

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA

✓ INFLUENCIA DEL INTERINJERTO 'COLÍN V-33'
SOBRE ALGUNOS ASPECTOS FISIOLÓGICOS
EN AGUACATERO (*Persea americana* Mill.)



DIRECCION ACADÉMICA
DEPTO. DE SERVICIOS ESCOLARES
OFICINA DE EXÁMENES PROFESIONALES

TESIS

QUE COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS
EN HORTICULTURA**

PRESENTA

FITOTECNIA

ABELARDO BARRIENTOS VILLASEÑOR

907461

CHAPINGO, ESTADO DE MÉXICO, JUNIO DE 1999



**INFLUENCIA DEL INTERINJERTO 'COLÍN V-33' SOBRE ALGUNOS
ASPECTOS FISIOLÓGICOS EN AGUACATERO (*Persea americana* Mill.)**

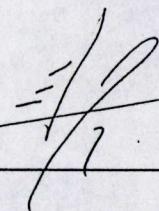
Tesis realizada por **Abelardo Barrientos Villaseñor** bajo la dirección del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

DIRECTOR: DR. ALEJANDRO F. BARRIENTOS PRIEGO



ASESOR: M. C. J. ENRIQUE RODRÍGUEZ PÉREZ



ASESOR: DR. AURELIANO PEÑA LOMELÍ

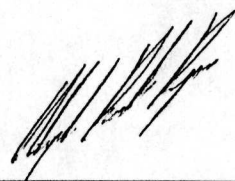


34347

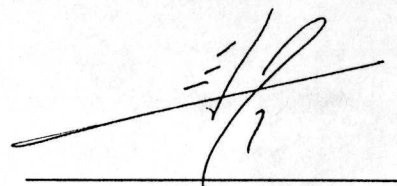
**INFLUENCIA DEL INTERINJERTO 'COLÍN V-33' SOBRE ALGUNOS
ASPECTOS FISIOLÓGICOS EN AGUACATERO (*Persea americana* Mill.)**

El jurado que revisó y aprobó el examen de grado de **Abelardo Barrientos Villaseñor**, autor de la presente tesis de Maestría en Ciencias en Horticultura, estuvo constituido por:

PRESIDENTE: DR. ALEJANDRO F. BARRIENTOS PRIEGO



ASESOR: M. C. J. ENRIQUE RODRÍGUEZ PÉREZ



ASESOR: DR. AURELIANO PEÑA LOMELÍ



AGRADECIMIENTOS

A Dios, por lo que soy.

A la Universidad Autónoma Chapingo, por haberme permitido formarme como profesional en agronomía y ahora como maestro en ciencias.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por el apoyo que como becario me brindó durante mis estudios de maestría y por el financiamiento a la presente investigación mediante el proyecto: "Portainjertos enanizantes para aguacatero", Ref: 28901B SEP - CONACYT.

Al Programa de Investigación en Fruticultura de la Universidad Autónoma Chapingo, por el apoyo financiero mediante el proyecto: 230202.

Al Departamento de Fitotecnia de la Universidad Autónoma Chapingo, por todo el apoyo y facilidades que me dio durante mis estudios de maestría.

A los integrantes de mi consejo particular: Dr. Alejandro F. Barrientos Priego, Dr. Aureliano Peña Lomelí y M. C. J. Enrique Rodríguez Pérez, por el esmero y gentileza con que siempre me trataron durante mis estudios y especialmente por permitirme brindarles mi amistad.

Al Dr. Carlos Trejo López, por su valiosa asesoría y las facilidades que me dio para utilizar el equipo portátil para la toma de datos en campo.

A la Maestría en Ciencias en Horticultura y a todo su personal académico, por haber colaborado en mi formación.

A los profesores de la academia de Fruticultura, por su apoyo durante mis estudios de maestría.

A la Fundación Sánchez Colín CICTAMEX, S.C., por el invaluable apoyo en campo que brindaron y por permitirme participar en una de sus líneas de investigación.

A la Ing. María de Lourdes Barrera Moreno, por ser la compañera de mi vida y por la paciencia y comprensión que me ha tenido.

DEDICATORIA

**A MI PADRE EMILIO BARRIENTOS CONTRERAS
POR LAS CONSIDERACIONES PARA CONMIGO**

**A MI MADRE MA. DE SOCORRO VILLA GALINDO
POR SU AMOR**

**A MI COMPAÑERA LOUDES BARRERA MORENO
CON AMOR**

**A MIS HIJOS FANNY, IRVIN, PATY Y SANDY
COMO EJEMPLO**

**A MIS HERMANOS AGUSTÍN, ALFREDO, LOURDES, EMILIO, SOCORRO,
ANTONIO Y GUADALUPE
CON CARÑO**

**A TODOS MIS AMIGOS Y COLEGAS
CON APRECIO**

**A TODOS LOS QUE DE UNA U OTRA MANERA HAN CONTRIBUÍDO EN MI
FORMACIÓN**

DATOS BIOGRÁFICOS DEL AUTOR

El autor nació el 8 de febrero de 1966 en Canatlán, Dgo. Estudió la licenciatura en el Departamento de Fitotecnia de la Universidad Autónoma Chapingo en el período 1984-88, obteniendo el grado de ingeniero agrónomo especialista en Fitotecnia. Los estudios de maestría los realizó de 1996-97 en la Maestría en Ciencias en Horticultura del mismo departamento. Ha sido productor de manzana desde 1978 en su estado natal, donde además mantiene vigente el programa de mejoramiento genético de esta especie en colaboración con fruticultores cooperantes y con el auspicio de la Unión de Fruticultores del Estado de Durango. Ha impartido desde 1988 las cátedras de Fruticultura General, Fruticultura Especial I (módulos: manzano y vid), Fruticultura Especial II (módulo: cítricos), Propagación de Plantas, Tecnología de Cultivos Tropicales (módulos: Plátanos y bananos, cacao, cocotero y piña), Fundamentos de Horticultura y Agricultura Regional IV. Miembro de la Sociedad Mexicana de Fitogenética A. C. desde 1988. En investigación colaboró en el establecimiento y evaluación del banco germoplasma de tejocote, especie en la que continúa realizando ensayos y estudios básicos de compatibilidad sexual y vegetativa. Recientemente se incorporó a la línea de investigación: Portainjertos enanizantes para aguacatero bajo el patrocinio de la SEP- CONACYT y con sede en la Fundación Salvador Sánchez Colín CICTAMEX.

