

VARIACIÓN ESTACIONAL DE LA FOTOSÍNTESIS EN VARIOS CULTIVARES DE AGUACATE

SEASONAL VARIATION OF PHOTOSYNTHESIS IN SEVERAL AVOCADO CULTIVARS

Medina-Torres R¹; Salazar-García S²;
Ortiz-Catón M¹; Valdivia-Bernal R¹

¹Universidad Autónoma de Nayarit, Unidad Académica de Agricultura, Apdo. Postal 49, C.P. 63780. Xalisco, Nayarit, México.

²INIFAP, Campo Experimental Santiago Ixcuintla, Apdo. Postal 100, CP. 63300, Santiago Ixcuintla, Nayarit, México.

Recibido: 9 de marzo de 2011.

Aceptado: 5 de abril de 2011.

Resumen

Se estudió la variación estacional de la fotosíntesis y parámetros fisiológicos relacionados con ésta en los cultivares de aguacate Colín V-101 y Rincón (ambos de bajo porte) y Hass en el clima Semicálido subhúmedo del Valle de Matatipac, Nayarit. Se midió la fotosíntesis en seis fechas de muestreo y en cada una de ellas fueron evaluadas cinco hojas maduras en cada uno de cinco árboles por cultivar. La primera medición se hizo al fin de verano (21 Sep. 2002), dos lecturas en otoño (20 Oct. y 20 Nov. 2002), dos en invierno (22 Ene. y 23 Feb. 2003) y una al inicio de la primavera (30 Mar. 2003). La dispersión estacional de la tasa de fotosíntesis neta (A) de los tres cultivares de aguacate siguió el mismo patrón de distribución a través de las estaciones del año. La tasa de A al fin de verano fue baja ($18.45 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), se elevó ligeramente ($20.22 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) al inicio de otoño, y alcanzó el promedio máximo en pleno otoño con $30.05 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ que coincidió con el crecimiento de fruto. A se estabilizó ($29.84 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) durante el invierno y descendió significativamente al inicio de primavera ($17.61 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). La tasa de A resultó afectada por las condiciones climatológicas de cada estación y el estado fenológico de los cultivares de aguacate.

gicas de cada estación y el estado fenológico de los cultivares de aguacate.

Palabras clave: *Persea americana* Mill., fotosíntesis, fenología.

Abstract

Seasonal variation of photosynthesis and some physiological related parameters were studied on 'Hass', 'Colin V-101' and Rincon avocado cultivars under the semi-warm subhumid climate of the Matatipac Valley, Nayarit. In each of six sampling dates, five mature leaves were measured in each of five trees per cultivar. The first measurement was made the end of the summer (21 Sept. 2002), two readings in the fall (20 Oct. and 20 Nov. 2002), two in the winter (22 Jan. and 23 Feb. 2003), and one at the beginning of the spring (30 Mar. 2003). Seasonal dispersion of the net photosynthesis rate (A) in the three avocado cultivars had a similar distribution pattern through the year. At the end of summer the rate of A was low ($18.45 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), then showed a slight increase at the beginning of autumn ($20.22 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}$

Autor correspondiente:

Medina-Torres R. Unidad Académica de Agricultura, Universidad Autónoma de Nayarit, Domicilio: Carretera Tepic-Compostela Km. 9, Apdo. Postal 49, C.P. 63780. Xalisco, Nayarit, México. Tel., fax: 01 (311) 2110128, 213 44 88. Correo Electrónico: raulmetorr@yahoo.com

s⁻¹), and reached the maximum average at mid fall (30.05 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) which coincided with fruit growth. A was stable during the winter (29.84 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and descended significantly at the beginning of spring (17.61 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). The rate of A was affected by seasonal climatic conditions and the phenological state of avocado cultivars.

Key words: *Persea americana* Mill., photosynthesis, phenology.

Introducción

En el estado de Nayarit, México, se cultivan 2,665 ha de aguacate, de las cuales el 96 % carecen de riego (SIAP, 2007) y 'Hass' es el principal cultivar. La mayoría de los huertos de 'Hass' están establecidos en colinas con pendientes pronunciadas y las distancias de plantación más utilizadas son de 8x8 y 10x10 m. Los rendimientos son de 6.8 ton/ha debido al manejo rústico de las plantaciones, pues éstas son manejadas con prácticas empíricas de los productores. Sin embargo, rendimientos superiores a 28 ton/ha han sido obtenidas experimentalmente con fertilización intensiva (Salazar-García *et al.*, 2009).

