas presentan una actividad metabólica similar a pesar de que el PBZ anticipó significativamente la abscisión de flores.

Por el contrario, el AG promovió la síntesis de azúcares de transporte, al mismo tiempo que redujo significativamente la concentración de azúcares de consumo (Fig. 12). Y ello también es coherente con el mayor crecimiento de los brotes obtenido por acción de esta sustancia (ver Fig. 5A). El descenso en la concentración de G-6-P en las hojas tratadas con AG (Fig. 12) ratifica el estímulo de éste sobre el desarrollo vegetativo.

La elevada concentración de G-6-P presente en las hojas frente al resto de órganos analizados (Fig. 11 y 12) está relacionada con alto requerimiento energético que tiene esta especie para la producción de lípidos (Gandolfo, 2008).

En las especies frutícolas cuando existe una alta demanda de carbohidratos, por ejemplo durante el desarrollo del brote, existe un estímulo de la actividad fotosintética como mecanismo

natural para satisfacerla (Wünsche *et al.*, 2000; Quereix *et al.*, 2001). En este sentido, la mayor concentración de azúcares de transporte encontrados en las hojas de los brotes que crecieron más (tratados con AG) y el mayor consumo de azúcares reductores en las mismas apoyan esta idea.

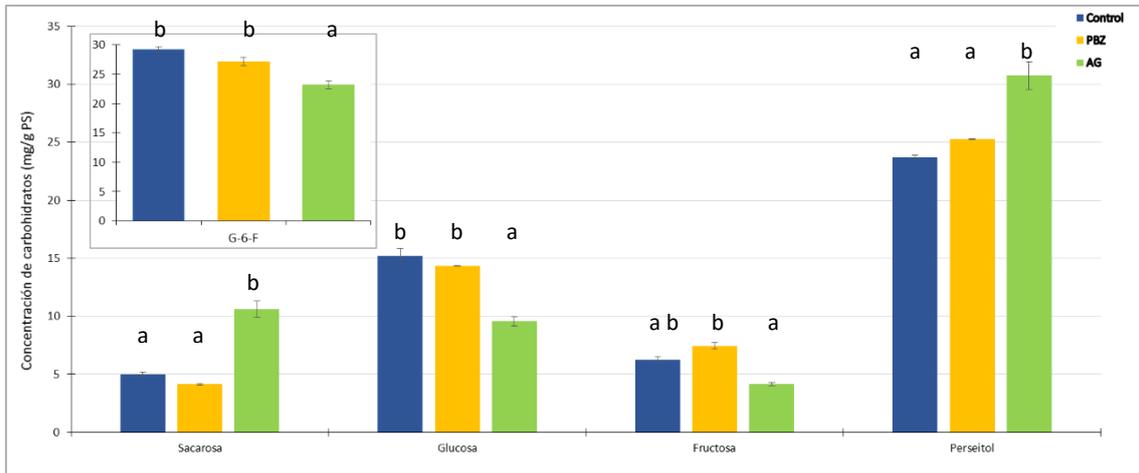


Fig. 12 Influencia de la aplicación de inhibidores (PBZ) y promotores (AG) del desarrollo en la concentración de carbohidratos de las hojas cv. Hass de aguacate. La aplicación se realizó en el estado 610 BBCH, cuando el 10% de las flores estaban abiertas. Cada punto es la media de 10 tirso. Las barras verticales indican el error estándar. Letras diferentes para una misma fecha indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$). PBZ: paclobutrazol, AG: ácido giberélico. Fecha de los tratamientos: 9 de abril de 2015. Fecha de las muestras: 13 de julio de 2015. Estado 319 BBCH.

IV. CONCLUSIONES

- La aplicación de PBZ durante las primeras fases de la antesis, anticipa la abscisión de las flores en desarrollo, pero no tiene ningún efecto sobre el cuajado inicial.
- Este efecto abscisor está relacionado con un menor aporte de carbohidratos a las flores y una menor disponibilidad de azúcares reductores.
- La viabilidad del grano de polen no se ve afectada por la aplicación de triazoles y, por tanto, la acción de éstos no es a través del impedimento de la fecundación.
- Nuestros resultados no permiten concluir que el cuajado dependa exclusivamente de una competencia nutricional con el desarrollo vegetativo.

BIBLIOGRAFÍA

AGUSTÍ, M. (2010). *Fruticultura*. Ed. Mundi-Prensa. 2da Edición. Madrid.

AKAO, S., TSUKUHARA, S., HISADA, H. AND ONO, S. (1981). Contribution of photosynthetic assimilates to development of flower and spring flush in *Citrus unshiu* Marc. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 50, 1-9.

ALCARAZ, M.L. Y HORMAZA, J.L. (2009). Selection of potential pollinizers for 'Hass' avocado based on flowering time and male-female overlapping. *Scientia Horticulturae* 121, 267-271.

