

VARIACIÓN ESTACIONAL DE CARBOHIDRATOS EN HOJAS E INFLORESCENCIAS DE AGUACATE (Persea americana Mill.)

A.M. Castillo-González¹; M.T. Colinas-León¹, M.L. Ortega-Delgado²;
A. Martínez-Garza³; E. Avitia-García¹

¹Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo. C.P. 56230, Chapingo, Edo. de México. México. Fax: (595) 40957.

²Especialidad de Botánica, Colegio de Postgraduados. C.P. 56230, Montecillo, Edo. de México. México.

³Especialidad de Estadística, Colegio de Postgraduados. C.P. 56230, Montecillo, Edo. de México. México.

RESUMEN

Se evaluó la variación estacional de carbohidratos en hojas e inflorescencias de aguacatero 'Colín V-33' en Coatepec Harinas, México, con el fin de determinar si estas variaciones afectan la retención de flores y frutos. Se registró el contenido de azúcares reductores, totales, almidón y el peso específico de hojas de la zona norte y de la zona sur del árbol; además, se registró el contenido de carbohidratos en la parte basal y apical de las inflorescencias de otoño e invierno. El contenido de carbohidratos en las hojas fluctuó durante las principales fases fenológicas y mostró relación con la edad de las hojas. En el mes de septiembre se registró el mayor contenido de azúcares y almidón, disminuyendo éste durante el período de floración. El contenido de azúcares reductores fue 28% más alto en la zona sur del árbol, en tanto que el de azúcares totales y almidón fue el mismo en las dos zonas. El peso específico no varió considerablemente con la fenología, pero sí con la edad de las hojas. Las inflorescencias presentaron mayor contenido de azúcares que las hojas, y en su parte apical se registró el contenido más alto de azúcares totales. La floración de otoño registró mayor contenido de azúcares totales; mientras que, la de invierno presentó 50% más de azúcares reductores.

PALABRAS CLAVE: Fenología, almidón, azúcares solubles, peso específico de la hoja, aguacate, floración.

SEASONAL CARBOHYDRATE VARIATION IN LEAVES AND INFLORESCENCES OF THE AVOCADO (*Persea americana* Mill.)

SUMMARY

Seasonal carbohydrate variation was evaluated in leaves and inflorescences of the 'Colín V-33' avocado at Coatepec Harinas, México. The aim of this work was to determine if this variation affects the retention of avocado flowers and fruits. The content of reducing and total sugars and starch, and specific weight were determined for leaves (north and south sides of the canopy). Soluble sugars were determined in the inflorescences (apical and basal parts) in autumn and winter. Carbohydrates in the leaves varied in relation to the main phenological stages and leaf age. In September the highest content of sugars and starch was registered. During the autumn and winter the carbohydrate content in blossoms was lower. Reducing sugars were 28% higher in leaves of the south side. Specific weight showed almost no change in relation to phenology, but it varied with leaf age. Inflorescences showed more sugar content than leaves, and their apical part had higher total sugar content. The autumn inflorescences showed higher total sugar content, while the winter inflorescences had 50% more reducing sugars.

KEY WORDS: Phenology, starch, soluble sugars, specific leaf weight, flowering.

INTRODUCCIÓN

El aguacatero es un cultivo de gran importancia económica para México, ya que nuestro país es considerado como el principal productor de aguacate, dado que contribuye con el 45% de la producción mundial. La superficie cultivada se estima en 124 mil hectáreas con una producción anual de 740 mil toneladas (Sánchez y Rubí, 1994).

Entre las necesidades prioritarias de la industria aguacatera a nivel mundial, resalta la necesidad de obte-

ner cultivares de porte bajo con alta productividad y mejor calidad del fruto, lo cual contribuiría a reducir los costos de cultivo y aumentar la producción por unidad de superficie (Rubí, 1992).

La Fundación Salvador Sánchez Colín-CICTAMEX, liberó el cv. Colín V-33, relevante por sus características de porte bajo y de producción de fruto con calidad para exportación (Sánchez, 1987). Sin embargo, este cultivar presenta el inconveniente de tener producción baja y alternante.

Las causas de la baja productividad de las plantaciones de aguacatero son complejas; entre éstas destacan su historia evolutiva, el hecho de que aún se encuentra en proceso de domesticación (*sic*), el alto gasto energético requerido para el desarrollo del fruto, la competencia vegetativa-reproductora y la pudrición de la raíz causada por *Phytophthora* (Wolstenholme y Whiley, 1992).

