

Universidad Politécnica de Valencia
Departamento de Producción Vegetal



**PROPUESTA DE UN NUEVO SISTEMA DE CONDUCCION
EN ALTA DENSIDAD DE CULTIVO DEL CHIRIMOYO
(*Annona cherimola* M.). SUS EFECTOS SOBRE
FACTORES MICROAMBIENTALES, FISIOLÓGICOS Y
PRODUCTIVOS**

Tesis Doctoral

Ricardo Cautín Morales

Director
Prof. Manuel Agustí Fonfría

Valencia, Mayo de 2008

Universidad Politécnica de Valencia
Departamento de Producción Vegetal



A Mónica

Todo cambia

*Cambia lo superficial,
Cambia también lo profundo,
Cambia el modo de pensar,
Cambia todo en este mundo*

*Cambia el clima con los años
cambia el pastor su rebaño,
Y así como todo cambia
que yo cambie no es extraño*

*Cambia el sol en su carrera
cuando la noche subsiste,
Cambia la planta y se viste
de verde la primavera*

*Y así como todo cambia
que yo cambie no es extraño*

*Pero no cambia mi amor,
Por más lejos que me encuentre
Ni el recuerdo, ni el dolor
de mi pueblo y de mi gente*

*Y lo que cambió ayer,
tendrá que cambiar mañana,
así como cambio yo
En esta tierra lejana....*

Julio Numhauser

Agradecimientos

Luego de un largo caminar, la llegada hasta este importante momento, hace recordar y por sobre todo, desear manifestar toda la gratitud que se merecen las personas que incondicionalmente han apoyado de una forma u otra este trabajo y mi vida.

Deseo agradecer por sus visiones y enseñanzas, el constante consejo y la dirección de este trabajo al profesor, Manuel Agustí Fonfria. Maestro y amigo, quien le dio a este trabajo la dimensión necesaria para que se constituya en un aporte a la fruticultura del mundo.

A Mónica, mi mujer, compañera y esposa, madre de nuestros hijos. Quien con su infinita entrega de amor, me ha hecho ver la vida con el optimismo desbordante que produce la búsqueda del bien.

A mis hijos, mis niños, Sebastián, Loreto, Pablo, Beatriz y Carito, quienes con el brillo de sus ojos y facilidad de sus sonrisas, dieron el sustento necesario para vencer las horas difíciles y vanas.

A la Universidad Politécnica de Valencia y su Departamento de Producción Vegetal, por haber encontrado en ellos, el alero generoso para llevar a cabo un hermoso sueño.

A la Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, mi casa, a su Rectoría y Vicerrectoría de Estudios Avanzados, por el apoyo irrestricto en este proceso.

A la Facultad de Agronomía PUCV, fuente de mis pensamientos, a sus Académicos, mis compañeros, quienes día a día, durante este caminar, desearon con sus mentes y expresaron a través de sus corazones, el aliento necesario para llevar a cabo lo empeñado, por sus desvelos y preocupaciones, gracias amigos.

A mis amigos y compañeros del IAM, especialmente a Amparo por su “dulce” ayuda a Carlos y Carmina. A Laura, Diego, Tato y Gracia, amigos hechos aquí en el día a día. Por las horas entregadas de cariño y amistad desinteresada durante el tiempo en que estuvimos juntos, gracias.

A Graciela, mi madre, por su cariño y una vida de desvelos.

A Amalia Bella, por su inmensa capacidad para acoger y entender, por las largas y hermosas horas que compartí en su casa.

A Maite, Alejandra, Florentino y Gabriel, por su inapreciable colaboración durante todo este tiempo.

Finalmente, quisiera recordar a todos quienes han sido mis alumnos y los que serán en tiempo próximo. Ellos son la fuente inagotable de jóvenes ideas, las que necesitamos. Ellos con su trabajo e inquietud, alimentan en mí, al espíritu del investigador, sin más interés que el de formar parte de lo mío. A cada uno de ellos gracias.

Resumen

La producción mundial de chirimoyo (*Annona cherimola* M.) alcanza las 67.000 t, siendo España (35.000 t) y Perú (15.000t) los productores de mayor importancia (FAOSTAT, 2002). Esta especie es originaria de los valles interandinos orientales de Ecuador y Perú (3° a 8° LS, 75°-80° LW y altitud 1500-2000m), donde se desarrolla espontáneamente desarrollando hábitos arbustivos.

El hirimoyo se cultiva en Chile en zona ambientalmente diferentes a su origen (Bidekerkel *et al.*, 1999) lo que conlleva dificultades en su manejo productivo. De entre estas dificultades destaca el elevado tamaño que, en forma natural y en plantaciones desarrolla la planta y por tanto la dinámica de las operaciones culturales. Para obtener rendimientos comerciales, se ha ido incorporando técnicas como la polinización manual y la nutrición mineral, y se han modificado los marcos de plantación y mejorado los sistemas de conducción, de acuerdo con tendencias actuales hacia la regulación del tamaño y de la forma de los árboles (Lauri y Lespinasse, 2000).

La implementación de un nuevo modelo de producción basado en el uso de la alta densidad podría afectar positivamente el comportamiento de parámetros fisiológicos y productivos de esta especie.

Por otra parte, tanto la poda como la conducción deben llevarse a cabo conociendo e interpretando la fisiología de la planta. Para establecer la labor de poda, especialmente en el ámbito de la fructificación, es necesario definir los tipos o elementos de madera existente en la planta. Y debe conocerse su capacidad potencial en producción de flores y nuevos brotes, aspectos que se relacionan directamente con el concepto de "hábito de crecimiento y fructificación" (Feucht, 1967, Baldini, 1992, Gil-Albert, 1996).

El sistema de conducción propuesto, con el uso de la alta densidad como concepto fundamental, presenta, entre otras, la capacidad de modificar la

condición microambiental del huerto, incidiendo directamente sobre la viabilidad de las flores y el periodo efectivo de polinización (EPP) (Higuchi *et al*, 1999).

Adicionalmente, la flor del chirimoyo (*Annona cherimola* M.), durante su periodo de antesis presenta Dicogamia del tipo protoginea, dificultando la autopolinización y, por tanto, el cuajado de frutos (Elstrand *et al.*, 1991). De forma natural, la fructificación y la calidad del fruto de esta especie son escasas (Nakasone y Paull, 1998), pero este inconveniente se ha resuelto con polinización manual (George y Nissen, 1998). Por otra parte la modificación del microambiente (temperatura y radiación incidente) por efecto del tipo de conducción del arbolado, puede afectar la eficiencia fotosintética y, por tanto, la acumulación de fotoasimilados y de este modo la producción y desarrollo del fruto.

En este trabajo, se estudia la dinámica del rendimiento cuántico o eficiencia fotosintética y su influencia sobre el contenido en azúcares de la raíz, los brotes y frutos de plantas de chirimoyo conducidas en alta densidad (4x1 m).

Resum

La producció mundial de xirimoier (*Annona cherimola* M.) és de 67.000 t, sent Espanya (35.000 t) i Perú (15.000t) els productors de major importància (FAOSTAT, 2002). Esta espècie és originària de les valls transandines orientals d'Equador i Perú (3 a 8u LS, 75°-80° LW i altitud 1500-2000m), on es desenvolupa espontàniament amb hàbit arbustiu.

El xirimoier es cultiva a Xile en zones ambientalment diferents del seu origen (Bidekerkel l'al., 1999) el que comporta dificultats en el seu maneig productiu. D'entre estes dificultats destaca l'elevada grandària que, en forma natural i en plantacions, desenvolupa la planta i per tant la dinàmica de les operacions culturals. Per a obtenir rendiments comercials, s'ha anat incorporant tècniques com la pol·linització manual i la nutrició mineral, i s'han modificat els marcs de plantació i millorat els sistemes de conducció, d'acord amb tendències actuals cap a la regulació de la grandària i de la forma dels arbres (Lauri i Lespinasse, 2000).

La implementació d'un nou model de producció basat en l'ús de l'alta densitat podria afectar positivament el comportament de paràmetres fisiològics i productius d'esta espècie.

D'altra banda, tant la poda com la conducció han de dur-se a terme coneixent i interpretant la fisiologia de la planta. Per a establir la labor de poda, especialment en l'àmbit de la fructificació, és necessari definir els tipus o elements de fusta existent en la planta. I ha de conèixer-se la seua capacitat potencial en producció de flors i nous brots, aspectes que es relacionen directament amb el concepte de "hàbit de creixement i fructificació" (Feucht, 1967, Baldini, 1992, Gil-Albert, 1996).

El sistema de conducció proposat, amb l'ús de l'alta densitat com a concepte fonamental, presenta, entre altres, la capacitat de modificar la condició microambiental de l'hort, incidint directament sobre la viabilitat de les flors i el període efectiu de pol·linització (EPP) (Higuchi t'al, 1999).

Adicionalment, la flor del xirimoier (*Annona cherimola* M.), durant el seu període d'antesi presenta Dicogamia del tipus protoginea, dificultant l'autopol·linització i, per tant, el quallat de fruits (Elstrand t'al., 1991). De forma natural, la fructificació i la qualitat del fruit d'esta espècie són escasses (Nakasone i Paull, 1998), però este inconvenient s'ha resolt amb pol·linització manual (George i Nissen, 1998). D'altra banda la modificació del microambient (temperatura i radiació incident) per efecte del tipus de conducció de l'arbratge, pot afectar l'eficiència fotosintètica i, per tant, l'acumulació de fotoasimilados i d'esta manera la producció i desenvolupament del fruit.

En este treball, s'estudia la dinàmica del rendiment quàntico o eficiència fotosintètica i la seua influència sobre el contingut en ensucres de l'arrel, els brots i fruits de plantes de xirimoier conduïdes en alta densitat (4x1 m).

Abstract

The world production of cherimoya (*Annona cherimola* M.) reaches 67,000 t, where Spain (35,000 t) and Peru (15,000 t) are the most important producers (FAOSTAT, 2002). This species has its origin in the eastern inter-Andean valleys of Ecuador and Peru (3° to 8° SL, 75-80° WL and elevation 1500-2000m), where tree-like habits are spontaneously developed.

In Chile, cherimoya tree is cultivated in zones environmentally different from its origin (Bidekerkel *et al.*, 1999), which leads to a difficult production management. One of these difficulties is the very large size that the plant develops, naturally and in orchards and, therefore, the dynamics of culture operations. In order to obtain commercial returns, techniques have been implemented such as hand pollination and mineral nutrition, and orchard design have been modified whereas management systems have been improved, according to new tendencies aiming to regulating size and shape of trees (Lauri and Lespinasse, 2000).

Implementing a new production model based on the use of high density could positively affect the behaviour of physiological and production parameters of this species.

In addition, both pruning and orchard management must be carried out knowing and interpreting the physiology of the plant. In order to establish the pruning goals, especially in the ambit of fruiting, it is necessary to define the types or elements of wood existing in the plant. Likewise, knowing its potential in production of flowers and new shoots is essential, aspects directly related to the concept of "growth and fruiting habit" (Feucht, 1967, Baldini, 1992, Gil-Albert, 1996).

The model proposed, with the use of high density as essential concept, has, amongst others, the capacity of modifying the microenvironmental condition inside the orchard, having a direct effect on the viability of flowers and the effective pollination period (EPP) (Higuchi *et al.*, 1999).

Additionally, during its anthesis period, the flower of cherimoya (*Annona cherimola* M.) presents protogyny Dichogamy, making self-pollination as well as fruit set more difficult (Elstrand *et al.*, 1991). Naturally, fruiting and quality of the fruit of this species are scarce (Nakasone and Paull, 1998), but this inconvenience has been solved using hand pollination (George and Nissen, 1998). Furthermore, the modification of microenvironment (temperature and incident radiation), because of the type tree management, may affect the photosynthetic efficiency and, therefore, the accumulation of photoassimilates and also the production and growth of the fruit.

In this work, the dynamics of quantum yield or photosynthetic efficiency and its influence on sugar content of root, shoots and fruits of cherimoya plants managed in high density (4x1 m) are studied.

Índice General

	Página
<i>Índice General</i>	15
<i>Índice Tablas</i>	17
<i>Índice Figuras</i>	20
<i>Índice Fotografías</i>	22
CAPITULO I: Comportamiento productivo de la madera de chirimoyo. Influencia del sistema de conducción	25
1.1 Introducción	27
1.2 Objetivos	29
1.3 Materiales y métodos	31
1.4 Resultados y discusión	35
1.5 Literatura citada	43
CAPITULO II: Efecto del cultivo en alta densidad sobre la producción y la calidad del fruto	47
2.1 Introducción	49
2.2 Objetivos	50
2.3 Materiales y métodos	51
2.4 Resultados y discusión	55
2.5 Literatura citada	65
CAPITULO III: Influencia del sistema de conducción sobre la floración y cuajado de flores.	69
3.1 Introducción	71
3.2 Objetivos	73
3.3 Materiales y métodos	75

3.4	Resultados y discusión	79
3.5	Literatura citada	89
CAPITULO IV: Influencia del sistema de conducción sobre el comportamiento fisiológico de las plantas		93
4.1	Introducción	95
4.2	Objetivos	97
4.3	Materiales y métodos	99
4.4	Resultados y discusión	101
4.5	Literatura citada	111
CAPITULO V: El periodo de polinización efectiva (PPE)		117
5.1	Introducción	119
5.2	Objetivos	121
5.3	Materiales y métodos	123
5.4	Resultados y discusión	127
5.5	Literatura citada	139
CAPITULO VI: Determinación, cuantificación y reparto de los carbohidratos presentes en distintos órganos en tres etapas dentro del ciclo fenológico del chirimoyo.		143
6.1	Introducción	145
6.2	Objetivos	147
6.3	Materiales y métodos	149
6.4	Resultados	153
6.5	Discusión	163
6.6	Literatura citada	167
6.7	Anexos	173
CAPÍTULO FINAL		177

Índice Tablas

	Página
<hr/> <i>Índice Tablas</i> <hr/>	
CAPITULO I: Comportamiento productivo de la madera de chirimoyo. Influencia del sistema de conducción	
Tabla 1.1 Longitud media y diámetro basal medio de las ramillas de un año en plantas de chirimoyo 'Concha Lisa'. Cada valor es la media de toda la madera de un año desarrollada en 12 árboles con independencia del sistema de conducción.	36
Tabla 1.2. Influencia de la poda sobre la distribución porcentual de ramillas de cada categoría de vigor en árboles de chirimoyo. Cada valor es la media de un total de 5400 ramillas	37
Tabla 1.3. Influencia del sistema de conducción del árbol sobre la distribución porcentual de ramillas de cada categoría de vigor en árboles de chirimoyo cv. 'Concha Lisa'. Cada valor es la media de 5400 ramillas de cada categoría de vigor de madera	37
Tabla 1.4. Influencia del tipo de conducción del árbol y el vigor de la madera sobre el número de yemas por ramilla en el chirimoyo 'Concha Lisa'. Cada valor es la media de 112 ramillas de cada categoría de vigor de madera.	38
Tabla 1.5. Índice de capacidad fructífera (nº frutos / yema) para cuatro categorías de vigor de madera de chirimoyo y en tres sistemas de conducción. Cada valor es la media de 112 ramillas de cada categoría de vigor de madera.	39
<hr/>	
CAPITULO II: Efecto del cultivo en alta densidad sobre la producción y la calidad del fruto	
Tabla 2.1. Influencia del sistema de conducción y el vigor de la madera sobre el número de yemas por rama en el chirimoyo 'Concha Lisa'. Cada valor es la media de 16 ramillas de distinto vigor distribuidos en 4 árboles.	56
Tabla 2.2. Influencia del sistema de conducción y el vigor de la madera sobre el número de flores producidas por yema en el chirimoyo cv. 'Concha Lisa'. Cada valor es la media de 16 ramas de distinto vigor distribuidas en 4 árboles. No existen diferencias estadísticamente significativas en ningún caso.	57
Tabla 2.3. Influencia del sistema de conducción y el vigor de la madera sobre el porcentaje de frutos cuajados en el chirimoyo cv. 'Concha Lisa'.	58

Cada valor es la media de 16 ramas de cada tipo de vigor distribuidas en 4 árboles.	
Tabla 2.4. Influencia del sistema de conducción y el vigor de la madera sobre el número de frutos cuajados en el chirimoyo cv. 'Concha Lisa'. Valores expresados en frutos m ⁻¹ . Cada valor es la media de 16 ramas de cada tipo de vigor distribuidas en 4 árboles	59
Tabla 2.5. Influencia del sistema de conducción y el vigor de la madera sobre el número de hojas por fruto desarrollado en el chirimoyo 'Concha Lisa'. Cada valor es la media de 16 ramillas distribuidas en 4 árboles	60
Tabla 2.6. Influencia del sistema de conducción y el vigor de la madera sobre el peso (g) del fruto del chirimoyo 'Concha Lisa' en el momento de la recolección. Cada valor es la media de los frutos de 16 ramas de cada tipo distribuidas en 4 árboles.	62
Tabla 2.7. Influencia del sistema de conducción y el vigor de la madera sobre la relación SST/acidez libre del chirimoyo 'Concha Lisa'. Cada valor es la media de los frutos de 16 ramas de cada tipo de vigor repartidas en 4 árboles. No existen diferencias significativas en ningún caso	62
Tabla 2.8. Influencia del sistema de conducción sobre el rendimiento productivo del chirimoyo 'Concha Lisa'. Valores expresados en t ha ⁻¹	63

CAPITULO III: Influencia del sistema de conducción sobre la floración y cuajado de flores.

Tabla 3.1. Valores de la PAR incidente ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a distinta altura en el interior de árboles de chirimoyo cv. 'Concha Lisa'. Influencia del tipo de conducción del árbol..	84
---	----

CAPITULO IV: Influencia del sistema de conducción sobre el comportamiento fisiológico de las plantas

Tabla 4.1. Influencia del sistema de conducción sobre la evolución de la eficiencia cuántica del fotosistema II (<i>yield</i> fotosintético) mensual en el chirimoyo 'Concha Lisa'. Cada valor es la media de 16 ramas repartidas en 4 árboles por sistema de conducción.	102
Tabla 4.2. Influencia del sistema de conducción sobre la concentración de clorofilas totales de las hojas de chirimoyo en cuatro estadios de desarrollo (BBCH; Cautín y Agustí, 2005). Valores cuantificados con unidades SPAD y expresados en $\mu\text{g pf}^{-1}$.	108

CAPITULO V: El periodo de polinización efectiva (PPE)

Tabla.5.1. Germinación de granos de polen (%) de chirimoyo, estigmas colectados desde 24 hasta 96 hrs posteriores a su polinización, para densidad media (vaso 6x4) y alta densidad (S-Sp 4x1 túnel).	135
---	-----

Tabla 5.2. Calculo del periodo efectivo de polinización (PPE) para flores de chirimoyo cultivados en media (vaso 6x4) y alta (S-Sp 4x1 túnel) densidad. Valores expresados en horas.	137
--	-----

CAPITULO VI: Determinación, cuantificación y reparto de los carbohidratos presentes en distintos órganos en tres etapas dentro del ciclo fenológico del chirimoyo.

6.7. Anexos

Tabla 1. Influencia del sistema de conducción del chirimoyo cv. 'Concha Lisa' sobre la evolución de la concentración (mg g^{-1} de ps) foliar de azúcares. Cada valor es la media de cuatro árboles y dos determinaciones por árbol. Enero se corresponde con el momento del cuajado del fruto, septiembre con el inicio de su desarrollo lineal y diciembre con la maduración.	173
Tabla 2. Influencia del sistema de conducción del chirimoyo cv. 'Concha Lisa' sobre la evolución de la concentración (mg g^{-1} de p s) de azúcares en el floema. Cada valor es la media de cuatro árboles y dos determinaciones por árbol. Enero se corresponde con el momento del cuajado del fruto, septiembre con el inicio de su desarrollo lineal y diciembre con la maduración.	173
Tabla 3. Influencia del sistema de conducción del chirimoyo cv. 'Concha Lisa' sobre la evolución de la concentración (mg g^{-1} de p s) de azúcares en las raíces. Cada valor es la media de cuatro árboles y dos determinaciones por árbol. Enero se corresponde con el momento del cuajado del fruto, septiembre con el inicio de su desarrollo lineal y diciembre con la maduración.	174
Tabla 4. Influencia del sistema de conducción del chirimoyo cv. 'Concha Lisa' sobre la evolución de la concentración (mg g^{-1} de p s) de azúcares en la piel del fruto. Cada valor es la media de cuatro árboles y dos determinaciones por árbol. Enero se corresponde con el momento del cuajado del fruto, septiembre con el inicio de su desarrollo lineal y diciembre con la maduración.	174
Tabla 5. Influencia del sistema de conducción del chirimoyo cv. 'Concha Lisa' sobre la evolución de la concentración (mg g^{-1} de p s) de azúcares en la pulpa del fruto. Cada valor es la media de cuatro árboles y dos determinaciones por árbol. Enero se corresponde con el momento del cuajado del fruto, septiembre con el inicio de su desarrollo lineal y diciembre con la maduración.	175
Tabla 6. Influencia del sistema de conducción del chirimoyo cv. 'Concha Lisa' sobre la evolución de la concentración (mg g^{-1} de p s) de azúcares en la semilla. Cada valor es la media de cuatro árboles y dos determinaciones por árbol. Enero se corresponde con el momento del cuajado del fruto, septiembre con el inicio de su desarrollo lineal y	176

diciembre con la maduración.

Índice Figuras

Página

Índice Figuras

CAPITULO I: Comportamiento productivo de la madera de chirimoyo. Influencia del sistema de conducción

Figura 1.1. Diagrama del sistema de conducción Slender-Spindle modificado para el cultivo de chirimoyo en alta densidad (a), y (b) formación del túnel entre dos hileras de la plantación (4 m). 41

CAPITULO II: Efecto del cultivo en alta densidad sobre la producción y la calidad del fruto

Figura 2.1. Influencia del sistema de conducción sobre la distribución porcentual de los calibres (*) en base a cajas de 4.5 Kg comerciales del chirimoyo 'Concha Lisa'. 64

CAPITULO III: Influencia del sistema de conducción sobre la floración y cuajado de flores.

Figura 3.1. Evolución de la temperatura y la diferencia absoluta de HR microambiental en dos sistemas de conducción en chirimoyo cv. 'Concha Lisa', en S-Sp 4x1 túnel y Vaso 6x4. La diferencia de HR es la existente entre árboles en el sistema S-Sp 4x1 túnel menos la del vaso 6x4. Valores correspondientes a 3 días de medición. 81

Figura 3.2. Evolución de los estadios fenológicos de apertura floral, flor cerrada, pre-hembra, hembra temprana, hembra tardía y estadio macho, durante tres ciclos de seguimiento, para los sistemas de conducción (A) Vaso 6x4 y (B) S-Sp 4x1 túnel. 83

Figura 3.3. Retención de frutos provenientes de flores polinizadas en 4 o (5) estadios de apertura floral en los tipos de conducción S-Sp 4x1 túnel (barra verde) y vaso 6x4 (barra azul), 30 días después de polinización. (*) Diferencia estadísticamente significativa $P < 0,05$. 86

Figura 3.4. Retención de frutos provenientes de flores polinizadas en 4 o (5) estadios de apertura floral en los tipos de conducción S-Sp 4x1 túnel 86

(barra verde) y vaso 6x4 (barra azul), 60 días después de polinización. (*)
Diferencia estadísticamente significativa $P < 0,05$.

Figura 3.5. Retención de frutos provenientes de flores polinizadas en 4 o (5) estadios de apertura floral en los tipos de conducción S-Sp 4x1 túnel (barra verde) y vaso 6x4 (barra azul), 90 días después de polinización. (*)
Diferencia estadísticamente significativa $P < 0,05$. 86

CAPITULO IV: Influencia del sistema de conducción sobre el comportamiento fisiológico de las plantas

Figura 4.1. Influencia del sistema de conducción sobre el comportamiento del *yield* fotosintético de las hojas del chirimoyo 'Concha Lisa' en relación con la evolución de la temperatura ambiental a lo largo del ciclo fenológico. Etapa I: desarrollo foliar, ajuste de cuaja. Etapa II: división celular frutos. Etapa III: crecimiento y elongación frutos. Etapa IV: senescencia follaje y maduración frutos. 105

Figura 4.2. Relación entre las unidades SPAD y el contenido de clorofila total en hojas de chirimoyo cv. 'Concha Lisa'. Desarrollo(a) estadio 11, (b) estadio 15, (c) estadio 19 y (d) estadio 93 BBCH (Cautín y Agustí, 2005) 109

CAPITULO V: El periodo de polinización efectiva (PPE)

Figura 5.1. Número de frutos desarrollados (a) y de semillas por fruto (b), como consecuencia de la polinización secuencial de flores de chirimoyo, provenientes de árboles de chirimoyo cultivados en alta densidad y densidad media. En cada fecha se polinizaron 10 flores localizadas en árboles de cada sistema de conducción. El día 0 corresponde al día del estado pre-hembra de la flor. 135

CAPITULO VI: Determinación, cuantificación y reparto de los carbohidratos

Figura 6.1. Concentraciones de *Glucosa* ($\mu\text{g g}^{-1}$ ps) en diferentes órganos del chirimoyo, en tres épocas de muestreo (A) Enero, (B) Septiembre, (C) Noviembre, para los sistemas de conducción en vaso (6x4) y S-Sp túnel (4x1). ($P \leq 0,01$) 156

Figura 6.2. Concentraciones de *Fructosa* ($\mu\text{g g}^{-1}$ ps) en diferentes órganos del chirimoyo, en tres épocas de muestreo (A) Enero, (B) Septiembre, (C) Noviembre, para los sistemas de conducción en vaso (6x4) y S-Sp túnel (4x1). 158

Figura 6.3. Concentraciones de *Glucosa 6-P* ($\mu\text{g g}^{-1}$ ps) en diferentes órganos del chirimoyo, en tres épocas de muestreo (A) Enero, (B) Septiembre, (C) Noviembre, para los sistemas de conducción en vaso (6x4) y S-Sp túnel (4x1). 160

Figura 6.4. Concentraciones de *Sacarosa* ($\mu\text{g g}^{-1}$ ps) en diferentes 161

órganos del chirimoyo, en tres épocas de muestreo (A) Enero, (B) Septiembre, (C) Noviembre, para los sistemas de conducción en vaso (6x4) y S-Sp túnel (4x1).

Figura 6.5. Concentraciones de *Rafinosa* ($\mu\text{g g}^{-1}$ ps) en diferentes órganos del chirimoyo, en tres épocas de muestreo (A) Enero, (B) Septiembre, (C) Noviembre, para los sistemas de conducción en vaso (6x4) y S-Sp túnel (4x1) 162

Índice Fotografías

	Página
<hr/> Índice Fotografías <hr/>	
CAPITULO I: Comportamiento productivo de la madera de chirimoyo. Influencia del sistema de conducción	
Fotografía 1.1. Localización de los ápices meristemáticos de una yema de chirimoyo (a) en corte longitudinal (10x) de la cavidad subpeciolar (P, peciolo), (b) brotes generados por una yema en un centro (amarillo) productor de ramillas y (c) fructificación de una ramilla de categoría semivigorosa en una planta de chirimoyo 'Concha Lisa' conducida en Slender- Spindle con modificación en túnel.	41
<hr/> CAPITULO II: Efecto del cultivo en alta densidad sobre la producción y la calidad del fruto	
Fotografía 2.1. Sistema de conducción con túnel continuo (a), abierto a la luz (b) y túnel hasta el término del cuajado (c)	53
Fotografía 2.2. Sistema de conducción tradicional con marco de plantación 6x4 m y formación del árbol en vaso.	53
<hr/> CAPITULO V: El periodo de polinización efectiva (PPE)	
Fotografía 5.1. (a) Microfotografía de la superficie estigmática (se) de un ovario de chirimoyo, con tubos polínicos (tp) en crecimiento; (b) granos de polen germinando; (c) germinación de granos de polen organizados en tétradas (t); y (d) crecimiento del tubo polínico (tp) a través del canal estilar, (o) óvulo).	128

Fotografía. 5.2. Microfotografía del crecimiento del tubo polínico (tp) girando e ingresando por el micrópilo (mi) hacia el saco embrionario de un óvulo (o) de chirimoyo.	129
Fotografía. 5.3. Corte longitudinal de una inflorescencia de chirimoyo. (t) tálamo o receptáculo; (hv) haces vasculares; (o) óvulo y (e) estilo de la flor.	130
Fotografía 5.4. Microfotografías (20x) de óvulos (o) de flores de chirimoyo en el estado fenológico de pre-hembra (estado 60 de la escala BBCH) procedentes de árboles conducidos en densidad media (a) y en alta densidad (b). En ningún caso se muestran síntomas de degeneración manifestadas por deposiciones de calos a través de su fluorescencia.	130
Fotografía 5.5. Microfotografías de óvulos (o) de flores de chirimoyo 24 h después del estado fenológico de pre –hembra (60 de la escala BBCH) y procedentes de árboles conducidos en densidad media (a) y en alta densidad (b) sin depositación de calosa (dc) en la pared del ovario (po).	131
Fotografía 5.6. Microfotografías de óvulos de flores de chirimoyo 48 h después del estado fenológico de pre-hembra (60 de la escala BBCH) y procedentes de árboles conducidos	131
Fotografía. 5.7. Microfotografías de óvulos de flores de chirimoyo 72 h después del estado fenológico de pre-hembra (60 de la escala BBCH) y procedentes de árboles conducidos en (a) densidad media y (b) en alta densidad). En la base del ovario en (a) se aprecia la depositación de calosa (dc) que se proyecta hacia el óvulo (o).	132
Fotografía. 5.8. Microfotografías de óvulos de flores de chirimoyo 72 h después del estado fenológico de pre-hembra (60 de la escala BBCH) y procedentes de árboles conducidos en media densidad (a) con alta fluorescencia del óvulo (zf) y en alta densidad (b). En la base del ovario (b) se aprecia la depositación de calosa (dc) en la base del saco embrionario (se) que se proyecta hacia el óvulo (o).	133

CAPÍTULO I

Comportamiento productivo de la madera de chirimoyo en sistemas de conducción

Introducción

1.1 Introducción

Uno de los principales aspectos del comportamiento agronómico del chirimoyo (*Annona cherimola* M.) es el tamaño tan vigoroso de las plantas. Este comportamiento responde a la necesidad de captación de luz por parte de las hojas, fruto de la adaptación de esta especie a ambientes selváticos (Bydekerkel *et al.*, 1999), desarrollando un fuerte dominio apical en sus yemas y generando brotes de gran longitud (Banghert *et al.*, 2000). Consecuencia de ello es la dificultad en el diseño de los marcos de plantación. Los huertos de chirimoyo suelen plantarse en baja densidad, lo que obliga a controlar el tamaño de las plantas y a seleccionar la madera y su producción de flores, aspectos relacionados con la fructificación.