ALCARAZ, M.L. Y HORMAZA, J.L. (2011). Influence of physical distance between cultivar on yield, outcrossing rate and selective fruit drop in avocado (*Persea americana*, Lauraceae). *Annals of Applied Biology* 158, 354-361.

ALCARAZ, M.L. Y HORMAZA, J.L. (2014). Optimization of controlled pollination in avocado (*Persea americana* Mill., Lauraceae). *Scientia Horticulturae* 180, 79-85.

ALCARAZ, M.L., HORMAZA, J.L., Y RODRIGO, J. (2013a). Pistil starch reserves at anthesis correlate with final flower fate in avocado (*Persea americana*). *PLOs ONE* 8(10): e78467.

ALCARAZ, M.L., THROP, T.G., Y HORMAZA, J.L. (2013b). Phenological growth stages of avocado (*Persea americana*) according to the BBCH scale. *Scientia Horticulturae* 164, 434-439.

BLUMENFELD, A., BUCHOLTZ, A. AND ERNER, Y. (1989). Sink-source relationships in the partitioning of carbohydrates in avocado. *ISHS International Symposium on the Culture of Subtropical and Tropical Fruits and Crops, Nelspruit*, Abstract 116.

BOARD, M., COLQUHOUN, A. Y NEWSHOLME, E.A. (1995). High Km glucose-phosphorylating (glucokinase) activities in a range of tumor cellines and inhibition rates of tumor growth by the specific enzyme inhibitor mannoheptulose. *Cancer Res.* 55:3278-3285.

DATTA, A.G. Y RACKER, E. (1961). Mechanism of action of transketolase. I. Properties of the crystalline yeast enzyme. *J Biol Chem* 236, 617-623.

DAVIS, T.D., STEFFENS, G.L. Y SANKHLA, N. (1988). Triazole plant growth regulators. *Horticultural Reviews* 10, 63-105.

DUCHENE, E., JAEGLI, N., SALBER, R., GAUDILLERE, J.P. (2003). Effects of ripening conditions on the following season's growth and yield components for pinot noir and Gewurztraminer grapevines (*Vitis vinifera* L.) in a controlled environment. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin* 37, 39-49.

EISENSTEIN, D. Y GAZIT, S. (1989). Initial fruit set and fruit-let development in avocado after hand-pollination with self and foreign pollen. *Alon Hanotea* 43, 339-348.

FAOSTAT, 2015. <http://faostat3.fao.org/home/S> (downloaded 27 May 2015).

FINAZZO, S.F., DAVENPORT, T.L. AND SCHAFFER, B. (1994). Partitioning of photoassimilates in avocado (*Persea americana* Mill) during flowering and fruit-set. *Tree Physiology* 14, 153-164.

GARCÍA-LUIS, A., FORNES, F., SANZ, A. AND GUARDIOLA, J.L. (1988). The regulation of flowering and fruit set in Citrus: relationship with carbohydrate levels. *Israel Journal of Botany* 37, 189-201.

GARNER, L.C., LOVATT, C.J. (2008). The relationship between flower and fruit abscission and alternate bearing of 'Hass' avocado. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 133, 3-10.

GOTO, N., Y PHARIS, R.P. (1999). Role of gibberellin in the development of floral organs of the gibberellin-deficient mutant, *ga1-1*, of *Arabidopsis thaliana*. *Canadian Journal of Botany* 77, 944-954.

GRIGGS, W.H. AND SCHRADER, A.L. (1941). Effect of branch ringing before and after blossoming on the fruit set of the Delicious apple. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science* 38, 89-90.

GUARDIOLA, J., AGUSTÍ, M. Y GARCÍA.MARÍ, F. (1977). Gibberellic acid and flower bud development in sweet orange. *Proc. Int. Soc. Citricul.* Vol. II. p. 696-699.

HO, L.C. (1988). Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 39, 355-378.

JEAN, D. AND LAPOINTE, L. (2001). Limited carbohydrate availability as a potential cause of fruit abortion in *Rubus chamaemorus*. *Physiologia Plantarum* 112, 379-387.

KÖHNE, J.S., KREMER-KÖHNE, S. (1987). Vegetative growth and fruit retention in avocado as affected by a new plant growth regulator (Paclobutrazol). *South African Avocado Grower's Association Yearbook* 10, 64-66.

KÖHNE, J.S., 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., GEFEN, B. AND ZAMET, D. (1971). The effect of girdling on the productivity of the avocado. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 96, 393-398.

LEON, P. Y SHEEN, J. and Sheen, J. (2003). Sugar and hormone connections. *Trends Plant Sci* 8 (3), 110-6.

LESLEY, J.W. AND BRINGHURST, R.S. (1951). Environmental conditions affecting pollination of avocados. *California Avocado Society Yearbook* 1951, 169-173. *Reproductive Biology* 129.