Los árboles siempreverdes de importancia económica, tales como el aguacatero, mango, litchi, papayo y cafeto, se caracterizan por presentar estrategias fenológicas que les permite una separación temporal y espacial del crecimiento vegetativo y el reproductor; sin embargo, las inflorescencias pseudoterminales (la yema terminal de la inflorescencia es vegetativa), características de este modelo pueden dar un crecimiento vegetativo indeseado en el período crítico de amarre de fruto (Wolstenholme, 1990). La competencia entre el crecimiento vegetativo y el reproductor, especialmente en los inicios de la primavera, se ha reconocido como una de las principales limitantes para la producción de aguacate (Wolstenholme *et al.*, 1990; Whiley, 1990).

Con base en lo anterior, el presente trabajo se planteó con los objetivos siguientes: Conocer la variación estacional del contenido de carbohidratos en relación con la fenología del árbol; determinar si el contenido de carbohidratos es un factor limitante para la retención de flores y frutos; determinar el contenido y distribución de azúcares solubles en las inflorescencias.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localización del huerto

La presente investigación se llevó a cabo en el lote la "Terraza 1" del Predio la Cruz, perteneciente a la Fundación Salvador Sánchez Colín-CICTAMEX, S.C., situada a 1 km al sureste de la cabecera municipal de Coatepec Harinas, Estado de México. Geográficamente se ubica en los 18°46'38" de latitud norte y 99°46'38" de longitud oeste, y a una altitud de 2 140 m.

Material vegetal empleado

Se utilizaron tres árboles de aguacatero cultivar Colín V-33 de 20 años de edad, injertados sobre patrones de semilla de la raza Mexicana, establecidos en marco real a una distancia de 5 x 5 m.

Fenología

El registro de las fases fenológicas se hizo con base en las observaciones hechas por Rubí (comunicación

personal)¹ durante varios años y se fueron cotejando en el transcurso de la investigación.

Determinación del peso específico de hojas (PE)

Se hicieron muestreos mensuales de hojas durante 12 meses (septiembre, 1993 – agosto, 1994). Cada muestra estuvo constituida por seis hojas maduras y sanas. Debido a que durante las primeras horas de la mañana la región de la copa que se orienta hacia el norte está sombreada, las muestras se colectaron de dos posiciones geográficas (zonas) de la copa del árbol (norte y sur). A dichas muestras se les midió el área foliar en un integrador de área foliar Li-Cor modelo 3 100, después de lo cual se deshidrataron en un horno con aire circulante a 65°C durante 48 horas; posteriormente, se les midió el peso seco. El peso específico (PE), se calculó mediante la expresión peso seco/área foliar.

Determinación de carbohidratos

Se determinó el contenido de azúcares totales y reductores en hojas e inflorescencias, y el contenido de almidón únicamente en hojas. Para esto se hicieron muestreos mensuales durante un año (septiembre, 1993 – agosto, 1994) de hojas maduras y sanas por zona de la copa de cada árbol. Estas se cortaron en trozos pequeños, de los que se tomaron muestras de 5 g, los que posteriormente se pusieron a hervir durante 5 minutos en etanol (80%). Después, las muestras se filtraron y el extracto alcohólico obtenido se utilizó para la determinación de azúcares. El residuo del material vegetal se utilizó para la determinación de almidón.

Se colectaron inflorescencias por zona de la copa y por árbol en dos fechas: octubre de 1994 y enero de 1995. Las inflorescencias colectadas se encontraban en los estadios 7 (alargamiento de inflorescencias y desarrollo de flores) y 8 (primera apertura floral), según la descripción de Davenport (1986). Cada inflorescencia se dividió en dos partes, una correspondió a la parte apical y la otra a la basal. Se tomaron 10 g de peso fresco de cada muestra; la extracción de azúcares se realizó de manera similar que en las hojas.

Azúcares reductores

Esta determinación se hizo por el método colorimétrico de Somogyi (1952) registrando la absorbencia a 565 nm en un espectrofotómetro Spectronic 21D Milton Roy. Cada muestra se trabajó por triplicado y la concentración de azúcares se estimó a partir de una curva patrón que contenía glucosa de 15 a 150 µg·ml⁻¹.

¹ M.C. Martín Rubí Arriaga. Fundación Salvador Sánchez Colín-CICTAMEX, S.C. Coatepec Harinas, Estado de México. C.P. 51700 Fax (714) 5 02 79.

