

FLORACIÓN, DESARROLLO DE FRUTA Y MANIPULACIÓN DE LA PRODUCCIÓN EN PALTOS

J.S. Köhne

Floración y Cuaja

Las flores de los paltos presentan dicogamia, lo que significa que los estados femeninos y masculinos se presentan separados en el tiempo. Un fenómeno muy inusual es el hecho de que la flor cierra después de la fase femenina, reabre luego en estado masculino y luego cierra después de la fase masculina. La apertura de la flor en la fase femenina implica la apertura de las hojas del perianto para dejar expuesto al pistilo con su estigma receptivo por algunas horas para luego cerrar nuevamente. Al día siguiente, en la mañana o en la tarde dependiendo de la variedad, la flor reabre para exponer las anteras dehiscentes que liberarán los granos de polen (Davenport, 1986).

Existe una marcada diferencia entre variedades del tipo A y B respecto a la apertura y el cerrado de las flores en las dos fases sexuales. La apertura de las flores está principalmente controlada por condiciones ambientales, en que las temperaturas serían el factor más importante. Sin embargo, en condiciones de clima desfavorables el ritmo de floración puede ser totalmente alterado en ciertos días, ocurriendo que las flores no abran y, así, excluyendo la posibilidad de polinización y cuaja (Robbertse et al., 1996).

La polinización es la transferencia del polen desde las anteras hacia el estigma receptivo. El polen del palto es pesado y pegajoso y, por lo tanto, adecuado para la polinización por insectos. Diferentes insectos se encuentran en las flores del palto, pero las abejas cumplen el principal rol de polinizador (Robbertse et al., 1996). La actividad de las abejas está relacionada a condiciones del clima y coincide en gran medida con la apertura y cerrado de las flores del palto.

A pesar de que haya un traslape de las fases femeninas y masculinas en el mismo cultivar, donadores de polen con un ciclo alternado de apertura de flores puede ser beneficioso. En este sentido, 'Ettinger' puede servir como un donante de polen efectivo

para la variedad 'Hass', como Robbertse et al., (1996 y 1997) mostraron en experimentos invitro. Existen reportes de Israel de que árboles de Hass plantados cercanos a 'Ettinger' han mostrado producciones considerablemente mayores (Guil y Gazit, 1992; Degani et al., 1989).

Hasta ahora, ensayos de campo en Sudáfrica, similares a los anteriores, no han mostrado aumentos en la producción de 'Hass' (Robbertse et al., 1996). En Sudáfrica, los huertos comerciales del palto donde se llevaron a cabo los experimentos de polinización están situados en áreas de veranos lluviosos. Aquí, el invierno es seco, la primavera es generalmente templada y seca, con noches frías, pero sin heladas y días despejados y cálidos. Muchos insectos, especialmente abejas, se encuentran en forma natural en los huertos, ya que son atraídas a las flores de cultivos de riego en un ambiente que sin riego es seco y presenta vegetación poco atractiva para las abejas.

Mientras que sólo en un huerto y en un año se observó un aumento de producción en 'Hass' adyacentes a donadores de polen, existe una clara evidencia de que el número de abejas visitando árboles de palto en floración y el número de frutos cosechados de esos árboles están correlacionados positivamente (Tabla 1). Un alto número de abejas en un huerto de paltos es más importante o beneficioso que la presencia de variedades donadoras de polen de ciclo de floración opuesto. En Sudáfrica, el número mínimo de abejas que debieran ser visibles por metro cuadrado de canopia (o por 20 inflorescencias) son 5. En algunos huertos y algunos años, la población de abejas requerida se logró en forma natural debido a la abundancia de abejas silvestres, mientras que en otros huertos (o años), se piensa que el poner colmenas adicionales ha sido ventajoso (Hohannsmeier et al., 1997).

Tabla 1. Influencia del encerrar árboles de Hass con Ettinger y con Hass, con o sin abejas y con polinización abierta, sobre la producción de 'Hass' (Robbertse et al., 1998).