Las condiciones agroclimáticas de la zona productora de aguacates que comprende los municipios de Tepic y Xalisco, Nayarit, permiten el desarrollo exitoso de los árboles, sin peligro de temperaturas limitantes, pues, rara vez se presentan temperaturas extremas por largos periodos, menores de 10°C y por arriba de 38°C que puedan limitar los procesos fotosintéticos conducentes a la acumulación de carbohidratos, como ha sido demostrado en California (Liu *et al.*, 2002) o en Nueva Zelanda (Mandemaker, 2007a).

Al respecto, Mandemaker (2007a, b) señala que para lograr incrementos en los rendimientos de fruto, se requiere de un mayor entendimiento de la fisiología del aguacate, particularmente, el proceso fotosintético, donde sea posible establecer las épocas con mayores tasas de fijación de CO₂ y con-

secuentemente mayor acumulación de carbohidratos. Sin embargo, son variables los promedios en la tasa de intercambio de CO₂; tales diferencias son atribuibles al cultivar, a las condiciones del cultivo, la edad de la hoja, la época del año y al estado fenológico en que se realizaron las mediciones.

La mayoría de los primeros estudios sobre tasas de intercambio de CO₂ (A) en aguacate fueron hechos sobre plantas cultivadas en contenedores. Las plantas en contenedores parecen haber sufridos restricciones en el sistema radical y tuvieron sustancialmente muy bajas tasas de A que los árboles cultivados en el campo (Whiley *et al.*, 1999).

Se ha reportado que las tasas de A medidas en hojas de aguacate son afectadas por las fluctuaciones de temperatura. En el cv. Edranol cultivado en contenedores el rango de temperatura óptima fue de 20 - 24°C, para una tasa de 0.40 $\mu\text{g m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Bower, 1978). Más o menos 5°C dentro de éste rango la fotosíntesis neta declinó cerca del 20 %. En el cv. Fuerte cultivado en contenedores, la tasa máxima de fotosíntesis neta fue a temperaturas de 28 - 31°C (Whiley y Schaffer, 1994) pero la tasa de A declinó cerca del 33 % a temperaturas debajo de 15°C o por arriba de 40°C (Scholefield *et al.*, 1980). En Queensland, Australia, la tasa de A en 'Hass' se redujo de 19 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante el Otoño, cuando las temperaturas mínimas diarias fueron más altas de 14°C a 10.9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en invierno, cuando las temperatura estuvieron a menos de 10°C (Whiley *et al.*, 1999). También se encontró que temperaturas menores de 10°C durante el invierno redujeron aparentemente el rendimiento cuántico de las hojas de 0.055 a 0.034 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ por mol por quanta (Whiley, 1994). Por su parte, Mandemaker (2008b) para Nueva Zelanda reportó que en 'Hass' el intercambio neto de CO₂ en verano y otoño, bajo saturación de luz, fue de 7 a 12 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; la tasa máxima de A fue de 18 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en un día cálido de invierno, y la tasa de A fue cero a la mitad del invierno, que coincidió con las temperaturas más frías.

En climas cálidos como el de Florida y California, las temperaturas alcanzan su nivel máximo durante el verano que limita el rendimiento fotosintético. La fotosíntesis neta se redujo a cerca de cero en California en 'Hass' cultivado en el campo cuando la temperatura de la hoja estuvo entre 35 a 40°C; esto estuvo fuertemente correlacionado con la reducción en la conductancia estomatal (Liu *et al.*, 2002). Se ha encontrado que la fotosíntesis puede ser mantenida al 33 % de sus niveles máximos, a temperaturas por arriba de 40°C (Scholefield *et al.*, 1980; Whiley y Schaffer, 1994).

La edad de la hoja puede afectar la tasa de *A*. En las hojas de los aguacates 'Booth-8' y 'Peterson' cultivados en el campo la asimilación neta de CO₂ se incrementó hasta los 42 días después del rompimiento de yemas y entonces se niveló (Schaffer *et al.*, 1991). La máxima asimilación de CO₂ fue de 5 μmol m⁻² s⁻¹ para 'Booth-8' y 8 μmol m⁻² s⁻¹ para 'Peterson'.

La disponibilidad de luz solar durante las estaciones del año afecta la tasa de *A*. En aguacate, bajo condiciones de luz y temperaturas óptimas, tasas de intercambio de CO₂ de 15 a 20 μmol m⁻² s⁻¹ son posibles. El punto de saturación de la luz en hojas de aguacate está cerca de 20 al 30 % de la plena luz solar para plantas cultivadas en contenedores (Whiley, 1994) y alrededor de 1100 μmol m⁻² s⁻¹ o a 50 % de plena luz solar para árboles cultivados en el campo, dependiendo de la época del año (Wolstenholme y Whiley, 1999). La intensidad de la luz o densidad de flujo de fotones se reduce durante el invierno comparado con el verano.