CONTENIDO

	página
ÍNDICE DE FIGURAS	v
ÍNDICE DE CUADROS	vii
RESUMEN	xii
ABSTRACT	xiii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. REVISIÓN DE LITERATURA	3
2.1. La fotosíntesis en los frutales	3
2.1.1. Potencial máximo de la fotosíntesis neta	4
2.1.2. Influencia del cultivar en la fotosíntesis neta	5
2.1.3. Influencia del portainjerto en la fotosíntesis neta	5
2.1.4. Influencia de la estructura de la hoja en la fotosíntesis neta	6
2.1.5. Influencia de la edad de la hoja en la fotosíntesis neta	8
2.1.6. Influencia del peso específico de la hoja en la fotosíntesis neta	8
2.1.7. Influencia de la presencia de frutos en la fotosíntesis neta	9
2.2. Relación raíz - parte aérea	10
2.3. Factores internos que afectan la interacción y el crecimiento de la raíz y la parte aérea de los frutales	12
2.3.1. Las auxinas.	12
2.3.1.1. Las auxinas y el crecimiento de los brotes	13
2.3.1.2. Las auxinas y los metabolitos disponibles	14

2.3.1.3. Las auxinas y el crecimiento radical	15
2.3.2. Las citocininas	17
2.3.2.1. Influencia de las raíces en el crecimiento de los brotes	17
2.3.2.2. Influencia de las raíces en el metabolismo de los brotes	17
2.3.2.3. Influencia de las citocininas en el metabolismo de la parte aérea .	18
2.3.3. Las giberelinas	20
2.3.4. El ácido abscísico (ABA)	21
2.3.5. Compuestos nitrogenados	22
2.3.6. Los fenoles	22
2.4. Causas del enanismo	23
2.5. Trabajos relacionados con el control de altura de aguacatero	24
2.6. Distribución de fotosintatos durante la floración y amarre de fruto en aguacatero	32
3. MATERIALES Y MÉTODOS	34
3.1. Localización del huerto	34
3.2. Factores en estudio	34
3.2.1. Tratamientos	34
3.2.2. Fases fenológicas	35
3.2.3. Horas	35
3.3. Diseño y unidad experimental	36
3.4. Variables respuesta	36
3.4.1. Variables fisiológicas	36

3.4.2. Potencial hídrico y sus componentes	37
3.4.3. Dimensiones del tronco y copa de los árboles	38
3.4.4. Producción	38
3.4.5. Contenido de ácido indolacético (AIA) y ácido abscísico (ABA)	39
3.5. Análisis estadístico	41
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	46
4.1. Análisis de varianza general para las variables fisiológicas	46
4.2. Determinaciones al final de la floración, inicio del crecimiento vegetativo y del fruto	51
4.2.1. Radiación fotosintéticamente activa y temperatura en el ambiente circundante a la hoja	51
4.2.2. Análisis de varianza	52
4.2.3. Comparación de medias	52
4.2.3.1. Tasa de asimilación de CO ₂ y conductancia estomática	52
4.2.3.2. Tasa de transpiración	55
4.2.4. Potencial hídrico y sus componentes	58
4.2.4.1. Análisis de varianza	58
4.2.4.2. Comparación de medias	59
4.3. Determinaciones con fruto próximo a cosecha	62
4.3.1. Radiación fotosintéticamente activa y temperatura en el ambiente circundante a la hoja	62
4.3.2. Análisis de varianza	62

4.3.3. Comparación de medias	65
4.3.3.1. Tasa de asimilación de CO ₂ y conductancia estomática	65
4.3.3.2. Tasa de transpiración	65
4.4. Contenido de ácido indolacético y ácido abscísico en corteza	69
4.5. Variables de crecimiento y producción	73
4.5.1. Perímetro del tronco de los componentes	73
4.5.2. Altura y diámetro de copa del árbol	78
4.5.3. Eficiencia del árbol	82
5. CONCLUSIONES	85
6. LITERATURA CITADA	87

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Efecto del injerto intermedio de aguacatero ‘Colín V-33’ sobre el crecimiento de ‘Fuerte’	28
Figura 2. Radiación fotosintéticamente activa y temperatura en el ambiente circundante a la hoja de aguacatero ‘Colín V-33’, ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ sobre portainjertos de la Raza Mexicana durante la floración, amarre e inicio del crecimiento vegetativo	51
Figura 3. Radiación fotosintéticamente activa y temperatura en el ambiente circundante a la hoja de aguacatero ‘Colín V-33’, ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ sobre portainjertos de la Raza Mexicana con frutos próximos a cosecha	63
Figura 4. Perímetro del tronco de la parte donde inicia el cultivar, en diferentes combinaciones de aguacatero	75
Figura 5. Perímetro del tronco de la parte media del interinjerto en la combinación ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / Raza Mexicana	76

Figura 6. Perímetro del tronco, cinco centímetros abajo de la zona de injertación en tres combinaciones de aguacatero	77
--	----

Figura 7. Altura del árbol de tres combinaciones de árboles de aguacatero	79
---	----

Figura 8. Diámetro promedio de copa (en cm) de tres combinaciones de árboles de aguacatero	81
---	----

Figura 9. Número de frutos por árbol; ‘Hass’ con y sin interinjerto ‘Colín V33’, plantas de cuatro años de edad.	83
--	----

Figura 10. Producción de aguacate Hass’ con y sin interinjerto ‘Colín V33’, árboles de cuatro años de edad.	84
---	----

ÍNDICE DE CUADROS

	Pág.
Cuadro 1. Frecuencia de distribución de altura en una población de árboles derivadas del clon de aguacatero 'Colín V-33'	25
Cuadro 2. Densidad estomática de hojas de aguacatero	30
Cuadro 3. Altura de árbol y proporción del área transversal de la corteza con respecto al xilema de árboles de semilla del cultivar Colín V-33 de seis años de edad de porte bajo y alto	30
Cuadro 4. Algunas características de crecimiento del cultivar Fuerte con injertos intermedios de 'Colín V-33'	31
Cuadro 5. Análisis de varianza para f fases fenológicas (F), h horas por fase fenológica (H) y t tratamientos (TRA).....	42
Cuadro 6. Cuadrados medios del análisis de varianza de la tasa de asimilación de CO ₂ , conductancia estomática y tasa de transpiración de aguacateros 'Colín V33',	

‘Hass’ / ‘Colín V33’ y ‘Hass’ injertados sobre portainjertos de semilla de la Raza Mexicana (RM), en tres horas y dos fases fenológicas.....	46
Cuadro 7. Comparación de las condiciones ambientales y algunas variables fisiológicas en dos fechas en aguacatero. Promedio del día, tratamientos y repeticiones.....	49
Cuadro 8. Cuadrados medios del análisis de varianza de la tasa de asimilación de CO ₂ , conductancia estomática y tasa de transpiración de aguacateros al final de la floración e inicio del crecimiento vegetativo y del fruto.....	53
Cuadro 9. Tasa de asimilación de CO ₂ , conductancia estomática y tasa de transpiración de aguacateros ‘Colín V33’, ‘Hass’ / ‘Colín V33’ y ‘Hass’ injertados sobre portainjertos de semilla de la Raza Mexicana (RM).....	54
Cuadro 10. Tasa de transpiración en plantas de aguacatero ‘Colín V-33’, ‘Hass’/ ‘Colín V-33 y ‘Hass’ injertadas en portainjertos de semilla de Raza Mexicana	56