Tratamiento	Producción (Kg/árbol)
Ettinger y Hass encerrados con una colmena	31.6
Ettinger y Hass, encerrados sin colmenas	2.6
Hass y Hass encerrados con una colmena	28.5
Hass y Hass encerrados sin colmena	1.7
Hass (polinización abierta a 5 m*)	30.5
Hass (polinización abierta a 50 m*)	28.2

* Distancia entre el árbol de Hass y el Ettinger más cercano.

Como la fruta de Ettinger no tiene importancia económica para los mercados de Sudáfrica, parece preferible invertir en introducir colmenas adicionales más que interplantar una gran cantidad de 'Ettinger' como donadores de polen bajo las condiciones locales.

Una vez que el grano de polen llega al estigma, germina. Los tubos polínicos compiten por alcanzar el saco embrionario donde la célula del huevo y la célula central deben ser fertilizadas antes de que el óvulo inicie el desarrollo hacia una semilla de palto.

Desarrollo de Fruta

En paltos más del 99% de las flores y frutitos recién cuajados abortan (Addicott, 1983), lo que lleva a bajas producciones. Investigaciones anatómicas de frutitos absionados han revelado que la mayoría de los abortos durante las primeras semanas después de floración se debe a que los óvulos no fueron fertilizados. Todos los frutos caídos desde un mes después de floración en adelante habían sido fertilizados y mostraban un desarrollo normal del embrión y del endosperma (Sedgley, 1980). Estas observaciones descartan defectos de fertilización como el factor causal del alto grado de caída de fruta. Por lo tanto, una limitación en la fuente y/o de sink o una competencia por asimilados puede ser una posible causa de las bajas producciones en paltos.

Limitación en la fuente?

Possingham (1986) describe el follaje (fuente) de árboles frutales de hoja persistente como excepcionalmente bien desarrollado; esto se aplica también a paltos (Lahav et al, 1971).

La capacidad de asimilación de las hojas de palto fue investigada por Scholefield et al (1980). Para determinar si la producción fotosintética (fuente) puede limitar la producción de fruta, se midió la relación hojas / fruta (Köhne, 1989). Una relación hoja: fruta de 100:1 puede considerarse como normal para árboles con buena productividad (producción equivalente a 20 ton/ha). Sin embargo, observaciones hechas indican que el crecimiento vegetativo vigoroso de los paltos y, por lo tanto, el rápido aumento en el número de flores, acompañado de una considerable caída de fruta, frecuentemente llevan a relaciones hoja: fruta que exceden fácilmente de 100:1.

La pregunta es cómo interpretar una relación hoja:fruta del palto de aproximadamente 100:1 con la idea de una posible limitación en la fuente de abastecimiento. Para comparar, en la mayoría de los cultivares de peras y manzanas se asegura un buen desarrollo de fruta y una adecuada formación de yemas florales si se tienen 15 a 30 hojas por fruto después de la caída de Junio (Schumacher, 1975). Sin embargo, a raíz de las diferencias de tamaño, tiempo de vida y capacidad fotosintética de las hojas así como del contenido energético y peso de la fruta, esta regla no puede aplicarse en forma directa al palto.

Con un tamaño promedio de 58 cm^2 , las hojas del palto son 3 a 4 veces más grandes que la de los manzanos, teniendo por ejemplo, las hojas de un Golden Delicious un área de $10\text{-}20 \text{ cm}^2$ (Palmer, 1987). Scholefield et al (1980) definen la máxima capacidad fotosintética de las hojas de los paltos como $0.30 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ comparado con $0.97 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en manzanos (Avery, 1977). Sin embargo, es razonable suponer que la comparativamente baja capacidad fotosintética de las hojas de los paltos es compensada por su mayor tamaño y su actividad fotosintética durante todo el año (Monselise, 1986).

De acuerdo a Wolstenholme (1986), el contenido energético de frutos de palto con un 17% de aceite es de $807.2 \text{ KJ } 100 \text{ g}^{-1}$, tres veces mayor al de la manzana ($262.8 \text{ KJ } 100 \text{ g}^{-1}$). En vista del alto contenido energético de un fruto de palto y su mayor peso en comparación a una manzana, una relación hoja: fruta de alrededor de 100: 1 puede ser considerada como equivalente a una relación hoja: fruta de 15 - 20: 1 en manzano.