En México, son escasos los trabajos sobre fotosíntesis en aguacate. Por lo anterior, fue objetivo de este trabajo determinar la variación estacional de la tasa de fotosíntesis y los parámetros fisiológicos con ella relacionados, en los cultivares de aguacate 'Hass', 'Rincón' y 'Colín V-101', cultivados sin riego en un clima semicálido del estado de Nayarit, con la finalidad de determinar la tasa fotosintética en árboles

adultos, en producción de fruto y dispuestos a distancias reales de plantación.

Materiales y métodos

El estudio se desarrolló en un huerto experimental establecido en la Unidad Académica de Agricultura de la Universidad Autónoma de Nayarit localizada en Xalisco, Nayarit (21° 26' LN y 104° 55' LO) ubicada a 960 msnm. El clima corresponde a un (A) e (W₂) a (i), es decir un clima semicálido (subtropical subhúmedo), el más cálido de los templados (c) (García, 1973). El régimen pluviométrico es mayor a los 1,300 mm anuales.

Se emplearon cinco árboles para cada uno de los cultivares Hass, Rincón y Colín V-101; los dos últimos son de bajo vigor. La edad de los árboles fue de 12 años y estaban injertados sobre portainjertos criollos, probablemente híbridos de las razas antillanas x guatemalteca. El huerto recibió el manejo estándar de la región y no disponía de riego.

En cada árbol se marcaron cuatro ramas equidistantes y en cada una de ellas fueron etiquetadas cinco hojas completamente expandidas situadas entre 5^a y 6^a posición basipétala del flujo vegetativo de verano (Sep./2002). Para explicar el comportamiento estacional de la fotosíntesis y los parámetros con ella relacionados, en cada hoja etiquetada se hicieron seis mediciones de intercambio gaseoso distribuidas del 21 Sep. 2002 al 30 Mar. 2003, de las cuales, se seleccionó a las mediciones del 23 Sep. 2002 (fin de verano), 20 Nov. 2002 (otoño-invierno) y el 30 Mar. 2003 (inicio de primavera), como representativas de cada estación del año. Se midió la tasa de fotosíntesis neta (*A* en μmol m⁻² s⁻¹), conductancia estomatal (*gs* en mmol H₂O m⁻² s⁻¹), déficit de presión de vapor (*VpdI* en kPa), humedad relativa de la hoja (*HR* en %), temperatura de la hoja (*TH* en °C), y radiación fotosintéticamente activa (*PAR* en μmol s⁻¹ m⁻²), de las cuales *gs*, *vpdI*, *HR*, *TH* y *PAR* que sólo se citan circunstancialmente (no se muestran en cuadros). En cada fecha, las mediciones se hicieron en un solo día por cultivar entre las

1,000 y las 1,400 h. Se usó un sistema portátil de fotosíntesis equipado con IRGA (Infrared Gas Analyzer) LI-COR 6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA). Sobre las mismas ramas marcadas se registraron la ocurrencia de los siguientes eventos fenológicos: brotación vegetativa, época de floración, crecimiento de fruto, madurez fisiológica de fruto juzgada por la pérdida de brillo de la epidermis y época de cosecha de fruto.

En cada fecha de medición se hizo análisis de varianza y prueba de medias (Tukey, 0.05) para la tasa de fotosíntesis, en un diseño completamente al azar en donde los cultivares de aguacate fueron usados como tratamientos y los cinco árboles por cultivar como repeticiones. Además, se realizó análisis factorial en arreglo completamente al azar, usándose como factores a los cultivares de aguacate (3), fechas de medición (6) y estacionalidad de las mediciones (4); y una prueba de correlación lineal múltiple (no se muestra en cuadros).

Los análisis de datos fueron realizados con el paquete estadístico SAS (SAS, 2005).

Resultados y Discusión

Variación estacional de la fotosíntesis

Diferencias significativas ($Pr>F=0.0001$) fueron encontradas en la tasa de fotosíntesis (A) cuando se analizó el factor cultivar, donde 'Colín V-101' resultó con la tasa más baja de A, 'Hass' y 'Rincón' con promedios de A similares. En los promedios de A por fecha de muestreo, la lectura del 20 Oct./02 y 30 Mar./03 resultaron con valores de A más bajos, y las otras cuatro fechas de muestreo mostraron tasas de A similares. El efecto de la variación estacional de A entre los cultivares de aguacate mostró que en primavera y verano se presentaron las tasas más bajas. Diferencias significativas fueron encontradas por cultivar, por fecha de muestreo, por estación del año y en las interacción cultivar por fe-

Cuadro 1.
Efectos factoriales para la variación de la fotosíntesis entre cultivares de aguacate (cv.), fechas de muestreo (F) y estación del año (Es).