Cuadro 11. Eficiencia en el uso del agua (μmol de CO_2 asimilados por mmol de agua transpirada) en aguacateros ‘Colín V-33’, ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ sobre portainjertos de la Raza Mexicana (RM)	57
Cuadro 12. Cuadrados medios del análisis de varianza del potencial hídrico y sus componentes en plantas de aguacateros ‘Colín V-33’, ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ sobre portainjertos de la Raza Mexicana (RM)	59
Cuadro 13. Cuadrados medios del análisis de varianza del potencial hídrico y sus componentes en plantas de aguacateros ‘Colín V-33’, ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ sobre portainjertos de la Raza Mexicana (RM), en tres horas diferentes.....	60
Cuadro 14. Potencial hídrico y sus componentes en plantas de aguacateros ‘Colín V-33’, ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ sobre portainjertos de la Raza Mexicana (RM), dentro de horas.....	61
Cuadro 15. Cuadrados medios del análisis de varianza de la tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática y tasa de transpiración de aguacateros con frutos próximos a cosecha.....	64

Cuadro 16. Tasa de asimilación de CO ₂ y conductancia estomática en plantas de aguacatero ‘Colín V-33’, ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ injertadas en portainjertos de semilla de la Raza Mexicana (RM), dentro de horas.....	66
Cuadro 17. Tasa de transpiración en plantas de aguacatero ‘Colín V-33’, ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ injertadas en portainjertos de semilla de la Raza Mexicana (RM), dentro de horas.....	67
Cuadro 18. Eficiencia en el uso del agua (μmol de CO ₂ asimilados por mmol de agua transpirada) en aguacateros ‘Colín V-33’, ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ sobre portainjertos de la Raza Mexicana (RM)	68
Cuadro 19. Cuadrados medios del análisis de varianza del contenido de ácido abscísico (ABA) e indolacético (AIA) y relación ABA.AIA en corteza del tallo principal en el cultivar de aguacateros ‘Colín V-33’, ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ sobre portainjertos de la Raza Mexicana (RM)	69

Cuadro 20. Contenido (en $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ peso fresco) de ácido indolacético y ácido abscísico en corteza de aguacateros ‘Colín V-33’, ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ sobre portainjertos de la Raza Mexicana (RM)71

Cuadro 21. Miligramos de ácido abscísico por mg de ácido indolacético y en corteza del tallo principal de aguacateros ‘Colín V-33’, ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ sobre portainjertos de la Raza Mexicana (RM).72

Cuadro 22. Prueba de comparación de medias para altura de plantas de aguacateros Colín V-33’, ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ sobre portainjertos de la Raza Mexicana (RM). 78

Cuadro 23. Porcentaje de reducción de altura de árboles de aguacatero ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / Raza Mexicana, debido al interinjerto enanizante 80

RESUMEN

Con el objetivo de estudiar el efecto del interinjerto enanizante 'Colín V-33' sobre algunos aspectos fisiológicos del aguacatero se evaluaron, bajo un diseño completamente al azar con cinco repeticiones y un árbol como unidad experimental los tratamientos: 'Colín V-33' / Raza Mexicana, 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza Mexicana y 'Hass' / Raza Mexicana, en dos fases fenológicas: 1) cuando los árboles estaban al final de la floración, amarre e inicio del crecimiento vegetativo y 2) cuando las mismas plantas estaban con fruto (2.5 meses antes de cosecha). Durante las observaciones la radiación fotosintéticamente activa fue mayor a $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; la temperatura en el ambiente circundante a la hoja varió de 22.8 a 32.1 °C en la fase 1 y de 22.8 a 27.5 °C en la fase 2. No se encontraron efectos significativos de tratamientos y fases fenológicas en la tasa de transpiración, conductancia estomática y tasa de asimilación de CO_2 como factores separados, pero la interacción de éstos mostró efectos altamente significativos ($P \leq 0.01$) para las variables mencionadas. También fue altamente significativo el efecto de los tratamientos y las horas de las determinaciones dentro de fase fenológica para la tasa de asimilación de CO_2 y conductancia estomática. El tratamiento con interinjerto 'Colín V-33' no fue estadísticamente diferentes ($P \leq 0.05$) al sin interinjerto en la asimilación de CO_2 (4.14 y $4.28 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectivamente) conductancia estomática (58 y $68.2 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectivamente) pero ambos si fueron diferentes al 'Colín V-33' sobre Raza Mexicana para estas variables ($6.94 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y $103.2 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectivamente). El potencial hídrico del tratamiento con interinjerto 'Colín V-33' fue menor al sin interinjerto (-14.85 y 12 bares, respectivamente), estadísticamente iguales ($P \leq 0.05$). En pruebas pareadas de medias dentro de tratamientos la relación ABA:AIA ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ de peso fresco), en todos los casos existieron diferencias significativas ($P \leq 0.05$). Se encontró un gradiente de mayor a menor, en sentido basipetal. En 'Colín V-33' / Raza Mexicana se encontraron 28.7 mg en el cultivar y 22.7 en el portainjerto; en el mismo orden se encontraron 31.9 y 24.2 mg en 'Hass' / 'Raza Mexicana y; 32.2, 30 y 23.9 mg en 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza mexicana. Se observó que al cuarto año el interinjerto de 'Colín V-33' redujo en un 22% el tamaño de 'Hass'.

ABSTRACT

INFLUENCE OF 'COLÍN V-33' INTERSTOCK ON SOME ASPECTS IN AVOCADO (*Persea americana* Mill.)