Azúcares solubles totales

Esta determinación se hizo por el método de antrona descrito por Witham *et al.* (1971). La absorbencia se registró a 600 nm en un espectrofotómetro Spectronic 21D Milton Roy. Cada muestra se trabajó por triplicado y la concentración de azúcares totales se estimó a partir de una curva patrón que contenía glucosa de 20 a 200 $\mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$.

Almidón

Esta determinación se realizó en el residuo de hojas obtenido de la extracción de los azúcares, colectadas cada dos meses (seis determinaciones) siguiendo la metodología de hidrólisis del almidón descrita por Ortega y Rodríguez (1979). La determinación de la concentración de glucosa liberada por la hidrólisis del almidón se llevó a cabo empleando el método de antrona citado anteriormente. Los valores de glucosa obtenidos se multiplicaron por el factor 0.9 para obtener el porcentaje de almidón (Ortega y Rodríguez, 1979).

Análisis estadístico

Se realizó un análisis de varianza, tomando como base el diseño de tratamientos factorial, en donde los factores fueron dos posiciones geográficas (zonas de la copa del árbol, norte y sur) y fecha de muestreo para hojas. En el caso de las muestras de inflorescencias además de los dos factores anteriores, se consideró el factor parte de la inflorescencia (apical y basal). También se aplicó la prueba de medias de Tukey.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Contenido de carbohidratos y peso específico en hojas

El contenido de azúcares reductores de las hojas en la zona sur de la copa fue 28.5% más alto que el de las hojas en la zona norte (Cuadro 1). Esta diferencia puede deberse a la demanda generada por el desarrollo de las estructuras florales y vegetativas, las que presentaban mayor grado de desarrollo en la zona sur del árbol, durante el período de muestreo. Sin embargo, el contenido de azúcares totales no fue diferente entre las dos zonas (Cuadro 1), a pesar de que la región norte de la copa se encontraba ligeramente sombreada en las primeras horas de la mañana. Esto sugiere, que tanto la actividad fotosintética como la demanda en ambas zonas fueron similares, y que el sombreado de la zona norte de la copa no era tan importante como para afectar a la fotosíntesis. En litchi (Yuan y Huang, 1988), así como en manzano (Polomski *et al.*, 1988), han observado que el sombreado de las hojas reduce el contenido de azúcares totales y reductores en el fruto, debido a una reducción en la tasa fotosintética.

CUADRO 1. Contenido de azúcares solubles y peso específico en hojas de aguacatero 'Colín V-33' en las zonas norte y sur del árbol.

Zona	Azúcares reductores ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) ^y	Azúcares totales ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) ^y	Peso específico ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)
Norte	8.625 b ^z	75.344 a	0.0131 b
Sur	12.038 a	78.303 a	0.0149 a
DMS	2.186	5.142	0.0005

^z Valores con la misma letra dentro de columnas son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

^y En base a peso fresco.

DMS=diferencia mínima significativa.

En lo que se refiere al cambio del contenido de azúcares a lo largo del año, se encontró el contenido más alto de azúcares totales ($97.4 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ en base a peso fresco) en septiembre con otros dos picos menores en diciembre ($87.7 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ en base a peso fresco) y marzo ($88 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ en base a peso fresco) (Figura 1a). A partir de septiembre, los azúcares reductores descendieron registrándose los valores más bajos de octubre a marzo (Figura 1b). El descenso en el contenido de los azúcares totales y reductores, después de septiembre (Figura 1 a y b), coincidió con la floración de otoño, la de invierno, el crecimiento vegetativo de invierno-primavera y el amarre de fruto. Los incrementos en los azúcares totales de diciembre y marzo, se debieron a una mayor actividad fotosintética debida al incremento en la demanda dada por el traslapo de fases fenológicas. Los valores más bajos de azúcares totales registrados de marzo a julio, y los más altos de azúcares reductores en este mismo período, están relacionados con la edad de las hojas, ya que éstas pertenecían al último flujo de crecimiento, de tal forma que estas hojas estaban en proceso de maduración, por lo que su función como demanda metabólica, requería del suministro de energía, y es probable que se encontraran en la fase de transición de demanda a fuente. En otros cultivos de aguacatero esta fase se presenta hasta que la hoja alcanza el 80% de su expansión total, lo que tarda aproximadamente 40 días, y la máxima actividad fotosintética se alcanza a los 60 días después de la apertura de la yema (Whiley, 1990).