Al inicio de las grandes plantaciones de chirimoyo, la mayor parte de las áreas de cultivo, entre ellas Chile, no practicaban ninguna poda de formación de las plantas. Éstas se plantaban y se dejaban crecer sin más, desarrollando ramas de gran longitud que más tarde debían ser apoyadas. El sistema más empleado era en parrón o emparrado, formando agrupamientos de ramas que, por falta de luz, se debilitaban y terminaban por secarse (Gardiazabal y Rosenberg, 1993), lo que involucraba costos adicionales de mantenimiento. A fines de la década de los 70 del siglo XX, se inició la implantación de los sistemas de conducción *en vaso* y en *eje piramidal*, en baja y media densidad, respectivamente. Ya en los años 90 se iniciaron las primeras plantaciones en alta densidad.

Pero la reducción del tamaño de las plantas para aumentar la densidad de plantación, debe basarse en el desarrollo de nuevos sistemas de conducción y de podas de producción. La implantación de éstos exige del conocimiento de los aspectos fisiológicos básicos de la especie y los hábitos de vegetación y fructificación del árbol. La ausencia de poda conlleva formaciones indeseables, con partes bajas desnudas de follaje y sin posibilidades de fructificación, interiores oscuros e improductivos y follaje cada vez más alejado de los ejes principales (Calderon, 1991).

De acuerdo con ello, el conocimiento de los tipos de madera y el comportamiento productivo de ésta es muy importante para fomentar el crecimiento de determinados brotes (Baldini, 1992). Forshey y Elfving (1989),

mencionan que, en el caso del manzano, estos florecen tanto menos cuanto más largos son, estableciendo una longitud máxima de 20–25 cm para obtener una floración adecuada. Por otra parte, tanto la calidad de las flores como su capacidad para fructificar disminuyen con la longitud de los brotes. En el melocotonero, la mayor cantidad de flores de importancia económica se encuentra en los brotes cortos, de 1 a 30 cm (Fournier *et al.*, 1998). Genard *et al.* (1994) determinaron, en el kiwi, que tanto la longitud de los brotes como su edad y la posición en él de la yema floral, influyen en el tamaño final del fruto y que los frutos disminuyen su peso a medida que se alejan hacia los extremos del brote. En el chirimoyo, la poda que se practica actualmente, con independencia del sistema de conducción, deja como productores, brotes que presentan una gran variabilidad en cuanto a vigor.

De acuerdo con todo ello, se propone un nuevo sistema de conducción para el cultivo del chirimoyo en alta densidad que considere todos estos aspectos, así como las características propias de la especie. Se hace necesario, por tanto, conocer los distintos tipos de madera existente en la planta, su evolución y la capacidad productora de flores y nuevos brotes. Debe determinarse, además, la capacidad de ser transformados, es decir, de modificar artificialmente su hábito de crecimiento y fructificación (Costes *et al.*, 2006) para que, conocidos éstos, pueda llevarse a cabo una poda adecuada.

1.2 Objetivos

Los objetivos de este estudio son:

- 1.2.1. Determinar y describir, en función del vigor, los tipos de madera de fructificación en plantas de chirimoyo sometidas a dos sistemas de conducción: *vaso* y *eje piramidal*.
- 1.2.2. Establecer la capacidad de fructificación que presentan.
- 1.2.3. Definir un nuevo modelo de conducción de árboles de chirimoyo para su cultivo en alta densidad.

Materiales y Métodos

1.3 Materiales y métodos

El estudio se realizó con árboles de chirimoyo (*Annona cherimola* Mill.) cv. 'Concha Lisa' de 16 años de edad, cultivados en La Palma, Provincia de Quillota, Valparaíso, Chile (latitud 32° 50' S; longitud 71° 13' W; altitud 120 m), con clima semiárido templado, régimen pluviométrico de 347 mm anuales, siendo junio el mes más lluvioso, una temperatura media del período estival entre 18°C y 23°C y una acumulación de 500-600 HF año⁻¹ desde marzo a noviembre (Novoa *et al.*, 1989). El suelo de la plantación es de textura franco arenosa en los primeros 50 cm de profundidad y arenoso en matriz de gravas y piedras en los siguientes 70 cm. El sistema de riego utilizado es de tipo localizado, utilizándose sólo una línea de goteros con un caudal de 4 l·h⁻¹, distanciados 50 cm., y con un consumo anual de 6.000 m³ ha⁻¹

Se utilizaron árboles de chirimoyo (*Annona cherimola* M.) cv 'Concha Lisa', de 18 años de edad, injertados sobre patrón franco y riego por goteo con emisores de 4 l·h⁻¹ distanciados 1 m entre sí.

Los tratamientos de conducción de los árboles fueron los siguientes:

- Formación *en vaso*, con 4 ramas madres, iniciadas a una altura de 80 cm, y ramas secundarias, sobre las que se desarrollaron los elementos de fructificación: las ramillas de un año.
- Formación en *eje piramidal*, con un tronco sobre el que se dispusieron ramas principales y sobre las que se desarrolló la madera de fructificación.
- Formación libre, sin conducción, que se utilizó como control.

A los seis meses de la brotación (junio en Chile), se defoliaron completamente cuatro árboles de cada sistema de conducción. De ellos se extrajo toda la madera de la temporada y se procedió a agruparla en 4 categorías de acuerdo con su vigor: muy débil (MD); débil (D); semivigorosa (SV) y vigorosa (V). De cada una de ellas se cuantificó el diámetro basal, a dos centímetros del punto de inserción a la ramilla, y su longitud total.

En el mes de septiembre se evaluaron las variables relacionadas con la fructificación de la madera clasificada, determinando la cantidad de frutos que produjo y el diámetro de los mismos.

A los resultados se les aplicó el análisis de la varianza utilizando el test de Tukey para la separación de medias.

De dos sectores homogéneos del huerto se eligieron, al azar, 21 árboles de chirimoyo, 7 en cada sistema de conducción. Se marcaron un total de 16 brotes por árbol, considerándose 4 en cada categoría, haciendo un total de 112 ramillas por sistema de conducción.

De cada ramilla se determinó el número de frutos producidos, su diámetro ecuatorial y polar y su peso individual.

Resultados y Discusión

1.4 Resultados y Discusión

La longitud de las ramillas y su diámetro basal, con independencia del tipo de conducción, se presentan en la Tabla 1.1. De acuerdo con el vigor mostrado, las ramillas más débiles tenían una longitud entre 10 y 24 cm; a éstas le seguía un segundo grupo de vigor débil de 25 a 39 cm de longitud y uno con ramillas de 40 a 54 cm que se clasificó como semivigoroso. Los más vigorosos tenían una longitud igual o superior a los 55 cm.

El diámetro basal de las ramillas era de 0,3 a 0,5 cm para las más débiles y de más de 0,9 cm para las más vigorosas. Los débiles y semivigorosos tenían un diámetro basal de 0,5 a 0,7 cm y de 0,7 a 0,9 cm, respectivamente (Tabla 1.1).

Tabla 1.1 Longitud media y diámetro basal medio de las ramillas de un año en plantas de chirimoyo 'Concha Lisa'. Cada valor es la media de toda la madera de un año desarrollada en 12 árboles con independencia del sistema de conducción.

Categoría de vigor de la madera	Longitud (cm)	Diámetro basal (cm)
Muy débil (MD)	10 a 24	0.3 a 0,49
Débil (D)	25 a 39	0,5 a 0,69
Semivigoroso (SV)	40 a 54	0,7 a 0,89
Vigoroso (V)	55 o más	0.9 o más

La influencia de la poda sobre la distribución porcentual de las ramillas según su vigor se presenta en la Tabla 1.2. Como consecuencia de ésta, aumentó significativamente el porcentaje de ramillas semivigorosas y vigorosas, al mismo tiempo que descendió el de muy débiles y débiles. Las primeras pasaron, conjuntamente del 7,52% en los árboles sin podar a 45,3 % en los podados, mientras que los menos vigorosos pasaron de 86,5 % a 45,7 %, respectivamente (Tabla 1.2). Según Costes *et al.* (2006) la disminución de la competencia que representa la eliminación de gran número de ápices potenciales de crecimiento por efecto de la poda, genera como respuesta inmediata la vigorización de los que inician la brotación.

Tabla 1.2. Influencia de la poda sobre la distribución porcentual de ramillas de cada categoría de vigor en árboles de chirimoyo. Cada valor es la media de un total de 5.400 ramillas

Tratamiento	Categoría de vigor de la madera			
	MD	D	SV	V
Sin poda	63,83 b	22,66 b	5,37 a	2,15 a
Poda	28,52 a	17,20 a	10,44 b	34,85 b

Letras diferentes en cada columna indican diferencia significativa ($P \leq 0,05$)

En el caso del chirimoyo, esta situación se ve alterada por dos situaciones con efectos contrarios: (1) la existencia de un dominio apical muy fuerte, que ocasiona una menor cantidad de brotes y (2) la existencia de yemas compuestas (Sanewsky, 1991) que, al desarrollarse simultáneamente, compiten por compuestos energéticos, disminuyendo el vigor individual del brote. Ello explica que aún siendo la poda un factor de estímulo del vigor (Razeto y Díaz, 2001), en el chirimoyo la madera anual se distribuya en todas las categorías presentadas.

La influencia del sistema de conducción del árbol sobre la distribución porcentual de las ramillas según su vigor, se presenta en la Tabla 1.3. La madera anual de los árboles sometidos a tratamientos de conducción en vaso y *eje piramidal* presentó una distribución similar para las categorías débil (20% y 15%, respectivamente) y semivigorosa (22% y 17%, respectivamente), pero la mayor proporción de ramillas de las categorías vigorosa y muy débil fue para los árboles conducidos *en vaso* (41%) y en *eje piramidal* (40%), respectivamente. La formación libre fue la que presentó el vigor más débil.

Tabla 1.3. Influencia del sistema de conducción del árbol sobre la distribución porcentual de ramillas de cada categoría de vigor en árboles de chirimoyo cv. 'Concha Lisa'. Cada valor es la media de un total de 5.400 ramillas de todas las categorías de vigor de madera.

Categoría de vigor	Sistema de conducción		
	Libre	Vaso	Eje piramidal
MD	70 d	17 a	40 c
D	23 c	20 b	15 a
SV	5 b	22 b	17 a
V	2 a	41 c	29 b

Letras distintas en una misma columna indican significación estadística ($P \leq 0,05$)

Por otra parte, el estudio del número de yemas que desarrollan los distintos tipos de brotes en cada sistema de conducción indica que el comportamiento difiere entre categorías de brotes pero no entre sistemas de conducción (Tabla 1.4). Las diferencias en producción entre tratamientos de conducción quedan explicadas por la distribución de su madera y las condiciones ambientales relacionadas con el proceso de fructificación (George *et al.*, 1990).

Tabla 1.4. Influencia del tipo de conducción del árbol y el vigor de la madera sobre el número de yemas por ramilla en el chirimoyo 'Concha Lisa'. Cada valor es la media de 112 ramillas de cada categoría de vigor de madera.

Categoría de madera	Sistema de conducción		
	Libre	Vaso	S-Sp 4x1
MD	7,9 a A	6,9 a A	6,8 a A
D	15,1 b A	13,7 b A	12,4 b A
SV	18,0 c A	18,7 c A	17,6 c A
V	24,6 d A	23,3 d A	26,6 d A

Letras minúsculas diferentes en la misma columna presentan diferencias significativas ($P \leq 0,05$). Letras mayúsculas diferentes en la misma fila indican diferencias significativas ($P \leq 0,05$).

Un aspecto interesante a considerar respecto de la distribución de la madera según su vigor, se refiere a la similitud que presentan la conducción *en eje* y la conducción *libre*. Aunque la capacidad fructífera de una yema se define como la relación existente entre la cantidad de flores y frutos producidos (Sansavini y Coreli, 1992), potencialmente son más fructíferos aquellos ramos de menor vigor (Faust, 1989; Costes *et al.*, 2006), de modo que la tendencia al vigor reducido que presentan las plantas en conducción *libre* (Tabla 1.3) hace que presenten una mayor floración y, por tanto, una mayor capacidad de producción. Sin embargo, no siempre la intensidad de floración está directamente relacionada con la producción y los fenómenos de competencia entre un número elevado de frutos que inician su desarrollo puede acarrear la abscisión de una gran parte de ellos (Agustí, 2003).

Pero si lo que se compara son los tratamientos de conducción, el *eje piramidal* presenta mayor debilidad en el crecimiento de sus brotes que la conducción *en vaso*. La conducción *en eje* genera dos situaciones a favor de la productividad potencial: (1) menor vigor en sus brotaciones y (2) mayor ingreso

de luz al interior de la copa, factor primordial para un adecuado desarrollo de los frutos. De acuerdo con Lauri *et al.* (2000), el control que este sistema de conducción ejerce sobre el vigor de los brotes se debe al estímulo de la producción de ramillas con ángulos abiertos (Costes *et al.*, 2006), lo que, a su vez, da lugar a una mayor producción de frutos por yema. Este resultado proyecta a esta especie para ser cultivada en alta densidad y con un árbol acorde a las necesidades de reducción de los costes de cultivo.

Pero la capacidad potencial de cada tipo de ramo clasificado según su vigor está por determinar, y éste es un punto clave para establecer las directrices que debiera tener la poda de producción, seleccionando, renovando y estimulando la producción de elementos con mayor eficiencia productiva. Faust (1989) y Genard *et al.* (1994) indican que la calidad floral es un parámetro definido por aspectos como las condiciones nutricionales, la capacidad sumidero y la edad de la madera (Davies y Zhang, 1991; Kozlowsky, 1997), y que son estos los factores que determinan la capacidad productiva de los distintos tipos de madera.

En coherencia con estos resultados, la conducción *en eje* presenta la mayor eficiencia en producción de frutos, mientras que la conducción *libre* es la menos productiva (Tabla 1.5), aún siendo la que da lugar al mayor número de flores. Ello ratifica la ausencia de una relación directa entre el número de flores y el número de frutos para elevadas intensidades de floración. La conducción *en vaso* presenta una relación intermedia. Este comportamiento se relaciona con la distribución que presenta su madera, la cual tiende a categorías de mayor vigor como respuesta a la poda. En todos ellos, la mayor cantidad de frutos está asociada a las dos categorías intermedias de vigor: madera débil y semivigorosa.

Tabla 1.5. Índice de capacidad fructífera (nº frutos / yema) para cuatro categorías de vigor de madera de chirimoyo y en tres sistemas de conducción. Cada valor es la media de 112 ramillas de cada categoría de vigor de madera.

Sistema de Conducción	MD	Categoría de vigor de madera		V
		D	SV	
Vaso	0.017 a B	0.110 a C	0.11 a C	0.073 a A
Eje piramidal	0.080 b A	0.161 a B	0.11 a B	0.075 a A
Libre	0.660 b B	0.150 a A	0.10 a A	0.142 b A

Letras minúsculas diferentes en la misma columna presentan diferencias significativas ($P \leq 0,05$). Letras mayúsculas diferentes en la misma fila indican diferencias significativas ($P \leq 0,05$).

Las diferencias que se observan en el índice calculado (Tabla 1.5) pueden explicarse por la menor cantidad de yemas que presentan los elementos de menor vigor y/o por su menor capacidad para sustentar frutos, así como por la menor cantidad de ramillas que presentan mayor vigor y que disminuyen su potencialidad fructífera. Esta especie presenta fuerte dominancia apical en sus yemas (Banghert, 2000), de modo que cuando esta situación se presenta en elementos vigorosos la competencia entre los frutos recién cuajados y el crecimiento apical de brotes aumenta la posibilidad de aborto floral (Helsen y Deckers, 1984; Sanewsky, 1991).

Pero si el índice de capacidad fructífera calculado se interpreta atendiendo a los valores de las categorías de ramillas de vigor intermedio, el resultado es que se necesita de menor cantidad de yemas para obtener un fruto, y este resultado es determinante para comprender que el desvío del vigor hacia brotes más débiles resulta en una mayor potencialidad en la producción de frutos, al mismo tiempo que controla el tamaño de los árboles para ajustarlos al cultivo en alta densidad.

En base a los resultados presentados, se propone un sistema de conducción para el chirimoyo en alta densidad, basado en los siguientes términos: (1) la utilización de ejes no presenta incompatibilidad con el hábito de crecimiento natural (2) el tipo de madera anual que debe estimularse con la poda es el de las categorías débil y semivigorosa, y (3) la existencia de más de un ápice por yema ofrece la posibilidad de reducir la respuesta de vigor por competencia directa entre brotes.

Con todo ello, se propone conducir *en eje* con centros o puntos de producción de madera en su recorrido. Este tipo de conducción tiene similitud con el sistema *Slender-Spindle* (Lauri *et al.*, 2000).

En la Figura 1.1 se presenta el modelo propuesto para la conducción del chirimoyo en alta densidad, basado en el sistema *Slender-Spindle* modificado con la formación de un túnel entre dos hileras de la plantación, buscando la modificación de las condiciones ambientales (Cap. III) que inciden sobre el comportamiento reproductivo de esta especie.

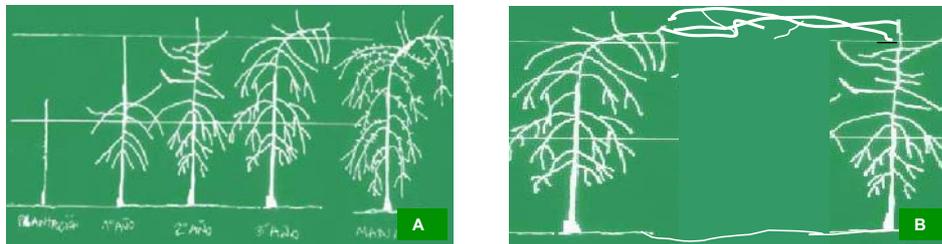


Figura 1.1. Diagrama del sistema de conducción *Slender-Spindle* modificado para el cultivo de chirimoyo en alta densidad (A), y (B) formación del túnel entre dos hileras de la plantación (4 m).

En este sistema, el centro productor de ramillas corresponde a una ramilla que se poda dejando una o dos yemas, a partir de las cuales se producen los brotes o ramillas fructíferas (Fotg. 1.1 a y b). Al ser la yema compuesta por más de un ápice (Fotg. 1.1 a), puede generar más de un brote (Fotg. 1.1 b) de vigor controlado (Sanewsky, 1991; Gardiazabal y Rosenberg, 1993) y de alta producción (Fotg. 1.1 c).



Fotg. 1.1. Localización de los ápices meristemáticos (AM) de una yema de chirimoyo (A) en corte longitudinal (10x) de la cavidad subpeciolar (P, peciolo), (B) brotes generados por una yema en un centro (amarillo) productor de ramillas (flechas) y (C) fructificación de una ramilla de categoría semivigorosa en planta de chirimoyo conducida en *Slender- Spindle* con modificación en túnel.

Literatura citada

7.5 Literatura citada

- Agustí, M. 2003. *Fruticultura*. Ed. Mundi Prensa, S.A., Madrid, España. 493 pp
- Baldini, E. 1992. *Arboricultura general*. Mundi-prensa. Madrid, España. 379 pp
- Bangerth, F., Li, C. y Gruber, J. 2000. mutual interaction of auxin and cytinins in regulating correlative dominante. *Plant Growth Regulation*, 32: 205-217
- Bydekerkel, L., X. Scheldeman, E. Vanranst y P. Van Damme. 1999. Estudio edafoclimático de chirimoyo (*Annona cherimola* Mill) en la provincia de Loja, sur de Ecuador. 81-90 p. Primer Simposio internacional sobre chirimoyo. Loja Ecuador, 1999.
- Calderón, E. 1991. *La poda de los árboles frutales*. (5ª ed.) Editorial Limusa. México DF. 232 pp
- Costes, E., Laurí, P. y Regnard, L. 2006. Analizing Fruti tree Architecture: Implications for Tree Management and Fruit Production. *Horticultural Reviews*, 32, 1-60.
- Davies, W. y Zhang, J. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review in Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42: 55-76
- Faust, M. 1989. *Physiology of Temperate Zone Fruit Trees*. John Wiley and Sons, New York, USA. 388 pp
- Forshey, C. y Elfing, D. 1989. the relationship between vegetative growth and fruiting in apple trees. *Horticultural Reviews*, 11: 229 – 287.
- Fournier, D., Guedon, Y. y Costes, E. 1998. Acomparison of different fruiting shoots of peach trees. *Acta Horticulturae*, 465: 557-565.
- Gardiazabal, F y G. Rosenberg. 1993. *El cultivo del chirimoyo*. Quillota, Facultad de Agronomía, Universidad Católica de Valparaíso, Quillota, Chile. 110 pp
- Genard, M., Pagés, L. y Kervella, J. 1994. Relationship between sylleptic branching and components of parent shoot development in the peach tree. *Acta Horticulturae*, 284: 125-134.
- George, R. Nissen, and C. Howitt. 1990. Effects of environmental variables and cropping on leaf conductance of custard apple (*Annona cherimola* x *Annona squamosa*). "African Pride" *Scientia Horticulturae* . Vol 34: 183-191.

- Helsen, J. y Deckers, J. 1984. Fruit set and growth reactions of pear trees, cv. Doyenné du Comice on Quince A, pruned at different ratios on vegetative on generative buds. *Acta Horticulturae*, 149: 145-152.
- Kozlowski, T. y Pallardy, S. 1997. *Physiology of woody plants*. (2nd ed.). Academic Press, San Diego, California, EEUU.
- Lauri, P., Willaume, M., Larrive, G. y Lespinasse, J. 2000. The concept of centrifuge training in apple aimed at optimizing the relationship between growth and fruiting. *ISHS Acta Horticulturae*, 636: 35-42.
- Novoa, R., S. Villaseca, P. Del Canto, J. Roanet, C. Sierra y A. Del Pozo. 1989. Mapa Agroclimático de Chile. INIA. Santiago, Chile. 221pp
- Razeto, B. y E. Díaz. 2001. Efecto de la poda de verano y el anillado de corteza en chirimoyo (*Annona cherimola* Mill). var 'Concha lisa'. *Agricultura Técnica*, 61: 215-220.
- Sanewski, G. 1991. *Custard apples cultivation and crop protection*. Queensland, Department of Primary Industries, Horticulture Branch. Brisbane, Australia. 103pp
- Sansavini, F. y Corelli, P. 1992. Canopy efficiency of apple affected by microclimatic factors and tree structure. *Acta Horticulturae*, 322: 69-78.

CAPÍTULO II

Efecto del cultivo en alta densidad sobre la producción y la calidad del fruto

Introducción

2.1 Introducción

El chirimoyo (*Annona cherimola* Mill.) se cultiva en Chile en zonas ambientalmente diferentes a las de su origen (Bidekerkel *et al.*, 1999), lo que acarrea dificultades en su manejo productivo. Para obtener rendimientos aceptables se han ido incorporando nuevas tecnologías de manejo en aspectos tales como la polinización manual, la nutrición mineral, sistemas de poda, plantaciones densas y nuevos sistemas de conducción.

En este sentido, la implantación de un nuevo modelo de producción como el descrito en el Capítulo I, basado en la alta densidad, puede afectar positivamente en los comportamientos fisiológico y productivo de esta especie, mejorando su rentabilidad. Pero se hace necesario evaluar ambos con el fin de validarlo para ponerlo en práctica y lograr la mejor expresión de su potencial productivo.

En este capítulo estudiamos el sistema de conducción *Slender-Spindle* 4x1 m túnel, propuesto en el capítulo anterior, y su variante de apertura del túnel tras el cuajado, en comparación con el sistema *Slender-Spindle* tradicional, y por tanto sin formación de túnel, y el sistema *en vaso* de baja densidad 6x4 m.

2.2 Objetivos

El objetivo de este estudio es:

- 2.2.1. Determinar y describir, en función del vigor, los tipos de madera de fructificación en plantas de chirimoyo, sometidas a los sistemas de conducción *Slender-Spindle* 4x1 túnel, *Slender-spindle* 4x1 túnel / luz, *Slender-Spindle* 4x1 luz y vaso 6x4.

Materiales y Métodos

2.3 Materiales y métodos

2.3.1 Dispositivo experimental

El experimento se realizó en el valle pre-litoral de Quillota, Valparaíso, Chile (32° latitud sur, 71° longitud Oeste) (Capítulo I). Los árboles estaban injertados sobre patrón franco, sus flores fueron polinizadas manualmente y no hubo aclareo de frutos.

Los árboles estaban injertados sobre patrón franco, sus flores fueron polinizadas manualmente y no hubo aclareo de frutos.

Se utilizaron dos sistemas de conducción de la plantación. Un sistema de alta densidad (marco de plantación 4x1 m) *Slender Spindle*, Figura 1.1 (A) consistente en un eje principal sobre el que se inserta cada 20 cm un centro de fructificación, y en el que, a su vez, se adaptaron tres modos distintos de manejo (Capítulo I).

1. Túnel *Slender Spindle* 4x1 (S-Sp 4x1 túnel). Esta conducción de túnel consiste, básicamente, en la unión a 3 m de altura de las ramas superiores de los árboles para crear una cobertura continua en una de cada dos calles de la plantación (Fig. 2.1 A)
2. 4x1 *Slender Spindle* luz, abierto (S-Sp 4x1 luz) (Fig. 2.1 B)
3. 4x1 *Slender Spindle* túnel parcial (S-Sp 4x1 túnel-luz), en el que la conducción de túnel se mantuvo sólo hasta el término del cuajado (Fig. 2.1 C).



Fotografía 2.1. Sistema de conducción *Slender-Spindle* con túnel continuo (A), abierto a la luz (B) y túnel hasta el término del cuajado (C)

Y un sistema de plantación tradicional con un marco de 6x4 m (Fotog. 2.2). En éste, los árboles estaban conducidos *en vaso*, con un tronco vertical en el que se insertan las ramas principales, a partir de los 80 cm de altura, y un segundo nivel de ramas secundarias. Toda la estructura estaba provista de centros frutales o portadores de ramos, tanto en las ramas principales como en las de segundo orden.



Fotografía 2.2. Sistema de conducción tradicional con marco de plantación 6x4 m y formación del árbol *en vaso*.

2.3.2 Toma de muestras

En diciembre de 2004 se eligieron 8 árboles al azar de cada sistema de conducción, uniformes en vigor y condición sanitaria, y de ellos se seleccionaron 4 árboles por cada sistema de conducción para realizar las evaluaciones.

En cada árbol se seleccionaron y marcaron 4 ramillas de distinto vigor, muy débil (MD), débil (D), semivigorosa (SV) y vigorosa (V). De cada una de ellas se contó el número de flores, se evaluó el porcentaje de cuajado ($[\text{n}^\circ \text{ de frutos cosechados} / \text{n}^\circ \text{ flores polinizadas}] \times 100$), el número de frutos por m lineal de madera, la relación hojas / frutos y el número de frutos cosechados.

En el momento de la recolección se tomaron 4 frutos por rama de cada categoría de vigor y de cada uno de los sistemas de conducción, y se determinó su peso, el contenido en sólidos solubles totales (SST) y la acidez libre. La concentración de SST se determinó por refractometría, utilizando un refractómetro digital (Atago, modelo R 0010031, Tokio, Japón), y la acidez libre mediante neutralización con NaOH 0.1 N, utilizando fenolftaleína como indicador.

A los resultados se les aplicó el análisis de la varianza, utilizando el test de comparaciones múltiples de Duncan para la separación de medias.

Resultados y Discusión

2.4 Resultados y Discusión

La productividad que presenta una planta está directamente vinculada al crecimiento vegetativo y reproductivo. Los resultados obtenidos indican que los valores promedios del número de nudos, y por tanto de yemas, aumentaron a medida que la categoría de vigor también lo hizo, independientemente del sistema de conducción (Tabla 2.1). Pero ninguno de éstos consiguió modificar el número de yemas por rama, independientemente del vigor de la madera (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Influencia del sistema de conducción y el vigor de la madera sobre el número de yemas por ramilla en el chirimoyo 'Concha Lisa'. Cada valor es la media de 16 ramillas de distinto vigor distribuidos en 4 árboles.

Sistema de conducción	Vigor de la madera				
	Muy débil	Débil	Semivigoroso	Vigoroso	Promedio
Vaso 6x4	12,0 aA	18,8 aB	28,3 aC	35,0 aD	23,5 a
S-Sp 4x1 luz	11,5 aA	18,5 aB	27,3 aC	31,0 aD	22,1 a
S-Sp 4x1 tun-luz	14,0 aA	19,5 aB	25,0 aC	29,3 aD	21,0 a
S-Sp 4x1 túnel	13,3 aA	19,5 aB	23,3 aC	24,0 aD	20,0 a

Letras mayúsculas distintas en una misma fila o minúsculas en una misma columna indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$)

Consecuentemente el número de flores producidas no fue alterado significativamente por el sistema de conducción, fuera cual fuera la categoría de vigor (Tabla 2.2). Y el vigor de la madera tampoco alteró significativamente el número de flores, independientemente del sistema de conducción (Tabla 2.2).

Tabla 2.2. Influencia del sistema de conducción y el vigor de la madera sobre el número de flores producidas por yema en el chirimoyo cv. 'Concha Lisa'. Cada valor es la media de 16 ramillas de distinto vigor distribuidas en 4 árboles. No existen diferencias estadísticamente significativas en ningún caso.