Acusar al alto contenido de energía de la palta y, consecuentemente, alta demanda de asimilados como la causa de la gran caída de fruta es insatisfactoria desde el punto de vista del hecho que el 96% de la fruta absciona antes de que el mesocarpo alcance un contenido de aceite del 1% (Adato y Gazit, 1977). Una rápida acumulación de aceite no ocurre hasta cinco meses después de floración (Blumenfeld y Gazit, 1972).

Más aún, uno debe recordar que la fruta influye tanto sobre el nivel fotosintético (Avery, 1977) como sobre la distribución de asimilados. En experimentos con hojas marcadas con ^{14}C , próximas a frutitos, Finazzo y Devenport (1986) detectaron que la caída de frutos era acompañada por una clara reducción de la exportación de ^{14}C desde las hojas abastecedoras. Normalmente, la producción de asimilados en las hojas parece darse a un ritmo por debajo del nivel máximo posible, dejando un margen de reserva en capacidad disponible para caso de necesidad (Maggs, 1964; Priestley, 1987). Es por esto muy poco probable que las producciones alcanzadas actualmente en paltos (10-15 ton/ha) estén limitadas por la fuente de abastecimiento o capacidad fotosintética.

Limitación del sink?

La importación de asimilados hacia un órgano que funciona como sink o sumidero es función de la fuerza de sink, que es determinado por el nivel de actividad y tamaño del sink, que es a su vez influenciado por fitohormonas. (Patrick, 1982). Las fitohormonas presentes en la semilla del palto juegan un papel crucial en el desarrollo del fruto siendo, por ejemplo, las paltas sin semillas sólo de un 10% del tamaño de paltas con semillas (Blumenfeld y Gazit, 1970). La necrosis o muerte de la cubierta seminal (testa) durante los estados tempranos de desarrollo llevan a una abscisión de la fruta (Blumenfeld y Gazit, 1974). La semilla, y más específicamente, la testa de los frutitos

del palto contienen auxinas (Gazit y Blumenfeld, 1972), sustancias del tipo de las giberelinas (Blumenfel y Gazit, 1972), citoquininas (Blumenfeld y Gazit, 1977), etileno y ácido abscísico (Adato y Gazit, 1977). Pareciera ser que en paltos, sólo muy pocos frutitos (del gran número que originalmente se desarrolla), puede mantener la fuerza de sink suficiente para mantenerse en el árbol hasta lograr la madurez.

Competencia por asimilados?

Diferentes autores han propuesto que el factor causal en la caída de fruta en paltos es la competencia por asimilados entre el crecimiento de primavera y los frutos en desarrollo (Scholefield et al, 1985; Sedgley, 1987; Zilkah et al, 1987). Investigaciones hechas por Buchholz (1986) confirman que en la variedad Fuerte el crecimiento de primavera actúa temporalmente como sink, compitiendo con los frutitos por asimilados.

Por todo lo anterior se puede concluir que dos problemas relacionados con la severa caída de fruta coinciden en la mayoría de los árboles de palto: una relativamente baja capacidad o fuerza de sink de los órganos reproductivos comparados con los demandadores sinks vegetativos; y una competencia por asimilados entre el crecimiento joven de primavera y los frutitos en desarrollo.

MANIPULACIÓN DE LA PRODUCCIÓN

Las fuerzas relativas entre los sinks reproductivos y vegetativos, y la cantidad de tiempo entre brotación y el paso de los brotes de importador de asimilados (sink) a exportador (fuente) (Whiley, 1990), principalmente, determinan el éxito en retención de fruta en paltos durante la primavera. Whiley et al (1988) describen estrategias de manejo de agua y nutrientes, que suprimen la fuerza del sink vegetativo durante el crecimiento de primavera con lo que se mejora el potencial de producción. Sin embargo, el manejo de estos criterios es difícil y algunas condiciones ambientales frecuentemente anulan los intentos por controlar efectivamente el crecimiento.