Efectos factoriales			
	Cultivar (cv.)	Fecha de muestreo (F)	Estación del año (Es)
'Colín V101'	21.35 ^{bz}	---	---
'Rincón'	22.63 ^a	---	---
'Hass'	22.88 ^a	---	---
<i>Pr>F</i>	0.0001	---	---
21 Sep./02	---	18.45 ^a	---
20 Oct./02	---	20.22 ^b	---
20 Nov./02	---	30.05 ^a	---
22 Ene./03	---	29.83 ^a	---
23 Feb./03	---	29.86 ^a	---
30 Mar./03	---	17.72 ^a	---
<i>Pr>F</i>		0.0001	---
Primavera	---	---	---
Verano	---	---	18.45 ^b
Otoño	---	---	25.13 ^a
Invierno	---	---	23.78 ^a
<i>Pr>F</i>			0.0001
cv. x F	<i>Pr>F</i>	0.0001	
cv. x Es.	<i>Pr>F</i>	0.0007	

^zPromedios con la misma literal en las columnas son estadísticamente iguales (Tukey, 0.05),

**Significativo a $P<0.01$.

cha de muestreo con $Pr > F = 0.0001$, excepto en la interacción cultivar por estación del año que fue de $Pr > F = 0.0007$ (Cuadro 1).

Tasa de fotosíntesis en época de fin de verano

Diferencias altamente significativas ($Pr > F = 0.0001$) fueron encontradas en *A* entre los cultivares de aguacate de bajo porte 'Colín-V101', 'Rincón', y 'Hass' durante la época de fin de verano (21 Sep./02) (Cuadro 2). Se observó una tasa media de fotosíntesis de $18.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con un coeficiente de variación de 6.41%. La conductancia estomatal (*gs*) mostró un valor promedio de $0.38 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, el déficit de presión de vapor (*V_{pdl}*) fue de 1.24 kPa, cuando la temperatura de la hoja (*TH*) fue de 25.78°C , la humedad relativa de la hoja (*HR*) de 69.96 % y la radiación fotosintéticamente activa (*PAR*) fue de $1,684.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Tasas de fotosíntesis aparentemente bajas entre estos cultivares de aguacate podrían deberse a que en la época de fin de verano las lluvias, aunque escasas, aún están presentes en esta zona. En los tres cultivares la hoja estaba en plena madurez, momento en que 'Hass' mostró frutos en crecimiento entre 55-68 mm de diámetro ecuatorial (*DE*), con yemas en estado vegetativo y no mostraba brotación vegetativa presente; 'Rincón' tenía frutos entre 75-82 mm de *DE* próximos a la madurez fisiológica, con follaje maduro y sin brotación vegetativa presente; y 'Colín V-101' con fruto cercano a la madurez fisiológica de 75-80 mm de *DE*, brotación vegetativa presente en algunas ramas, por lo que puede considerarse que en todos los cultivares se iniciaba la mayor demanda por fotoasimilados.

Tasa de fotosíntesis durante el periodo de otoño-invierno

Hubo cambios importantes en *A* entre los cultivares de aguacate en la época de otoño-invierno (20 Oct./02–23 Feb./03) con respecto a la estación de primavera (Cuadro 2). La tasa fotosíntesis neta global, en éste periodo, se elevó hasta $30.05 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, la conductancia estomatal se redujo a $0.153 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, el déficit de presión

de vapor a 1.97 Kpa, cuando la temperatura de la hoja fue de 26.43°C , la humedad relativa de la hoja estuvo a 55.19 % y la radiación fotosintéticamente activa de $1,248.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Entre el periodo de fin de primavera hasta la época de otoño (2ª medición) la tasa de fotosíntesis se elevó ligeramente ($20.22 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) entre los cultivares de aguacate, y a partir de ahí permaneció casi constante a más de $29 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, durante el periodo de otoño-invierno (Fig. 1).

La elevación de la tasa de fotosíntesis durante el otoño (3ª medición) pudo deberse al crecimiento y madurez del fruto en su tercera etapa de crecimiento y al almacenaje de fotoasimilados requeridos para la síntesis de grasa del fruto. Al respecto, 'Hass' inició la madurez fisiológica del fruto a finales de octubre mientras se iniciaba la defoliación parcial de hoja senescente y la aparición del flujo vegetativo de otoño al final de noviembre; su cosecha ocurrió en diciembre. 'Rincón' conservaba todo su follaje de flujos anteriores e iniciaba el flujo vegetativo de otoño, cuando los frutos habían alcanzado la madurez fisiológica; y 'Colín V-101' iniciaba el flujo vegetativo de otoño debido a que la cosecha de fruto había terminado. En la 3ª, 4ª y 5ª medición (Cuadro 2), la tasa de fotosíntesis se incrementó hasta el final de Invierno, debido posiblemente a la madurez de las hojas y a la emisión simultánea de un flujo vegetativo intenso (Fig. 1).