En la Figura 1, se observa traslapo de eventos fenológicos a lo largo del año, como lo han observado diversos autores en otros cultivos de aguacatero (Wolstenholme *et al.*, 1990; Whiley, 1990), presentándose competición entre la floración, el crecimiento vegetativo, el amarre inicial y el desarrollo del fruto, lo cual puede ser una de las causas de la caída temprana de frutos que ocurre de julio a agosto, cuando los brotes vegetativos están en pleno desarrollo.

El patrón de almacenamiento de almidón en especies perennifolias tiene poca fluctuación estacional (Dickson, 1991), y en nuestro estudio sólo se encontró un pico máximo (2.83%) en septiembre, disminuyendo en los

meses siguientes (Figura 2b). Esto sugiere que en septiembre la demanda no es muy alta y favorece la acumulación temporal de fotosintatos en la hoja. El descenso registrado en los meses siguientes coincidió con el período de floración de otoño; sin embargo, en este período el PE no varió considerablemente hasta el mes de abril, en donde se tuvo el valor más bajo con una tendencia a incrementarse en los meses posteriores, con el avance de la edad de la hoja (Figura 2a). El PE fue mayor en las hojas de la zona sur (Cuadro 1), lo que significa que estas hojas formaron más materia seca (sobre todo celulosa, lípidos y proteínas), ya que el contenido de almidón en las hojas de ambas zonas fue el mismo (1.9%), así como el de azúcares totales (Cuadro 1), lo que indicó que la actividad fotosintética en ambos lados de la copa fue la misma, a pesar del sombreado de las hojas de la zona norte de la copa. Se ha observado que el aguacatero tiene un comportamiento fotosintético parecido al de las plantas de sombra, ya que el punto de saturación se presenta a tasas fotosintéticas bajas y las hojas sombreadas del interior de la copa son capaces de fotosintetizar a tasas por arriba de $0.10 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de CO_2 a $60 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Scholefield *et al.*, 1980), por lo que las hojas sombreadas de la zona norte, tuvieron la misma tasa fotosintética que las hojas de la zona sur.

Contenido de carbohidratos en inflorescencias

En relación al contenido de azúcares solubles en las inflorescencias, no se observó diferencia entre las zonas del árbol, pero sí en el contenido de azúcares totales de la parte apical y basal (Cuadro 2). En cuanto al contenido de azúcares en la floración de otoño y en la de invierno, la primera fue la que presentó mayor concentración de azúcares totales, en tanto que la segunda presentó la más alta concentración de azúcares reductores (Cuadro 3).

CUADRO 2. Contenido de azúcares solubles en la parte apical y basal de las inflorescencias de aguacatero 'Colín V-33'.

Parte de inflorescencia	Azúcares reductores ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) ^y	Azúcares totales ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) ^y
Apical	25.22 a ^z	56.85 a
Basal	22.35 a	52.89 b
DMS	4.64	3.59

^z Valores con la misma letra dentro de columnas son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

^y En base a peso fresco.

DMS=diferencia mínima significativa.

La diferencia entre las dos floraciones podría deberse a que la de otoño tiene mayor aporte de fotosintatos, toda vez que en septiembre se tiene el más alto contenido de azúcares y almidón en las hojas (Figuras 1 y 2), y en esta época hay menos traslapo de eventos fenológi-

cos que durante la floración de invierno, con la que compite el crecimiento vegetativo de invierno-primavera, siendo considerada esta competición como una de las principales limitantes para la producción de aguacate (Wolstenholme *et al.*, 1990; Whiley, 1990). Así mismo, en esta floración también hay competición por fotosintatos con los frutos en crecimiento, provenientes de la floración de otoño. Los frutos de aguacatero y cítricos presentan un contraste interesante en la distribución de recursos y de interacción fuente-demanda durante el período de amarre de fruto. La competición vegetativa-reproductora en la primavera limita el potencial de producción del aguacatero (Blumenfeld *et al.*, 1983), mientras que en cítricos las inflorescencias con hojas incrementan el amarre, debido a su contribución de fotosintatos a los frutos adyacentes (Moss *et al.*, citados por Wolstenholme, 1990).

CUADRO 3. Contenido de azúcares solubles en inflorescencias de otoño e invierno de aguacatero 'Colín V-33'.

Floración	Azúcares reductores ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) ^y	Azúcares totales ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) ^y
Otoño (Oct-94)	16.77 a ^z	58.41 a
Invierno (Ene-95)	30.80 b	51.33 b
DMS	4.64	3.59

^z Valores con la misma letra dentro de columnas son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

^y En base a peso fresco.