Sistema de conducción	Vigor de la madera				
	Muy débil	Débil	Semivigoroso	Vigoroso	Promedio
Vaso 6x4	4,0	5,8	6,8	3,5	5,0
S-Sp 4x1 luz	1,3	1,8	2,3	3,5	2,2
S-Sp 4x1 tun-luz	1,5	3,0	3,3	3,0	2,0
S-Sp 4x1 túnel	3,0	2,0	5,5	5,5	3,9
Promedio	2,4	3,5	4,1	3,1	

A pesar de ello, la producción de flores que presentó la madera en función de su vigor sigue un patrón bien definido, aumentando, en términos generales, con aquél pero sin alcanzar la significación estadística (Tabla 2.2). Potencialmente las ramas con mayor número de nudos pueden desarrollar mayor número de flores, pero no todas las yemas brotan. Por otra parte, las ramas con mayor vigor presentan una marcada dominancia apical y poca brotación (Baldini, 1992, Srivastava, 2001). De este modo, las ramas más débiles florecen más e incluso desarrollan brotes mixtos, lo que, en nuestro experimento contribuyó a aumentar, todavía más, el número de flores. De acuerdo con ello, es posible discriminar entre maderas, en labores como la poda, para asegurar la mayor cantidad de flores a polinizar. Calderón (1991) indica que, generalmente, los árboles, ramas o brotes vigorosos con una baja relación C/N presentan dominio del crecimiento vegetativo frente al reproductivo.

El cuajado de frutos difirió significativamente entre los sistemas de conducción, presentándose los mejores resultados para el sistema en alta densidad S-Sp 4x1 túnel (Tabla 2.3).

Tabla 2.3. Influencia del sistema de conducción y el vigor de la madera sobre el porcentaje de frutos cuajados en el chirimoyo cv. 'Concha Lisa'. Cada valor es la media de 16 ramillas de cada tipo de vigor distribuidas en 4 árboles

Sistema de conducción	Categoría de vigor de madera			
	Muy débil	Débil	Semivigoroso	Vigoroso
Vaso 6x4	29,2 b	35,7 b	85,4 a	31,3 b
S-Sp 4x1 luz	25,0 b	0,0 b	25,0 b	43,8 b
S-Sp 4x1 tun-luz	31,3 b	81,6 a	54,2 b	25,0 b
S-Sp 4x1 túnel	158,3 a	100,0 a	42,5 b	75,0 a
Promedio	60,9 A	54,3 A	51,8 A	43,8 A

Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas, según test de comparación múltiple Duncan ($P \leq 0.05$)

El sistema de alta densidad S-Sp 4x1 conducido en túnel (S-Sp 4x1 túnel) genera condiciones microclimáticas con valores de HR más altos y estables que el sistema tradicional de cultivo *en vaso* 6x4 (ver Cap. III), lo que se relaciona con alteraciones de la dicogamia, mejorando el grado de receptividad estigmática y la polinización (Boardman, 1977, Swett, 1990; George y Nissen, 1998), y con ello cuajado. En el Capítulo III se concluye que existe una estrecha relación entre la HR y el comportamiento dicogámico de las flores de chirimoyo (Saavedra, 1977), de modo que aumenta la duración de los estados florales de viabilidad femenina y se manifiesta una mejor condición para el cuajado. En el chirimoyo, los valores de HR entre 75% y 80% se presentan óptimos para los procesos de polinización y cuajado (Boardman, 1977, George *et. al*, 1990, Higuchi *et. al*, 1999, Van Damme, *et. al*, 1998)

Los resultados demuestran, asimismo, la menor potencialidad productiva de la madera vigorosa (Gil, 2000) en relación con el resto de las categorías (Tabla 2.4). En la madera muy débil se contabilizaron más frutos (158%) que el correspondiente a las flores polinizadas manualmente, siendo el exceso consecuencia de la polinización espontánea.

Tabla 2.4. Influencia del sistema de conducción y el vigor de la madera sobre el número de frutos cuajados en el chirimoyo cv. 'Concha Lisa'. Valores expresados en frutos m^{-1} . Cada valor es la media de 16 ramillas de cada tipo de vigor distribuidas en 4 árboles

Sistema de conducción	Vigor de madera				
	Muy débil	Débil	Semivigoroso	Vigoroso	Promedio
Vaso 6x4	3,6 a	6,1 a	3,7 a	1,5 a	3,5 A
S-Sp 4x1 luz	2,6 a	1,8 a	1,5 a	1,5 a	1,8 A
S-Sp 4x1 tun-luz	1,2 a	0,6 a	1,2 a	0,2 a	0,8 A
S-Sp 4x1 túnel	3,4 a	0,9 a	2,5 a	2,7 a	2,4 A
Promedio	2,7 A	2,3 AB	2,2 A B	1,2 B	

Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas, según test de comparación múltiple Duncan ($P \leq 0.05$)

Aunque el número de flores no se relacione con el vigor de la rama (Tabla 2.2), la cantidad de frutos que inicialmente se forma tras el cuajado por unidad de longitud de rama es mayor en las de menor vigor ($2,7 \text{ frutos} \cdot m^{-1}$) frente a las más vigorosas ($1,2 \text{ frutos} \cdot m^{-1}$). Las ramas muy débiles producen flores, pero no presentan la capacidad de mantener igual número de frutos que las de mayor vigor, debido al desprendimiento que sufren con el descenso de las temperaturas, es decir, su potencial productivo es considerablemente más bajo (Gil, 2000).

De acuerdo con los resultados obtenidos, disponer de brotes vigorosos en el cultivo de chirimoyo no es importante bajo el punto de vista productivo. Es más, la existencia de este tipo de brotes genera ineficiencia al desarrollar árboles de mayor tamaño, con problemas en su manejo. En consecuencia, el cultivo de esta especie en alta densidad requiere del control del vigor, estimulando a partir de la madera vigorosa la producción de madera débil (ver Capítulo I), reforzando así su potencialidad productiva.

Tabla 2.5. Influencia del sistema de conducción y el vigor de la madera sobre el número de hojas por fruto desarrollado en el chirimoyo 'Concha Lisa'. Cada valor es la media de 16 ramillas distribuidas en 4 árboles

Sistema de conducción	Categoría de vigor de madera			
	Muy débil	Débil	Semivigoroso	Vigoroso
Vaso 6x4	3,2 b	1,7 b	6,8 b	13,3 a
S-Sp 4x1 luz	3,6 b	1,1 b	9,1 a	9,5 a
S-Sp 4x1 tun-luz	4,8 b	4,0 b	7,3 b	2,8 b
S-Sp 4x1 túnel	4,1 b	9,4 a	4,9 b	5,0 b
Promedio	3,9 A	4,0 A	7,0 A	7,7 A

Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas, según test de comparación múltiple Duncan ($P \leq 0.05$)

Los árboles conducidos de manera tradicional (*en vaso 6x4*) al presentar mayor población de brotes vigorosos generan mayor volumen de copa que los conducidos en *Slender Spindle* (datos no presentados). Además, la proporción hojas/fruto (Tabla 2.5) en la madera vigorosa es mayor tanto para vaso (6x4) como para S-Sp luz 4x1 m. Esta situación, aparentemente desventajosa para la madera de categorías débiles, con menor número de hojas, es compensada en el sistema de cultivo en alta densidad, ya que se genera un incremento del contenido de clorofila, aumenta la conductancia estomática del mesófilo, mejora la eficiencia del uso del agua (Lawlor y Uprety, 1992, Azcón-Bieto *et. al*, 2000), la tasa fotosintética aumenta (Avalos y Mulkey, 2003) y la senescencia de la hoja se retrasa (Candolfi-Vasconcelos y Koblet, 1991).

Por otro lado, mientras en la mayoría de los cultivares de perales y manzanos una relación hojas/fruto de 15-20 asegura un buen desarrollo del fruto y una adecuada formación de yemas florales para la temporada siguiente (Schumacher, 1975), nuestros resultados muestran valores entre 1 y 9, y sólo para las ramillas vigorosas del sistema tradicional se superaron escasamente las 13 hojas/fruto. Dadas las diferencias de tamaño, longevidad y capacidad fotosintética de las hojas, así como el contenido energético y peso del fruto, los resultados de Schumacher (1995) no pueden aplicarse directamente a otras especies frutales.

Así, por ejemplo, la máxima capacidad fotosintética del manzano se ha estimado en $0.97 \text{ mg CO}_2 \text{ cm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Avery, 1977), mientras que la del aguacate es de $0.30 \text{ mg CO}_2 \text{ cm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Scholefield *et al.*, 1980). Diferencias en la superficie promedio de la hoja de cada especie, $10\text{-}20 \text{ cm}^2$ en el primero frente a 58 cm^2 en el segundo (Palmer, 1987), pueden explicar las diferencias, ya que la superficie foliar necesaria para la producción de un fruto no varía considerablemente entre especies, saturándose, además, la respuesta fotosintética de las hojas para valores entre 400 y $700 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Faust, 1989). Nuestros estudios en el chirimoyo presentan una respuesta de este tipo, por cuanto se dispone de menor incidencia de radiación en el interior del túnel y el árbol compensa este déficit con hojas de mayor tamaño que presentan, además, un mayor contenido en clorofila (Capítulo IV).

En los resultados de los experimentos, el peso individual del fruto dependió marcadamente del sistema de conducción y del vigor de la madera sobre la que se produjo. Así, los mayores valores se dieron para el sistema de conducción tradicional *en vaso* 6×4 , y fueron las ramas más vigorosas las que desarrollaron frutos de mayor tamaño (Tabla 2.6).

La clasificación de la madera frutal en el chirimoyo demuestra que la mayor proporción de ramas vigorosas se encuentran en los árboles conducidos en vaso y baja densidad (Tabla 1.3), lo que explica el mayor peso promedio de sus frutos. Por otra parte en alta densidad, el menor número de hojas por rama, la mayor superficie por hoja y el contenido en clorofilas (ver Capítulo IV), explican su mayor capacidad de producción y el efecto señalado sobre el tamaño de sus frutos (Calderon, 1991, Murchie, *et al.*, 2005)

Tabla 2.6. Influencia del sistema de conducción y el vigor de la madera sobre el peso (g) del fruto del chirimoyo 'Concha Lisa' en el momento de la recolección. Cada valor es la media de los frutos de 16 ramillas de cada tipo distribuidas en 4 árboles.

Sistema de conducción	Vigor de la madera				
	Muy débil	Débil	Semivigoroso	Vigoroso	Promedio
Vaso 6x4	451,5 cde	371,1 a b	494,0 bcde	855,3 e	594,3 B
S-Sp 4x1 luz	184,0 a	223,8 abcd	320,3 ab	383,2 d e	430,9 AB
S-Sp 4x1 tun-luz	201,3 a b	285,5 a b	272,0 abcd	405,7 cde	459,3 AB
S-Sp 4x1 túnel	183,3 a	279,2 abcd	306,9 abc	325,8 a	341,0 A
Promedio	255,0 A	290,0 A	348,3 AB	492,5 B	

Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas, según test de comparación múltiple Duncan ($P \leq 0.05$)

A pesar de las diferencias en el tamaño del fruto existentes entre las ramas de diferente vigor (Tabla 2.6), las características internas del fruto, la relación entre la concentración de SST y la acidez libre no fue modificada significativamente por el sistema de conducción ni por el vigor de la madera (Tabla 2.7).

Tabla 2.7. Influencia del sistema de conducción y el vigor de la madera sobre la relación SST/acidez libre del chirimoyo 'Concha Lisa'. Cada valor es la media de los frutos de 16 ramillas de cada tipo de vigor repartidas en 4 árboles. No existen diferencias significativas en ningún caso

Sistema de conducción	Vigor de madera				
	Muy débil	Débil	Semivigoroso	Vigoroso	Promedio
Vaso 6x4	14,6	13,3	10,5	13,5	12,9
S-Sp 4x1 luz	15,0	14,6	12,6	10,6	13,2
S-Sp 4x1 tun-luz	13,8	11,8	14,6	12,0	13,0
S-Sp 4x1 túnel	15,0	14,6	13,5	12,0	13,7
Promedio	14,6	13,5	12,8	12,0	

Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas, según test de comparación múltiple Duncan ($P \leq 0.05$) Letras distintas en una misma fila indican diferencias significativas, según test de comparación múltiple Duncan ($P \leq 0.05$).

La concentración de sólidos solubles y la acidez libre de la pulpa en todos los sistemas de conducción son óptimos (Hockema y Etxeberria, 2001)

para un fruto de calidad. La relación SST/acidez es similar en los frutos procedentes de árboles cultivados en alta y baja densidad, con un promedio de 18 °Brix y 1.7% de acidez. Según Razeto y Díaz (2002), en campos con un manejo tradicional, los valores de la concentración de SST son del orden de 11 °Brix y Pinto (2005) menciona que la acidez no supera los 0.71%; ambos valores son inferiores a los obtenidos en este estudio.

Los valores de rendimiento expresados en t·ha⁻¹, difieren de modo significativo entre los sistemas de conducción estudiados. El mayor rendimiento lo presentó el sistema de conducción *Slender-Spindle* 4x1 m y en condición de túnel-luz. En la Tabla 2.8 se presenta el análisis comparativo de la variable rendimiento por ha para los sistemas de conducción del estudio.

Tabla 2.8. Influencia del sistema de conducción sobre el rendimiento productivo del chirimoyo 'Concha Lisa'. Valores expresados en t ha⁻¹

Sistema de conducción	Producción
Vaso. 6 x 4	22 ± 9,03 a
S-Sp 4x1 luz	49 ± 9,59 ab
S-Sp 4x1 túnel – luz	54 ± 9,45 b
S-Sp 4x1 túnel	33 ± 12,16 c

Letras distintas indican diferencias significativas (P≤ 0.05)

La mayor productividad alcanzada en el tratamiento de cultivo en S-Sp alta densidad 4x1 y en condición de túnel-luz (Tabla 2.8), no sólo se debe a la mejor condición microambiental por efecto de la cobertura, sino a la densidad de plantación y a la facilidad del manejo productivo que representa, al desviarse la producción natural de brotes vigorosos hacia la producción de madera de menor vigor y con mayor producción de flores y frutos (ver Capítulo I).

La distribución porcentual del fruto según su calibre comercial es similar para todos los sistemas de conducción, siendo, no obstante, el sistema de conducción tradicional *en vaso* 6x4 el que presenta un mayor porcentaje dentro de la categoría extra (55%), seguido por los S-Sp 4x1 luz y S-Sp 4x1 túnel (41% y 42%, respectivamente). Sin embargo, el mayor rendimiento por ha del

sistema S-Sp 4x1 túnel compensa estas diferencias y al expresar la distribución de calibres comerciales en $t \cdot ha^{-1}$ los resultados obtenidos con este sistema de conducción (26 $t \cdot ha^{-1}$ para la categoría extra) apenas difieren de los obtenidos con el sistema de conducción tradicional *en vaso* 6x4 (29 $t \cdot ha^{-1}$). Pero los sistemas de cultivo en alta densidad S-Sp 4x1 luz y S-Sp 4x1 túnel presentaron un 30%, aproximadamente, de frutos de primera categoría (14 $t \cdot ha^{-1}$ y 19 $t \cdot ha^{-1}$, respectivamente), frente al 20% (11 $t \cdot ha^{-1}$) del sistema de conducción tradicional *en vaso* 6x4 (Figura 2.1). Los valores más bajos del sistema de conducción S-Sp 4x1 túnel-luz (Figura 2.1) se deben al mayor número de frutos desarrollados en este sistema en comparación con los otros dos S-Sp.

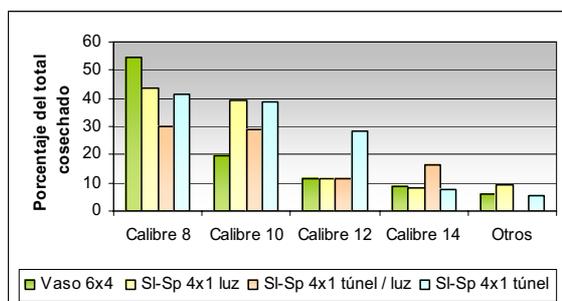


Figura 2.1. Influencia del sistema de conducción sobre la distribución porcentual de los frutos de cada calibre. Considerando envases de 4.5 kg.

A la vista de los resultados, se puede concluir que 1) la producción de flores en el chirimoyo se asocia al vigor desarrollado por la madera, independientemente del sistema de conducción empleado, 2) el cuajado de frutos es también independiente del vigor de la madera y del sistema de conducción, 3) existe una relación positiva hojas/fruto y tamaño final del fruto, 4) el mayor peso de los frutos se obtuvo para el sistema *en vaso* 6x4 y dentro de los sistemas S-Sp para la condición túnel-luz, y 5) el rendimiento expresado en $t \cdot ha^{-1}$ es mayor en el cultivo de alta densidad S-Sp 4x1 en condición de túnel-luz.

Literatura citada

2.5 Literatura citada

- Avery, D.J., 1977. Maximum photosynthetic rate-a case study in apple. *New Phytol.* 78: 55-63.
- Avalos, G. and S. Mulkey. 2003. Photochemical efficiency of adult and young leaves of the neotropical understory shrub *psychotria limonensis* (Rubiaceae) in response to changes in the light environment. *Rev. Biol. Trop.* vol. 52(4):839-844.
- Azcon-Bieto, J.; I. Fleck; X. Aranda y A. Xambo. 2000. Fotosíntesis en un ambiente cambiante. En: Azcon-Bieto y Talón, M. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Mc Graw-Hill. Barcelona, España. Pp 187-202
- Baldini, E. 1992. *Arboricultura general*. Ed. Mundi-Prensa. Madrid, España. 379 pp
- Boardman, N. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology.* 28: 355-577.
- Bydekerkel, L., X. Scheldeman, E. Vanranst y P. Van Damme. 1999. Estudio edafoclimático de chirimoyo (*Annona cherimola* Mill) en la provincial de Loja, sur de Ecuador. 81-90 p. Primer Simposio internacional sobre chirimoyo. Loja Ecuador, 1999.
- Calderón, E. 1991. *La poda de los árboles frutales*. (5ª ed.) Editorial Limusa. Mexico DF. 232 pp
- Candolfi-vasconcelos, M.C., and W. Koblet. 1990. Yield, fruit quality, bud, fertility and starch reserves of the wood as a function of leaf removal in *vitis vinifera*- Evidence of compensation and stress recovering. *Vitis* 29: 199-221.
- Faust, M. 1989. *Physiology of Temperate Zone Fruit Trees*. John Wiley and Sons, New York, USA. 388 pp
- Gardiazabal, F y G. Rosenberg. 1993. El cultivo del chirimoyo. 110 p. Quillota, Facultad de Agronomía, Universidad Católica de Valparaíso, Quillota, Chile.
- George and R. Nissen. 1998. The effects of temperature, vapour pressure, deficit and soil moisture stress on growth, flowering and fruit set of Custard apple (*Annona cherimola* x *Annona squamosa*) "African Pride". *Scientia Horticulturae* 34: 183-191.
- George, R. Nissen, and C. Howitt. 1990. Effects of environmental variables and cropping on leaf conductance of custard apple (*Annona cherimola* x *Annona squamosa*). "African Pride" *Scientia*.

- Gil , G. 2000. El potencial productivo. 342 p. 3ª Edición. Editorial Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile.
- Higuchi, H., N. Utsonomiya and T. Sakuratani. 1999. Photosynthesis, leaf morphology, and shoot growth as affected by temperatures in cherimoya (*Annona cherimola Mill*) trees. *Scientia Horticulturae* 80: 91-104.
- Hockema, B.R: y Etxeberria, Ed. 2001. Metabolic contributors to drought enhanced acumulation of sugars and acid in oranges. *Journal American Society Horticultural Sciencie*. 126 (5) 599-605.
- Lawlor, D. and D, Uprety. 1992. Effect opf water stress on photosynthesis and productivity of crops. Institute of Arable Crops Research. United Kingdom. Departament of Plant Physiology, India Agriculture Research Institute. India.
- Murchie, E.H., S. Hubbart, S. Peng and P. Horton. 2005. Acclimation of photosynthesis to high irradians in rice: gene expression and interactions with leaf development. *Oxford Journals of experimental botany*. Vol. 56 (411) :449-460.
- Novoa, R., S. Villaseca, P. Del Canto, J. Roanet , C. Sierra y A. Del Pozo. 1989. Mapa Agroclimático de Chile. 221p. INIA. Santiago, Chile.
- Palmer, J.W. 1987. The measurement of leaf area in apple trees. *J. Hort.Sci*. 62:5-10.
- Pinto, A. 2005. *Annona species*. International Centre Underutiliced crops. British library. 284p.
- Razeto, B. y E. Díaz. 2001. Efecto de la poda de verano y el anillado de corteza en chirimoyo (*Annona cherimola Mill*). var Concha lisa. *Agricultura Tecnica (Chile)*. 61(2): 215-220.
- Saavedra, E. 1977. Influence of pollen grain stage at the time of hand pollination as a factor on fruit set of cherimoya. *HortScience* 12(2): 117-118
- Scholefield, P.B., J.J. Walcott, P.E. Kriedeman and A. Ramadasan. 1980. Some environmental effects on photosynthesis, and water relations of avocado leaves. *California Avocado Society Yearbook*. 63: 93-105
- Schumacher, R. 1975. Die Fruchtbarkeit der Obstgehölze. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Srivastava, L., 2001. Plant growth and Development Hormones and Environment. Academic press/ Imprint of Elsevier Sciencie. 745 p
- Sweet, C. 1990. Establishing a cherimola grove. *California Grower* 14(4):26-29.
- Van Damme, P. and X. Scheldeman. 1999. Promoting cultivation of cherimola in Latin America. *Unasilva* 198(50): 43 46.

CAPÍTULO III

**Influencia del sistema de conducción sobre la
floración y cuajado de flores.**

Introducción

3.1 Introducción

En relación con la producción, la característica más importante del chirimoyo en su proceso de floración es que presenta dicogamia (Schröder, 1941). La incidencia de este fenómeno, bajo el punto de vista productivo, se halla asociada a las condiciones ambientales existentes durante el proceso y que afectan tanto la viabilidad del óvulo como del polen e, indirectamente, por tanto, a la eficiencia en el proceso de cuajado (Mattison *et al.*, 1974, Gazit *et al.*, 1982; George y Nissen, 1998, George *et al.*, 1990, Vasilakis y Porlingis, 1999). Consecuencia de ello es que la polinización, en condiciones de cultivo, se realiza manualmente (Saavedra, 1977,1979). Es más, con el transcurso de las horas tras la antéesis, la receptividad femenina al polen disminuye y, con ello, el tiempo disponible para llevarla a cabo (Richardson y Anderson, 1995, Vasilakis y Porlingis, 1999). Finalmente, en condiciones naturales y de cultivo tradicional las plantas desarrollan mucha altura, y ello representa un factor limitante para realizar la polinización manual de forma eficiente (Soria, *et al.*, 1990, Sanewski, 1991).

El sistema *Slender-Spindle* (Perry, 1990, Lauri y Lespinasse, 2000), con la variante de la formación de un túnel entre hileras de conducción, propuesto en este estudio para el cultivo en alta densidad del chirimoyo, aprovecha para su formación la existencia de los brotes vigorosos que se desarrollan en altura, los cuales presentan limitaciones para su polinización y presentan menor capacidad fructífera (ver Capítulo II). Este sistema puede generar condiciones microambientales específicas en el interior del túnel, tales como la interceptación y penetración efectiva de la luz, variaciones de la temperatura y la humedad relativa (Vasilakakis y Porlingis,1985, George *et al.*, 1990, Egea y Burgos,1992), y con ello afectar la eficiencia de la polinización manual (Schröder, 1941, Higuchi *et al.*, 1998).

3.2 Objetivos

El objetivo de este estudio es:

- 3.2.1. Determinar la incidencia del sistema de conducción *Slender Spindle* en túnel propuesto sobre las condiciones ambientales y su influencia sobre el proceso de floración, polinización y cuajado, en comparación con un sistema de conducción tradicional *en vaso*.

Materiales y Métodos

3.3 Materiales y métodos

El ensayo se realizó en la misma plantación que el capítulo anterior, escogiendo para el estudio el sistema de densidad tradicional, constituido por árboles conducidos *en vaso* abierto y densidad de plantación 6x4 m, y el sistema de alta densidad *Slender-Spindle* 4x1 m, con conducción de árboles en un eje principal con centros productores de brotes (Lauri y Lespinasse, 2000) sobre las que se producen los frutos, utilizando los brotes vigorosos de la parte alta para generar un túnel en una de cada dos calles de la plantación.

En ambos tipos de conducción, la condición microambiental se determinó en el interior de las copas con termógrafos automáticos (Ertco M 101, Fisher Scientific, EEUU), registrando cada 3 minutos el valor de la temperatura y la humedad relativa; la radiación fotosintéticamente activa (PAR) se determinó en 3 días sin nubosidad realizándose la medición al mediodía y a tres niveles de altura, 1; 1,5 y 2 m. La cuantificación del total de luz incidente se realizó en un punto sin influencia de las plantas. Para estas mediciones se utilizó un equipo Quantum Sensor Data Logger (Li-COR, LI-1400, Lincoln, Nebraska, EEUU).

El ciclo completo de la antésis se determinó mediante el seguimiento del estado fenológico que presentaban las flores a las 49, 60 y 72 h desde que se inició. Se seleccionaron y marcaron inicialmente flores en estadio de flor cerrada. Los estadios florales se evaluaron cada 90 minutos, registrándose la hora de medición, la evolución del estadio fenológico de la antésis y la cantidad de flores en cada estadio. Se definieron cinco estadios de antésis de acuerdo con la estandarización de Farré *et al.* (1999): 0.- Flor cerrada; 1.- Flor pre-hembra; 2.- Flor hembra temprana; 3.- Flor hembra; 4.- Flor hembra tardía (Hta); 5.- Flor macho. Se utilizaron entre 6 y 9 plantas por tratamiento de conducción y entre 55 y 65 flores por planta.

En un experimento adicional se polinizaron, manualmente, flores en cada estadio de apertura. Los estadios de flor cerrada y pre-hembra se polinizaron a las 09:00 h y los de hembra temprana y hembra entre las 12:00 y 12:30 h. El estadio hembra tardía se dividió en 3 sub-estadios, I, II y III, y se polinizaron a las 17:00 h del primer día del ciclo (Hta I-17) y a las 10:00 h (Hta II-10) y a las 16:00 h del segundo día (Hta II-16). Se polinizaron un total de 60 flores por cada estadio de apertura floral, completando un total de 720 flores polinizadas.

El polen utilizado provino de flores colectadas en estadio hembra durante la tarde del día anterior al de la polinización. Para polinizar se aplicó la mezcla de polen y un volutante (polen de *Lycopodium* sp.) en proporción de 2:1 (polen: volutante) utilizando un insuflador (Farré *et al.*, 1999). La cantidad de frutos cuajados se evaluó a los 30, 60 y 90 días de la polinización.

A los datos se les aplicó el análisis de la varianza, aplicando el test LMS de separación de medias con niveles de significancia de 5%.

Resultados y Discusión

3.4 Resultados y Discusión

La temperatura en el interior de la planta no presentó diferencias significativas entre los tipos de conducción. Sin embargo, se observó una mayor gradualidad para alcanzar los valores máximos en el caso de S-Sp 4x1 m en túnel (Figura 3.1), debido a la menor incidencia de la radiación directa que produce este tipo de conducción, y una mayor estabilidad de las condiciones ambientales durante el proceso de floración (Richardson y Anderson, 1995, Higuchi *et al.*, 1999). Es importante destacar la pérdida de viabilidad de los verticilos sexuales (Mattison *et al.*, 1974, George *et al.*, 1990, George y Nissen, 1998, Higuchi *et al.*, 1999) y del polen (Rossel *et al.*, 1999) que puede producirse por efecto de la alta temperatura y el efecto estresante de ésta sobre el proceso de cuajado, especialmente en los estadios tardíos de apertura floral en que se compromete de modo notable la receptividad de los órganos femeninos (Vinthanage, 1984, Vasilakakis y Porlingis, 1985; Usman *et al.*, 1999, Farré *et al.*, 1999). En la conducción S-Sp 4x1 m túnel, por tanto, la temperatura no fue factor limitante del cuajado, pese a lo avanzado en el ciclo de apertura de flores.

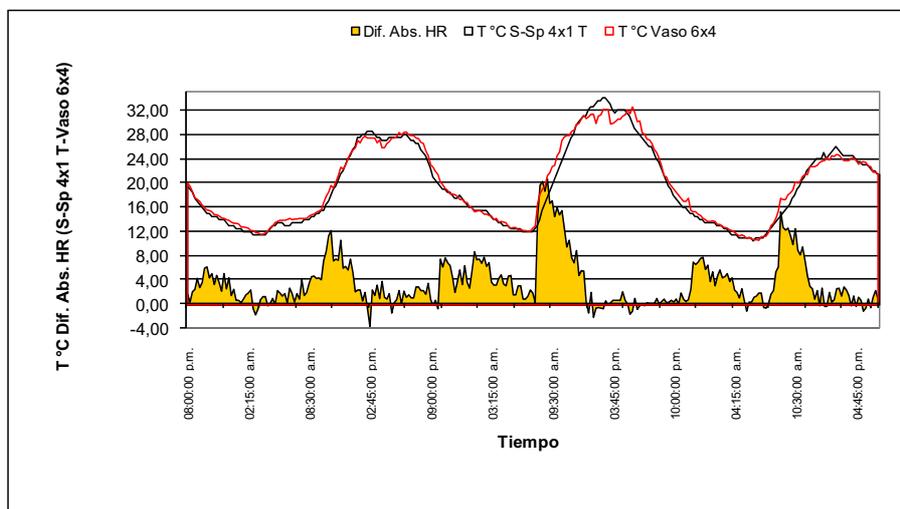


Figura 3.1. Evolución de la temperatura y la diferencia absoluta de HR microambiental en el interior de la copa de árboles de chirimoyo cv. 'Concha Lisa' cultivados en S-Sp 4x1 túnel y *en vaso* 6x4 m. La diferencia de HR es la existente entre árboles conducidos en S-Sp 4x1 túnel y árboles conducidos *en vaso* 6x4. Valores correspondientes a 3 días de medición.