Tasa de fotosíntesis de inicio de primavera

Diferencias significativas ($Pr > F = 0.0001$) en *A* fueron encontradas en ésta estacionalidad del crecimiento entre los cultivares de aguacate (30 Mar./03) (Cuadro 2). La tasa de fotosíntesis neta global fue de $17.61 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, la conductancia estomatal de $0.168 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, el déficit de presión de vapor de 1.81 kPa, la temperatura de la hoja de 24.13°C , la humedad relativa de la hoja de 46.92 % y la radiación fotosintéticamente activa de $1,586.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Los promedios de las tasas de fotosíntesis en esta época de primavera resultaron esta-

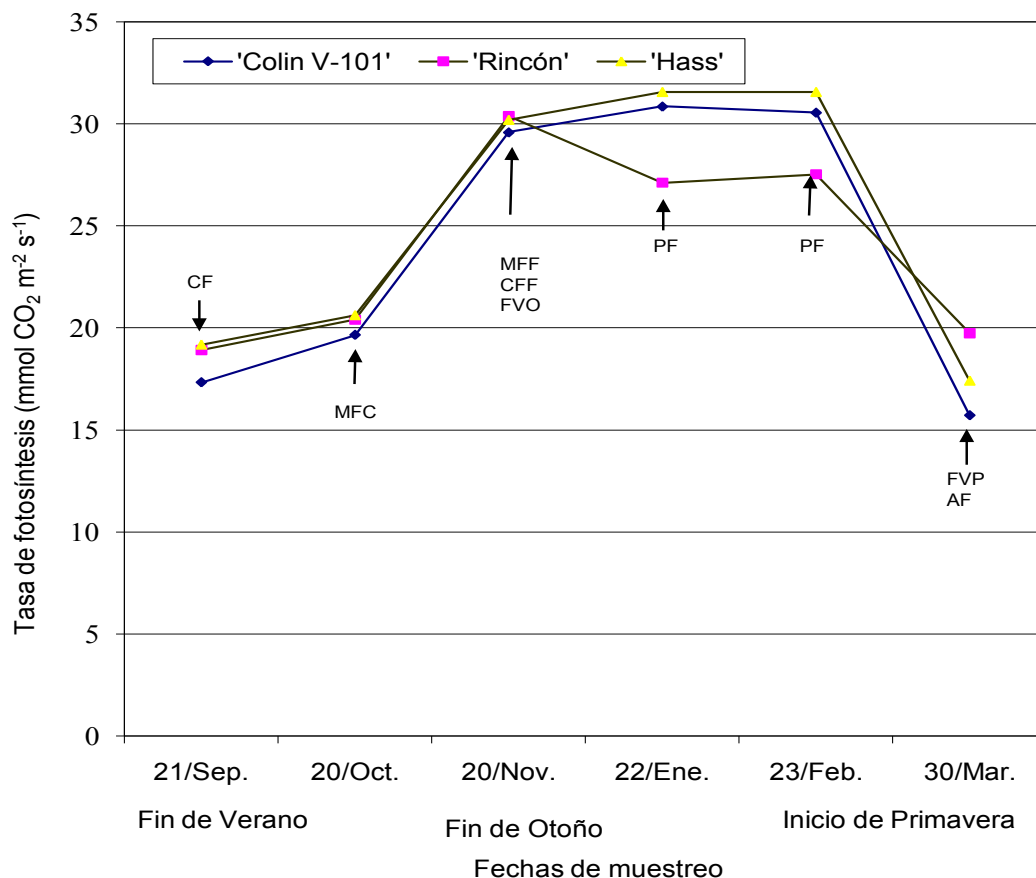


Figura 1. Variación estacional de la tasa de fotosíntesis en cultivares de aguacate y los eventos fenológicos más importantes observados durante el ciclo 2002-03, en Xalisco, Nayarit. CF = Crecimiento de fruto en estadio III. MFF = Madurez fisiológica de fruto en 'Hass' y 'Rincón'. CFF = Cosecha de fruto en 'Colin V-101'. FVO = Brotación vegetativa de Otoño en todos los cultivares. FVP = Flujo vegetativo de Primavera. AF = Asentamiento de fruto en los tres cultivares.