DMS=diferencia mínima significativa.

CONCLUSIONES

Con base en los resultados obtenidos, se concluye que en la zona norte de la copa del árbol (que presenta sombreado durante las primeras horas de la mañana), no se afectó el contenido foliar de carbohidratos (azúcares totales, reductores y almidón), ya que éstos se distribuyeron homogéneamente en toda la copa. Así mismo, se observó competición por carbohidratos entre el crecimiento vegetativo, la floración (sobre todo la de invierno) y el amarre de fruto, lo que puede limitar la capacidad de retención del fruto en el árbol. En cuanto a las inflorescencias, la parte apical de éstas demandó más azúcares totales, dada su característica de desarrollo acropétalo.

LITERATURA CITADA

- BLUMENFELD, A.; GAZIT, S.; ARGAMAN, E. 1983. Factors involved in avocado productivity. Volcani Center, Israel. Special Publication. No. 222:84-85.
- DAVENPORT, T. L. 1986. Avocado flowering. Horticultural Reviews 8:257-289.
- DICKSON, R.E. 1991. Assimilate distribution and storage. pp. 51-85. In: Physiology of Trees. A.S. Raghavendra (ed.). John Wiley & Sons. New York, U.S.A.

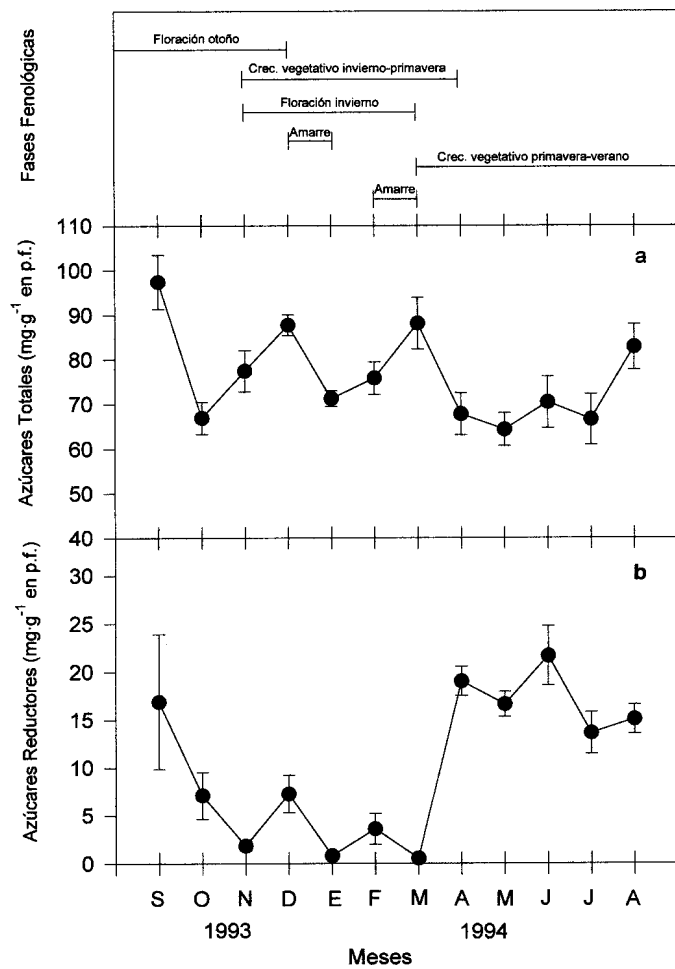


Fig. 1. Variación estacional del contenido de azúcares solubles en hojas de aguacatero 'Colín V-33'. Cada punto indica el promedio de 6 repeticiones \pm error estándar.