ABELARDO BARRIENTOS VILLASEÑOR

(Under direction of Ph. D. Alejandro F. Barrientos-Priego)

To study the effect on some physiological aspects of 'Colín V-33' as interstock the following treatments used: 'Colín V-33'/ Mexican Race, 'Hass'/ 'Colín V-33'/ Mexican Race, and 'Hass'/ Mexican Race, in two phenological phases: 1) the end of flowering, fruitset and beginning of vegetative growth, and 2) when plants had growing fruits (2.5 months before harvest). When data was collected the photosynthetically active radiation was larger than $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; the temperature near to the leaf varied from 22.8 to 32.1 °C in phase 1 and from 22.8 to 27.5 °C in phase 2. Differences among treatment effects and phenological phases were not statistically significant for transpiration rate, stomatic conductance, and assimilation rate of CO_2 ; but the interaction between these two factors was significant ($P \leq 0.01$) for these variables. Differences of treatment effects from cultivars and times of evaluation within the phenological phase for assimilation rate of CO_2 and stomatic conductance were highly significant as well. The effect of 'Colín V-33' was not different for assimilation rate of CO_2 from the control (4.14 and $4.28 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectively). These two, however, produced effects which were statistically different relative to those from 'Colín V-33'/ Mexican Race for these two variables ($6.94 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ and $103.2 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectively). The water potential from the treatment with interstock 'Colín V-33' was -14.85 bars while without interstock was -12 bars. The difference was not statistically significant ($P \leq 0.05$). Within treatments, means for the relationship ABA:AIA ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ fresh weight) were always statistically significant ($P \leq 0.05$). In 'Colín V-33'/ Mexican Race it was found 28.7 mg in the cultivar and 22.7 mg in the rootstock; in the same order it was found 13.9 and 24.2 mg for 'Hass'/ Mexican Race and 32.2, 30, and 23.9 mg in 'Hass'/ 'Colín V-33'/ Mexican Race. It was found that the 'Colín V-33' interstock reduced 22% the size of 4 years old 'Hass' scions.

1. INTRODUCCIÓN

Uno de los factores que causan varios inconvenientes en la producción comercial del aguacatero es el gran tamaño que alcanzan los árboles; lo que, entre otras cosas, conlleva a problemas como: dificultad para realizar la cosecha y el control fitosanitario, se reduce el área productiva por sombreado de árboles contiguos y se incrementa el costo de producción. Actualmente se ha incrementado la exportación del aguacate mexicano debido a la apertura comercial con EUA que por muchos años estuvo cerrada. Para tener éxito y conservarse en el mercado de exportación se necesita producir fruta de calidad, libre de daños por plagas, enfermedades y cosecha inadecuada. Hasta ahora la calidad requerida sólo se obtiene en huertos con árboles jóvenes (de alrededor de siete años) o rejuvenecidos mediante podas severas en los que es posible realizar un estricto control fitosanitario, una cosecha fácil y adecuada debido a su menor tamaño.

Una de las posibilidades para evitar el desarrollo excesivo, sin podas severas, es el uso de portainjertos e interinjertos enanizantes que reduzcan el tamaño total del árbol con lo cual es posible incrementar la eficiencia en el trabajo, productividad y ganancia. Los portainjertos e interinjertos enanizantes pueden utilizarse tanto en huertos nuevos como en los ya establecidos; en éstos últimos, mediante injertos de corteza, injertos puente o su reinjertación.

En aguacatero ya existen evidencias que reconocen a 'Colín V-33' como un material enanizante de 'Hass', que induce precosidad en la entrada a producción y que además

esta libre del virus de "Sunblotch" (ASBV). A pesar de éstos avances, en relación al efecto de la pieza intermedia en el árbol del aguacatero, no se han investigado las posibles causas fisiológicas que pueden estar involucradas en los mecanismos de control de ésta sobre la copa del árbol y sobre la raíz. Aspecto que ayudaría en el entendimiento y aplicación posterior; incluso, se podrían definir índices de preselección (aplicables en plantas de vivero), de genotipos enanizantes desde el punto de vista fisiológico.

El presente trabajo tuvo como objetivo: comparar la asimilación de CO_2 , conductancia estomática, tasa de transpiración y relaciones hídricas (potenciales hídrico, osmótico y de turgencia), en hojas de plantas de aguacatero 'Colín V-33' / Raza Mexicana, 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza mexicana y 'Hass' / Raza Mexicana. También se determinaron y compararon las concentraciones de ácido indolacético y ácido abscísico en la corteza del tallo principal de cada uno de los componentes estructurales de las plantas. Adicionalmente se compararon algunas variables de crecimiento y producción.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. La fotosíntesis en los frutales

En frutales es difícil determinar el área foliar que recibe la radiación fotosintéticamente activa debido al tamaño, forma y densidad interna de hojas y, ramas de los árboles. La amplia fluctuación de los niveles de radiación en la copa de los frutales complica la predicción del área foliar expuesta a los diferentes niveles de radiación fotosintéticamente activa; por lo que su papel en la reducción de carbono, vía fotosíntesis, es complicado (Lackso, 1978).

En las hojas de manzano la fotosíntesis neta, conforme aumenta la radiación, es hiperbólica; que es característico de las plantas C_3 (Cain, 1970; Heinicke, 1937). Su punto de saturación ocurre de 300 a 400 $W \cdot m^{-2}$ (Proctor *et al.*, 1976), o de 700 a 800 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (Lackso, 1978).

La asimilación neta de CO_2 en aguacatero ‘Simmonds’ / ‘Waldin’ fue de 9.2 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ en la última hoja del crecimiento anterior y de 6.1 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ en la primera del nuevo crecimiento (Whiley y Schaffer, 1995); en duraznero ‘Cal Red’ sobre ‘Nemaguard’ como portainjerto fue de 12.5 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ en hojas de plantas testigo y de 9.5 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ en hojas de plantas sin riego (Girona *et al.*, 1993); en papayo ‘Kapoho’ fue de 8.9 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ en hojas de plantas con virus de la mancha angular y de 15.7 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ en hojas de plantas sin virus (Marler *et al.*, 1993); en hojas de

frambuesa arriba del anillado fue de $7.2 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y $4.2 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en hojas a bajo del anillado, en plantas con flor y fruto (Privé *et al.*, 1994). Al parecer todo estrés que sufra el frutal provoca una disminución en la asimilación neta CO_2 , aunque en manzano ‘Johnathan’ la poda de raíz no la afectó (Ferree, 1992).

2.1.1. Potencial máximo de la fotosíntesis neta

La tasa de fotosíntesis neta es muy variable (Avery, 1969). En manzano según Mika y Antoszewski (1973) la fotosíntesis neta es menos de $10 \text{ mg}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ de CO_2 , aunque Looney (1968) reportó que es mayor de $35 \text{ mg}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ de CO_2 . La gran mayoría de los reportes indican que para manzano la fotosíntesis neta esta entre 10 y $35 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ de CO_2 (Barden, 1978); donde el potencial máximo es $35 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ de CO_2 . Los factores que limitan la fotosíntesis neta, según Barden (1971), son: inadecuada radiación, corrientes de aire, alta temperatura de la hoja y estrés hídrico. En manzano también influyen en el potencial máximo de fotosíntesis neta: el cultivar, el portainjerto (Ferree y Barden, 1971), el tipo y localización de los brotes y espolones (Cowart, 1936), intensidad lumínica, particularmente durante el desarrollo de la hoja (Barden, 1977), la presencia o ausencia de frutos u otras estructuras de demanda (Avery, 1975).