dísticamente diferentes entre los cultivares de aguacate. Valores de A de 15.70, 19.74 y 12.39 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ fueron observados en 'Colín V-101', 'Rincón' y 'Hass', respectivamente, donde 'Colín V-101' y 'Hass' resultaron estadísticamente iguales (Cuadro 2). Estos valores se consideraron tasas de fotosíntesis bajas en relación a las otras estaciones del año, debido al estado fenológico de activo crecimiento de los aguacates, pues 'Hass' mostraba follaje en su máxima expansión, había pasado el amarre del fruto y éstos medían entre 14-20 mm de DE; 'Rincón' también mostraba hoja en su

máxima expansión, iniciaba un flujo vegetativo de baja intensidad y los frutos medían entre 8-18 mm de DE; por su parte 'Colín V-101' presentaba crecimiento vegetativo de primavera y sus frutos medían entre 23-25 mm de DE. En síntesis, todos los cultivares presentaban flujo vegetativo de Invierno con follaje en su máxima expansión y asentamiento de fruto. Por su parte 'Rincón' en esta fecha de muestreo mostró hojas maduras en plena expansión debido a que este cultivar tiene tendencia a la retención más prolongada del follaje y permanece "siempreverde", y se encontraba en estado fenológi-

Cuadro 2.
Variación estacional de la fotosíntesis entre cultivares de aguacate durante el periodo 2002-03.

Cultivar	Estacionalidad de la fotosíntesis					
	Fin de Verano	Otoño		Invierno		Inicio de Primavera
	21 Sep./02	20 Oct./02	20 Nov./02	22 Ene./03	23 Feb./03	30 Mar./03
Colín V-101	17.32 ^{bz}	19.64 ^b	29.58 ^a	30.85 ^a	30.55 ^a	15.70 ^b
Rincón	18.91 ^a	20.40 ^a	30.37 ^a	27.11 ^b	27.52 ^b	19.74 ^a
Hass	19.17 ^a	20.61 ^a	30.19 ^a	31.56 ^a	31.56 ^a	17.40 ^b
Media general	18.45	20.22	30.05	29.86	29.86	17.61
<i>Pr>F</i>	0.0001**	0.0001	0.6869	0.0008	0.0040	0.0001

^zPromedios con la misma literal en las columnas son estadísticamente iguales (Tukey, 0.05),

**Significativo a $P < 0.01$.

co de plena floración y polinización activa. En el caso de 'Hass' en esta estación de crecimiento, mostró follaje de hoja nueva del flujo de otoño en proceso de maduración, debido a que tiene mayor tendencia a la defoliación parcial durante el Invierno cuando ocurre la floración (Ene. a Feb.); y mostraba frutos en crecimiento entre 20-22 mm de diámetro.

Correlación entre las variables de intercambio de gases

Fuerte correlación fue encontrada entre la tasa de fotosíntesis (A) y la conductancia estomatal (g_s) ($r = 0.89$), lo cual se atribuye a que cuando existen aumentos en A se producen aumentos en las conductancias foliar y del mesófilo de la hoja. Por las anteriores razones A mostró correlación positiva con la humedad relativa de la hoja (HR) ($r = 0.69$) y negativa con el déficit de presión de vapor de la hoja ($r = -0.62$).

La conductancia estomatal mostró alta correlación positiva con la humedad re-

lativa de la hoja ($r = 0.70$) debido a que la HR ejerce un marcado efecto sobre la transpiración, pues modifica el gradiente bajo el cual se difunde el vapor de agua. Y en forma concomitante la conductancia estomatal mostró correlación negativa con el déficit de presión de vapor de agua ($r = -0.68$). La correlación entre la humedad relativa alrededor de la hoja y el déficit de presión de vapor resultó altamente significativa ($r = -0.90$), lo cual significó que al encontrarse bajo contenido de humedad relativa (37–51%) en la hoja al iniciar la primavera los valores de V_{pdl} se incrementaron (1.76 a 2.04 kPa) induciendo a mayores niveles de pérdida de vapor de agua de la hoja.

Nuestros resultados indicaron que la tasa de fotosíntesis varió bajo las condiciones ambientales de las estaciones del año estudiadas y en los diferentes estados fenológicos en que se hicieron las mediciones. La asimilación neta de CO_2 de los cultivares de aguacate expuestas a plena luz en época de fin de verano alcanzaron una tasa promedio de 18.45 μmol

$\text{CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ que coincidió con la encontrada en 'Hass' por Whiley *et al.*, (1995), y siguió una tendencia ascendente hasta el fin de otoño, época en que se registró la máxima tasa de fotosíntesis ($30.05 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), manteniéndose estable durante el Invierno con lecturas $\sim 29.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ cuando las hojas estaban en proceso de senescencia. Posteriormente, en hoja nueva y en plena expansión los cultivares de aguacate iniciaron el ciclo anual (2003) con una tasa de $17.61 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Fig. 1) considerado como periodo crítico por Whiley *et al.*, (1990) para incrementar el contenido de nitrógeno en las hojas. Ninguna de nuestras lecturas fue tan baja como las registradas por Whiley *et al.*, (1995) quienes reportaron 10 y $10.9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, para octubre e invierno, respectivamente; pero cercanas a los $19 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante el otoño.