Un factor determinante en la productividad de esta especie es el grado de receptividad que posee el gineceo en el momento de la polinización (Vinthanage, 1974, George y Campbell, 1991) y sobre el que inciden directamente las condiciones ambientales (Saavedra, 1977, Vithanage, 1984, Ellstrand *et al.*, 1991, Rossel *et al.*, 1999). En efecto, la HR en el interior de los árboles incide directamente en el ciclo de apertura y evolución de los estadios florales a través del tiempo (Saavedra, 1977). A este respecto, y de acuerdo con los requerimientos ambientales del chirimoyo (Bydekerke *et al.*, 1999), la conducción S-Sp 4x1 m túnel presenta ventajas respecto de la conducción tradicional *en vaso*. Así, la HR en el interior de las plantas durante las tres fechas de evaluación fue significativamente mayor en el tratamiento de alta densidad S-Sp 4x1 m túnel (Figura 3.1). Dado que, desde un punto de vista práctico, a mayor nivel de HR mayor es el número de flores en estados de alta receptividad femenina (George *et al.*, 1990, Richardson y Anderson, 1996, Farré *et al.*, 1999), la conducción S-Sp 4x1 m túnel aumenta éste y mejora, por tanto, la producción.

La PAR a distinta altura en el interior de las plantas no presentó diferencias en el caso de la conducción S-Sp 4x1 m túnel, pero fue significativamente más baja para todas ellas que en la conducción *en vaso*. En ésta, además, disminuyó significativamente desde el exterior al interior de la copa (Tabla 3.1).

De acuerdo con Bernier (2001), Jifon y Syrvetsen (2003), los valores de la PAR para la conducción S-Sp 4x1 m túnel son muy bajos y próximos a la fotoinhibición. De hecho, y en relación a la radiación total incidente ($1.751 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), la eficiencia del proceso fotosintético en este sistema de conducción se halla dificultada (datos no presentados), lo que determina una menor producción primaria y exige de un mayor transporte de azúcares desde las hojas plenamente iluminadas hacia los sectores sombreados (Higuchi *et al.*, 1998, Wünsche y Lakso, 2000). Srivastava (2002) señala que el punto de compensación fotosintética en especies frutales subtropicales se encuentra entre 10 y $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; las hojas de las plantas conducidas en S-Sp 4x1 m túnel se encuentran, por tanto, en el límite inferior del punto de compensación.

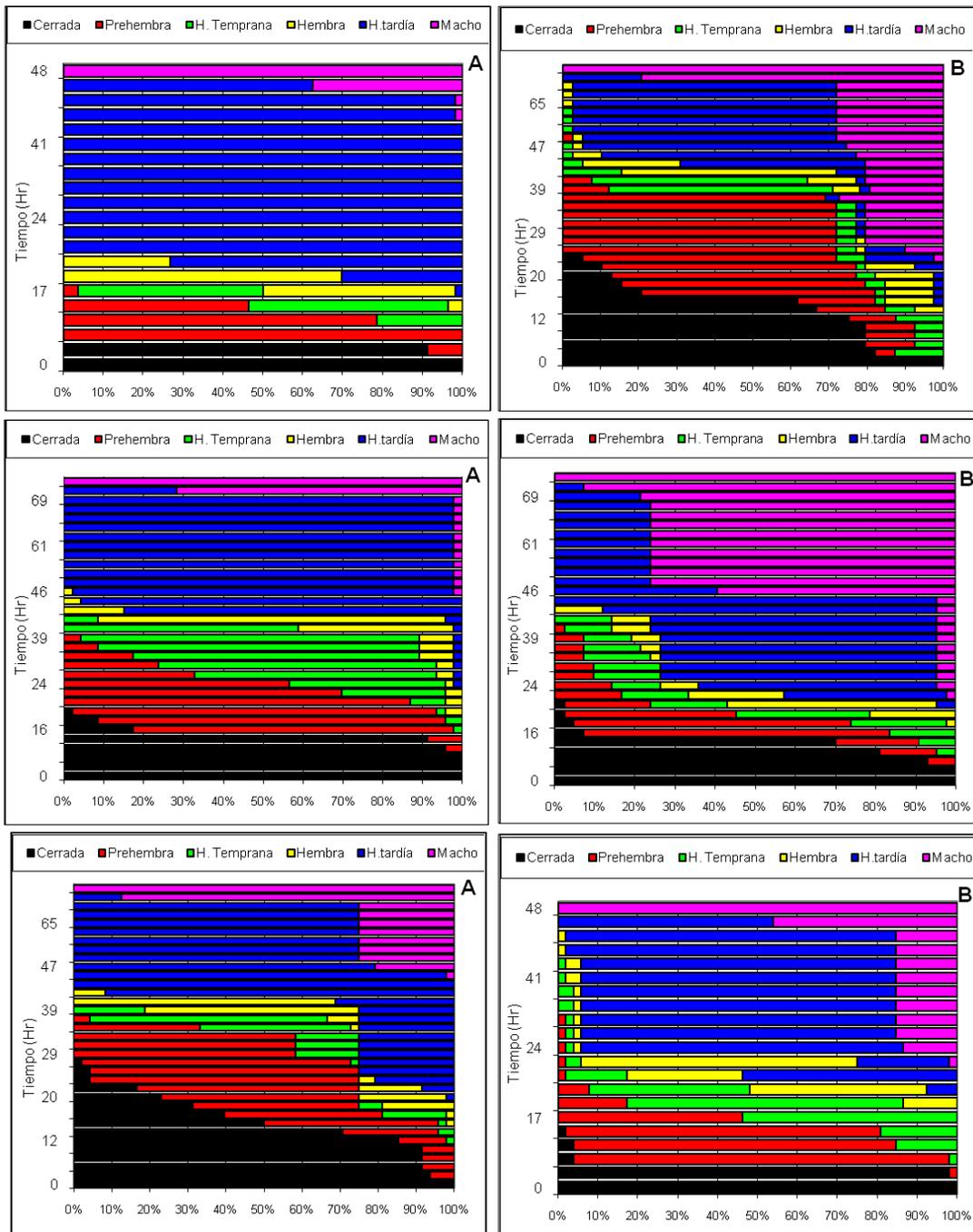


Figura 3.2. Evolución de los estadios fenológicos de apertura floral, flor cerrada, pre-hembra, hembra temprana, hembra tardía y estadio macho, durante tres ciclos de seguimiento, para los sistemas de conducción (A) Vaso 6x4 y (B) S-Sp 4x1 túnel.

Para aumentar la eficiencia fotosintética en condiciones de baja disponibilidad de PAR, las especies se adaptan manteniendo bajos índices de respiración celular y modificando el reparto del carbono fijado (Kozlowsky y Pallardy, 1997). Complementariamente, Krause y Weis (1991) proponen variar la forma de la copa para lograr una mayor intercepción de la luz por los brotes. A este respecto, la conducción S-Sp 4x1 m túnel presenta una mayor cantidad de brotes de alto vigor en la parte superior de las plantas que podrían compensar la diferencia en rendimiento fotosintético de las hojas situadas en posiciones de mayor sombreado y facilitar el reparto de sus fotoasimilados. En contraposición a esto último, Higuchi *et al* (1998, 1999) y Griffin *et al* (2004) han señalado para el chirimoyo adaptaciones al ambiente selvático tales como alteraciones en la densidad de cloroplastos y en los niveles de clorofila, así como cambios en los intermediarios del ciclo de Calvin en las hojas situadas en posiciones más sombrías.

Tabla 3.1. Valores de la PAR incidente ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a distinta altura en el interior de árboles de chirimoyo cv. 'Concha Lisa'. Influencia del tipo de conducción del árbol.

Altura (m)	S-Sp 4x1túnel	Vaso 6x4
1	11,03 aA	24,51 aB
1,5	11,90 aA	61,28 bB
2	13,65 aA	105,06 cB

Letras minúsculas distintas en una misma columna y mayúsculas en una misma fila distinta indican diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0.05$)

En nuestros experimentos, los efectos que los sistemas de conducción produjeron sobre las características microambientales presentaron incidencia directa sobre en el patrón de floración, el cuajado y la retención de frutos, de modo que el ciclo floral se presentó con marcadas diferencias entre los tratamientos (Figura 3.2). Los resultados indican el mantenimiento nocturno de la antésis, efecto relacionado con la disminución de la temperatura durante la

noche. Durante el día, y a medida de que se incrementa la temperatura, se genera mayor dinamismo en la evolución de los estadios dentro del ciclo que presentaron las flores marcadas. Así, en el caso particular de la conducción en S-Sp 4x1 m túnel, para un porcentaje de las flores inicialmente marcadas, el ciclo se completó en 21 h (Fig. 3.2 A), un tiempo menor que el referido por Saavedra (1979) y Richardson y Anderson (1995). Por otra parte, Jackson y Looney (1999) señalan la existencia de algunos estímulos relacionados con la actividad del androceo, de modo que en ambientes con elevada HR, como es el caso de la conducción de alta densidad S-Sp 4x1 m túnel en comparación con la conducción *en vaso* de nuestro experimento, los pétalos sufren un proceso higroscópico provocando el efecto mecánico de apertura y la producción de etileno en un punto cercano al verticilo de estambres (Blumenfeld, 1975), desorganizándolo y acelerando la liberación del polen desde las anteras. Es decir en estas condiciones, el estadio macho de la flor se anticipa.

En la Figura 3.2 se presenta la variación porcentual de cada estadio de apertura floral en el tiempo y para cada tratamiento de conducción. La diferencia más notable se produjo a favor de la conducción en S-Sp 4x1 m túnel, en la que se redujo la duración del ciclo floral, al mismo tiempo que aumentó, durante la antesis, la coexistencia de estadios de alta receptividad femenina (Ellstrand *et al.*, Farré *et al.*, 1999) con el anticipo del estadio de flor macho productor de polen. Todo ello, junto con el ambiente de mayor HR en que se encuentran las flores, aumentó el cuajado (Figura 3.1).

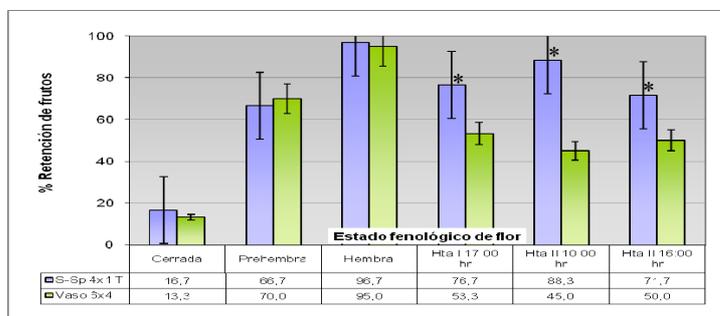


Figura 3.3. Retención de frutos provenientes de flores polinizadas en 4 o (5) estadios de apertura floral en los tipos de conducción S-Sp 4x1 túnel (barra verde) y vaso 6x4 (barra azul), 30 días después de polinización. (*)Diferencia estadísticamente significativa $P < 0,05$. Las barras verticales indican el error estándar.

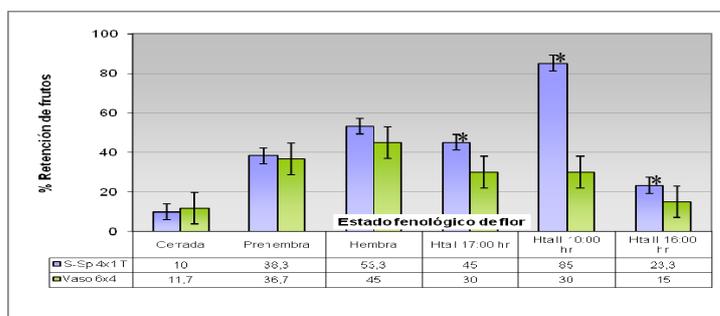


Figura 3.4. Retención de frutos provenientes de flores polinizadas en 4 o (5) estadios de apertura floral en los tipos de conducción S-Sp 4x1 túnel (barra verde) y vaso 6x4 (barra azul), 60 días después de polinización. (*) Diferencia estadísticamente significativa $P < 0,05$. Las barras verticales indican el error estándar.

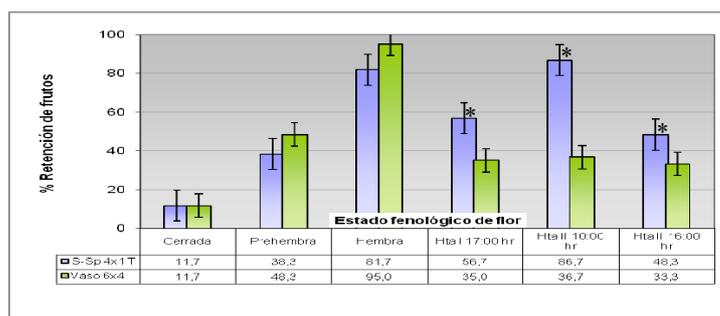


Figura 3.5. Retención de frutos provenientes de flores polinizadas en 4 o (5) estadios de apertura floral en los tipos de conducción S-Sp 4x1 túnel (barra verde) y vaso 6x4 (barra azul), 90 días después de polinización. (*) Diferencia estadísticamente significativa $P < 0,05$. Las barras verticales indican el error estándar.

El estudio del cuajado a través de la retención de frutos cuantificada a los 30, 60 y 90 días (Figuras 3.3; 3.4 y 3.5), indica que éste difiere significativamente entre los dos tipos de conducción. Los niveles de cuajado en estadíos tempranos de apertura floral, fueron similares para ambos tipos de conducción, ya que al presentar un menor grado de apertura de pétalos mantienen, para el caso de la conducción tradicional, las condiciones del estigma para el reconocimiento y germinación del polen (Rossel *et al.*, 1999). Pero el comportamiento registrado presentó una mayor eficiencia de cuajado para los estadíos tardíos de receptividad femenina (Hta I-17; Hta II-10; Hta II-16), en la conducción en S-Sp 4x1 m túnel. Por ello, a medida que avanzó el desarrollo del fruto, éstos se retuvieron en mayor cantidad cuando fueron polinizadas flores en estadíos tardíos en la conducción S-Sp 4x1 m túnel (Figura 3.3)

Richardson y Anderson (1995) y Farré *et al.* (1999) identifican como estadíos de la flor de alta eficiencia de cuajado los de pre-hembra y hembra, los cuales se encuentran en la conducción tradicional por poco tiempo, pasando con rapidez al estadio siguiente de hembra tardía, en contraposición con la conducción S-Sp 4x1 m túnel para la que ambos estadíos se prolongaron más en el tiempo (Figura 3.2 A).

Pero lo más relevante de nuestros resultados es el adelanto y la mayor persistencia en el tiempo del estadio macho en la conducción S-Sp 4x1 m túnel. Aparentemente, este efecto es consecuencia de la mayor HR proporcionada por este tipo de conducción en el interior de las copas de los árboles, y constituye la razón del mejor comportamiento del chirimoyo en alta densidad y con conducción en túnel.

En conclusión, la conducción S-Sp 4x1 m túnel de plantaciones de alta densidad, en comparación con la conducción tradicional *en vaso*, reduce la expresión del fenómeno de la dicogamia (Schröder, 1941), dando lugar, por una parte, a un adelanto de la fase macho de la flor, y, por otra, a una anticipación de los estadíos femeninos de más alta receptividad, situación que se asemeja a la que se produce en zonas geográficas en las que el cuajado natural de esta especie se produce con eficiencia sin la utilización de polinización manual (Ellstrand *et al.*, 1991, Egea y Burgos, 1992, Richardson y Anderson, 1995).

Este solape de estados sexualmente compatibles, aumenta, por tanto, la polinización cruzada de forma natural (Gazit *et al.*, 1982; George *et al.*, 1989), mantiene por más tiempo la viabilidad de los estadíos tardíos de receptividad y prolonga la viabilidad del polen (Saavedra, 1979, Bekey, 1989, González *et al.*, 1998), factores determinantes para una buena polinización manual y, por tanto, del proceso productivo de esta especie (Richardson y Anderson, 1996).

Literatura citada

3.5 Literatura citada

- Bernier, P., Raulier, F., Stenberg P. y Ung, CH. 2001. Importance of needle age and shoot structure on canopy net photosynthesis of balsam fir (*Abies balsamea*): a spatially inexplicit modeling analysis. *Tree Physiology*, 21:815–830.
- Bekey, R. 1989. Hand pollination. *California Grower* 13:22-23.
- Blumenfeld, A. 1975. Ethylene and the Annona flower. *Plant Physiol* 55:265-269.
- Bydekerke, L., Scheldeman, X., Vanranst, y E., Van damme, P. 1999. Estudio edafoclimático de chirimoyo (*Annona cherimolla* Mill) en la provincia de Loja, sur del Ecuador. Primer Simposio internacional sobre Chirimoyo. Loja - Ecuador, 1999. 90 p.
- Egea, J. y Burgos, L. 1992. Effective pollination period as related to stigma receptivity in apricot. *Scientia Horticulturae* 52:77-83.
- Ellstrand, N., Clegg, J. y Kahn, T. 1991. Causes of natural pollination in California cherimoyas: a preliminary report. *California Cherimoya Assoc. Newsl.* 4(2):3-5.
- Farré, J., Hermoso, J. y Guirado, E. 1999. Técnicas de cultivo del chirimoyo en España. Primer Simposio internacional sobre Chirimoyo, Loja – Ecuador, 1999. 105-118 p.
- Gazit, S., Galon, I. y Podoler, H. 1982. The role of nitidulid beetles in natural pollination of annona in Israel. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 107: 849-852 p.
- George, R. y Nissen, R. 1998. The effects of temperature, vapour pressure, deficit and soil moisture stress on growth, flowering and fruit set of Custard Apple (*Annona cherimolla* x *Annona squamosa*) "African Pride". *Scientia Horticulturae* 34: 183-191.
- George, R. y Campbell. 1991. Hand pollination in subtropical Australia. *California Grower* 15:36-38.
- George, R., Nissen, R. y Howitt, C. 1990 Effects of environmental variables and cropping on leaf conductance of custard apple (*Annona cherimolla* X *Annona squamosa*) "African Pride". *Scientia Horticulturae* 45:137-147.
- González, M., Coque, M. y Herrero, M 1998. Influence of pollination system on fruit set and fruit quality in kiwifruit (*Actinidia deliciosa*). *Annals of Applied Biology*, 132:349-355.

- Griffin, J.J., Ranney, T. y Mason P. 2004. Heat and drought influence photosynthesis, water relations, and soluble carbohydrates of two ecotypes of redbud (*Cercis canadensis*). *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 129: 497-502
- Higuchi, H., Utsonomiya, N. y Sakuratani, T. 1999. Photosynthesis, leaf morphology, and shoot growth as affected by temperatures in cherimoya (*Annona cherimolla* Mill.) trees. *Scientia Horticulturae*, 80: 91-104.
- Higuchi, H., Utsonomiya, N. y Sakuratani, T. 1998 b. High temperature effects on cherimoya fruit set, growth and development under greenhouse conditions. *Scientia Horticulturae*, 77: 23-31.
- Jackson, D. y Looney, N. 1999. *Temperate and Subtropical Fruit production*. 2nd ed., CABI Publishing, NY, EEUU. 332 p.
- Jifon, J. y Syvertsen, J. 2003. Moderate shade can increase net gas exchange and reduce photoinhibition in citrus leaves. *Tree Physiology*, 23: 119 – 117
- Krause, G. y Weis, F. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basic. *Annual of Review Plant Physiology and Molecular Biology*, 42 : 313-349
- Kozlowsky, T. y Pallardy, S. 1997. *Physiology of Woody Plants*. 2nd ed. Academic Press, NY, EEUU. 411pp
- Lauri, P. y Lespinasse, J.M. 2000. The vertical axis and solax systems in France. *Acta Horticulturae*, 513: 287-296
- Mattisson, O., Knox, R., Heslop-Harrison, J. y Heslop-Harrison, Y. 1974. Protein pellicle of stigmatic papilla as a probable recognition site in incompatibility reactions. *Nature*, 247: 298-300.
- Perry, R. 1990. Training and pruning the slender spindle and vertical axe tree. *Proceedings New England Fruit Meetings and Trade Show*, Sturbridge, MA.
- Richardson, A. y Anderson, P. 1995. Flowering date affects hand pollination of cherimoya. <http://www.newcrops.up.edu.au/>
- Richardson, A. y Anderson, P. 1996. Hand pollination effects on set and development of cherimoya (*Annona cherimolla*) fruit in humid climate. *Scientia Horticulturae*, 65: 273-281.
- Rossel, P., Herrero, M. y Galán, V. 1999. Pollen germination of cherimoya (*Annona cherimolla* Mill.) in vivo characterization and optimization of in vitro germination. *Scientia Horticulturae*, 81: 251-265.
- Saavedra, E. 1977. Influence of pollen grain stage at the time of hand pollination as a factor on fruit set of cherimoya. *HortScience*, 12:117-118.

- Saavedra, E. 1979. Set and growth of *Annona cherimola* Mill. Fruit obtained by hand pollination and chemical treatments. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 104: 668-673.
- Schröeder, C. 1941. Hand pollination effects in the cherimoya (*Annona cherimolla*). *Yearbook*, 94-98 p.
- Srivastava, L. 2002. *Plant Growth and development*. Academic Press, Nu, EEUU. 772 pp
- Soria, J, Hermoso, J y Farré, J. 1990. Polinización artificial del chirimoyo. *Fruticultura Profesional*, 35:15-22.
- Usman, I., Mamat, A., Zain, H., Aishah, H y Anuar, A. 1999. The non-impairment of pollination and fertilization in the abscission of chili (*Capsicum annum* L. var Kulai) flowers under high temperature and humid conditions. *Scientia Horticulturae*, 79:1-11.
- Vasilakakis, M. y Porlingis, I. 1985. Effect of temperature on pollen germination, pollen tube growth, effective pollination period, and fruit set of pear. *Horticultural Science*, 20:733-735.
- Vithanage, H. 1984. Pollen-stigma interactions: development and cytochemistry of stigma papillae and their secretions in *Annona squamosa* L. (Annonaceae). *Annals of Botany* 54:153-167.
- Wünsche, J. y Lakso A. 2000. Apple tree physiology- implications for orchard and tree management. *Compact Fruit Tree*, 33: 82 – 88.

CAPÍTULO IV

Influencia del sistema de conducción sobre el comportamiento fisiológico de las plantas

Introducción

Capítulo IV: *Influencia del sistema de conducción sobre el comportamiento fisiológico de las plantas*

4.1 Introducción

El cultivo del chirimoyo en condiciones medioambientales diferentes a las de su origen, modifica notablemente su hábito de desarrollo. Para adaptarlo a las exigencias se han incorporado técnicas diversas, tales como la polinización manual, sistemas de poda, plantaciones ultra densas y con ello nuevos sistemas de conducción, como los propuestos en esta Tesis Doctoral. Como consecuencia de ello surgen interrogantes respecto de los conceptos de calidad y tipos de madera con mayor y mejor productividad, y en qué situaciones de manejo los árboles presentan menores índices de estrés y mejor expresión de su potencial productivo.

El estrés puede influir en la capacidad fotosintética de las plantas y, por tanto, en la determinación de la eficiencia fotosintética (Angelopoulos *et al.*, 1993, Barros *et al.*, 2003). El cultivo de plantas en alta densidad y con nuevos sistemas de conducción, permite dilucidar las variables de luminosidad más adecuadas (Boardman, 1977, Barros *et al.*, 2003) o los inconvenientes que afectan al rendimiento del cultivo (Van der Karr, 1997), pudiéndose mejorar, de este modo, los elementos de elección del diseño, formación y manejo de las plantas para optimizar su producción.

Actualmente existen técnicas capaces de evaluar la actividad fotosintética de las plantas y que permiten acelerar significativamente el proceso de selección en la búsqueda de genotipos con caracteres deseables bajo condiciones de estrés (Govinjee *et al.*, 1981, Baker, 1991). Una de estas técnicas es la cuantificación de la emisión de fluorescencia clorofílica (Briantais *et al.*, 1986, Avalos y Mulkey, 2003), la cual proporciona información sobre el proceso fotosintético y estado fisiológico de las plantas (Krause y Weis, 1984, Krause y Weis 1991). Se han encontrado altas correlaciones entre la intensidad de la emisión de fluorescencia de la clorofila y la resistencia de la planta al estrés hídrico o térmico (Lichtenthaler y Rinderle, 1988). El cálculo del potencial hídrico de las hojas (Govindjee *et al.*, 1981) ayuda a comprender el proceso.

La fluorescencia se origina casi exclusivamente en el fotosistema II, y los cambios en esta radiación reflejan, indirectamente, el estado de dicho fotosistema (Kyle, 1987). A partir de mediciones rápidas y no destructivas, la emisión de fluorescencia puede ser analizada cuantitativamente informando

sobre la tasa de transporte de electrones, el rendimiento cuántico del fotosistema II y la existencia de fotoinhibición de la fotosíntesis (Krauss, 1988; Azcon - Bieto, 2000; Maxwell y Johnson, 2000; Murchie *et al.*, 2005).

La luz no es el único factor que determina la intensidad de la fotoinhibición. Existen otros factores relevantes, como la temperatura, estado metabólico, disponibilidad de agua, estado nutricional y disponibilidad de CO₂ (Barber y Anderson, 1992, Murchie *et al.*, 2005).

Los resultados obtenidos demuestran que el sistema de conducción en alta densidad S-Sp 4x1 túnel-luz mejora la producción del chirimoyo, evaluada como t ha⁻¹ (Capítulo II), porque aumenta la autopolinización, al mismo tiempo que prolonga la viabilidad de los estadios tardíos de la receptividad de la flor y la viabilidad del grano de polen (Capítulo III y IV), favoreciendo el proceso de polinización manual, cuajado de frutos y su desarrollo (Saavedra, 1977). En este capítulo se estudian las variaciones fisiológicas que provoca la alta densidad con el fin de dar una explicación a los resultados. Para ello se cuantifica el contenido en clorofila de las hojas y su eficiencia fotosintética en los árboles conducidos bajo el sistema *Slender Spindle* de alta densidad (4x1 m) en comparación con los conducidos bajo un sistema tradicional en vaso (6x4 m).

4.2 Objetivos

- 4.2.1. Evaluar el efecto que produce el sistema de conducción empleado sobre la actividad fotosintética en relación a la temperatura, radiación incidente y al sistema de conducción de plantas empleado.
- 4.2.2. Determinar la concentración de clorofila total, que presenta el tejido foliar en árboles conducidos en S-Sp 4x1 túnel-luz en comparación con la conducción en vaso 6x4.
- 4.2.3. Evaluar el comportamiento de la variable “eficiencia fotosintética” a través del parámetro *Yield* (rendimiento cuántico), durante una temporada de crecimiento, en árboles sometidos al sistema de conducción S-Sp 4x1 túnel y sus variantes y vaso 6x4.

Materiales y Métodos

Capítulo IV: *Influencia del sistema de conducción sobre el comportamiento fisiológico de las plantas*

4.3 Materiales y métodos

La localización del experimento y su diseño fueron iguales a los presentados en el Capítulo I.

La fluorescencia clorofílica de las hojas se cuantificó en condiciones de luz natural, entre los meses de enero y noviembre de 2005 utilizando para ello un fluorímetro portátil *pulse-amplitude modulate system* (Junior-PAM, Walz, Gademann Instrument, Alemania). Las mediciones se realizaron entre las 11 y las 13 h, y antes las hojas se adaptaron durante 40 min a la oscuridad para obtener el valor de fluorescencia máxima del PSII (Fm) (Manetas *et al.*, 1988). Con este valor se puede obtener el rendimiento cuántico o *Yield* (Fv/ Fm; donde Fv es la fluorescencia variable y Fm es la fluorescencia máxima).

Se diseñó un experimento de bloques al azar, completamente aleatorio, con la selección de 64 ramas de diferente vigor (ver Capítulo I) repartidas en 4 árboles con conducción *Slender Spindle 4x1 túnel*, *Slender Spindle 4x1 túnel/luz*, *Slender Spindle 4x1luz* y *Vaso 6x4*, sobre las cuales se evaluó el comportamiento de la variable *Yield*.

A los resultados se les aplicó el análisis de la varianza, utilizando el test de comparación múltiple de Duncan para la separación de medias.

4.3.1. Cuantificación de Clorofila

La concentración de clorofilas se determinó a partir de hojas de distinto tamaño, independiente de la conducción empleada, y se calculó una curva patrón de contenido total de clorofila. Para ello se utilizó el protocolo del método del N, N-Dimethylformamide (DMF) (Moran y Porath, 1980).

Complementariamente se determinaron las unidades SPAD que presentaron las hojas según su edad. Se utilizó para ello el medidor de clorofila SPAD-502 (Konica Minolta, New Jersey, EEUU.) para correlacionar las concentraciones de clorofila total obtenidos en forma directa e indirecta (Manetas *et al.*, 1988).

Resultados y Discusión

4.4 Resultados y Discusión

4.4.1. Efecto de la luz sobre la tasa fotosintética

La evolución anual de la variable *yield* fotosintético (eficiencia cuántica del fotosistema II) (Krausse y Weis, 1991; Maxwell y Jhonson, 2000) se determinó a través del análisis de los valores medios mensuales. Su valor varió significativamente entre los tratamientos de conducción, presentándose la mejor condición de eficiencia fotosintética en el tratamiento 4x1 m de alta densidad y en condición de túnel (S-Sp 4x1 túnel) (Tabla 4.1). Los resultados indican una mayor capacidad fotosintética, en general, de las hojas en los sistemas de conducción que reducen la radiación incidente, lo que repercute sobre su comportamiento productivo (Avery, 1977, Boardman, 1977, Lebkuecher *et al.*, 1999).

Tabla 4.1. Influencia del sistema de conducción sobre la evolución de la eficiencia cuántica del fotosistema II (*yield* fotosintético) mensual en el chirimoyo 'Concha Lisa'. Cada valor es la media de 16 ramas repartidas en 4 árboles por sistema de conducción.