El Paclobutrazol (PBZ), un regulador de crecimiento del grupo de los triazoles, que inhibe la biosíntesis de giberelinas (Davis et al, 1988), produce un efecto predecible

sobre el desarrollo vegetativo en árboles de paltos. Aplicado al follaje durante la antesis, ha producido una reducción en el crecimiento de los brotes y un aumento de la retención de la fruta en primavera (Köhne y Kremer-Köhne, 1987; Wolstenholme et al, 1990). Se han registrado aumentos significativos en producción después de aplicaciones foliares de PBZ, después de plena antesis; en 'Fuerte', especialmente si se aplica en años de baja producción (Adato 1990). En 'Hass', aplicaciones foliares de PBZ en plena antesis aumentaron el tamaño medio de la fruta en cosecha por sobre el 10% (Whiley et al, 1991), indicando que la capacidad de sink del fruto fue aumentada.

Recientemente se dispone de nuevos reguladores del crecimiento (por ejemplo, uniconazol) que dan resultados similares al PBZ y que son herramientas muy útiles para manipular la capacidad de sink de la fruta en paltos.

Adicionalmente, un buen manejo de los huertos orientado a suprimir el vigor excesivo del crecimiento vegetativo, especialmente en primavera, deberá llevar a mejores producciones. Al largo plazo se espera que se disponga comercialmente de mejores combinaciones variedad/portainjerto que sin la necesidad del costoso uso de reguladores de crecimiento logren producciones altas y regulares en palto.

REFERENCIAS

Adato, I. & Gazit, S., 1977. Role of ethylene in avocado fruit development and ripening. I. Fruit drop. J. Exp. Bot. 28, 636-643.

Adato, I., 1990. Effects of paclobutrazol on avocado (*Persea americana* Mill.) cv. 'Fuerte'. Scientia Horticulturae, 45 105-115.

Addicott, F.T., 1983. Abscisic acid in abscission. In: Abscisic acid (ed. F.T. Addicott), Praeger Publishers, New York, p.269-300.

Avery, D.J., 1977. Máximum photosynthetic rate - a case study in apple. New Phytol. 78, 55-63.

Blumenfeld, A. & Gazit, S., 1970. Cytokinin activity in avocado seeds during fruit development. Plant Physiol. 46, 331-333.

Blumenfeld, A. & Gazit, S., 1972. Gibberellin-like activity in the developing avocado fruit. Physiol. Plant. 27, 116-120.

- Blumenfeld, A. & Gazit, S., 1974.** Development of seeded and seedless avocado fruits. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 99, 442-448.
- Buchholz, A., 1986.** Carbohydrate partitioning between fruitlets and young vegetative growth as a possible factor involved with fruitlet abscission in avocado. M.Sc. thesis, Hebrew University of Jerusalem.
- Davenport, T.L., 1986.** Avocado flowering. *Horticultural Reviews* 8, 257-289.
- Davis, T.D., Steffens, G.L. & Sankhla, N., 1988.** Triazole plant growth regulators. *Horticulture Reviews*, 10, 63-105.
- Degani, C., Goldring, S. & Gazit, S., 1989.** Folien parent effect on outcrossing rate in Hass and Fuerte avocado plots during fruit development. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 114: 106-111.
- Finazzo, S. & Davenport, T.L., 1986.** Assimilate partitioning in avocado, *Persea americana*. (Abstract) *Plant Physiol.* 80, 133.
- Gazit, S. & Blumenfeld, A., 1972.** Inhibitor and auxin activity in the avocado fruit. *Physiol. Plant.* 27, 77-82.
- Guil, I. & Gazit, S., 1992.** Pollination of Hass avocado cultivar. In C. J. Lovatt (ed). *Proc. 2nd World Avocado Congress, April 20-26, 1991, Orange, CA.*
- Johannsmeier, M. F., Swart, D. J. & Morudu, T. M., 1997.** Honeybees in an avocado orchard: Forager distribution, influence on fruit set and colony developments. *S. A. Avocado Growers¹ Assn. Yrbk.* 20: 39-41.
- Köhne, J.S., 1989.** Beeinflussung des Frühjahrstriebes bei Avocado durch Schnitt und Wachstumsregulatoren als ertragsstabilisierende und qualitäts-verbessernde Massnahme. D.Sc. thesis, Hohenheim University, Stuttgart.
- Köhne, J.S. & Kremer-Köhne, S., 1987.** Vegetative growth and fruit retention in avocado as affected by a new plant growth regulator (paclobutrazol). *South African Avocado Growers¹ Assn. Yrbk.* 10, 64-66.
- Lahav, E., Gefen B. & Zamet, D., 1971.** The effect of girdling on the productivity of the avocado. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 96, 396-398.
- Maggs, D.H., 1964.** Growth-rates in relation to assimilate supply and demand. I. Leaves and roots as limiting regions. *J. Exp. Bot.* 15, 574-583.
- Monselise, S.P., 1986.** Closing remarks. In: *CRC Handbook of fruit set and development* (ed. S.P. Monselise), CRC Press Inc., Boca Raton, Florida, p. 521-538.