Las tasas de fotosíntesis pueden variar dependiendo del ambiente en donde se cultiven los árboles de aguacate. Así, para el cv. Edranol (Bower, 1978) se observaron rendimientos fotosintéticos de $7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ cuando fue cultivado en contenedores, comparado con los $23 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ cuando fue cultivado en el campo. Nuestros resultados, basados en mediciones sobre árboles cultivados en el campo, mostraron que para la época de fin de verano, la fotosíntesis alcanzó una tasa promedio de $18 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ entre los tres cultivares de aguacate estudiados.

En forma global, en este trabajo las tasas de fotosíntesis entre el periodo de fin de primavera hasta la época de otoño, se elevaron de $20.22 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ hasta de $29.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, durante el periodo de otoño-invierno. Aunque éstas tasas de fotosíntesis fueron las más altas registradas en este trabajo, superaron a las encontradas en el cv. Hass por Whiley *et al.*, (1999), y en el cv. Edranol por Bower *et al.*, (1977) que alcanzaron entre los 40 a $50 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Sin embargo, se ha observado que la temperatura prevaleciente en la estación del año en que se haga la medición de A y el tipo de cultivar de aguacate pueden modificar los rendimientos fotosintéticos (Whiley

et al., 1999; Whiley *et al.*, 1995), además, de la intensidad de la radiación fotosintética disponible (Whiley, 1994).

Se ha observado que el efecto de la humedad ambiental sobre la fotosíntesis es con frecuencia un resultado de los efectos del déficit de presión de vapor (*Vpdl*) sobre la conductancia estomatal (Schultze, 1986); y que las reducciones de las respuestas fotosintéticas están ligadas a la reducción de las conductancias como resultado de los incrementos en *Vpdl* (Scholefield *et al.*, 1980). Nuestros resultados coinciden con los reportados por Scholefield *et al.*, (1980) donde las mayores conductancias ($0.36 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) coincidieron con las más bajas tasas de fotosíntesis, las cuales ocurrieron al final de verano y que coincidieron con el máximo crecimiento de fruto en los tres cultivares de aguacate. En esta época de medición se observó un incremento importante en la conductancia, debido posiblemente al estado fenológico de mayor crecimiento de fruto en los tres cultivares de aguacate, lo que podría atribuirse a una mayor demanda de asimilados por parte de los frutos que estimularía una mayor conductancia estomatal (Ferreira *et al.*, 2002). Los más bajos promedios de conductancia ocurrieron al inicio de Primavera ($0.17 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) cuando la hoja estaba joven y en su máxima expansión, y los frutos en proceso de asentamiento de fruto. También se observaron los más bajos valores en *Vpdl*, con 1.24 y 1.82 kPa, en ambas estaciones, respectivamente, cuando la humedad relativa de la hoja alcanzó sus promedios más altos. Al respecto, Ferreira *et al.*, (2007) señalan que las conductancias son menores cuando el crecimiento vegetativo disminuye y son mayores durante el mayor crecimiento de fruto, lo cual podría atribuirse a un incremento de la demanda de asimilados por parte de la planta durante ésta etapa.

Para una región donde se cultive aguacate puede resultar útil el estudio de la dispersión anual de la fotosíntesis representada mensual o estacionalmente, como una herramienta para el diseño particular de un

programa de manejo de la copa del árbol y maximizar la captación de la luz solar; debido a la variación existente de las tasas de asimilación de CO₂ entre localidades y cultivares de aguacate reportadas (Bower *et al.*, 1977; Whiley y Schaffer, 1994; Whiley *et al.*, 1995; Schaffer *et al.*, 1999; Whiley *et al.*, 1999; Schaffer y Whiley, 2002). Dicha maximización puede lograrse diseñando las plantaciones a las distancias y orientación adecuada, y mantener el volumen óptimo de copa del árbol mediante podas.

Conclusiones

En la dispersión estacional de la tasa de fotosíntesis neta (*A*) los tres cultivares de aguacate siguieron el mismo patrón de distribución a través de las estaciones del año estudiadas, observándose que *A* alcanzó las más altas

tasas en el periodo otoño-invierno, que coincidieron con la madurez fisiológica de fruto, y las más bajas al inicio de primavera que ocurrieron cuando había follaje nuevo y amarre de fruto. Los valores de *A* variaron de 17.61 a 30.05 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹, donde 'Hass' se mostró consistentemente con los promedios más altos que los cultivares de bajo porte 'Colín V-101' y 'Rincón'.

La tasa de fotosíntesis resultó afectada por las condiciones climatológicas, específicamente la temperatura y la humedad relativa de la localidad y el estado fenológico de los cultivares de aguacate. Estos resultados podrían usarse como referencia para realizar estudios de fotosíntesis en plantaciones de alta densidad con aguacates de bajo porte, o para optimizar la captación de luz en huertos de 'Hass' con tecnología de poda.