Tratamientos	Yield mensual										
	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov
Vaso 6x4	0,59b	0,49b	0,69b	0,56a	0,78ab	0,67c	0,59a	0,48a	0,64a	0,61c	0,54bc
S-Sp 4x1 luz	0,60b	0,43b	0,75ab	0,54a	0,74 b	0,74b	0,48b	0,46a	0,64a	0,67bc	0,51 c
S-Sp 4x1 tun-luz	0,68a	0,52a	0,68 b	0,54a	0,79ab	0,71b	0,62a	0,51a	0,70a	0,71ab	0,58ab
S-Sp 4x1 túnel	0,66a	0,65a	0,79 a	0,58a	0,82 a	0,79a	0,61a	0,58a	0,68a	0,76 a	0,64 a

Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas, según test de comparación múltiple Duncan ($P \leq 0.05$)

La diferencia en *yield* fotosintético que presentó el sistema de conducción de alta densidad S-Sp 4x1 túnel, genera en el follaje mayor fotoprotección, como consecuencia de la reducción de la cantidad de radiación incidente (Powels, 1984; Arenas, 2000; Avalos y Mulkey, 2003; Song *et al.*,

2003). Por otra parte, cuando se analizó la PAR (ver Capítulo III) se observó que los valores medios de iluminación presentaban intensidades menores de radiación fotosintéticamente activa en el sistema de conducción S-Sp 4x1 túnel y S-Sp túnel luz en las primeras etapas del ciclo en que ambos estaban totalmente cubiertos. Gil (2000) señala que cuando el nivel de luz incidente en un árbol es muy bajo la hoja produce menos fotoasimilados que los necesarios. Con un cierto nivel de flujo de fotones, generalmente $20-30 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en especies caducifolias, y $10-20 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en especies subtropicales, la hoja se encuentra en equilibrio productivo, su tasa fotosintética es igual a la tasa de respiración y se encuentra en su punto de compensación. De acuerdo con lo observado, en la conducción S-Sp túnel la cantidad de luz está en el límite inferior del punto de compensación, pero no así en la conducción *en vaso* con niveles más altos de radiación incidente (Tabla 2.1). En contraste, Baldini (1992) y Faust (1989) señalan que el nivel de saturación fotosintética ($700-1100 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, PAR (1100-700 nm) para el manzano se logra con valores que fluctúan entre el 30%-45% del total incidente, y agregan que el valor óptimo de intercepción de luz por una planta, desde el punto de vista de producción de fruta, se alcanza con valores entre el 70%-80% de la radiación incidente. Esto indica que para el caso del chirimoyo la eficiencia productiva se logra con tasas más bajas de iluminación por efecto de su adaptación a ambientes con menor cantidad de luz directa incidente, lo cual es lógico tratándose de una planta originaria de ambientes selváticos (Bidekerkel *et al.*, 1999) que desarrolló estrategias en su hábito de crecimiento para captar luz a través de una fuerte dominancia apical en sus brotes (Srivastava, 2000).

Faust (1989) y Avalos y Mulkey (2003) indican que el aumento de la intercepción de luz por el árbol es una forma indirecta de aumentar la fotosíntesis, y que para la producción de fruto de buen calibre no se requiere un gran número de hojas, sino que éstas se encuentren funcionales y bien expuestas a la luz.

Otros estudios realizados en plantas de murtilla (*Ugni molinae*) situadas en ambientes con 50% y 0% de sombra, demuestran que en condiciones de plena luminosidad, se produce fuerte inhibición de la fotosíntesis. Este fenómeno se explica por la relación Fv/Fm (eficiencia del fotosistema II) que, en esas condiciones, presenta valores entre 0,4 y 0,62, cuando el óptimo

fotosintético se encuentra en 0,83. Este valor óptimo se obtuvo en plantas con 50% de sombra, sugiriendo estos resultados posibles daños a nivel estructural del fotosistema II de la planta a plena luminosidad, como ocurre en aquellas conducciones con mayor incidencia de luz, como es la tradicional en vaso 6x4 m en los meses de verano (noviembre, enero, febrero) y en invierno en días muy diáfanos (julio, agosto), en el HS.

La mayor eficiencia fotosintética se presenta por la mañana; así, en condiciones de sombra la eficiencia se mantiene constante durante todo el día, en cambio para las plantas en condiciones de plena luz disminuye a partir del medio día, llegando a valores de F_v/F_m tan bajos como 0,4 (Santa María, 2001). En *Phaseolus vulgaris*, y en condiciones de estrés hídrico, se aprecian alzas por la tarde, que alcanzan valores de F_v/F_m similares a los de la mañana (Arenas, 2000). Resultados similares se han observado en el olivo (Angelopoulos, 1996). Por otra parte, las hojas situadas a la sombra tienen mayor eficiencia fotosintética que las hojas expuestas al sol. Todo ello indica que el mecanismo fotosintético de las hojas está bajo control genético y puede adaptarse a distintos ambientes particulares (Aro *et. al.*, 1993).

De acuerdo con lo dicho, el hecho de que el sistema de conducción tradicional 6x4 presente valores medios de *yield* más bajos que el sistema S-Sp 4x1 túnel durante el periodo de evaluación (Tabla 4.1), es consecuencia de soportar una condición de constante fotoinhibición por la existencia de intensidades luminosas limitantes (Horton *et al.*, 1994), lo que se traduce en una disminución del rendimiento cuántico y menor tasa de asimilación de CO_2 . Pastenes (2003) señaló que, después de cuantificar la eficiencia fotosintética del fotosistema II, expresado como F_v/F_m en condiciones de luz directa y con el 50% de sombra, la guava chilena (*Ugni molinae*) (Pastenes, 2003) no puede hacer frente a las intensidades de luz características de muchos climas mediterráneos por la fotoinhibición crónica de sus hojas que ello determina.

4.4.2. Efecto de la temperatura sobre el *yield* fotosintético

Considerando la temperatura como uno de los factores que incide de manera significativa en la tasa fotosintética, en la Figura 4.1 se presenta la

evolución del *yield* a lo largo del año en comparación con la evolución de la temperatura ambiente.

Las altas temperaturas del verano y las bajas temperaturas de invierno provocaron fotoinhibición en las hojas (Greer y Hardacre, 1989), lo que se tradujo en una disminución en la eficiencia fotosintética. Krause y Weis (1984), Avalos y Mulkey (1993) y Barros *et. al.* (2003) han señalado al respecto que las plantas más tolerantes a las temperaturas extremas presentan menores daños en los centros fotoquímicos del cloroplasto. Gil (2000), por otra parte, señaló que la temperatura ambiente está ligada a procesos internos de la planta, afectando, en menor o mayor cuantía su funcionamiento, de acuerdo con la sensibilidad de las distintas especies frutales y la intensidad y frecuencia con que se presentan las oscilaciones térmicas.

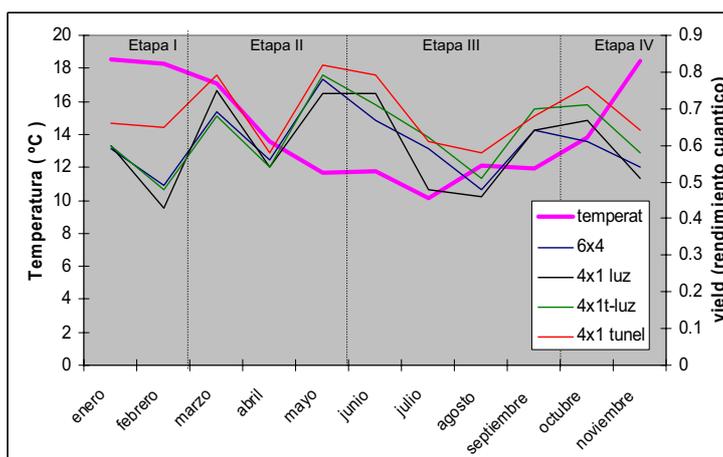


Figura 4.1. Influencia del sistema de conducción sobre el comportamiento del yield fotosintético de las hojas del chirimoyo 'Concha Lisa' en relación con la evolución de la temperatura ambiente a lo largo del ciclo fenológico. Etapa I: desarrollo foliar, ajuste del cuajado. Etapa II: Fase de división celular del fruto. Etapa III: crecimiento y elongación frutos. Etapa IV: senescencia de la hoja y maduración del fruto.

Durante los meses de enero y febrero el sistema de conducción de alta densidad 4x1 túnel presentó un mayor valor de *yield* en relación a los otros sistemas de conducción, lo que se debería a la mayor HR y estabilidad térmica que el sistema consigue (Capítulo III), evitándose problemas de fotoinhibición o estrés por altos niveles de radiación incidente sobre las hojas. (Boardmann,

1977, Ben-Hui *et al.*, 1999, Gauslaa y Solhaug, 1999). En esta época las condiciones ambientales de la zona en estudio difieren de las condiciones que reportan como óptimas Bydekerkel *et al.* (1999). En estas condiciones, y a pesar de no presentar diferencias significativas en relación a los valores de temperatura con la conducción tradicional (datos no presentados), se observó una variación más amortiguada en los cambios térmicos en la conducción en túnel, condición favorable al proceso de fotosíntesis (Ben-hui *et al.*, 1999; Gauslaa y Solahaug, 1999).

Durante el mes de marzo el valor del *yield* aumentó en todos los tratamientos de conducción debido a la disminución de la temperatura que se registró (Fig. 4.1) y que podrían estar fotoinhibiendo las hojas durante el verano en plantas de los tratamientos más expuestos. Higuchi *et al.* (1999) señalan que en el chirimoyo las altas temperaturas disminuyen el desarrollo de los brotes y la tasa fotosintética (Berry y Björkman, 1980) al influir sobre la apertura estomática y reduciéndose con ello la fijación de CO₂, producto de la alteración en el déficit de presión de vapor en la hoja.

Paralelamente a la disminución de la temperatura (Fig. 4.1), el *yield* disminuyó también hasta el mes de abril para luego elevarse en los meses de mayo y junio en contraposición al descenso térmico; probablemente los niveles térmicos alcanzados no produjeron la fotoinhibición del sistema (Song *et al.*, 2003). Es más, esta última época corresponde al estado fenológico de mayor expansión foliar (Cautin y Agustí, 2005) y crecimiento acelerado de los frutos, lo que explica el aumento del valor de *yield* (Osmond y Grace, 1995) (Cap. VI).

Durante los meses de julio y agosto el *yield* decayó, coincidiendo con las temperaturas más bajas del año. El exceso de radiación, por efecto de días despejados (Powlles, 1984), y las bajas temperaturas son responsables de la fotoinhibición (Ball *et al.*, 1991 y Aro *et al.*, 1993). De acuerdo con Mandemaker *et al.* (2005), la coloración amarilla de las hojas en invierno es síntoma del proceso de foto-oxidación originado por un exceso de energía luminosa incidente que la planta no es capaz de disipar por las bajas temperaturas. En estas condiciones, el funcionamiento fotosintético de las hojas se ve marcadamente reducido (Boardman, 1977, Briantais *et al.*, 1986, Bjorkman y Dremin, 1987).

A pesar de que el valor *yield* en esta época disminuye para los cuatro sistemas de conducción ensayados, la conducción en túnel y en alta densidad (S-Sp 4x1 túnel) presenta los mayores valores de *yield*, lo que debe atribuirse a su mejor condición microambiental. Es más, la apertura parcial del túnel se llevó a cabo en el mes de abril y justo a partir de ese momento los valores *yield* se incrementaron respecto de la conducción *en vaso* 6x4 m abierto (Fig. 4.1), indicando un menor grado de fotoinhibición. La apertura total del túnel inicialmente siguió los mismos valores de *yield* que en la apertura parcial, pero pronto (a partir de mediados de mayo) su grado de inhibición alcanzó los mismos valores que los de la conducción en vaso 6x4 abierto (Fig. 4.1).

A partir del mes de agosto, las temperaturas comienzan elevarse y con ellas los valores del *yield*. Finalmente, en el mes de noviembre los valores de *yield* disminuyen abruptamente e independientemente de la temperatura, debido a los fenómenos asociados a la senescencia de la hojas (Cautin y Agustí, 2005), como disminución en el contenido de clorofila y la capacidad de movilización de agua hacia el mesófilo (Kozlowsky y Pallardi, 1987, Lawlor y Uprety, 1992).

La influencia que pueda tener el desarrollo del fruto y el crecimiento vegetativo sobre el *yield*, aunque aparentemente lógico, está por investigar. Y resulta, asimismo, lógico pensar que las variaciones del *yield* provocadas por variaciones de temperatura y HR en etapas de estabilidad del crecimiento foliar (Figura 4.1) puedan afectar al desarrollo del fruto.

4.4.3. Efecto del contenido en clorofila de las hojas sobre el *yield*

El contenido en clorofila de la hoja depende del tamaño de ésta (Fig. 4.2) e incide directamente sobre la fotosíntesis. La estabilidad en el *yield* durante los meses de enero y febrero (Tabla 4.1; Figura 4.1) para el sistema de conducción S-Sp túnel se debe, principalmente, a ello, es decir, al mayor contenido en clorofila de las hojas de los árboles conducidos de este modo (Tabla 4.2). Baker (1981), Boardman (1977) y Faust (1989) señalan que las plantas que crecen en menor oferta lumínica, poseen hojas con una mayor cantidad de clorofila y una mayor densidad de ésta por unidad de superficie y de peso fresco, de modo que son capaces de captar más eficientemente las radiaciones

solares. Este mecanismo compensa la menor luminosidad que produce la conducción en túnel de alta densidad, de un modo similar a como lo hace esta especie en su ambiente de origen (Van Damme, 1998). En contraposición, los sistemas menos fotoprottegidos presentan un menor contenido de clorofila como mecanismo de protección. Krause (1988) señala que al disminuir éste disminuye, también, la captación de fotones y con ello la posibilidad de fotodaño (Aro *et al.*, 1993). Coincidentemente, Arenas (2002) menciona que, en ensayos realizados con arroz, la disminución del contenido en clorofila de las hojas se establece como una estrategia de protección del fotosistema II.

Tabla 4.2. Influencia del sistema de conducción sobre la concentración de clorofilas totales de las hojas de chirimoyo en cuatro estadios de desarrollo (BBCH; Cautín y Agustí, 2005). Valores cuantificados con unidades SPAD y expresados en $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$.

Sistema de conducción	Estado fenológico			
	11	15	19	93
Vaso 6x4 m	1,0 a	34,3 a	37,3 a	0,0 a
S-Sp 4x1 túnel/luz	10,6 b	38,6 b	40,3 b	0,0 a

Letras diferentes en la misma columna indican diferencia significativa ($P \leq 0,05$)

La gran variabilidad del *yield* fotosintético que se presenta durante el período de madurez de la hoja, cuando ésta presenta un contenido de clorofila relativamente estable (Figura 4.1), se debe a la fotoinhibición producida por la elevada temperatura e intensidad lumínica propias del verano (Ball *et al.*, 1993, Osmond y Grace, 1995). Finalmente, la pérdida de clorofila que tiene lugar durante la senescencia de la hoja (Avery, 1977) es coherente también con la abrupta disminución del *yield* fotosintético (Figura 4.1).

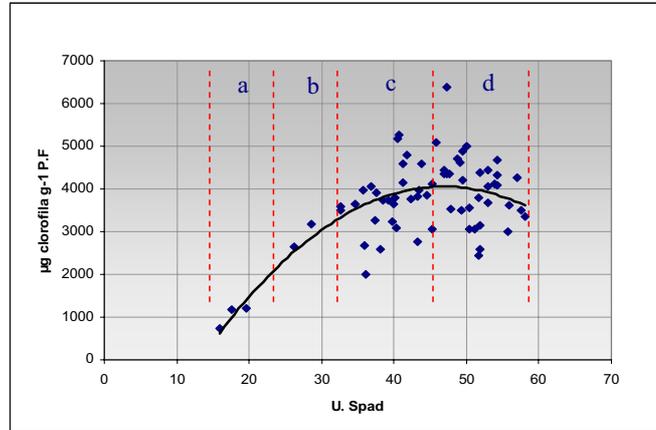


Figura 4.2. Relación entre las unidades SPAD y el contenido de clorofila total en hojas de chirimoyo cv. 'Concha Lisa'. Desarrollo(a) estadio 11, (b) estadio 15, (c) estadio 19 y (d) estadio 93 BBCH (Cautín y Agustí, 2005)

De acuerdo con lo expuesto, se puede concluir que 1) El rendimiento fotosintético está directamente asociado a la temperatura ambiental y al contenido en clorofila de las hojas. 2) las hojas, desde sus etapas iniciales de desarrollo, incrementan su contenido en clorofilas para atender al sumidero fisiológico que representa el cuajado de frutos y 3) la eficiencia fotosintética de las hojas de chirimoyo expresada a través del parámetro *yield*, fue mayor en el sistema de conducción en alta densidad y en condición de túnel (S-Sp 4x1 túnel) en épocas de estrés térmico o de sobreoferta lumínica.

Literatura citada

4.5 Literatura citada

- Angelopoulos, K., B. Dichio and C. Xiloyannis. 1996. Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and rewatering. Oxford Journals of experimental botany. Vol. 47: 1093-1100.
- Aro, F., Virgin, I. and Anderson, B. 1993. Photoinhibition of Photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. Journal Biochim Biophys Acta. 1993: 1143:113-34.
- Arenas, J. 2000. Determinación de la recuperación del parámetro de fluorescencia Fv/Fm en distintas variedades de poroto (*Phaseolus vulgaris* L.) sometidas a dos disponibilidades de agua. 116p. Tesis en Magíster en ciencias agropecuarias. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias agronómicas. Santiago. Chile.
- Avalos, G. and Mulkey, S. 2003. Photochemical efficiency of adult and young leaves of the neotropical understory shrub *Psychotria limonensis* (Rubiaceae) in response to changes in the light environment. Rev. Biol. Trop., 52:839-844.
- Avery. D.J., 1977. Maximum photosynthetic rate-a case study in apple. New Phytol. 78: 55-63.
- Azcon-Bieto, J.; I. Fleck; X. Aranda y A. Xambo. 2000. Fotosíntesis en un ambiente cambiante. p187-202. En: Azcon-Bieto y Talón, M. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Mc Graw-Hill. Barcelona, España.
- Baker, N. 1991. A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiologia Plantarum*. 81:561-570.
- Baldini, E. 1992. *Arboricultura general*. Ed. Mundi-Prensa, S.A.. Madrid, España. 379 pp
- Ball, M., Hodges, S. y Laughlin, P. 1993. Photoinhibition of photosystem II: Inactivation, protein damage and turnover. *Biochim. Biophys. Acta* 1143: 113-134
- Barber, J. and B. Andersson. 1992. To much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. *Trends in Biochemical Science*. 17: 61-66.
- Barros, R., Mota, L., Delu, N. y Soares, A. 2003. Influence of different shading levels in physiological behavior of coffee cultivars (*Coffea arabica* L.) *Cienc. Agrotec.*, 27: 804-810.
- Ben-hui, J.I., Z. Su-Quin y J. De-Mao. 1999. Photochemical efficiency of PSII and membrane lipid peroxidation in leaves of indica and japónica rice (*oriza sativa*) under chilling temperature and strong light stress conditions. *Journal of integrative plant biology. Acta Botanica Sinica*. Pp 256

- Berry, J. y Björkman, O. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperatura in higher plants. *Annual Review Plant Physiology*. 31:491-543.
- Bjorkman, O. y B, Deming. 1987. Photon yield of evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170: 489- 504.
- Boardman, N. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*. 28: 355-577.
- Briantais, J.M., C. Vernotte, G.H. Krause y E. Weis. 1986 Chlorophyll fluorescence of higher plant chloroplasts and leaves. En: *Light emission by plants and photosynthetic bacteria*, J.A. Govindjee y D.C. Fork (Eds.) pp 539-577.
- Bydekerkel, L., X. Scheldeman, E. Vanranst y P. Van Damme. 1999. Estudio edafoclimático de chirimoyo (*Annona cherimola* Mill) en la provincial de Loja, sur de Ecuador. Primer Simposio internacional sobre chirimoyo. 1999: 81-90
- Cautín, R. y Agustí, M. 2005. Phenological growth stages of the cherimoya tree (*Annona cherimola* Mill.). *Scientia Horticulturae*, 105: 491-497
- Gauslaa, Y. y Solhaug, K. 1999. High-light damage in air-dry thalli of old forest lichen *lobaria pulmonaria*-interactions of irradiance, exposure duration and high temperature. *Journal of Experimental Botany* 334. 697-705.
- Faust, M. 1989. *Physiology of Temperate Zone Fruit Trees*. John Wiley and Sons, New York, USA. 388 pp
- Gil, G. 2000. *El potencial productivo*. 3ª ed. Editorial Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 342 pp
- Govindjee, W.J.S. Downton, D.C., Fork y P.A., Armond. 1981. Chlorophyll a fluorescence transient as an indicator of water potential of leaves. *Plant Science Letters* 20: 191-194.
- Greer, D. y Hardacre, A. 1989. Photoinhibition of photosynthesis and its recovery in two maize hybrids in low temperature tolerance. *Austral. Journal of Plant Physiology*, 16: 189 – 198.
- Higuchi, H., N. Utsonomiya y T. Sakuratani. 1999. Photosynthesis, leaf morphology, and shoot growth as affected by temperatures in cherimoya (*Annona cherimola* Mill) trees. *Scientia Horticulturae*, 80: 91-104.
- Horton, P., Ruban, A. and Walters, R. 1996. Regulation of light harvesting in green plants. *Annual review of Plant Physiology and Plant Molecula Bilogy*. 47, 665-684.

- Krause, G. 1988. Photoinhibition of Photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiologia Plantarum*, 75: 566-574.
- Krause, G.H. and E. Weis. 1984. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. II Interpretation of the fluorescence signals. *Photosynthesis Research*, 5: 139-157.
- Krause, G. y E. Weis. 1991. Chlorophyll a fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology*. 42:313-349.
- Kyle, D. 1987. *The biochemical basis for photoinhibition of Photosystem II*. In: *Photoinhibicion*. Elsevier Science. Lancaster. UK. pp: 197-225.
- Kozlowski, T. and Pallardy, S. 1997. Photosynthesis. En: *Physiology of Woody Plants*. Second edition. Academic Press, San Diego, California, pp 87 – 133.
- Lawlor, D. y D. Uprety. 1992. Effect of water stress on photosynthesis and productivity of crops. Institute of Arable Crops Research. United Kingdom. Department of Plant Physiology, India Agriculture Research Institute. India.
- Lebkuecher, J., Haldeman, K., Harris, C., Holz, S., Joudah, S. y Minton, D. 1999. Development of photosystem-II activity during irradiance of etiolated *Helianthus (asteraceae)* seedlings. *American Journal of Botany*, 86:1087-1092.
- Lichtenthaler, H y P. Rinderle. 1974. The role of chlorophyll in the detection of stress conditions in plants. In: *CRC. Critical Review in Analysis Chemica*, 19: 29-85.
- Manetas, Y., Grammatikopoulos, G. y Kypris, A. 1988. The use of the portable, non destructive SPAD-502 (Minolta) chlorophyll meter with leaves of varying thickness density and anthocyanin content. *Journal of Plant Physiology*, 153: 513-516.
- Maxwell, K. y Johnson, N. 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. Review article. *Journal of Experimental Botany*, 51: 659 – 668.
- Moran, R. y Porath, D. 1980. Chlorophyll determination in Fac. tissues using N, N-Dimethylformamide. *Plant Physiology*, 65: 478-479.
- Murchie, E.H., S. Hubbert, S. Peng y P. Horton. 2005. Acclimation of photosynthesis to high irradiance in rice: gene expression and interactions with leaf development. *Journals of Experimental Botany*, 56 :449-460.
- Osmond, C.B. y S.C. Grace. 1995. Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field. Quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis? *Journal of Experimental Botany* 46, 1351–1362.

- Pastenes, C. y Santa Maria, e. 2003. Domestication of the chilean guava (*Ugni molinae turcz*) a forest understory shrub, must consider Light intensity. *Scientia Horticulturae*, 98: 71-84.
- Powels, S. 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Review of Plant Physiology*, 35:15-44.
- Saavedra, E. 1977. Influence of pollen grain stage at the time of hand pollination as a factor on fruit set of cherimoya. *HortScience*, 12: 117-118
- Santa Maria, E. 2001. Efecto del sombreadamiento sobre la fotosíntesis en murtilla (*Ugni molinae turcz*). 33 p. Tesis (Ing Agr) Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Agronómicas, Santiago, Chile.
- Song, L., Guo, Y. y Zhang, L. 2003. Protective mechanism in photoinhibition of photosynthesis in citrus unshiu leaves. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao*, 14: 47-50.
- Srivastava, L., 2001. *Plant growth and Development Hormones and Environment*. Academic press/ Imprint of Elsevier Science. 745 Pp
- Van Damme, P. y X. Schieldeman. 1999. Promoting cultivation of cherimola in Latin America. *Unasilva*, 50: 43 46.
- Van Der Karr, S. 1997. *Pruning and training*. En. California Cherimoya Association. CCA Eds. Chirimoya Handbook. California, EEUU. Pp 2-10

CAPÍTULO V

El periodo de polinización efectiva (PPE)

Introducción

5.1 Introducción

La flor del chirimoyo (*Annona cherimola* M.) presenta dicogamia del tipo protogínea, esto es, durante la antesis está antes viable el verticilo sexual femenino que el masculino, lo que dificulta la auto polinización. Producto de ello es el reducido porcentaje de cuajado de frutos de forma natural y, al tratarse su infrutescencia de un sincarpio o agregación de frutos individuales, se altera la calidad comercial del fruto por la falta de uniformidad en su forma. Nakasone y Paull (1998) señalan la incidencia de la polinización y la fertilización de los óvulos sobre el calibre potencial del fruto. La solución a este problema en el chirimoyo consiste en utilizar la técnica de polinización manual (Schroeder, 1943, Soria et al., 1990, Sansol y Herrero, 2001).

El concepto de período de polinización efectiva fue desarrollado por Williams (1965) para determinar el periodo de capacidad de fecundación que presentan las flores. Se define como el número de días durante los cuales el óvulo está fértil menos el número de días que precisa el tubo polínico para alcanzarlo y fecundarlo, siempre que el estigma se muestre receptivo.

En el chirimoyo, la producción de frutos se ve afectada por las altas temperaturas que ocasionan una disminución de la viabilidad del polen e inhiben la fertilización de los óvulos, dando lugar a frutos con pocas semillas, pequeños y asimétricos (Higuchi et al., 1998, Herrero, 2000). Asimismo, condiciones con elevada HR anticipa el estadio macho de la flor (Capítulo II), con la consiguiente incidencia sobre la fecundación (Herrero, 1993). En este capítulo se estudia el efecto de las condiciones ambientales sobre el periodo de polinización efectiva (PPE) como factor de impacto directo sobre la productividad del chirimoyo.

Por otra parte, considerando la tendencia actual, en cuanto a nuevos sistemas de producción desarrollados, del uso de la alta densidad como concepto fundamental, se propone para el chirimoyo el desarrollo del sistema Slender-spindle en túnel (ver Capítulo I), que tiene la capacidad de modificar la condición micro-ambiental de las plantas en cultivo (Capítulo IV). Esto es de gran importancia en el chirimoyo por la dependencia que la viabilidad de las partes florales tiene de las condiciones ambientales en que se desarrolla la flor.

5.2 Objetivos

Los objetivos de este estudio son:

- 5.2.1 Determinar la longevidad de los óvulos de chirimoyo, provenientes de flores en plantas conducidas en S-Sp 4x1 túnel en comparación a las plantas conducidas en Vaso 6x4
- 5.2.2 Cuantificar la velocidad de crecimiento del tubo polínico en flores provenientes de los sistemas de conducción S-Sp 4x1 túnel y Vaso 6x4.
- 5.2.3 Determinar la receptividad estigmática *in vivo* e *in vitro*, de las flores provenientes de los sistemas de conducción S-Sp 4x1 túnel y Vaso 6x4
- 5.2.4 Establecer el periodo de polinización efectiva (PPE) para las flores en sistemas de conducción S-Sp 4x1 túnel y Vaso 6x4.

Materiales y Métodos

5.3 Materiales y métodos

El experimento se desarrolló en los sectores de alta densidad (S-Sp 4x1 túnel) y densidad media (Vaso 6x4) correspondientes a los experimentos de los apartados anteriores, con un sistema de riego por goteo y un caudal de 4 L h⁻¹. Se utilizaron plantas adultas del cv. 'Concha Lisa', de 20 años de edad, injertadas sobre patrón franco. En ambos sectores la polinización se realizó manualmente.

Para la determinación de la longevidad de los óvulos se marcaron y embolsaron, para evitar su polinización, 60 flores en el estado 60 (pre-hembra) de la escala BBCH (Cautín y Agustí, 2005) en ambos sectores de densidad de plantación. Las flores se recolectaron secuencialmente en número de 10 por día durante 6 días consecutivos y se fijaron en solución FAA, compuesta por alcohol etílico 95% (33%), formalina (22%), ácido acético glacial (11,5%) y agua destilada (33,5%). Posteriormente, se lavaron 3 veces durante una hora en agua MQ y se mantuvieron en solución de sulfito sódico (5%) durante 12 h para lograr su reblandecimiento, se cortaron y se montaron directamente sobre azul de anilina, 0.1%, en PO4K3, 0.1 N.

En nuestros experimentos, la longevidad de los óvulos viables se estableció en función del grado de deposición de calosa en la cálaza (Rodkiewicz, 1970). Ésta se utilizó como indicador del proceso de degeneración y pérdida de viabilidad de los óvulos. Para ello se utilizó un microscopio de fluorescencia (Nikon FQ350, Tokio, Japón) equipado con un filtro U-MWU (Olimpus, Tokio, Japón).

Para la determinación de la velocidad de crecimiento del tubo polínico, se polinizaron 60 flores en el estado 60 (pre-hembra) de la escala BBCH localizados en árboles conducidos en ambos sistemas de densidad de plantación. Diariamente, durante 6 días, se fueron recolectando 10 flores a partir de las 24 h de la polinización y se conservaron en FAA hasta el momento de su observación.