LIU, X., SIEVERT, J., ARPAIA, M.L., Y MADORE, M.A. (2002). Postulated Physiological roles of the seven-carbon sugars, mannoheptulose, and perseitol in avocado. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 127(1), 108-114.

MARTÍNEZ-FUENTES, A., MESEJO, C., MUÑOZ-FRAMBUENA, N., REIG, C., GONZÁLEZ-MAS, M.C., IGLESIAS, D.J., PRIMO-MILLO, E., AGUSTÍ, M. (2013). Fruit load restricts the flowering promotion effect of paclobutrazol in alternate bearing *Citrus* spp. *Scientia Horticulturae* 151, 122-127.

MINISTERIO DE AGRICULTURA, ALIMENTACIÓN Y MEDIO AMBIENTE. (2015). *Avance Anuario de estadística*, Madrid.

NESTER, J.E. Y ZEEVAART, J.A.D. (1988). Flower development in normal tomato and gibberellin-deficient (ga-2) mutant. *American Journal of Botany* 75, 45-55.

NOEL, A.R.A. (1970). The girdled tree. *Botanical Review* 36, 162-193.

NÚÑEZ-ELISEA, R. Y DAVENPORT, T.L. (1991). Effect of low temperatura treatment on flowering of containerized 'Tommy Atkins' mango. *HortScience* 26, 751.

PAPADEMETRIOU, M.K. (1976). Some aspects of the flower behavior, pollination and fruit set of avocado (*Persea americana* Mill.) in Trinidad. *California Avocado Society Yearbook* 60, 106-152.

QUEREIX, A., DEWAR, R.C., GAUDILLERE, J., DAYAU, S. Y VALANCOGNE, C. (2001). Sink feedback regulation of photosynthesis in vines: measurements and model. *Journal of Experimental Botany* 52, 2313-2322.

RACKHAM, R.L. (1966). Girdling mature Navel orange trees. *Citrograph* 51, 398-408.

RODRIGO, J., HERRERO, M. AND HORMAZA, J.L. (2009). Pistil traits and flower fate in apricot (*Prunus armeniaca*). *Annals of Applied Biology* 154, 365-375.

ROSSOU, T., ROBERTSE, P.J., KREMER-KÖHNE, S. Y KÖHNE (2000). Acid treatment on flowering of avocado. *South African Avocado Grower's Association Yearbook* 23, 43-45.

SALAZAR-GARCÍA, S. Y LOVATT, C.J. (1998). GA₃ application alters flowering phenology of 'Hass' avocado. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 123, 791-797.

SCHAFFER, B., WHILEY, A.W. AND KHOLI, R.R. (1991). Effects of leaf age on gas exchange characteristics of avocado (*Persea americana* Mill.). *Scientia Horticulturae* 48, 21-28.

SCORA, R.W., WOLSTENHOLME, B.N. Y LAVI, U. (2007). Taxonomía y botánica. En: *El Palto. Botánica, producción y usos*. Ediciones Universitarias de Valparaíso. Chile. Pp. 25-46.

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

SHIMIZU, T., TORIKATA, H. AND TORII, S. (1978). Studies on the effect of crop load on the composition of Satsuma mandarin trees V. Analysis of production processes of bearing and non-

bearing trees on carbohydrate economy. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 46, 465-478.

STEPHENSON, A.G. (1981). Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual review of ecology and systematics* 12, 253-259.

STOUT, A.B. (1923). A study in cross-pollination of avocados in Southern California. *California Avocado Association Annual Report 1922-1923*, 29-45.

STOUT, A.B. (1927). The flowering behavior of avocados. *Memoirs of the New York Botanical Gardens* 7, 145-203.

STOUT, A.B. (1933). The Pollination of Avocados. *Florida Agricultural Experimental Station Bulletin* 257, 1-44.

TAIZ, L. AND ZEIGER, E. (2006a). Fotosíntesis: las reacciones del carbono. En: *Fisiología vegetal*. Vol I. Editorial Publicacions de la Universitat Jaume I, Castelló de la Plana. Pp. 269-308.

TAIZ, L. AND ZEIGER, E. (2006b). Respiración y metabolismo lipídico. En: *Fisiología vegetal*. Vol I. Editorial Publicacions de la Universitat Jaume I, Castelló de la Plana. Pp. 419-476.

WHILEY, A.W., SCHAFFER, B. Y WOLSTENHOLME, B.N. (2007). *El Palto. Botánica, producción y usos*. Ediciones Universitarias de Valparaíso. Chile.

WOLSTENHOLME, B.N. (1990). Resource allocation and vegetative reproductive competition: opportunities for manipulation in evergreen fruit trees. *Acta Horticulturae* 275, 451-459.

WÜNSCHE, J.N., PALMER, J.W. Y GREER, D.H. (2000). Effect of crop load on fruiting and gas Exchange characteristics of 'Braeburn'/M.26 apple trees at full canopy. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 125, 93-99.