2.1.2. Influencia del cultivar en la fotosíntesis neta

Looney (1968) reportó que los tipos espolonados de ‘Golden Delicious’ y ‘Delicious’ tienen tasas de fotosíntesis neta 12% mayores que los estándar de dichos cultivares. La

hipótesis de este autor, que coincide con Westwood y Zielinski (1966), es que la fotosíntesis neta en manzano está fuertemente asociada con el espesor, peso específico y contenido de clorofila en las hojas de los cultivares espolonados respecto a los estándar. Liu y Eaton (1970) encontraron que el mayor grosor de las hojas de los tipos espolonados de manzano 'Delicious' y 'Golden Delicious' se debe a un mayor número de capas del parénquima en empalizada de éstos respecto a los cultivares estándar. Aunque Ferree y Barden (1971) no encontraron diferencias significativas en fotosíntesis neta por efecto del peso específico de las hojas del cultivar estándar y el espolonado de 'Delicious'.

2.1.3. Influencia del portainjerto en la fotosíntesis neta

Es claro que la productividad de los frutales es ampliamente influenciada por el portainjerto; sin embargo, la forma precisa de como el portainjerto influye en el cultivar no es clara aún (Barden, 1978); aunque Lockard y Schneider (1981) explicaron su teoría basada en la capacidad de destrucción del AIA producido en el cultivar por la AIA-oxidasa en la corteza del portainjerto.

Ferree y Barden (1971) indicaron que la fotosíntesis neta en hojas de 'Delicious' / MM 106 fue ligeramente mayor que en 'Delicious' sobre plantas de semilla y portainjertos M. 7. Marro y Cereghini (1976) encontraron mayores tasas de fotosíntesis neta en árboles de 'Delicious' / M. 9 que cuando el cultivar se injertó sobre portainjertos de pie franco. Titova y Shishkanv (1976) mencionaron que invariablemente la tasa de

fotosíntesis neta en hojas de portainjertos enanizantes fue mayor que en hojas de portainjertos de pie franco (ellos no reportan los portainjertos). Svihra *et al.* (1994) señalan que los portainjertos de la serie MM producen más materia seca por unidad de clorofila que los de la serie M. En dos experimentos, Barden y Ferree (datos no publicados pero citados por Barden, 1978) no encontraron diferencias significativas en fotosíntesis neta en hojas de 'Delicious' injertado en seis portainjertos, incluyendo portainjertos clonales y de pie franco.

2.1.4. Influencia de la estructura de la hoja en la fotosíntesis neta

La influencia del ambiente en la estructura de las hojas y de ésta sobre la fotosíntesis neta ha tenido gran interés en las investigaciones de los últimos años. En algunos casos se ha estudiado la estructura de las hojas y la fotosíntesis neta, mientras que en otros sólo la estructura o la fotosíntesis neta. En muchos trabajos mencionan que es difícil determinar con precisión la condición ambiental. Sin embargo, aparentemente es la radiación fotosintéticamente activa (RFA) la que determina tanto a la estructura de la hoja como al potencial de fotosíntesis neta. Desafortunadamente la RFA es uno de los parámetros más difíciles de determinar tanto en medida como en la influencia real en la respuesta de la planta (Barden, 1978).

En los primeros trabajos hechos por Archter *et al.* (1926) se encontró que el sombreado aumenta el tamaño de la hoja, reduce su grosor y altera su estructura interna. En una serie de artículos, Pickett (1933, 1934, 1935 y 1950) presentó datos de la influencia de

los cambios diarios del peso específico de la hoja, contenido de carbohidratos y asimilación de CO_2 en la estructura de la hoja y fotosíntesis neta. De los resultados de Pickett, Barden (1978) comentó que quizá las diferencias encontradas se deben al cultivar, portainjerto y a efectos ambientales (invernadero *vs.* campo); además, los tres métodos para determinar fotosíntesis neta, usados por Pickett, arrojaron diferentes resultados en la correlación entre fotosíntesis neta y estructura de la hoja, por lo que su relación no es clara. Cowart (1936) reportó diferencias de varios aspectos de la estructura de la hoja asociados con la posición en los brotes y espolones.

Ghosh (1973), comparando la estructura interna de la hoja y la tasa de fotosíntesis neta en hojas de espolones de árboles de cinco a siete años y el tamaño final de las hojas en crecimientos terminales, encontró que las hojas de los espolones fueron más delgadas, tuvieron menos capas de parénquima en empalizada, células del parénquima en empalizada más pequeñas, menos clorofila, menor tasa de fotosíntesis neta y menos peso específico de la hoja. Según Barden (1978) las diferencias encontradas por Ghosh se deben a la exposición lumínica que reciben las partes, ya que las hojas de los espolones están dentro del dosel y las hojas de los crecimientos terminales en la periferia.

2.1.5. Influencia de la edad de la hoja en la fotosíntesis neta

Son muy escasos los datos sobre la tasa de fotosíntesis neta, evaluada en diferentes períodos de crecimiento. La observación general es que la tasa de fotosíntesis neta,

como la expansión foliar, tiene su máximo cuando la hoja alcanza el máximo tamaño. La tasa de fotosíntesis neta aumenta rápidamente durante la expansión foliar y declina pocos días después de la máxima expansión foliar (Barden, 1978). Estos resultados coincidieron con los encontrados por Slack (1974), quien encontró que la tasa de fotosíntesis neta en manzano no puede ser máxima en los primeros estadios de las hojas debido a la inmadurez de los estomas y se requieren cerca de seis semanas para que los estomas estén totalmente maduros. Ferree y Barden (1971) indicaron que las hojas de manzano tienen un período de varias semanas con tasa de fotosíntesis neta relativamente alta después de la total expansión y posteriormente muestran un descenso gradual hasta la caída de la hoja.

2.1.6. Influencia del peso específico de la hoja en la fotosíntesis neta

El peso específico de la hoja, expresada como cantidad de materia seca por unidad de área foliar, es drásticamente afectado por los niveles de sombreado (Avery, 1975; Barden, 1974; Barden, 1975). Aunque muchos estudios se han hecho en árboles jóvenes en contenedores especiales, la misma relación sucedió en condiciones de campo. Lackso y Carpenter (trabajo no publicado pero citados por Barden, 1978) encontraron que conforme aumentó el sombreado disminuyó el peso específico de la hoja. Skene (1974) señala que la estructura del cloroplasto se modifica por efecto del sombreado; entre otros cambios, los grana son más gruesos que en hojas a plena luz; pero el grosor de los grana de hojas sombreadas transferidas a la luz solar no modifican su grosor, en cambio, las hojas soleadas transferidas a sombra sí mostraron aumento en el grosor de los grana.

Esto indica que los cloroplastos de hojas maduras reaccionan a los cambios ambientales, lo que quizá sea una característica vital para el desarrollo del dosel.