Para el estudio de la receptividad del estigma se seleccionaron 120 flores en el estado 60 de la escala BBCH (Cautín y Agustí, 2005), y se polinizaron diariamente durante 6 días, 20 flores en árboles de cada sistema de conducción. De ellas, 60 fueron recolectándose cada 24 horas después de su

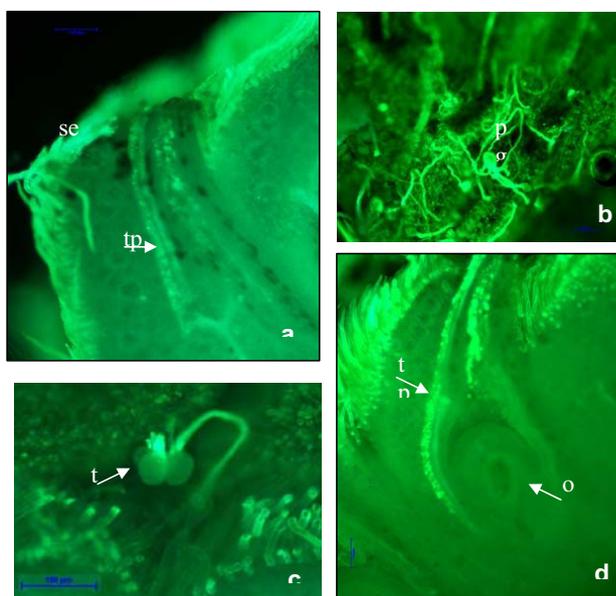
polinización y fijándolas en FAA. De las otras 60 se evaluó el número final de frutos formados y el número de semillas desarrolladas por fruto. La observación de la germinación de los granos de polen en el estigma y el posterior desarrollo del tubo polínico se llevó a cabo mediante microscopía de fluorescencia.

El Periodo de Polinización Efectiva (PPE) se estableció como la diferencia en días entre la longevidad del óvulo y el tiempo que tardó el tubo polínico en alcanzarlo.

Resultados y Discusión

5.4 Resultados y Discusión

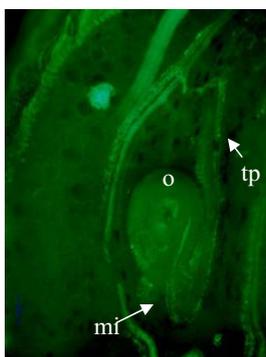
Las flores del chirimoyo presentan algunas peculiaridades que pueden afectar al cálculo del PPE y que, por tanto, merecen ser destacadas. Así, el estigma de la flor presenta una superficie muy irregular (Figura 5.1 a) y los granos de polen comienzan a germinar después de agruparse en tétradas (Figura 5.1 b y c) iniciando el crecimiento a lo largo del canal estilar (Figura 5.1d) (Saavedra, 1977; Ferrari et al., 1985; Heslop-Harrison, 2003; González et al., 2006).



Fot. 5.1. (a) Microfotografía de la superficie estigmática (se) de un ovario de chirimoyo, con tubos polínicos (tp) en crecimiento; (b) granos de polen germinando; (c) germinación de granos de polen organizados en tétradas (t); y (d) crecimiento del tubo polínico (tp) a través del canal estilar, (o) óvulo).

En nuestros experimentos se ha observado, también, la germinación de granos de polen formando tríos y pares, e incluso la germinación de granos de polen individuales.

Además, una importante particularidad observada durante el crecimiento de los tubos polínicos y en la fecundación de los óvulos del chirimoyo, es su aporogamia (Esau, 1960; Strassburger, 1974), fenómeno derivado de una disfunción del micrópilo y que le obliga a alcanzar el saco embrionario rodeando la cálaza y penetrando por ésta (Figura 5.2), lo que contribuye a dificultar el cuajado espontáneo en esta especie.

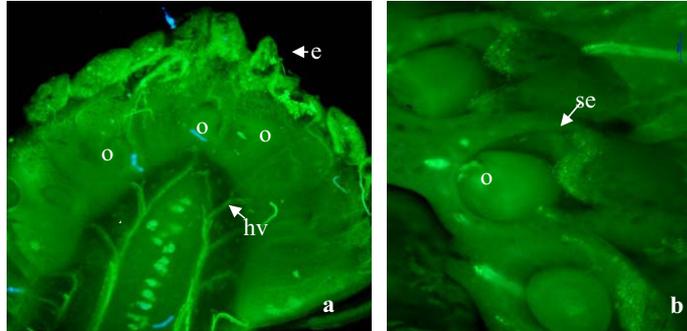


Fot. 5.2. Microfotografía del crecimiento de tubo polínico (tp) girando e ingresando por el micropilo (mi) en el saco embrionario de un óvulo (o) de chirimoyo.

5.4.1. Determinación de la longevidad de óvulos.

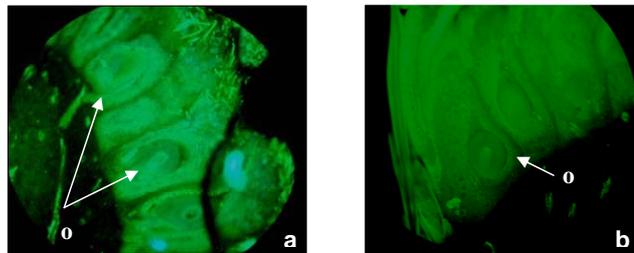
Según Rodrigo y Herrero (1998) y Rossellini et al. (2003), la degeneración del óvulo viene acompañada de la deposición de calosa en el extremo de la cálaza, y este polisacárido emite fluorescencia cuando es iluminado con una fuente de UV. La acumulación de calosa impide traslocaciones hacia el óvulo y esta interrupción es precedida por reducciones en la concentración de almidón en el óvulo, lo que inicia su degeneración.

En el caso del chirimoyo, debido a su estructura floral, no se aconseja el squash descrito para otras especies (Sanzol y Herrero, 2001; Mesejo et al., 2007), pues el óvulo es muy pequeño y frágil y se destruye con una pequeña presión. Por otra parte, al tratarse el chirimoyo de una infrutescencia (Gardiazabal y Rosenberg, 1993), un corte longitudinal de ella permite la observación simultánea de varios óvulos (Fot. 5.3).



Fotografía. 5.3. (a) Corte longitudinal de una inflorescencia de chirimoyo. (t) tálamo o receptáculo; (hv) haces vasculares; (o) óvulo y (e) estilo de la flor y (b) detalle del saco embrional (se) alojando un solo óvulo.

Los óvulos de flores en el estado fenológico 60 (pre-hembra) de la escala BBCH no presentaron depositaciones de calosa en su cálaza (Fot. 5.4), demostrando la elevada fertilidad producto de la viabilidad de este estado fenológico. Ello concuerda con Venkataratnam (1959) y Soria et al (1990), quienes demuestran una elevada eficiencia de la polinización manual durante el estado de pre-hembra.



Fotografía 5.4. Microfotografías (20x) de óvulos (o) de flores de chirimoyo en el estado fenológico de pre-hembra (estado 60 de la escala BBCH) procedentes de árboles conducidos en densidad media (a) y en alta densidad (b). En ningún caso se muestran síntomas de degeneración manifestadas por depositaciones de calos a través de su fluorescencia.

Transcurridas 24 h desde el estado de pre-hembra de las flores, se observó una mayor intensidad de fluorescencia en los ovarios de las flores provenientes del sector con densidad de plantación media, que en los óvulos de las flores provenientes del sector de alta densidad (Fot. 5.5), evidenciándose, por tanto, una mayor velocidad de degeneración en los primeros. En ambos casos, no obstante, las estructuras que fluorescen no alcanzaron la zona de la cálaza en la base del óvulo. Sin embargo, 24 h más tarde (48 h desde el estado pre-hembra) (Fot. 5.6), se observó una marcada diferencia en la intensidad de fluorescencia en los ovarios de las flores provenientes de ambos sectores. Los óvulos provenientes del sector de densidad media de plantación presentaron una acumulación muy marcada de calosa, tanto en la base como en las paredes del ovario y en los haces vasculares, mientras que los ovarios provenientes del sector en alta densidad de plantación no presentaron deposiciones de este polisacárido en los óvulos

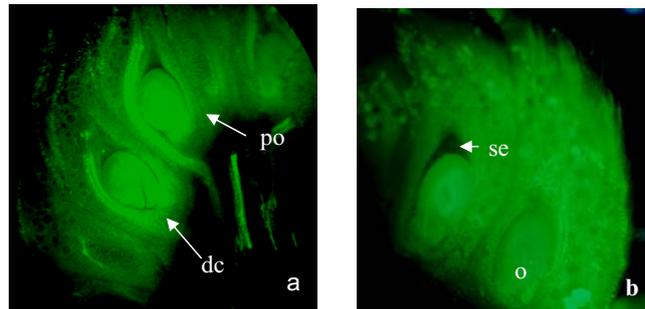


Figura 5.5. Fotografía 5.5. Microfotografías de óvulos (o) de flores de chirimoyo 24 h después del estado fenológico de pre-hembra (60 de la escala BBCH) y procedentes de árboles conducidos en densidad media (a) y en alta densidad (b) sin depositaciones de calosa (dc) en la pared del ovario (po) y en la base del saco embrionario (se).

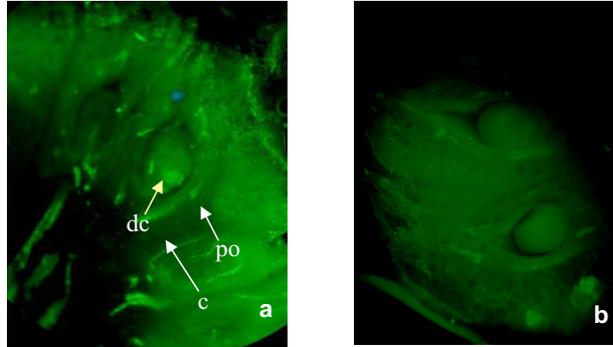
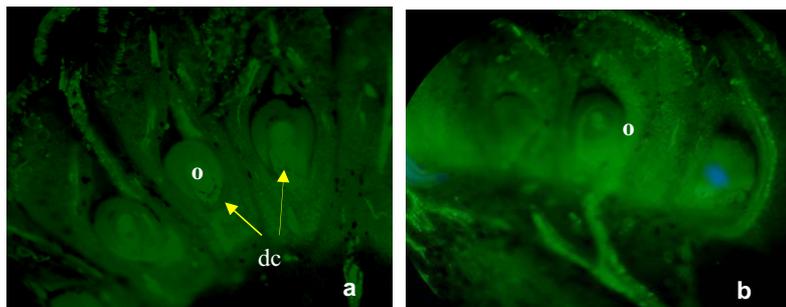


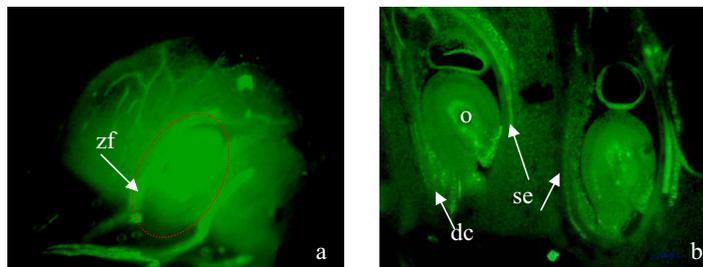
Figura 5.6. Microfotografías de óvulos de flores de chirimoyo 48 h después del estado fenológico de pre-hembra (60 de la escala BBCH) y procedentes de árboles conducidos en (a) densidad media con depositación de calosa (dc) en las paredes del ovario (po) y (b) en alta densidad sin depositaciones.

Al tercer día (72 h desde el estado de pre-hembra), los ovarios de las flores provenientes de los árboles conducidos en densidad media mostraron síntomas de degeneración generalizada en sus óvulos y en todos sus tejidos, mientras que en las flores que provenían de árboles conducidos en alta densidad seguían sin mostrar síntomas de degeneración (Fot. 5.7)



Fot. 5.7. Microfotografías de óvulos de flores de chirimoyo 72 h después del estado fenológico de pre-hembra (60 de la escala BBCH) y procedentes de árboles conducidos en (a) densidad media y (b) en alta densidad. En la base del ovario en (a) se aprecia la depositación de calosa (dc) que se proyecta hacia el óvulo (o).

A los 4 días (96 h desde el estado de pre-hembra), mientras los ovarios de las flores que procedían de los árboles conducidos en densidad media presentaban deposiciones uniformes y generalizadas de calosa, los óvulos de las flores de los árboles conducidos en alta densidad iniciaban la aparición de fluorescencia en la zona de su cálaza, es decir, de deposición de calosa y, por tanto, de degeneración del óvulo (Fot. 5.8), pero en menor magnitud. Se asemeja al estado de los ovarios provenientes de densidad media a las 48 horas de haber iniciado el seguimiento, apareciendo puntos fluorescentes en la base del óvulo, en las paredes del ovario y con intensidad en los haces vasculares.



Fotografía. 5.8. Microfotografías de óvulos de flores de chirimoyo 72 h después del estado fenológico de pre-hembra (60 de la escala BBCH) y procedentes de árboles conducidos en media densidad (a) con alta fluorescencia del óvulo (zf) y en alta densidad (b). En la base del ovario (b) se aprecia la depositación de calosa (dc) en la base del saco embrionario (se) que se proyecta hacia el óvulo (o).

5.4.2. Determinación de la velocidad de crecimiento del tubo polínico.

El crecimiento del tubo polínico 24 h después de polinizada la flor alcanzó las 900-1000 μm (Figura 5.1 d). A las 48 h de la polinización el tubo polínico había crecido 100 μm más, alcanzando el saco embrionario. Y a las 72 h había recorrido las últimas 200-300 μm hasta alcanzar la calaza para fecundar al óvulo (Fot. 5.1 d).

Según Herrero y Dickinson (1981), el crecimiento del tubo polínico a través del estilo es heterótrofo, esto es, a expensas de las reservas del tejido, por lo

que cualquier reducción en la disponibilidad de estas reservas puede afectar el número de tubos polínicos en el estilo o su tasa de crecimiento (Brewbaker y Kwack, 1963, Cresti y Tiezzi, 1992, Herrero, 1992). En este sentido, la densidad de plantación (media y alta), no tuvo ningún efecto sobre el desarrollo.

5.4.3. Receptividad del estigma.

Este experimento se realizó en condiciones in vivo e in vitro. Para el primer caso se seleccionó un grupo de flores en estado fenológico 60 de la escala BBCH (pre hembra), secuencialmente polinizadas manualmente. Se cuantificó el número de frutos formados y el de semillas que, finalmente, presentaron los frutos. El número de frutos se redujo con el retraso de la polinización. Cuando ésta se llevó a cabo en 10 flores en el estado de pre-hembra (día 0), el número de los finalmente formados fue de 10 para ambos tipos de sistema de conducción (Figura 5.10 a). Un retraso de 24 h en la polinización redujo el número de frutos desarrollados a 7 y 8 para las flores procedentes de árboles cultivados en alta densidad y densidad media, respectivamente, y 24 h más tarde a 6 y 5, respectivamente. La polinización de flores a los 4 y 5 días desde el estado de pre-hembra, sólo desarrolló frutos (3 y 2, respectivamente) en las flores de árboles cultivados en alta densidad (Figura 5.10 a). Es decir, a medida que transcurre el tiempo desde el estado fenológico de mayor viabilidad (Capítulo III) las condiciones para el cuajado se reducen en la conducción tradicional (densidad media). Esta restricción constituye una limitante para la productividad de esta especie cuando se cultiva en condiciones ambientales que distan de ser óptimas.

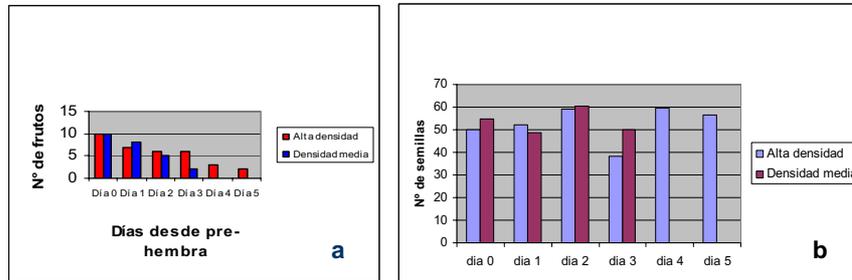


Figura 5.1. Número de frutos desarrollados (a) y de semillas por fruto (b), como consecuencia de la polinización secuencial de flores, provenientes de árboles de chirimoyo cultivados en alta densidad y densidad media. En cada fecha se polinizaron 10 flores localizadas en árboles de cada sistema de conducción. El día 0 corresponde al día del estado pre-hembra de la flor.

El número de semillas desarrolladas por fruto fue independiente del sistema de conducción. Las diferencias entre la alta densidad y la densidad media no alcanzaron la significación estadística (Figura 5.10 b).

Para la determinación de la receptividad estigmática in vitro, se seleccionaron flores en el estado 60 BBCH, siendo polinizadas y muestreadas secuencialmente. Los resultados de este estudio se resumen en la Tabla 5.1.

Tabla.5.1. Influencia del sistema de conducción sobre la germinación del grano de polen del chirimoyo cv. 'Concya Lisa'. Valores expresados en porcentaje de granos de polen germinados. Cada valor es la media de 4 observaciones. Estigmas muestreados desde 24 h hasta 96 h después de la polinización manual.

Observación	Polinización	Evaluación	Germinación	Germinación
	Horas desde Estado 60 BBCH	Horas desde polinización	S-Sp 4x1 túnel	Vaso 6x4
1	0	24	100	100
2	24	48	80	70
3	48	72	50	10
4	72	96	50	0

A las 24 h de la polinización en el estado pre-hembra, un elevado porcentaje de granos de polen había iniciado la germinación (Figura 5.1 d), con diferencias entre el 10% y el 20%, por campo de observación, en favor de los estigmas de las flores de los árboles cultivados en condiciones de densidad media.

En la observación numero 2, realizada 48 h después de la polinización, no se aprecia cambio aparente en los % de germinación de granos de polen en estigmas provenientes de la alta densidad (S-Sp 4x1 m túnel) y sí se aprecia disminución en los campos observados para los estigmas provenientes del tratamiento en vaso 6x4 m.

La polinización efectuada a las 48 horas de alcanzado el estado 60 de la escala BBCH (Cautín y Agustí, 2005), evaluada a las 72 h, presenta una marcada reducción del número de granos de polen presentes en el estigma y un bajo porcentaje de germinación. Esta reducción es mas importante en la condición de densidad media (en vaso 6x4 m), que apenas alcanza el 10%, en comparación con la condición S-Sp túnel, con un valor cercano a 50 (Figura 5.14).

En la cuantificación realizada 96 horas despues de ser polinizadas las flores (observación 4), en los estigmas de flores provenientes de la densidad media (vaso 6x4) no se observan granos de polen. Al contrario en estigmas de flores provenientes de la alta densidad (S-Sp 4x1 túnel), se observa una cantidad importante de granos de polen y su porcentaje de germinación se mantuvo practicamente constante respecto del existente 24 h antes (Figura 5.15) (Gillissen, 1977, Gonzalez *et al.*,1995, Hedhly *et al.*, 2004).

A partir de estos resultados, se calculó el Periodo de Polinización Efectiva de las flores de chirimoyo para las condiciones de cultivo en densidad media (vaso 6x4 m) y alta densidad (S-Sp 4x1 túnel) (Tabla 5.2).

Tabla 5.2. Cálculo del Periodo de Polinización Efectiva (PPE) de las flores de chirimoyo cultivados en media (vaso 6x4 m) y alta (S-Sp 4x1 m túnel) densidad. Valores expresados en horas.

	Densidad media	Alta densidad
(1) Longevidad de los óvulos	72	96
(2)Crecimiento del tubo polinico	48	48
PPE [(1)-(2)]	24	48

Del presente estudio se puede concluir que 1) existe una incidencia directa de las microcondiciones ambientales, producto de la densidad de cultivo, sobre la viabilidad de los órganos florales, particularmente estigma y óvulo, las cuales se mantienen viables por mayor tiempo en el sistema de cultivo en alta densidad, 2) tanto en la condición de alta densidad como de densidad media no se observaron diferencias en la velocidad de crecimiento del tubo polínico; ésta fluctúa entre 900 y 1000 $\mu\text{m}\cdot\text{día}^{-1}$, alcanzándose el saco embrionario en 48 horas 3) la viabilidad del óvulo de la flor del chirimoyo en condición de cultivo en alta densidad, de acuerdo con los niveles de depositación de calosa, fue de 96 horas, esto es, 24 h más, aproximadamente, que para las flores de los árboles cultivados en densidad media (72 horas), 4) el Período de Polinización Efectivo (PPE) para el chirimoyo cultivado en densidad media (vaso 6x4 m) es 1 día y para el cultivado en alta densidad (S-Sp 4x1 m túnel) es de 2 días, 5) como consecuencia de ello las posibilidades de fecundación natural son mayores en las condiciones de cultivo que genera el sistema de conducción Slender-Spindle 4x1 m túnel.

Literatura citada

5.5 Literatura citada

- Beppu K, Suehara T y Kataoka I. 2001. Embryo sac development and fruit set of 'Satohnishiki' sweet cherry as affected by temperature, GA3 and paclobutrazol. *J. Jap. Soc. Hortic. Sci.* 70(2): 157-162
- Brewbaker JL y Kwack BH. 1963. The essential role of calcium ion in pollen germination and pollen tube growth. *Amer. J. Bot.* 50: 859-865.
- Cautin, R. y Agustí, M. 2005. Phenological growth stages of the cherimoya tree (*Annona cherimola* Mill.). *Scientia Horticulturae*. Vol 105 : 491-497.
- Cresti M, y Tiezzi A. 1992. Pollen tube emission, organization and tip growth. En: *Sexual plant reproduction*, M. Cresti y A. Tiezzi (eds.), Springer-Verlag, Berlin, Heilderberg, pp 89-98
- Dickinson HG. 1995. Dry stigmas, water and self-incompatibility in Brassica. *Sex. Plant Reprod.* 8: 1-10.
- Egea J, Burgos L, García JE y Egea L. 1991. Stigma receptivity and style performance in several apricot cultivars. *J. Hortic. Sci.* 66(1): 19-25
- Esau, K. 1960. *Anatomy of seed plants*. New York:Wiley & Sons, 376p
- Ferrari, T., Best, V., More, T., Comstock, P., Muhammad, A. y Wallace, D. 1985. Intercellular adhesions in the pollen stigma system: pollen capture, grain binding and tube attachments. *American Journal of Botany.* 72:1466-1474.
- Gardiazabal, F. y Rosenberg, G. 1993. *El cultivo del chirimoyo*. Valparaíso, Ediciones Universitarias de Valparaíso. 145 p.
- Gillissen L.J. 1977. The influence of relative humidity on the swelling of pollen grains in vitro. *Planta*, 137:299-301
- González MV, Coque M y Herrero M. 1995. Stigmatic receptivity limits the effective pollination period in kiwifruit. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 120(2): 199 – 202.
- Hedhly A, Hormaza JI y Herrero M. 2004. Effect of temperature on pollen tube kinetics and dynamics in sweet cherry, *Prunus avium* (rosaceae). *Am. J. Bot.* 91(4): 558–564.
- Herrero, M. y Dickinson, H. 1981. Pollen tube development in *Petunia hybrida*: changes in the pistil following compatible and incompatible intraspecific crosses. *J Cell Sci* 36:1-18.
- Herrero M. 1983. Factors affecting fruit set in 'Agua de Aranjuez' pear. *Acta Hort.*, 139: 91-96

- Herrero M. 1992. From pollination to fertilization in fruit trees, *Plant Growth Regul.* 11: 27–32.
- Herrero M. 2000. Changes in the ovary related to pollen tube guidance. *Ann. Bot.* 85 (Sup A): 79-85.
- Heslop-Harrison J y Heslop-Harrison Y. 1981. The pollen–stigma interaction in the grasses. 2. Pollen tube penetration and the stigma response in *Secale*, *Acta Bot. Neerl.* 30 (1981) 289–307.
- Heslop-Harrison, Y. 2000. Control gates and micro-ecology; The pollen stigma interaction in perspective. *Annual Botany* 85 (supp. A): 5 -13
- Higuchi, H., Utsonomiya, N. y Sakuratani, T. 1998. High temperature effects on cherimoya fruit set, growth and development under greenhouse conditions. *Scientia Horticulture* 77:23-31.
- Kwan SC, Hamson AR y Campbell WF. 1969. The effects of different chemicals on pollen germination and tube growth in *Allium cepa* L. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 94. 561-563.
- Mesejo, C., Martínez-Fuentes, A., Reig, C. y Agustí, M. 2007. The effective pollination period in “Clemenules” mandarin, “Owari” Satsuma mandarin and “Valencia” sweet orange. *Plant Science* 173: 223-230.
- Nakasone, H. y Paull, R. 1998. *Tropical Fruits. Crop Productions Science in Horticulture.* CAB international. 443 p.
- Rodkiewicz B. 1970. Callose in cell walls during megasporogenesis in angiosperms. *Planta* 93: 39-47
- Rosellini, D., Ferranti, F., Barone, P. y Veronesi, F. 2003. expresión of female sterility in alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Sex Plant Reprod.* 15: 271 – 279
- Saavedra, E. 1977. Influence of pollen grain stage at the time of hand pollination as a factor on fruit set of cherimoya. *HortScience* 12(2): 117-118
- Sansol, J. y Herrero, M. 2001. The effective pollination period in fruit trees. *Sci. Hort.* 90: 1- 17
- Sansol, J., Rallo, P. y Herrero, M. 2003. Stygmatic receptivity limits the effective pollination period in “Agua de Aranjuez” pear. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 128 (4) : 458-462
- Schröder, C. 1941. Hand pollination effects in the cherimoya (*Annona cherimola*). *Yearbook* 94-98 p.
- Strassburger, E. 1974. *Tratado de Botánica.* 6º ed. Barcelona. Marín. 799 pp.
- Venkataratnam, L. 1959. Floral morphology and blossom biology studies on some Annonaceas. *Indian Jour. Agric. Sci.* 29 (4): 69-76

Williams, R. 1965. The effect of summer nitrogen applications on the quality of apple blossom. J. Hort.Sci. 40: 31 - 41

CAPÍTULO VI

**Determinación, cuantificación y reparto de los
carbohidratos**

Introducción

6.1 Introducción

En el reparto de carbohidratos en la planta esta sujeto tanto a factores exógenos o ambientales, entre los que se cuentan las situaciones de estrés (Higuchi et al., 1998; Cohen et al., 2005), como endógenos, mediados por sustancias que regulan el crecimiento y en respuesta a balances internos. (Aeschbacher, 1994, Lobianco et al., 1999; Morinaga et al., 2003).

El proceso de partición de carbono ha sido modelado por diversos autores (Minchin y Lacoite, 2005., 1997; Marcelis et al., 1998), basándose en simulaciones del proceso fotosintético, y estructurado en tres fases: producción de asimilados como tal, la partición o reparto y acumulación en estructuras de la planta. Sobre la fotosíntesis inciden directamente el desarrollo foliar (Shaffer *et al.*, 1991, Büchi, 1999), la interceptación luminosa y los fenómenos asociados al mantenimiento de estructuras y de procesos respiratorios (Minchin et al., 1998; Cohen et al., 2005).

La condición ambiental es determinante sobre la actividad del reparto. La humedad relativa, las bajas temperaturas y la menor incidencia de luz sobre las hojas obligan en ciertas situaciones, a provocar desvíos en los flujos de carbohidratos afectando a puntos importantes como los ápices. Si se trata de ápices de la parte aérea, el desvío de carbohidratos puede definir situaciones de supervivencia, mantener su carácter vegetativo o estimular en ellos la capacidad de florecer (Whiley *et al.*, 1989, Bonhome et al., 2005).

La regulación del metabolismo se asocia a la disponibilidad de compuestos energéticos (Gaucher et al., 2005) y actividad enzimática, lo que, a su vez regula las relaciones fuente-sumidero (Minchin et al., 1997; Paul y Driscoll, 1997; Dry y Loveys, 1998, Rolland *et al.*, 2002)) y cuyos efectos se manifiestan en la acumulación de materia seca.

La búsqueda de una relación consistente en el reparto de carbohidratos por la planta ha generado algunas hipótesis de estudio. La alometría (West et al., 1997) predice relaciones específicas e interespecíficas entre hojas raíces y biomasa reproductiva (Enquist, 2002). Al respecto se proponen dos conceptos en cuanto a partición: (a) modelo jerárquico, en el que existen prioridades predeterminadas y (b) modelo proporcional, en el cual los distintos órganos

reclaman parte del “pool” de carbohidratos de acuerdo con su fuerza sumidero (Gutierrez et al., 1985, Bustan y Goldschmidt, 1999)

En fruticultura, las técnicas de cultivo consisten, precisamente, en alterar los patrones normales de distribución de fotoasimilados para dirigirlos hacia la producción y el desarrollo satisfactorio de los frutos. Es más, en algunos cultivares nuevos se ha demostrado la existencia de mecanismos genéticos capaces de aumentar el desvío carbohidratos hacia la producción de frutos (De Jong y Grossman, 1995, Bepete y Lakso, 1998).

La “arquitectura” de la planta, entendida como la red de conexiones entre frutos y con el movimiento de carbono en su interior, determina la ordenación espacial de los órganos y, de esta forma, su actividad (fotosíntesis y respiración), mediada por el intercambio de energía con el medio ambiente (Higuchi et al. 1998; Morinaga et al., 2003). Todo lo cual tiende a uniformizar el calibre, la madurez y calidad de los frutos.

En este capítulo se estudian las variaciones fisiológicas que provoca la alta densidad y la conducción de árboles en túnel (Slender-Spindle 4x1), con el fin de dar una explicación a los resultados. Para ello se determina y cuantifica la composición de los tipos principales de carbohidratos presentes en plantas de chirimoyo, en tres etapas dentro de ciclo fenológico y en sus raíces, floema, tejido foliar y en epidermis, pulpa y tejido seminal de fruto, en comparación con el sistema de conducción tradicional en vaso (6x4 m).