- Palmer, J.W., 1987.** The measurement of leaf area in apple trees. J. Hort. Sci. 62, 5-10.
- Patrick, J.W., 1982.** Hormonal control of assimilate transport. In: Plant Growth Substances 1982 (ed. P.F. Wareing), Academic Press, London, 669-678.
- Possingham, J.V., 1986.** Impact of physiological research on the productivity of tropical and subtropical fruit trees. Acta Horticulturae 175, 17-25.
- Priestley, C.A., 1987.** Source-sink relationships of fruit trees. In: Tree crop physiology (eds. M.R. Sethuraj and Raghavendra), Elsevier, Amsterdam, 81-97.
- Robbertse, P. J., Coetzer, L. A., Johannsmeier, M. F., Swart, D. J., Köhne, J. S. & Morudu, T. M., 1996.** Hass yield and fruit size as influenced by pollination and pollen donor: a joint progress report. S. A. Avocado Growers¹ Assn. Yrbk. 19: 63-67.
- Robbertse, P. J., Johannsmeier, M. F. & Morudu, T. M., 1997.** Pollination studies in Hass avocado in relation to the small fruit problem. S. A. Avocado Growers' Assn. Yrbk. 20: 84-85.
- Robbertse, P. J., Johannsmeier, M. F. & Morudu, T. M., 1998.** Pollination studies in Hass avocados. S. A. Avocado Growers¹ Assn. Yrbk. 21 (in press).
- 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 Society Yearbook 64, 93-105.
- Scholefield, P.B., Sedgley M. & Alexander, D.McE., 1985.** Carbohydrate cycling in relation to shoot growth, floral initiation and development and yield in the avocado. Scientia Horticulturae 25, 99-110.
- Schumacher, R., 1975.** Die Fruchtbarkeit der Obstgehölze. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Sedgley, M., 1980.** Anatomical investigation of abscised avocado flowers and fruitlets. Ann. Bot. 46:771-777.
- Sedgley, M., 1987.** Flowering, pollination and fruit-set of avocado. S.A. Avocado Growers¹ Assn. Yrbk. 10, 42-43.
- Whiley, A.W., Saranah, J.B., Culi, B.W. & Pegg, K.G., 1988.** Manage avocado tree growth cycles for productivity gains. Queensland Agricultural Journal, 114, 29-36.
- Whiley, A.W., 1990.** CO₂ assimilation of developing fruit shoots of cv Hass avocado (*Persea americana* Mili.) - A preliminary report. S.A. Avocado Growers' Assn. Yrbk. 13,28-30.

- Whiley, A.W., Saranah, J.B., Wolstenholme, B.N. & Rasmussen, T.S., 1991.** Use of paclobutrazol sprays at mid-anthesis for increasing fruit size and yield of avocado (*Persea americana* Mill. Cv. Hass). *Journal of Horticultural Science* 66, 593-600.
- Wolstenholme, B.N., 1986.** Energy costs of fruiting as a yield-limiting factor with special reference to avocado. *Acta Horticulturae* 175, 121-126.
- Wolstenholme, B.N., Whiley, A.W. & Saranah, J.B., 1990.** Manipulating vegetative: reproductivo growth in avocado (*Persea americana* Mill.) with paclobutrazol foliar sprays. *Scientia Horticulturae* 41, 317-327.
- Zilkah, S., Klein, I., Feigenbaum, S. & Weinbaum, S.A., 1987.** Translocation of foliar-applied urea ¹⁵N to reproductive and vegetative sinks of avocado and its effect on initial fruit set. *J. Amer. Soc. Sci.* 112, 1061-1065.