Aunque la relación entre el peso específico de la hoja y la tasa de fotosíntesis neta es un hecho, hay poca información al respecto. Barden (1977), en dos experimentos donde se controló el sombreado, determinó el coeficiente de correlación y regresión de la tasa de fotosíntesis neta y peso específico de la hoja y aunque observó variación en los coeficientes de determinación, la tendencia fue consistente; encontrando que la variación de la fotosíntesis neta por efecto del peso específico de la hoja fue de 26 a 82% con una media de 55%. El coeficiente de determinación fue 0.926.

2.1.7. Influencia de la presencia de frutos en la fotosíntesis neta

La presencia de frutos obliga a que se tengan altas tasas de fotosíntesis neta (Avery, 1969; Avery, 1975; Kazaryan *et al.*, 1965). Hansen (1964) reportó que la presencia de fruto incrementó la tasa de fotosíntesis neta y aceleró el transporte de fotosintatos de las hojas por el hecho de que el fruto es una gran demanda. Un aspecto asociado al efecto de los frutos es que las hojas próximas a ellos tienen una tasa de fotosíntesis neta más alta que las que están distantes (Hansen, 1967; Kazaryan *et al.*, 1965).

Algunas veces los tratamientos de los experimentos alteran la tasa de fotosíntesis neta o la tasa de asimilación neta. Maggs (1965) mencionó que una tasa de crecimiento acelerada, por efecto de defoliaciones, provoca que la tasa de asimilación neta sea

mayor que en árboles no defoliados. Mika y Antoszewski (1973) indicaron que el anillado y el despunte (juntos) provocan una disminución en la tasa de fotosíntesis neta; pero el despunte solo no la afecta.

2.2. Relación raíz - parte aérea.

Aparentemente la interdependencia de la parte aérea de la planta y las raíces es que mientras las raíces suministran agua y nutrimentos, las ramas y su follaje las proveen de los metabolitos que necesitan para su crecimiento. Según Davinson (1969) la partición de fotosintatos entre la raíz y parte aérea se puede estimar mediante la ecuación: $(\text{masa de la raíz} \times \text{tasa de absorción}) / (\text{masa del follaje} \times \text{tasa de fotosíntesis})^{-1}$.

El constante incremento en la relación tallo / raíz implica que cada uno mantiene una tasa de crecimiento igual y cuando la tasa de crecimiento de alguno de los componentes, antes de la unión (injerto), es diferente se establece una nueva y uniforme tasa de crecimiento de la relación tallo / raíz después de la unión (Barlow, 1959). Este ajuste sucede también en tratamientos como defoliación o poda de raíz (Wareing, 1970), pero el comportamiento de un mismo cultivar puede ser diferente, y en la mayoría de los casos lo es, al injertarse en diferentes portainjertos. En manzano, por ejemplo, los portainjertos clonales tienen diferentes niveles de tolerancia a altas temperaturas, lo cual también es afectado por el cultivar injertado (Gur *et al.*, 1976).

En duraznero los factores que afectan el crecimiento de la raíz y/o parte aérea pueden ser los responsables de una reducción del 34% del peso seco de la parte aérea asociada con una reducción del 39% del peso seco de la raíz, pero aparentemente esto no se debe a una reducción en la absorción y transporte de agua (Richards y Rowe, 1977). La tasa de alargamiento radical de plantas jóvenes de vid podría estar regulado por el tamaño del sistema radical cuando éste está controlado con podas de raíz, pero esto no afecta la absorción de agua o nutrientes (Buttrase y Millis, 1968). Según Richardson (1959), las yemas terminales de plántulas de *Acer* mostraron control en la producción de raíces; mientras que el follaje controló el alargamiento radical. Con evidencias como las anteriores se puede notar que no es la falta de agua y/o nutrientes el único factor en la reducción de la parte aérea.

La actividad cambial se inicia (y es máxima) cuando las yemas se detienen (entran en reposo), lo cual activa la hidrólisis de compuestos a sacarosa y su translocación a las áreas en crecimiento activo (Selvedran, 1970). La actividad de las raíces absorbentes de plantas de té fue mayor cuando la yema terminal estaba activa y el crecimiento radical fue mayor en plantas activas que cuando estaban en reposo (Kulaseguram y Kathiravetpilla, 1972).

2.3. Factores internos que afectan la interrelación y el crecimiento de la raíz y la parte aérea de los frutales.

2.3.1 Las auxinas.

El papel exacto de las auxinas en el crecimiento de las plantas no está totalmente entendido (Goldsmith, 1977) . Sin embargo, se supone que las auxinas tienen un papel importante en el control del crecimiento de tallos y quizá de raíces; por ésto, se cree que tienen un papel significativo en el control del crecimiento de los partainjertos e injertos de manzano.

La dextrina, un compuesto estructuralmente complejo, está presente en las paredes celulares y es descompuesto por la destrinasa, una enzima sensible a las auxinas. La dextrina descompuesta aumenta la elasticidad de la pared celular, lo cual es necesario para su crecimiento (Heyn, 1970). Cleland (1977) reportó que las auxinas influyen en el crecimiento debido a que en la pared celular disminuyen los procesos relacionados con la liberación de iones hidrógeno, los cuales regulan la extensión celular en respuesta a la presión de turgencia. Sin embargo, Green *et al.* (1977) indicaron que la pared celular tiene un sistema de autoregulación que entrega enzimáticamente sus polímeros a procesos acelerados por el ácido idolacético (AIA). También Gilkes y Hall (1977) concluyeron que el AIA promueve el movimiento de hemicelulosa durante el desarrollo de la pared celular.

2.3.1.1. Las auxinas y el crecimiento de brotes.

El efecto de las auxinas libres en el control del crecimiento se demostró al observar que los cultivares estándar de cebada y chícharo tuvieron mayor contenido que los de porte bajo (Kuraishi, 1974; Kefeli, 1978) y lo mismo sucedió al comparar brotes de cultivares estándar de manzano como Cortland y Golden Delicious con tipos espolonados (mutantes de los mismos cultivares). La corteza de los portainjertos más enanizantes de manzano causa más destrucción de auxinas que la corteza de portainjertos menos enanizantes (Gur y Samish, 1968), lo cual es otro indicio del probable papel de las auxinas en el control del crecimiento por el portainjerto en manzano. El movimiento de citocininas dentro de la planta está influenciado por las auxinas (Pilet, 1968; Morris y Winfield, 1972; Morris, 1977). Aparentemente las auxinas fijan a las citocininas en los puntos de acción más que por el efecto directo del transporte de ellas (Morris y Winfield, 1972). Las auxinas inhiben el crecimiento de brotes laterales de chícharos enanos, lo cual se debe a la polarización del movimiento de las citocininas por el AIA (Morris, 1977). Esta es también una explicación de la inhibición de yemas laterales por el AIA (Phillis, 1975). Sin embargo, Jablanovic y Niskovic (1977) encontraron que la inhibición de brotes en chícharo sucedió con pocas auxinas y alto contenido de triptofano (precursor de auxinas) y citocininas.