6.2 Objetivos

Los objetivos de este estudio son:

- 6.2.1. Determinar la composición de azúcares que presentan los órganos hoja, floema, raíz y fruto en su epidermis, mesocarpo y semilla, en árboles que están sometidos a los sistemas de conducción Vaso 6x4 y Slender-Spindle 4x1 túnel, en tres épocas del ciclo fenológico.
- 6.2.2. Establecer el reparto de azúcares entre órganos, mediante el análisis de concentración en tres etapas dentro del ciclo

fenológico en plantas que se han sometido a los sistemas de conducción Vaso 6x4 y Slender-Spindle 4x1 túnel, en tres épocas del ciclo fenológico.

Materiales y Métodos

6.3 Materiales y métodos

La localización del experimento y su diseño fueron iguales a los presentados en el Capítulo 1.

De plantas conducidas en Vaso 6x4 m y en Slender-Spindle 4x1 m túnel-luz, se tomaron muestras de: (1) raíz, a 10 cm de profundidad bajo la copa de árboles (2) hojas de ramillas en diferentes partes de la planta (3) floema de ramillas del año (4) epidermis, pulpa y tejido seminal de los frutos. Las muestras se tomaron en la época de cuajado (enero), reinicio del crecimiento de los frutos (septiembre) y en el momento de la recolección y antes de la brotación (noviembre).

Para la extracción de azúcares solubles se tomaron 100 mg de muestra a los que se añadieron 1 ml de etanol al 80% y 100µl de solución con 60 mg ml⁻¹ de manitol (Sigma Química, Barcelona-España), u n azúcar no presente en el chirimoyo y utilizado como patrón interno. La extracción se realizó en un baño a 90°C durante 5 min, removiendo periódicamente las muestras. El homogenizado resultante se centrifugo a 15000 g durante 10 min y el sobrenadante se recogió en un tubo eppendorf. Se añadió 1 ml de etanol al 80%, repitiendo el proceso (ebullición, centrifugación y recolección del sobrenadante) dos veces mas. Una vez recogidos todos los sobrenadantes se evaporó en Speed-Vac (SAVANT R, Holbrock-New Cork, USA) hasta un volumen final de 0,5 ml. Para la purificación se prepararon columnas de intercambio (5 ml) catiónico y aniónico en jeringas de plástico. La resina catiónica (Dowex, 1x 4-100 50-100 mesh, Supelco) se añadió suspendida en HCl 2M, y la aniónica (Dowex, 1 x 4-100 50-100 mesh, Sigma Química, Barcelona-España) suspendida en Na₂CO₃ 1M. Tras añadir las resinas, cada jeringa se lavó varias veces con agua mQ, hasta alcanzar un pH entre 4,5 -5 para la resina catiónica y un pH entre 7,5-8 para la resina aniónica (Mehouachi et al., 1995). Los 0,5 ml de muestra se hicieron pasar por la columna catiónica y después por la aniónica acoplada con un filtro de nylon de 0,45µm y un cartucho SEP-PAK C-18 previamente activado con metanol, descargando el filtrado en un nuevo tubo eppendorf. El contenido se evaporó en Spedd-Vac hasta el estado de gota seca. El residuo seco se redisolvió en 100µl de una solución de acetonitrilo y agua ultra pura (60:40).

Para la determinación de los azúcares presentes se inyectaron 20µl de esta solución en un HPLC Spectra System (Spectra, San José-California, USA) equipado con un refractómetro diferencial R 150, una bomba de vacío P2000 y un sistema de procesamiento de datos Chrom Queso para Windows NT. La columna utilizada fue del tipo Hypersil APS-2 (Waters, Midford-Massachussets, USA), 100 x 3,0 mm, adaptada a una precolumna. El disolvente utilizado fue una mezcla de acetonitrilo y agua mQ (80:20). A flujo de 1,0 ml min⁻¹ (Mehouachi *et al.*, 1995)

Los azúcares fructosa, glucosa, sacarosa, rafinosa y glucosa 6-P, se identificaron por comparación del tiempo de retención con muestras de patrones puros y se cuantificaron por extrapolación con una curva de calibración, elaborada con concentraciones conocidas de cada azúcar. Se utilizó un factor de corrección dependiente de la recuperación de manitol y los resultados se expresaron como mg de azúcar por gramo de peso seco (mg g⁻¹ PS).

A los resultados se les aplicó al análisis de la varianza, utilizando el test de Tukey para la comparación de medias.

Resultados y Discusión

6.4 Resultados

De acuerdo con las determinaciones realizadas, los azúcares más abundantes en la composición de los órganos analizados son glucosa 6-P, rafinosa, sacarosa, fructuosa y glucosa, estos dos últimos con mayor concentración, especialmente en el mesocarpo y en la época de maduración del fruto.

En el momento del cuajado, los únicos azúcares detectados en las hojas fueron glucosa (Fig. 6.1A) y fructosa (Fig. 6.2A), la segunda en cantidades superiores a la primera. La concentración de glucosa se mostró independiente del tipo de conducción, pero la de fructosa fue significativamente mayor en las hojas de los árboles conducidos en vaso 6x4 (72.8 mg·g ps) que en las de los árboles conducidos en S-Sp túnel 4x1 m (51.2 mg·g ps). La concentración de sacarosa (Fig. 6.4A) fue muy escasa comparada con la de sus monosacáridos, de modo que la diferencia entre el sistema de conducción en vaso 6x4 m (0.84 mg·g ps) y en S-Sp 4x1 túnel/luz (1.35 mg·g ps) aunque alcanzó la significación estadística, no debe ser tenida en cuenta.

La evolución temporal de la glucosa (Figs. 6.1B y C) y la fructosa (Figs. 6.2B y C) se mostró prácticamente constante hasta el inicio de la senescencia de las hojas, en que disminuyó significativamente para ambos azúcares respecto de etapas anteriores del desarrollo, y perdiendo la fructosa (Figs. 6.4B y C) la significación estadística por efecto del sistema de conducción empleado, de modo que éste solo se mostró determinante en el momento del cuajado y con una mayor exigencia para el sistema en vaso 6x4. Las concentraciones de sacarosa permanecieron estadísticamente constantes y con valores muy bajos como para ser tenidos en cuenta (Figs. 6.4 B y C).

La glucosa y la fructosa fueron, también, los azúcares más abundantes en el floema, junto con la glucosa 6-P, en el momento del cuajado del fruto (Fig. 6.1 A; 6.2 A y Fig. 6.3 A, respectivamente). Para los tres azúcares la concentración fue, asimismo, significativamente mayor en el sistema vaso 6x4 (20.6, 63.2 y 66.7 mg·g ps, respectivamente) que en el S-Sp túnel 6x1 (13.0, 37.7 y 38.5 mg·g ps, respectivamente). En este tejido, la concentración de sacarosa (Fig. 6.4A) apenas superó los 2 mg·g ps, con independencia del sistema de conducción, y una concentración similar se encontró para la rafinosa (Fig. 6.5

A). También en este caso, las concentraciones de fructosa y glucosa fueron disminuyendo con el tiempo, alcanzando los valores mas bajos al inicio de la etapa de senescencia y perdiendo la significación estadística (Figs. 6.1 y 6.2). De nuevo, pues, los mayores valores se obtienen para la conducción en vaso en el momento del cuajado, pero en este caso persisten para la fructosa durante el reinicio del desarrollo del fruto (septiembre) (85,4 mg·g ps para la conducción en vaso y 47,2 mg·g ps , para S-Sp 4x1 m túnel/luz). La concentración de glucosa 6-P, sin embargo, aumentó significativamente con el tiempo alcanzando los máximos valores en el momento del reinicio del desarrollo del fruto, tanto para la conducción en vaso (33,4 mg·g ps) como para la conducción S-Sp (29,1 mg·g ps). Desde ese momento hasta la maduración del fruto su concentración en el floema permaneció constante (Fig. 6.4 B yC).

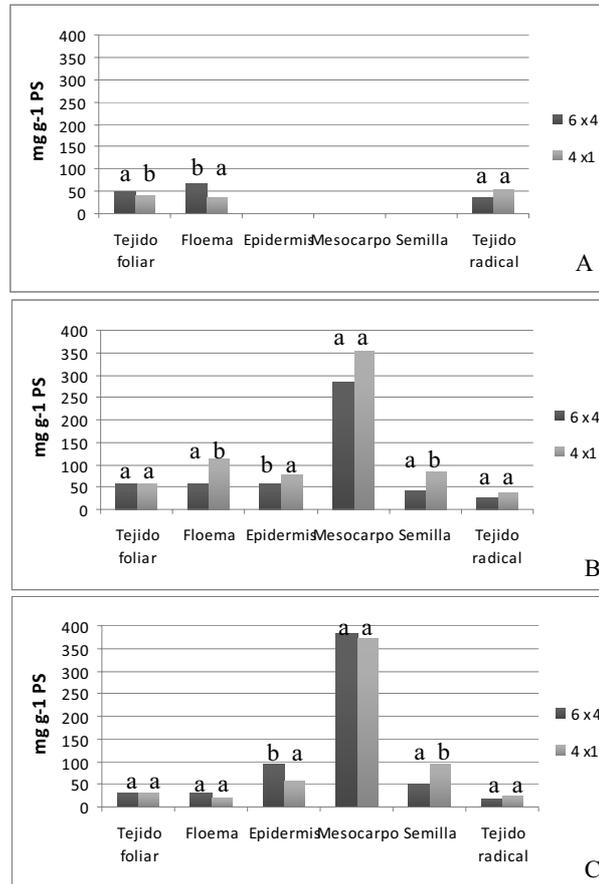


Figura 6.1. Concentraciones de glucosa (mg g⁻¹ ps) en diferentes órganos del chirimoyo, en tres épocas de muestreo (A) Enero, (B) Septiembre, (C) Noviembre, para los sistemas de conducción en vaso 6x4 m y S-Sp túnel/luz 4x1 m. (P ≤ 0,01)

Las concentraciones de sacarosa sufrieron un incremento final, significativo con independencia del sistema de conducción (Fig. 6.4 B y C). La rafinosa, por el contrario permaneció estable durante todo el periodo de estudio (Fig. 6.5).

En el sistema radical, de los dos monosacáridos en estudio, la glucosa fue el más abundante en el momento del cuajado, pero sin que existieran diferencias significativas de su concentración por efecto de la conducción en vaso (36,4 mg·g ps) o en S-Sp 4x1 túnel/luz (53,4 mg·g ps) (Fig. 6.1 A). La concentración de fructosa fue marcadamente inferior, apenas superando los 5 mg·g ps y sin diferencias significativas por efecto del sistema de conducción (Fig. 6.2 A). La evolución de ambos azúcares fue, en las raíces, similar a la encontrada en hojas y en el floema, esto es, se mantuvo constante hasta el término de la parada invernal (septiembre) y descendió significativamente con el desarrollo del fruto, alcanzando los valores mas bajos en el momento de la maduración (Fig. 6.1 y 6.2). Un aspecto relevante los constituye el hecho de que en la conducción S-Sp 4x1 m túnel/luz el descenso de la concentración de glucosa desde el momento del cuajado del fruto (53,6 mg·g ps) hasta su maduración (23,1 mg·g ps) fue mas rápido que en la conducción en vaso (36,4 mg·g ps y 18,5 mg·g ps, respectivamente).

También resulta relevante destacar la elevada concentración de sacarosa en el tejido radical en comparación con su concentración foliar y en el floema (Fig. 6.4). En el momento del cuajado del fruto se obtuvieron las concentraciones mas elevadas de este disacárido, disminuyendo con el transcurso del tiempo mas lentamente en la conducción S-Sp, al contrario de lo ocurrido con la glucosa. En el momento en que el fruto reiniciaba su crecimiento lineal, el contenido radical de sacarosa en la conducción S-Sp 4x1 m túnel/luz (36,8 mg·g ps) fue significativamente mayor que en la conducción en vaso (19,4 mg·g ps) (Fig. 5.4 B). Al igual que para sus monosacáridos, la concentración mas baja se obtuvo, para ambos sistemas de conducción en el momento de la maduración del fruto (Fig. 6.4 C).

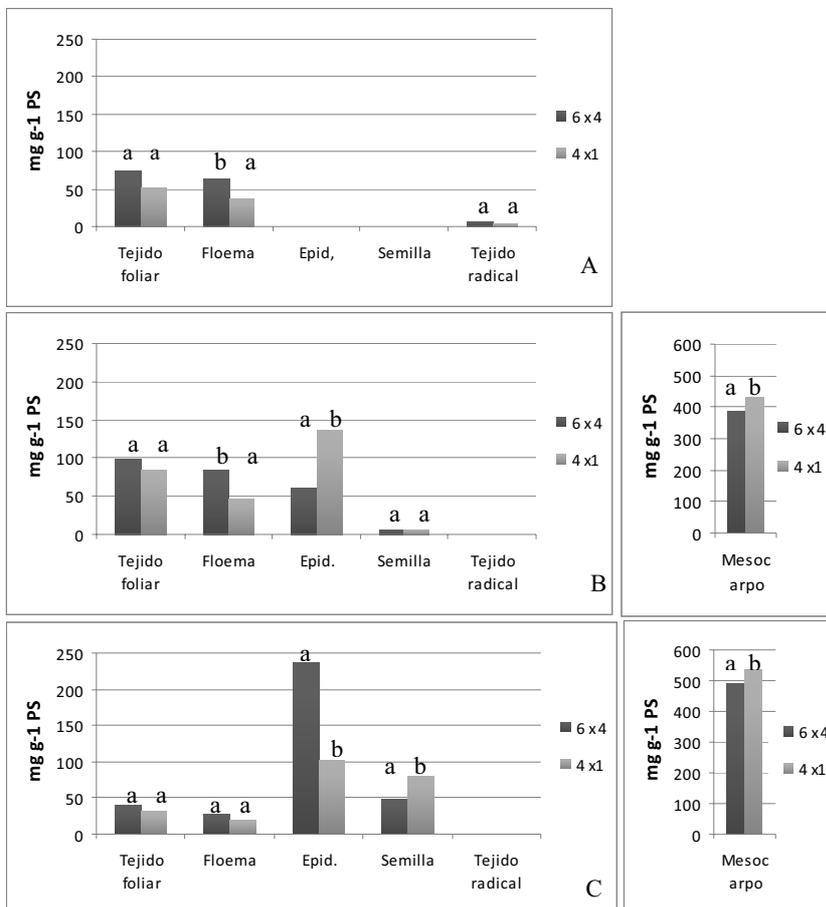


Figura 6.2. Concentraciones de fructosa ($\mu\text{g g}^{-1}$ ps) en diferentes órganos del chirimoyo, en tres épocas de muestreo (A) Enero, (B) Septiembre, (C) Noviembre, para los sistemas de conducción en vaso 6x4 m y S-Sp 4x1 m túnel/luz.

La pulpa de los frutos es muy rica en glucosa (Fig. 5.1 B y C) y fructosa (Fig. 6.2 By C). La concentración de ambos azúcares crece con el tiempo, pero con diferencias significativas imputables al sistema de conducción. Así, mientras en el sistema en vaso la glucosa pasa de 285,9 mg·g ps en el momento en que el fruto inicia el crecimiento lineal a 381,4 mg·g ps en el momento de la maduración, en el sistema S-Sp pasa de 352,6 mg·g ps a 373,0 mg·g ps, respectivamente. Del mismo modo, mientras la concentración de fructosa en la pulpa pasa de 386,3 mg·g ps a 488,2 mg·g ps, respectivamente, para el sistema de conducción en vaso, en el sistema de conducción S-Sp pasa de 433,3 mg·g ps a 536,0 mg·g ps. Es de destacar que la concentración de glucosa y fructosa en el sistema de conducción S-Sp al inicio de la fase lineal del crecimiento del fruto es prácticamente la misma que se alcanza con el sistema en vaso en el momento de la maduración del fruto (Figs. 6.1 By C, 6.2 B y C). Es más la concentración de glucosa en el mesocarpo de los frutos procedentes de árboles conducidos en el sistema S-Sp 4x1 m túnel/luz es prácticamente constante entre las dos fechas indicadas. Todo ello indica que el desarrollo del fruto es más rápido para la conducción en S-Sp 4x1 m túnel/luz, lo que a su vez significa una anticipación de la maduración (datos no presentados).

La concentración de glucosa 6-P también aumentó con el transcurso del tiempo, pero al igual que en el caso de la fructosa y de la glucosa este aumento fue solo significativo para la conducción en vaso 6x4 m, consecuencia de los valores más altos iniciales presentes en los frutos de los árboles conducidos en el sistema S-Sp 4x1 m túnel/luz (Fig. 6.3 B y C).

En el caso de la piel del fruto, la evolución de las concentraciones de glucosa y fructosa fue dependiente del sistema de conducción empleado. Así, mientras para el sistema de conducción en vaso, las concentraciones de glucosa y fructosa aumentaron desde el inicio del crecimiento lineal del fruto (57,1 mg·g ps y 59,7 mg·g ps, respectivamente) hasta su maduración (93,8 mg·g ps y 237,8 mg·g ps, respectivamente), en el sistema de conducción S-Sp su concentración en el momento en que el fruto iniciaba su crecimiento (77,4 mg·g ps y 137,0 mg·g ps, respectivamente) fue mayor que en el momento de la maduración (56,3 mg·g ps y 237,8 mg·g ps, respectivamente).

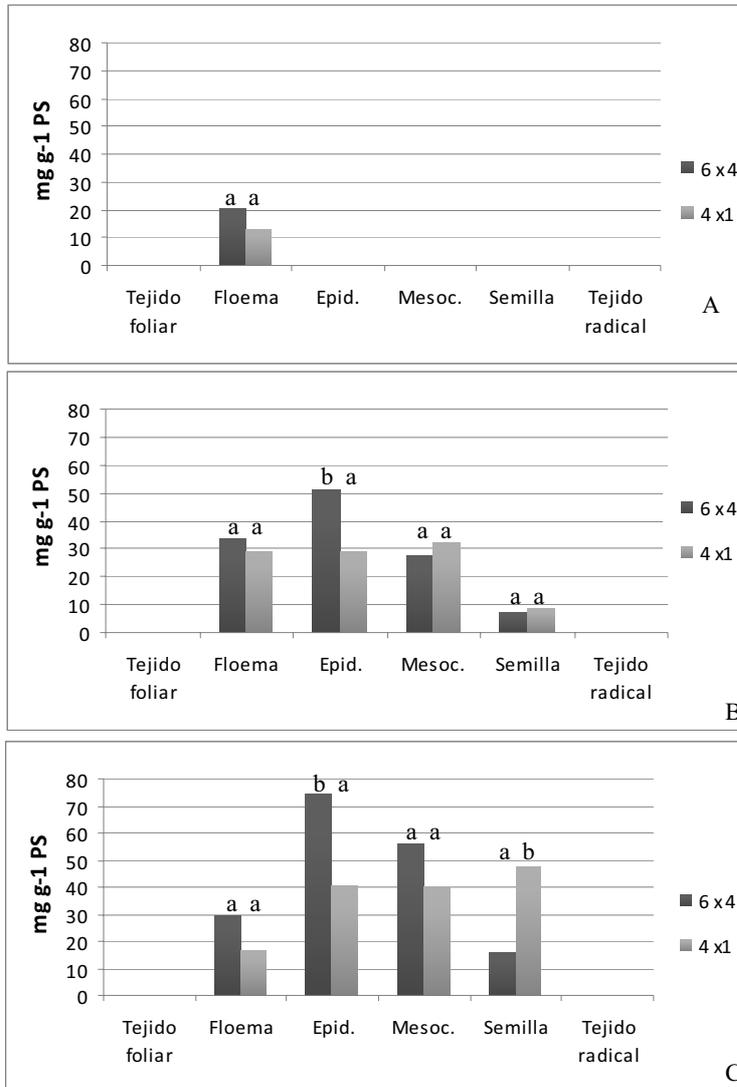


Figura 6.3. Concentraciones de glucosa 6-P ($\mu\text{g g}^{-1}$ ps) en diferentes órganos del chirimoyo, en tres épocas de muestreo (A) Enero, (B) Septiembre, (C) Noviembre, para los sistemas de conducción en vaso 6x4 m y S-Sp 4x1 m túnel/luz.

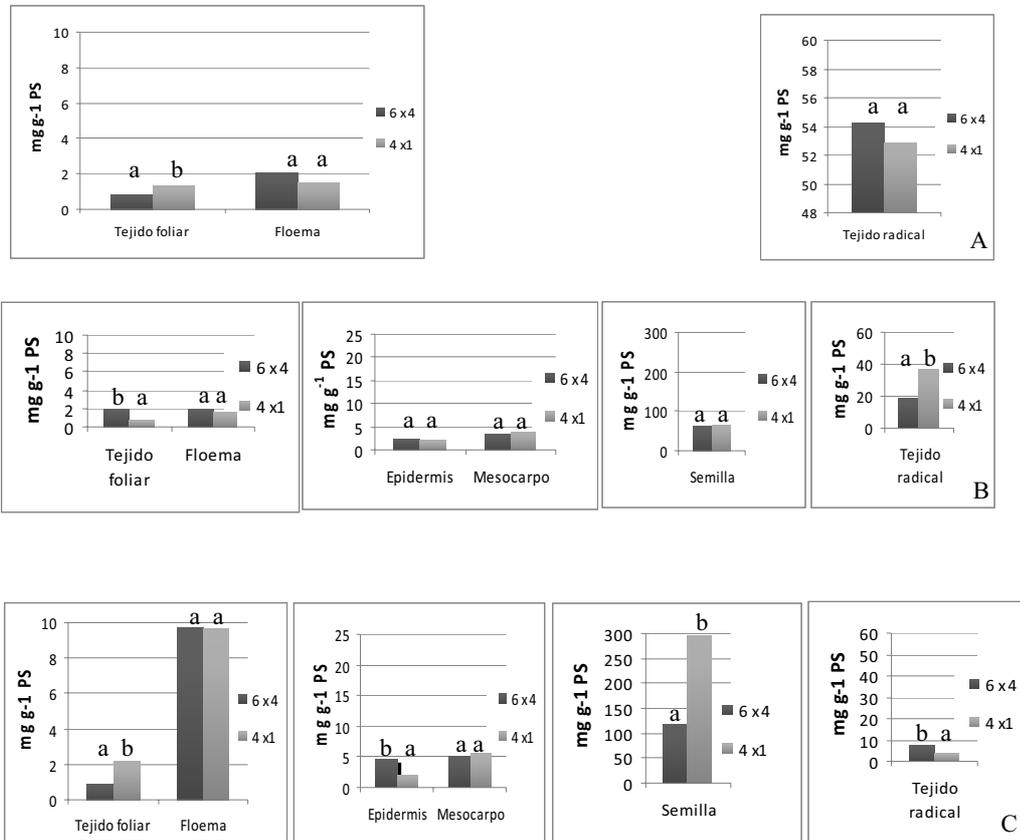


Figura 6.4. Concentraciones de sacarosa ($\mu\text{g g}^{-1}$ ps) en diferentes órganos del chirimoyo, en tres épocas de muestreo (A) Enero, (B) Septiembre, (C) Noviembre, para los sistemas de conducción en vaso 6x4 m y S-Sp 4x1 m túnel/luz.

Considerados conjuntamente la pulpa y la piel, su concentración de fructosa y glucosa, aumentan, entre los dos estados fenológicos estudiados, con independencia del sistema de conducción. Así, la concentración de fructosa para el sistema de conducción en vaso, paso de 446,1 mg·g ps a 726,0 mg·g ps desde el inicio del crecimiento lineal del fruto hasta su maduración, mientras que para el sistema de conducción S-Sp, paso de 570,2 mg·g ps a 637,4 mg·g ps, respectivamente. Del mismo modo la concentración de glucosa paso, para

el sistema en vaso, de 343,0 mg·g ps a 475,2 mg·g ps, respectivamente, y en el sistema S-Sp de 430,0 mg·g ps a 429,3 mg·g ps. Ello indica que, globalmente, la concentración de estos azúcares en el fruto aumenta con el tiempo, como es lógico, pero para el caso de la glucosa la saturación se alcanza ya en las primeras fases del crecimiento del fruto. Por otra parte, las variaciones encontradas en la piel quedan ocultas con estos cálculos. La tendencia de las concentraciones de glucosa y fructosa a descender en la piel de los frutos procedentes de la conducción S-Sp junto con el contenido inicial mas alto de glucosa y fructosa, ratifican el efecto de estímulo del desarrollo del fruto y, con ello, de la maduración provocado por el sistema de conducción S-Sp 4x1 m túnel/luz.

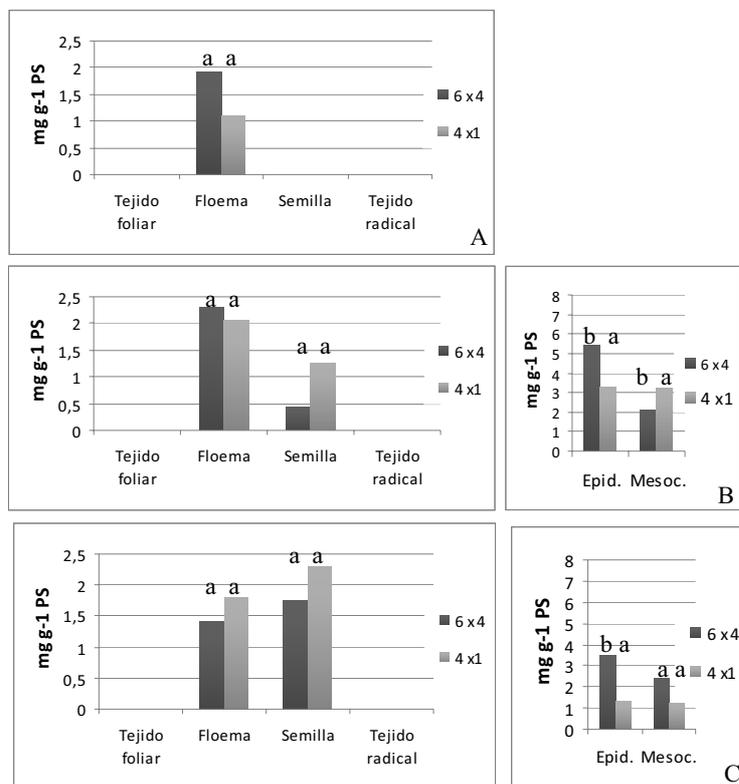


Figura 6.5. Concentraciones de rafinosa ($\mu\text{g g}^{-1}$ ps) en diferentes órganos del chirimoyo, en tres épocas de muestreo (A) Enero, (B) Septiembre, (C) Noviembre, para los sistemas de conducción en vaso 6x4 m y S-Sp 4x1 m túnel/luz

En la semilla los azúcares más abundantes fueron glucosa y sacarosa. En el momento en que el fruto reiniciaba el crecimiento lineal solamente la concentración de glucosa mostró una diferencia significativa a favor de la conducción en S-Sp (Fig. 6.1 B). El contenido en todos los azúcares aumentó significativamente con el transcurso del tiempo hasta la maduración del fruto. En ese momento, el azúcar más abundante en la semilla fue la sacarosa seguida de la glucosa y fructosa, en concentraciones similares. Debe destacarse que en esta fecha el sistema de conducción en S-Sp consiguió aumentar significativamente la concentración de todos los azúcares en la semilla (Figs. 6.1 C, 6.2 C, 6.3 C y 6.4 C), con la excepción de la rafinosa (Fig. 6.5 C), pero cuyos valores tan bajos (aproximadamente 1% de los valores de la concentración de sacarosa) restan importancia a este hecho.

Al igual que para la pulpa, la concentración de glucosa 6-P en la piel aumentó significativamente en la conducción en vaso, y también aquí en la conducción S-sp túnel/luz.

Las concentraciones de sacarosa y rafinosa en ambos tejidos, pulpa y piel, fueron muy bajas, comparadas con las de glucosa y fructosa, como para tenerlas en cuenta. En la pulpa apenas superaron el 1% de la concentración de glucosa y fructosa, y en la piel no superaron el 4% (Fig. 6.4 B y C, Fig. 6.5 B y C).

6.5 Discusión

Los resultados presentados resaltan la importancia que la evolución en el tiempo de la demanda de carbohidratos tiene sobre el reparto de los mismos entre los diferentes órganos de la planta (Phu, et al., 1990) y la influencia sobre ello del sistema de conducción. Loescher *et al.*(1990), Lakso *et al.*(1999), señalan que la fuerza con que se demandan carbohidratos está asociada a la naturaleza del sumidero más que la a distancia a la fuente y/o a las conexiones vasculares que existen entre fuente y sumidero (Loescher *et al*, 1990). Por otra parte, los azúcares actúan en respuesta a señales metabólicas que afectan a su producción, transporte, almacenamiento y, finalmente, utilización

(Smeekens, 2000, Chopra *et al.*, 2005). En este sentido, los frutos son los sumideros más potentes de carbohidratos capaces de estimular la actividad fotosintética. Experimentos con manzanos revelan que el fruto es un competidor de carbohidratos tan fuerte que su presencia reduce la superficie foliar, a pesar de lo cual la planta genera más materia seca que en ausencia de frutos (Lenz, 1978, Lakso *et al.*, 2001).

De acuerdo con ello, pues, y a la vista de los resultados, pueden establecerse algunos comportamientos generales respecto del reparto de carbohidratos en el chirimoyo. Así, las diferencias temporales de la concentración de los carbohidratos analizados son comunes a otras especies, tanto leñosas (Loescher *et al.*, 1990) como herbáceas (Nilsen y Vierskov, 1990), y responden a las necesidades específicas de la etapa del ciclo fenológico estudiado (Grossmann y DeJong, 1994, Edson *et al.*, 1995), esto es, el desarrollo del fruto. Ello demuestra la influencia de éste en el reparto de carbohidratos (Valantin *et al.*, 1999), determinada más por el número de frutos que se encuentran en crecimiento que por su desarrollo individual (Li *et al.*, 2003). Esto es, sobre el reparto de carbohidratos tiene más influencia el número de frutos que se encuentran en crecimiento que el tamaño que adquiere cada uno de ellos (Agustí, 2004). Este aspecto queda ratificado por las altas concentraciones de glucosa y fructosa encontradas en las hojas y en el floema en nuestros experimentos, al mismo tiempo que ponen de relieve la importancia que representan los procesos de producción primaria y de transporte a los sumideros (Moing *et al.*, 1992; Valantin *et al.*, 1994).