Literatura citada

- Bower JP, Wolstenholme BN, Jager JM. Incoming solar radiation and internal water status as stress factors in avocado (*Persea americana* Mill.) cv. Edranol. South African Avocado Growers' Association. Proceedings of the Technical Committee 1977; 23: 35-40.
- Bower JP. Ecophysiological studies of tree cvs. of *Persea americana* emphasizing photosynthesis and internal water relations. MSc Thesis, Department of Horticultural Science, Faculty of Agriculture, University of Natal, Republic of South Africa 1978.
- Ferreira R, Selles G, Maldonado P, Celdó J, Gil P, Becerra C *et al.* Efecto del contenido de aire en el suelo en el estado hídrico y desarrollo del palto. VI Congreso Mundial del Aguacate 2007; Viña del Mar, Chile. Memoria electrónica 12 p.
- Ferreira R, Sellés G, Lemus G. Efecto del estrés hídrico durante la fase II de crecimiento del fruto del duraznero cv. Kakamas en el rendimiento y estado hídrico de las plantas. Agricultura Técnica 2002. 62: 565-573.
- García E. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía UNAM. México, D.F. 1973. 219.
- Liu X, Mickelbart MV, Robinson PW, Holshi R, Arpaia ML. Photosynthetic characteristics of avocado leaves. International Symposium on Trop. & Subtrop. Fruits 2002; 856-874.
- Mandemaker AJ. Review: Photosynthesis of avocado. New Zealand Avocado Growers' Association Annual Research Report 2007a; 7: 1-10.
- Mandemaker AJ. Photosynthetic performance of overwintered leaves. New Zealand Avocado Growers' Association Annual Research Report 2007b; 7: 11-20.

- SAS Institute Inc. SAS/STAT User's Guide, version 8. Fourth Ed. Vol. 1&2. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA 2005.
- Salazar GS, Cossio VLE, González DIJL. La fertilización de sitio específico mejoró la productividad del aguacate 'Hass' en huertos sin riego. *Agricultura Técnica de México* 2009; 35(4): 439-448.
- Schaffer B, Whiley AW. Environmental physiology. In: Whiley AW, Schaffer B, Wolstenholme BN. (eds) *Avocado: Botany, Production and Uses*. CABI Publishing, Oxon UK, 2002; 135-160.
- Schaffer B, Whiley AW. Environmental regulation of photosynthesis in avocado trees – a mini-review. *Proc. V. World Avocado Congress (Actas del V Congreso Mundial del Aguacate)*. 2003; 335-342.
- Schaffer B, Whiley AW, Kohli RR. Effects of leaf age on gas exchange characteristics of avocado (*Persea americana* Mill.). *Scientia Horticulturae* 1991; 48: 21-28.
- Scholefield PB, Walcott JJ, Kriedemann PE, Ramadasan A. Some environmental effects on photosynthesis and water relation of avocado leaves. *California Avocado Society Yearbook* 1980; 64: 93-105.
- Schultze ED. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought the atmosphere and soil. *Annual Review of Plant Physiology* 1986; 37: 247-274.
- SIAP. 2007. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. Producción Agrícola 2006. (Consultado 5 mayo 2008). Disponible en <http://www.siap.gob.mx/>
- Whiley AW. A preliminary report: CO₂ assimilation of developing fruiting shoots of cv. Hass avocado (*Persea americana* Mill.). *South African Avocado Growers' Association Yearbook* 1990; 13: 28-30.
- Whiley AW. Ecophysiological studies and tree manipulation for maximisation of yield potential in avocado (*Persea americana* Mill.). PhD Thesis, Department of Horticultural Science, Faculty of Agriculture, University of Natal, Pietermaritzburg, South Africa 1994.
- Whiley AW, Schaffer B. Avocado. In: Schaffer B., Andersen, P.C. (eds) *Handbook of Environmental Physiology of Fruit Crops. Subtropical and Tropical Crops*. CRC Press Inc. Boca Raton, Florida 1994; 2: 165-197.
- Whiley AW, Searle C, Schaffer B, Wolstenholme BN. Cool orchard temperature or growing trees in containers can inhibit leaf gas exchange of avocado and mango. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 1999; 124(1): 46-51.
- Whiley AW, Saranah JB, Wolstenholme BN. Pheno-physiological modeling in avocado – an aid in research planning. *Proceedings of The Avocado Congress III*. 1975.1995; 71-75.
- Wolstenholme BN, Whiley AW. Ecophysiology of the avocado tree (*Persea americana* Mill.) tree as a basis for pre-harvest management. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 1999; 5: 77-88.