2.3.1.2. Las auxinas y los metabolitos disponibles

Según Patrick y Wareing (1978) el ácido indolacético influye en el movimiento de metabolitos y es un factor clave del efecto de las auxinas en el enraizamiento (Almant y Wareing, 1975). El efecto de las auxinas en el movimiento de metabolitos se refleja en la síntesis de la pared celular mediante el incremento en el suministro de glucosa (Abdul-Baki y Ray, 1971). Patrick y Wareing (1970) encontraron que plantas tratadas con AIA tenían mayor translocación de sacarosa respecto a las no tratadas, lo que según éstos autores pudo deberse a que el AIA reduce la senescencia de los tejidos de transporte.

Cleland (1977) sugirió que el enanismo de algunas plantas se debe a la poca capacidad de éstas para producir azúcares solubles, lo cual está muy relacionado con la producción de AIA, y que la poca producción de auxinas afecta la reacción de la hexoquinasa. Pemadasa (1979) encontró que el ácido ascísico (ABA) inhibe la hidrólisis del almidón en células guarda especializadas de *Stachytarphenta*. Posteriormente Nanda y Anand (1970) sugirieron que el AIA promueve la conversión de almidón a carbohidratos activos en el inicio del crecimiento pero al final de éste el AIA promueve la síntesis de almidón en papa (Obata-Sasamoto y Suzuki, 1979). Según Colby (1935) el papel del AIA en el metabolismo de carbohidratos puede ser la causa por la cual los portainjertos de manzano provocan el enanismo ya que éstos contienen mayor contenido de almidón.

2.3.1.3. Las auxinas y el crecimiento radical

Las plantas mantienen una relación raíz - parte aérea constante y es probable que, entre otros factores, las auxinas producidas en los brotes y traslocadas a las raíces influyan en el crecimiento radical (Torrey, 1976). Las auxinas producidas por los tallos modifican el crecimiento de las raíces por lo que al aplicar auxinas al follaje se promueve el crecimiento radical Googwin *et al.* (1978), aunque en momentos inadecuados no se provoca crecimiento de raíz (Beever y Woolhouse, 1975). Los efectos de las auxinas en la producción y traslocación de carbohidratos puede ser la explicación del crecimiento del sistema radical. En plantas etioladas de chícharo el crecimiento radical disminuye debido a la falta de auxinas más que por la falta de sacarosa (McDavid *et al.*, 1973).

El transporte de ácido abscísico (ABA), sustancia sintetizada en los ápices de las raíces y muy relacionada con el desarrollo de éstas, también es afectado por el AIA (Pilet *et al.*, 1979). Elliot (1977) mencionó que el AIA se acumula en la periferia de las raíces porque la producción y translocación de auxinas excede a las necesarias para el crecimiento radical; Martin *et al.* (1978) encontraron que al aplicar AIA-¹⁴C a plantas de maíz la concentración de éste en la periferia de los ápices de las raíces fue significativamente más alta que en plantas no tratadas, aún en periodos cortos de tiempo. Sin embargo, cuando la concentración de auxinas exceda los 10^{-8} M se inhibe la elongación radical y sucede un abultamiento en los ápices debido a la reorientación del crecimiento de la peridermis de longitudinal a lateral (Burstrom y Svensson, 1974). Chadwick y Burg (1970) encontraron que el efecto del AIA en el crecimiento o no de la

raíz depende de la producción de etileno que éste cause, porque es el etileno el que provoca la reorientación del huso acromático durante la mitosis. Sin embargo, Elliot (1977) indicó que el AIA producido por plantas intactas no es el inhibidor del crecimiento radical; aunque Digby y Wangerman (1965) mencionaron que el AIA endógeno de plantas intactas sí modifica la actividad cambial durante el crecimiento de las raíces. El efecto de las auxinas en el desarrollo del sistema radical se demostró al aplicar ácido 2,3,5-triyodobenzoico, el cual bloquea el movimiento de AIA, lo que redujo el crecimiento (King, 1976).

Por otro lado, la influencia de las auxinas en la actividad de las citocininas, hormonas que son sintetizadas en los ápices radicales, es que reducen las formas activas de éstas (Phillips, 1975). La importancia de éste concepto radica en que el crecimiento, tanto de raíces como de la parte aérea, está principalmente determinado por la distribución de fotosintatos más que por la actividad fotosintética en estricto, lo cual se atribuye a las auxinas y citocininas (Gersani *et al.*, 1980).

Según Lockard y Schneider (1981) por el movimiento polar de las auxinas se acelera la plasticidad de las paredes celulares, el metabolismo de carbohidratos, la translocación de nutrimentos y metabolitos y potencialmente el desarrollo radical, que es el primer factor en la regulación del crecimiento de una de las partes de la planta a otra.

2.3.2. Las citocininas

2.3.2.1. Influencia de las raíces en el crecimiento de los brotes

El papel de las raíces en la planta no se limita al anclaje y abastecimiento de agua y minerales. Went (1938) encontró que en chícharo la presencia de raíces fue esencial para el crecimiento de tallos y yemas laterales; éste mismo autor observó que la aireación de raíces de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) fue determinante en el crecimiento del tallo por lo que concluyó que las raíces son algo más que abastecedoras de agua y nutrimentos; atribuyendo el efecto a una hormona sintetizada por las raíces a la cual llamó “caulocaína”. Posteriormente Went y Bonner (1942) demostraron que el efecto de las raíces podía reemplazarse por agua de coco o extracto de chícharo. Ahora se conoce que ambos tienen alto contenido de citocininas. Richards y Rowe (1977) mencionaron que en plántulas de durazno la actividad radical fue determinante en el crecimiento de las hojas y en brotación e iniciación floral. Las yemas laterales de plantas despuntadas no brotaron cuando se les cortaron las cofias de las raíces, pero sí lo hicieron cuando se aplicaron citocininas (Bruinsma, 1979).

2.3.2.2. Influencia de las raíces en el metabolismo de los brotes

En esquejes de plantas ornamentales la vida de las hojas aumenta en la misma proporción al tamaño y sanidad del sistema radical debido, entre otras causas, a la translocación oportuna y constante de citocininas. McDavid *et al.* (1973) reportaron que

al podar cada cuatro días las raíces de plántulas de chícharo, desarrolladas en luz, se aceleró la senescencia de las hojas y se redujo la asimilación de $^{14}\text{CO}_2$. Seth y Wareing (1965) encontraron que al aplicar citocininas, éstas retardaron la senescencia de hojas y fueron necesarias para el mantenimiento de la clorofila, proteínas y ácido ribonucleico (ARN) en hojas. Jordan y Skoog (1971) al trabajar con avena, reportaron que el efecto de la aplicación de citocininas no se sustituye con tratamientos específicos de minerales, bases púricas o pirimídicas, ARN o AIA a concentraciones entre 0.001 y 100 mg·litro⁻¹. Según Humphries (1964) las raíces tienen una influencia considerable sobre la asimilación neta de CO_2 en las hojas y es un efecto independiente al que pudiera tener el sistema radical sobre el enanismo de las plantas.