Este aspecto explica por qué la concentración de glucosa, glucosa 6-P y fructosa en el momento del cuajado es mayor en el sistema de conducción en vaso 6x4 que en S-SP 4x1 túnel. El mayor número de frutos en desarrollo del primero eleva la capacidad sumidero del árbol y provoca un estímulo, de acuerdo con los experimentos de Lenz (1978), de la actividad fotosintética y de la producción de azúcares. Pero esta situación cesa casi inmediatamente, e incluso revierte para el caso de la glucosa (ver Fig. 6 A), al destapar parcialmente los árboles conducidos en S-SP 4x1 túnel. En efecto, la fotoinhibición que presentan éstos es inferior a la de los árboles conducidos en vaso 6x4 y, por tanto, abiertos a la luz (ver Fig. 3.1), permitiendo una mayor actividad fotosintética. El mayor estímulo fotosintético regulado por el sistema

de conducción en vaso, por desarrollar mayor número de frutos, queda disminuido por la fotoinhibición de las hojas que el propio sistema conlleva, y la menor demanda del sistema de conducción en S-Sp 4x1 túnel por desarrollar menor número de frutos queda parcialmente compensada por su menor fotoinhibición. El resultado final es un desarrollo más rápido de los frutos en este último sistema por dos razones: un menor número de frutos en competencia y una mayor actividad fotosintética.

En septiembre, esto es, a salida de la parada invernal en la zona de nuestros experimentos (Quillota, Chile), la producción de fotoasimilados y su movilización a los sumideros (frutos) se reanuda (Capítulo III) como consecuencia del crecimiento final del fruto. Ello conlleva una elevada concentración de glucosa y fructosa en todos los tejidos del fruto estudiados, sobre todo en la pulpa, y de sacarosa en la semilla, así como de almidón (datos no presentados), y un incremento de la concentración de todos ellos a lo largo del periodo de crecimiento del fruto hasta la maduración. En este caso, las concentraciones de los azúcares estudiados son mayores en los frutos procedentes de la conducción S-Sp 4x1 túnel, al contrario de lo que ocurría en el momento del cuajado, consecuencia, como ya se ha dicho, del destape parcial del túnel. Con el transcurso del tiempo las concentraciones de glucosa, fructosa y glucosa 6-P aumentan significativamente hasta alcanzar los máximos valores en el momento de la maduración. La única excepción es la glucosa en el sistema S-Sp 4x1 túnel que apenas cambian con el desarrollo del fruto; sus valores en las primeras fases del crecimiento lineal del fruto ya eran próximos a los valores del momento de la maduración.

Estos cambios no tienen su correspondencia con la evolución de las concentraciones de glucosa y fructosa en el floema, que disminuyen con el tiempo hasta la maduración. El transporte en el floema es consecuencia de la demanda de los sumideros (Schöning y Kollman, 1977; Minchin y Lacoite, 2005), de modo que cuando el fruto completa su crecimiento, deja de crecer y madura. El descenso de la concentración de azúcares en el floema es consecuencia de ello, es decir, de una falta de demanda por parte del fruto.

La capacidad del fruto para regular el reparto de carbohidratos también queda reflejada en la evolución de la concentración de éstos en la raíz. Sacarosa, fructosa y, sobre todo, glucosa desciende su concentración en el tiempo,

poniendo de relieve la competencia con el fruto en desarrollo. Este aspecto ya fue puesto de manifiesto por Gaucher *et al.* (2005) comparando el reparto de carbohidratos en árboles de albaricoquero cultivados en secano y en regadío; el mayor desarrollo de los frutos en regadío restringía significativamente la acumulación en las raíces del C fijado. Asimismo, Edson *et al.* (1995) distribuye la eficiencia sumidero de los distintos órganos de la planta en función de su ganancia en peso seco y los clasificó por el siguiente orden decreciente: frutos, brotes (con sus hojas) y raíces.

Por otra parte, el crecimiento de las raíces, de acuerdo con nuestros estudios (datos no presentados), se produce hacia fines de la temporada estival. Los elevados valores de glucosa y sacarosa en enero (HS) señalan la preparación para una época de fuerte demanda, como es el inicio del crecimiento de los frutos y el término de la expansión foliar (Lescouret *et al.*, 1998). La mayor concentración de glucosa, fructosa y sacarosa en las raíces de los árboles conducidos en S-Sp 4x1 túnel, respecto de los conducidos en vaso 6x4, sobre todo a la salida del invierno (septiembre, HS) en que alcanza la significación estadística, es consecuencia de los niveles más bajos de fotoinhibición. La mayor capacidad fotosintética también se registra en un mayor aporte de carbohidratos a las raíces.

Otro aspecto interesante se refiere a los contenidos en rafinosa que presentan las semillas. La vía para esta acumulación tiene su punto de partida en las reservas temporales de fotoasimilados en forma de sacarosa en las vacuolas y como almidón en el estroma del cloroplasto de las células del mesofilo, desde donde se transportan a los puntos de demanda (Moing *et al.*, 1992). El transporte hacia los sumideros se realiza en forma de sacarosa o como tal, es decir, como rafinosa, dependiendo de la especie y de descarga en el floema. Este trisacárido ha sido relacionado con situaciones de estrés. Las especies subtropicales y tropicales están dentro del grupo de las denominadas especies recalcitrantes (Crowe, 1998), que muestran una alta sensibilidad a estrés por desecación, lo que afecta de forma importante el proceso germinativo. Blackman *et al.* (1991) atribuyen al oligosacárido rafinosa la acción de protector metabólico en condiciones de estrés.

Literatura citada

6.6 Literatura citada

- Aesbacher, R., Schiefelbein, T. y Benfey, P. 1994. The molecular basis of root development. Annual review Plant Physiology Molecular Biology. Vol 45, 25-45.
- Agustí, M. 2004. Fruticultura. Ed. Mundi Prensa, S.A., Madrid, España. 493 pp.
- Bachman, M. y Keller, F. 1995. Metabolism of the raffinose family oligosaccharides in leaves of *Ajuga reptans* L. : inter- and intracellular compartmentation. Plant Physiology. Vol 109 n° 3 991 - 998
- Bepete, M. and A.N. Lakso, 1998. Differential effects of shade on early season fruit and shoot growth rates in 'Empire' apple branches. HortScience 33: 823-825.
- Bonhome, M., Regea, R., Lacoitea, A., y Gendraud, M. 2005. Influences of cold deprivation during dormancy on carbohydrate contents of vegetative and floral primordia and nearby structures of peach buds (*Prunus persica* L. Batch). Scientia Hort. Vol 105. Issue 2. 23 -240
- Blackman, S., Wettlaufer, R., Obendorf, A. y Leopold, A. 1991. Maturation proteins associated with desiccation tolerance in soybean. Plant Physiology 96 (2): 868-874.
- Bouma, T.J., R.D. Yanai, A.D. Elkin, U. Hartmond, D.E. Flores-Alva, and D.M.
- Eissenstat, 2001. Estimating age-dependent costs and benefits of roots with contrasting lifespan: comparing apples and oranges. New Phytologist 150: 685-695
- Bustan, A. and E. E. Golschmidt, 1999. Examination of 'Hierarchical' and 'Proportional' dry matter partitioning models with potted citrus trees. Acta Horticulturae 499: 81-90.
- Büchi, R., Bachman, M. y Keller, F. 1998. Carbohydrate metabolism in source leaves of sweet basil (*Ocimum basilicum* L.), a starch-storing and stachyose-translocating labiate. Journal Plant Physiology. Vol 153, n° 3-4 pp 308 - 315.
- Cohen, S., Raveh E.Y., Grava A. y Goldschmit E. 2005. Physiological responses of leaves, tree growth and fruit yield of grapefruit trees under reflective shade screens. Scientia Horticulturae. Vol. 107: 25-35.
- Chopra, J; Kaur N; Gupta A. 2005. Role of enzymes of sucrose-starch conversion in seed sink strength in mung bean. *Biol Plant*. 49 (4): 561-566.
- Crowe, J., Carpenter, J. y Crowe, L.M. 1998. The role in vitrification in anhydrobiosis. Annual Review plant Physiology and Molecular Biology. Vol 60: 73-103

- DeJong, T. M. and Y. L. Grossman, 1995. Quantifying sink and source limitations on dry matter partitioning to fruit growth in peach trees. *Physiologia Plantarum* 95: 437-443.
- Dry, P. y Loveys, B. 1998. Factor influencing grapevine vigour and the potential for the control with partial root zone drying. *Australian journal of grape and wine research*. 4 (3) 140- 148
- Edson, C., howell, G. y Flore, J. 1995. Influence of Crop Load on photosynthesis and dry matter partitioning of segval grapevines. Seasonal changes in dry matter partitioning, vine morphology yield and fruit composition. *Ann Journal Enology Viticulture*. 46: 478-485.
- Enquist, B. y Niklas, C. 2002. Global Allocation Rules for Patterns of Biomass Partitioning in Seed Plants. *Science* Vol. 295. no. 5559, 1517 - 1520
- Faust, M. 1989. *Physiology of temperature zone fruit trees*. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Gaucher, C., Gougeons, S., Mauffette, Y. y Messier, C. 2005. Seasonal variation in biomass and carbohydrates partitioning of understory sugar maple (*Acer saccharum*) and year birch (*Betula alleghaniensis*) seedlings. *Tree Physiology*. 25 (1): 93 -100
- Grossman, Y. L. and T. M. Dejong, 1995. Maximum Fruit Growth Potential Following Resource Limitation During Peach Growth. *Ann. Bot.* 75: 561-567.
- Grossman, Y. L. and T. M. Dejong, 1994. PEACH: A simulation model of reproductive and vegetative growth in peach trees. *Tree Physiol.* 14: 329-345.
- Gutierrez A. P., D. W. Williams, and H. Kido, 1985. A model of reproductive and development: the mathematical structure and biological considerations. *Crop Science* 25: 721-728.
- Higuchi, I., Utsonomiya, H. y Sakuratani, T. 1998. High temperature effects on cherimoya fruit set, growth and development under greenhouse conditions. *Scientia Horticulturae* 77: 23-31.
- Lakso, A. N., M. D. White, and D. S. Tustin, 2001. Simulation modeling of the effects of short and long-term climatic variations on carbon balance of apple trees. *Acta Hort.* 557:473-480.
- Lakso, A. N., R. M. Piccioni, S. S. Denning, F. Sottile, and J. Costa Tura, 1999 a. Validating an apple dry matter production model with whole canopy gas exchange measurements in the field. *Acta Hort.* 499:115:122.
- Lenz, F. 1978. Photosynthesis and respiration of citrus as dependent upon fruit load. *Proceedings of Internatioal Society of Citricultura*, 70-71.

- Lescourret, F., M. Ben Mimoun, and M. Génard, 1998. A simulation model of growth at the shoot-bearing fruit level. I. Description and parametrization for peach. *European J. of Agronomy* 9: 173-188.
- Lobianco, R., Rieger, M. y Sung, S. 1999. Activities of sucrose and sorbitol metabolizing enzymes in vegetative links in peach and correlation with sink growth rate. *J. am. Soc. Hort. Sci.* 124: 381-388
- Loescher, W., Mc Camant, T. y Séller, D. 1990. Carbohydrate reserves traslocation and storage in woody plant roots. *Hort Sciencie* 25: 274 – 281
- Li, Ch., Weiss D., Goldschmidt, E. 2003. Girdling affects carbohydrate-related Gene expression in leaves, bark and roots of alternate-bearing citrus trees. *Ann. Bot.* 92: 137-143
- Marcelis, L., Heuvelink, E. y Goudriaan, J. 1998. Modelling biomass production and yield of horticultural crops : a review. *Sci. Hort.* Vol 74, Iss. 1-2 : 83-111
- Mehouachi, J., Serna, D., Zaragoza, S., Agustí, M., Talon, M. y Primo-Milo, E. 1995. Defoliation increases fruit abscission and reduces carbohydrate levels in developing fruits and woody tissues of Citrus unshiu. *Plant Science* 107: 189-197.
- Minchin, P; Lacoïnte, A. 2005. New understanding on phloem physiology and possible consequences for modelling long-distance carbon transport. *New Phytol* 166.771-779.
- Moing, A., Carbonne, F., Rashad, M. y Gaudillère, J.P. 1992. Carbon fluxes in mature peach leaves. *Plant Physiology* 100: 1878-1884.
- Morinaga, K., Imai, S., Yakushiji, H. y Koshita, Y. 2003. Effects of fruit load on partitioning of ¹⁵N and ¹³C, respiration, and growth of grapevine roots at different fruit stages. *Scientia Horticulturae*. Vol 97: 239-253.
- Nielsen, T. y Vierskov, B. 1990. Regulation of Carbon Partitioning in Source and Sink Leaf Parts in Sweet Pepper (*Capsicum annum* L.) Plants Role of Fructose 2,6-Bisphosphate. *Plant Physiol.* Vol 93, 637-641
- Paul J. y Driscoll S.P. 1997. Sugar repression of photosynthesis: the role of carbohydrates in signalling nitrogen deficiency through source:sink imbalance. *Plant, Cell and Environment* 20, 110–116.
- Phu, N., Dickman, D., Pregitzer, K. y Hendrick, R. 1990. Late-season changes in allocation of starch and sugar to shoots, coarse roots and fine roots in two hybrid poplar clones. *Tree Physiology* 7: 95 – 105.
- Rolland, F., Moore, B. y Sheen, J. 2002. Sugar sensing and signaling in plants. *The Plant Cell* 14: 73 – 82
- Smeekens, S. 2000. Sugar-induced signaling transduction in plants. *Annual Review Plant Molecular Biology and Plant Physiology.* 51: 49-81

- Shaffer, B., Whiley, A. y Kholí, R. 1991. Effects on leaf age on gas exchange characteristics of avocado (*Persea ammericana* M.) *Sci. Hort.* 48, 21-29
- Schöning, U; Kollmann, R. 1997. Phloem translocation in regenerating in vitro heterografts of different compatibility. *J Exp Bot* Vol 48 N° 307, pp 289-295.
- Valantin, M., Gary , C. Vaissiere, B. y Frossard J., Effect of fruti load on partitioning of dry matter and energy in cantaloupe. 1999. *Ann. Bot* 84: 173 – 181
- Wang, S. y Stutte, G. 1992. The role of carbohydrates in active osmotic adjustment in apple under water stress. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 117: 816-823.
- West, B., Brown, J. y Enquist, B. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* Vol. 276 N° 5309: 122-126.
- Whiley,A.,Ramunsen, T., Saranah, J. y Wolstenholme, N. 1989. The effect of temperature on dry matter partioniting and starch accumulation in ten mango (*Manguifera indica* L.) cultivars. *J. Hort. Sci.* 64: 753-

6.7. Anexos

Tabla 1. Influencia del sistema de conducción del chirimoyo cv. 'Concha Lisa' sobre la evolución de la concentración (mg g^{-1} de ps) foliar de azúcares. Cada valor es la media de cuatro árboles y dos determinaciones por árbol. Enero se corresponde con el momento del cuajado del fruto, septiembre con el inicio de su desarrollo lineal y diciembre con la maduración.

Sistema de conducción	Tipo de carbohidratos	Enero	Septiembre	Noviembre
Trad. Vaso 6x4	Sacarosa	0.84 ± 0.38 a A	1.89 ± 0.46 b A	0.88 ± 0.3 a A
S-Sp 4x1 túnel	Sacarosa	1.35 ± 0.46 b A	0.79 ± 0.24 a A	2.16 ± 0.59 b A
Trad. Vaso 6x4	Fructosa	72.80 ± 21.58 b B	99.53 ± 24.84 aB	41.11 ± 8.39 a A
S-Sp 4x1 túnel	Fructosa	51.2 ± 8.9 a B	85.30 ± 23.31 a B	32.01 ± 8.8 a A
Trad. Vaso 6x4	Glucosa	50.68 ± 11.93 a B	56.41 ± 11.36 a B	30.58 ± 8.6 a A
S-Sp 4x1 túnel	Glucosa	40.27 ± 7.6 a A	56.07 ± 13.31 a B	32.01 ± 8.8 a A

Letras minúsculas diferentes indican diferencia significativa en columnas para un tipo de azúcar, letras mayúsculas diferentes indican diferencia significativa en filas para el mismo tipo de azúcar y en el mismo sistema de conducción. ($P \leq 0.01$)

Tabla 2. Influencia del sistema de conducción del chirimoyo cv. 'Concha Lisa' sobre la evolución de la concentración (mg g^{-1} de p s) de azúcares en el floema. Cada valor es la media de cuatro árboles y dos determinaciones por árbol. Enero se corresponde con el momento del cuajado del fruto, septiembre con el inicio de su desarrollo lineal y diciembre con la maduración.

Sistema de conducción	Tipo de carbohidrato	Enero	Septiembre	Noviembre
Trad. Vaso 6x4	Glucosa 6-P	20.62 ± 6.40 b A	33.38 ± 16.90 a B	29.60 ± 8.4 a B
S-Sp 4x1 túnel	Glucosa 6-P	13.04 ± 6.72 a A	29.08 ± 8.19 a B	16.63 ± 5.6 a B
Trad. Vaso 6x4	Rafinosa	1.93 ± 0.62 a A	2.31 ± 1.31 a A	1.41 ± 0.57 a A
S-Sp 4x1 túnel	Rafinosa	1.08 ± 0.42 a A	2.07 ± 0.92 a A	1.81 ± 0.9 a A
Trad. Vaso 6x4	Sacarosa	2.12 ± 0.67 a A	2.05 ± 0.61 a A	9.73 ± 4.9 a B
S-Sp 4x1 túnel	Sacarosa	1.47 ± 0.63 a A	1.55 ± 0.72 a A	9.63 ± 5.5 a A
Trad. Vaso 6x4	Fructosa	63.24 ± 26.78 b B	85.36 ± 23.40 b B	27.62 ± 14.9 a A
S-Sp 4x1 túnel	Fructosa	37.69 ± 23.25 a B	47.22 ± 19.0 a B	19.02 ± 6.82 a A
Trad. Vaso 6x4	Glucosa	66.66 ± 27.30 b B	56.79 ± 17.38 a B	28.98 ± 10.95 a A
S-Sp 4x1 túnel	Glucosa	38.46 ± 13.56 a B	112.59 ± 49.70 b C	19.44 ± 9.03 a A

Letras minúsculas diferentes indican diferencia significativa en columnas para un tipo de azúcar, letras mayúsculas diferentes indican diferencia significativa en filas para el mismo tipo de azúcar y en el mismo sistema de conducción. ($P \leq 0.01$)

Tabla 3. Influencia del sistema de conducción del chirimoyo cv. 'Concha Lisa' sobre la evolución de la concentración (mg g^{-1} de p s) de azúcares en las raíces. Cada valor es la media de cuatro árboles y dos determinaciones por árbol. Enero se corresponde con el momento del cuajado del fruto, septiembre con el inicio de su desarrollo lineal y diciembre con la maduración.

Sistema de conducción.	Tipo de carbohidrato	Enero	Septiembre	Noviembre
Trad. Vaso 6x4	Sacarosa	54.19 \pm 17.88 a C	19.41 \pm 10.87 a B	7.43 \pm 4.62 bA
S-Sp 4x1 túnel	Sacarosa	52.93 \pm 17.45 a C	36.80 \pm 15.76 b B	4.05 \pm 1.05 aA
Trad. Vaso 6x4	Fructosa	5.20 \pm 1.08 a B	3.56 \pm 12.07 a B	0.34 \pm 0.03 aA
S-Sp 4x1 túnel	Fructosa	4.22 \pm 1.05 a B	5.09 \pm 7.34 b B	1.05 \pm 0.40 aA
Trad. Vaso 6x4	Glucosa	36.38 \pm 10.12 a B	28.65 \pm 3.09 a B	18.54 \pm 17.56 aA
S-Sp 4x1 túnel	Glucosa	53.59 \pm 13.04 a C	36.58 \pm 9.67 a B	23.10 \pm 9.56 aA

Letras minúsculas diferentes indican diferencia significativa en columnas para un tipo de azúcar, letras mayúsculas diferentes indican diferencia significativa en filas para el mismo tipo de azúcar y en el mismo sistema de conducción. ($P \leq 0.01$)

Tabla 4. Influencia del sistema de conducción del chirimoyo cv. 'Concha Lisa' sobre la evolución de la concentración (mg g^{-1} de p s) de azúcares en la piel del fruto. Cada valor es la media de cuatro árboles y dos determinaciones por árbol. Enero se corresponde con el momento del cuajado del fruto, septiembre con el inicio de su desarrollo lineal y diciembre con la maduración.

Sistema de conducción.	Azúcar	Septiembre	Noviembre
Trad. Vaso 6x4	Glucosa 6-P	50.76 \pm 10.68 b A	74.56 \pm 14.02 b B
S-Sp 4x1 túnel	Glucosa 6-P	29.21 \pm 6.71 a A	40.89 \pm 8.47 a B
Trad. Vaso 6x4	Rafinosa	3.51 \pm 0.7 b A	54.01 \pm 9.8 b B
S-Sp 4x1 túnel	Rafinosa	1.29 \pm 0.76 a A	3.30 \pm 1.05 a B
Trad. Vaso 6x4	Sacarosa	2.27 \pm 0.73 a A	4.60 \pm 0.9 b B
S-Sp 4x1 túnel	Sacarosa	2.12 \pm 0.98 a A	2.13 \pm 0.4 a A
Trad. Vaso 6x4	Fructosa	59.74 \pm 9.1 a A	237.77 \pm 71.88 b A
S-Sp 4x1 túnel	Fructosa	136.96 \pm 57.35 b A	101.39 \pm 21.04 a A
Trad. Vaso 6x4	Glucosa	57.11 \pm 7.93 a A	93.80 \pm 15.29 b B
S-Sp 4x1 túnel	Glucosa	77.4 \pm 14.26 a B	56.34 \pm 10.0 a A

Letras minúsculas diferentes indican diferencia significativa en columnas para un tipo de azúcar, letras mayúsculas diferentes indican diferencia significativa en filas para el mismo tipo de azúcar y en el mismo sistema de conducción. ($P \leq 0.01$)

Tabla 5. Influencia del sistema de conducción del chirimoyo cv. 'Concha Lisa' sobre la evolución de la concentración (mg g^{-1} de p s) de azúcares en la pulpa del fruto. Cada valor es la media de cuatro árboles y dos determinaciones por árbol. Enero se corresponde con el momento del cuajado del fruto, septiembre con el inicio de su desarrollo lineal y diciembre con la maduración.

Sistema de conducción	Azúcar	Septiembre	Noviembre
Trad. Vaso 6x4	Glucosa 6-P	27.64 \pm 8.62 a A	56.1 \pm 13.3 a B
S-Sp 4x1 túnel	Glucosa 6-P	32.01 \pm 8.76 a A	40.3 \pm 7.6 a A
Trad. Vaso 6x4	Rafinosa	2.38 \pm 0.78 b A	2.16 \pm 0.59 a A
S-Sp 4x1 túnel	Rafinosa	1.22 \pm 0.72 a A	3.20 \pm 8.8 a B
Trad. Vaso 6x4	Sacarosa	3.59 \pm 0.86 a A	5.17 \pm 0.77 a B
S-Sp 4x1 túnel	Sacarosa	3.90 \pm 0.58 a A	5.64 \pm 0,92 b A
Trad. Vaso 6x4	Fructosa	386.34 \pm 90 a A	488.19 \pm 114.07 a B
S-Sp 4x1 túnel	Fructosa	433.28 \pm 73.5 b A	536.00 \pm 78.02 b B
Trad. Vaso 6x4	Glucosa	285.90 \pm 74.3 a A	381.44 \pm 60.54 a B
S-Sp 4x1 túnel	Glucosa	352.58 \pm 76.3 b A	372.97 \pm 70,19 a A

Letras minúsculas diferentes indican diferencia significativa en columnas para un tipo de azúcar, letras mayúsculas diferentes indican diferencia significativa en filas para el mismo tipo de azúcar y en el mismo sistema de conducción. ($P \leq 0.01$)

Tabla 6. Influencia del sistema de conducción del chirimoyo cv. 'Concha Lisa' sobre la evolución de la concentración (mg g^{-1} de p s) de azúcares en la semilla. Cada valor es la media de cuatro árboles y dos determinaciones por árbol. Enero se corresponde con el momento del cuajado del fruto, septiembre con el inicio de su desarrollo lineal y diciembre con la maduración.

Sistema de conducción.	Azúcar	Septiembre	Noviembre
Trad. Vaso 6x4	Glucosa 6-P	7.27 \pm 4.26 a A	15.96 \pm 5.91 a B
S-Sp 4x1 túnel	Glucosa 6-P	8.94 \pm 4.66 a A	47.47 \pm 46.96 b B
Trad. Vaso 6x4	Rafinosa	0.44 \pm 0.05 a A	1.76 \pm 0.79 a B
S-Sp 4x1 túnel	Rafinosa	1.26 \pm 0.22 a A	2.30 \pm 0.67 a B
Trad. Vaso 6x4	Sacarosa	62.70 \pm 22.46 a A	118.25 \pm 110.44 a B
S-Sp 4x1 túnel	Sacarosa	66.26 \pm 19.18 a A	198.18 \pm 65.08 b A
Trad. Vaso 6x4	Fructosa	5.5 \pm 1.38 a A	49.52 \pm 26.37 a B
S-Sp 4x1 túnel	Fructosa	5.96 \pm 1.34 a A	80.82 \pm 25.81 b B
Trad. Vaso 6x4	Glucosa	41.45 \pm 10.97 a A	51.03 \pm 20.53 a A
S-Sp 4x1 túnel	Glucosa	83.66 \pm 33.97 b A	95.41 \pm 26.13 b A

Letras minúsculas diferentes indican diferencia significativa en columnas para un tipo de azúcar, letras mayúsculas diferentes indican diferencia significativa en filas para el mismo tipo de azúcar y en el mismo sistema de conducción. ($P \leq 0.01$)

CAPÍTULO FINAL

**Rendimiento Productivo
Conclusiones finales**

El sistema de conducción *Slender-Spindle* modificado que se propone, esto es, el que en esta Tesis Doctoral se define como *S-Sp 4x1 túnel*, tiene como principales efectos la reducción en el vigor de las plantas, la reducción de los fenómenos de fotoinhibición y un aumento de la eficiencia del proceso de cuajado de frutos, mejorando así la producción. En la tabla que se presenta, se resumen los factores determinantes de la producción en una plantación conducida mediante este sistema, en comparación con la de una plantación conducida mediante el sistema tradicional en *Vaso 6x4*.

Tabla Final.- Comparación de los sistemas de conducción en *Vaso 6x4 m* y *Slender-Spindle 4x1m túnel* sobre las características vegetativas y reproductivas de árboles de chirimoyo. Rendimiento de una plantación media.

		Sistema de conducción	
		Vaso 6x4	<i>Slender-Spindle</i> 4x1 túnel/luz
Altura planta (m)		5.5	2,5
Distancia entre centros ¹ (cm)		—	10
Número de centros		—	18
Nº de ramillas ²			
	MD	20	21
	D	24	8
	SV	26	9
	V	49	16
Nº de frutos			
	MD	3	10
	D	36	15
	SV	54	16
	V	83	31
	Total	176	72
Kilos planta ³		52,8	21,6
Nº árboles por ha		417	2500
Toneladas por Ha		22	54

¹Ver Figura 1.1 B; ²MD: Muy débil; D: Débil; SV: Semivigorosa; V: Vigorosa

³Peso promedio del fruto: 0,3 kg.

La tabla toma los datos de los valores encontrados en nuestro experimentos, es decir, de la distribución de madera según su vigor en cada sistema de

conducción (Tabla 1.3), del número de yemas por categoría de vigor de la madera (Tablas 1.4 y 2.1), y del número de frutos producidos por yema (Tabla 1.5). Con ello se calcula el número de frutos que produce cada tipo de madera y los kg por árbol. De acuerdo con la densidad de plantación, el resultado final es de una producción de 22 t ha⁻¹ para el sistema de conducción en vaso 6x4 y de 54 t ha⁻¹ para el sistema de conducción *S-Sp 4x1 túnel/luz* (ver Tabla 2.8). De acuerdo con ello y a la vista de los resultados de este trabajo, se pueden establecer las siguientes

Conclusiones generales

La variable número de ramillas de cada categoría de vigor es significativamente distinta entre ambos sistemas de conducción. La conducción en *Vaso 6x4* presenta el doble de ramillas totales por planta (Tabla Final) pero con un alto porcentaje (41%) de ramillas de la categoría más vigorosa (Capítulo I), las cuales presentan la menor eficiencia productiva (Capítulo II). Las plantas conducidas en el sistema *Slender-Spindle* con modificación en túnel presentan, por tanto, menor cantidad de madera por planta (Tabla Final), pero de mayor productividad (Capítulo I), que se explica por la modificación microambiental que presenta este sistema de conducción. En efecto, consecuencia de ello, el sistema de conducción *S-Sp 4x1 túnel/luz* 1) altera el comportamiento de la dicogamia (Capítulo III) y amplía el Periodo de Polinización Efectiva (Capítulo V), incrementando el cuajado espontáneo (Capítulo II), 2) mejora la eficiencia fotosintética de las hojas al aliviar las condiciones de estrés por exceso de luminosidad (Capítulo IV), 3) mejora en el reparto de carbohidratos (Capítulo VI), que permite 4) un desarrollo más rápido de los frutos y da lugar, por tanto, a 5) un aumento de su retención. Finalmente, el mayor número de árboles por unidad de superficie que permite el sistema *S-Sp 4x1 túnel/luz* conlleva el aumento de la productividad de este sistema de conducción.