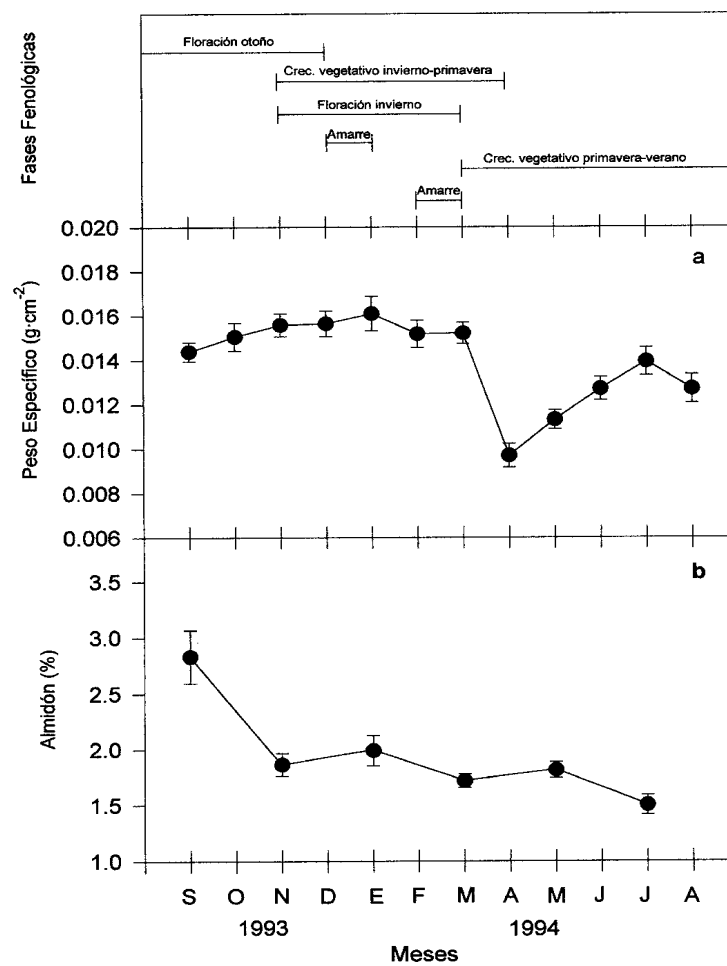


Fig. 2. Variación estacional de almidón y peso específico en hojas de aguacatero 'Colín V-33'. Cada punto indica el promedio de 6 repeticiones \pm error estándar.

- ORTEGA D., M.L.; RODRÍGUEZ C., C. 1979. Estudio de carbohidratos en variedades mexicanas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L. y *Phaseolus coccineus* L.). *Agrociencia* 37:33-49.
- POLOMSKI, R.F.; BARDEN, J.A.; BYERS, R.E.; WOLF, D.D. 1988. Apple fruit nonstructural carbohydrates and abscission as influenced by shade and terbacil. *Journal of the American Society of Horticultural Science* 113:506-511.
- RUBÍ A., M. 1992. Efecto del anillado de ramas sobre contenido de carbohidratos, concentración de N, P, K, crecimiento vegetativo y reproductivo del aguacate 'Colín V-33'. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México. 73 p.
- SÁNCHEZ C., S. 1987. Nuevas tecnologías en el cultivo del aguacate. Academia Mexicana de Ingeniería. Especialidad Ingeniería Agronómica. 61 p.
- SÁNCHEZ C., S. RUBÍ A., M. 1994. Situación actual del cultivo del aguacate en México. Memorias de la Fundación Salvador Sánchez Colín-CICTAMEX, S. C. Coatepec Harinas, Méx. pp. 17-32.
- SCHOLEFIELD, P.B.; WALCOTT, J.J.; KRIEDEMANN, P.E.; RAMADASAN, A. 1980. Some environmental effects on photosynthesis and water relations of avocado leaves. *California Avocado Soc. Yrbk.* 64:93-105.
- SOMOGYI, M. 1952. Notes on sugar determination. *Journal of Biological Chemistry* 195:19-23.
- WHILEY, A.W. 1990. CO₂ assimilation of developing shoots of cv 'Hass' avocado (*Persea americana* Mill.) a preliminary report. *South African Avocado Growers' Association Yearbook* 13:28-30.
- WITHAM, F.H.; BLAYDES, D.F.; DEVLIN, R.M. 1971. Experiments in plant physiology. Van Nostrand Reinhold Company. New York, U.S.A. 245 p.
- WOLSTENHOLME, B.N. 1990. Resource allocation and vegetative reproductive competition: opportunities for manipulation in evergreen fruit trees. *Acta Horticulturae* 275:451-459.
- WOLSTENHOLME, B.N., WHILEY, A.W. 1992. Requirements for improved fruiting efficiency in the avocado tree. *Proceedings of Second World Avocado Congress I*:161-167.
- WOLSTENHOLME, B.N.; WHILEY, A.W.; SARANAH, J.B. 1990. Manipulating vegetative:reproductive growth in avocado (*Persea americana* Mill.) with paclobutrazol foliar sprays. *Scientia Horticulturae* 41:315-327.
- YUAN, R.; HUANG, H. 1988. Litchi fruit abscission: its patterns, effect of shading and relation to endogenous abscisic acid. *Scientia Horticulturae* 36:281-292.