2.3.2.3. Influencia de las citocininas en el metabolismo de la parte aérea

Algunos de los efectos de las raíces sobre el crecimiento de los brotes, sobre todo en senescencia, pueden reemplazarse aplicando citocininas. Mulling (1968) reportó que la aplicación de citocininas ayuda al desarrollo y evitan la caída de inflorescencias de pámpanos sin raíces de vid.

Durante el desarrollo anual del manzano, Luckwill y Whyte (1968) encontraron que la concentración de citocininas en la savia del xilema se incrementa fuertemente en brotación, disminuye en inducción floral y vuelve a incrementarse en floración. Al respecto Phillips y Cleland (1972) encontraron que la concentración de citocininas en *Xanthium strumarium* L. es muy baja en la quiescencia de los brotes y senescencia de las

hojas. Skene y Antcliff (1972) en un estudio comparativo de la influencia del portainjerto en uva para vino encontraron que la concentración de citocininas en extractos de peciolo de hojas fue muy afectada por el tipo de portainjerto.

Se han encontrado más de 40 tipos de citocininas libres en el primer milímetro del ápice radical de chícharo (Itai y Vaadia, 1971). Una de las más comunes es la zeatina ribosa (Googwin *et al.*, 1978); éste es transportado a las puntas de los brotes donde puede ser utilizado; pero las moléculas que aún estén en forma libre son convertidas a glucósidos y reexportados a otras partes de la planta, vía tejidos del floema (Vonk, 1979). Cuando las citocininas llegan a los ápices de los brotes tienen varias formas de acción. Según Carr (1966) las citocininas aumentan la porosidad de los tejidos lo que facilita el aprovechamiento de carbohidratos y aminoácidos. Tuyver y Patrick (1979) mencionaron que las citocininas facilitan la exportación de sustancias, de los ápices de las ramas al resto de la planta, porque modifican la integridad de las membranas celulares. Otros de los efectos de las citocininas son: promover la división y expansión celular, incrementan la síntesis de ADN y ARN, proteínas por lo que favorecen el crecimiento de los brotes (Fox, 1968).

Las citocininas, como todas las hormonas, interactúan con otras durante el crecimiento de los brotes y raíces, especialmente con las auxinas. El AIA y la kinetina tienen efectos sinergistas a bajas concentraciones; así lo demostraron Katsumi y Kazama (1978) en bioensayos de materia seca en avena. En otros estudios también se ha comprobado la estrecha relación entre las auxinas y las citocininas en el crecimiento; aunque son las

auxinas las que determinan la producción y distribución de citocininas (Legested y Langston, 1967). Las citocininas también interactúan con las giberelinas durante el desarrollo de las plantas; normalmente modifican la influencia de las giberelinas controlando su producción y acción (Borrows y Carr, 1969).

Kamboj *et al.* (1997) al estudiar el contenido de citocininas en portainjertos clonales de manzano sin e injertados con el cultivar Fiesta encontraron una mayor concentración, expresada en $\text{ng}\cdot\text{cm}^3$ de savia, de citocininas (zeatina + zeatina ribosa), en portainjertos intactos respecto a las plantas injertadas en igual portainjerto. Además, la concentración y el volumen de savia se incrementó según el vigor del portainjerto; sin embargo, las diferencias no fueron significativas.

2.3.3. Las giberelinas

Las giberelinas se producen en las semillas y los ápices de las raíces. Se han encontrado tanto en xilema como en floema. En manzano se producen en las semillas y luego se mueven al resto del fruto, sobre todo en etapas tempranas del crecimiento.

El papel de las giberelinas en el enanismo de las plantas no es claro aún, porque no hay consistencia en los contenidos que muestran las plantas enanas con respecto a las normales y parece ser que el crecimiento de los brotes es independiente a la producción de giberelinas en la raíz. Lockard y Shneider (1981) mencionaron que las giberelinas producidas en la parte aérea se transportan a los ápices de las raíces en donde son

convertidas en otras giberelinas menos activas y luego enviadas nuevamente a la parte aérea. Es posible que de ésta manera se explique la influencia del portainjerto sobre el cultivar, en cuanto a las giberelinas se refiere.

2.3.4. El ácido abscísico (ABA)

Entre los efectos fisiológicos más importantes de ABA se encuentran los siguientes: provoca el cierre de estomas; incrementa la permeabilidad de las membranas celulares al agua; inhibe el crecimiento de los brotes debido a la inhibición en el alargamiento celular; acelera la senescencia y caída de hojas, flores y frutos; incrementa la producción de etileno; inhibe la respuesta de las plantas a algunos promotores del crecimiento, especialmente giberelinas.

Kamboj *et al.* (1997) encontraron que la concentración de ABA ($\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$ de peso fresco), en la corteza de los portainjertos de manzano M. 27 y M. 9 (fuertemente enanizantes), fue significativamente más alta que en los portainjertos MM. 106 y MM. 111, considerados como semienanizantes. En todos los portainjertos intactos, con excepción del M. 9, la mayor concentración se presentó de mayo a junio; el M. 9 se observó en julio. Pero a partir de agosto los niveles de ABA disminuyeron. Estos autores no encontraron una relación directa entre el contenido de AIA en la corteza de los portainjertos, injertados o no, y el vigor de las plantas; aunque sí observaron que los portainjertos más vigorosos absorbieron mayor cantidad de ^3H -AIA de la solución donadora. Pero al relacionar el contenido de ácido abscísico y ácido indolacético

(ABA:AIA) en portainjertos intactos encontraron que a mayor valor el portainjerto imprime menor vigor al cultivar.

2.3.5. Compuestos nitrogenados

El metabolismo del nitrógeno es sin duda importante en el desarrollo de todas las especies. En manzano los cultivares medianamente vigorosos como el Whitney la cantidad de compuestos nitrogenados es menor que en 'Snow' o 'York Imperial' considerados como muy vigorosos (Lockard y Shneider, 1981). En relación al porte final de los árboles al parecer es la capacidad de reducción del NO_3^- de los portainjertos la que influye en el crecimiento del cultivar (Lackson y Seely, 1978).

2.3.6. Los fenoles

En general, el efecto de los fenoles es que inhiben el crecimiento de los tallos y raíces; inhiben mitosis, división y elongación celular. Aunque según Faust (1989) a bajas concentraciones promueven crecimiento y estimulan el enraizamiento.

En manzano el tipo de fenoles sí influye en el tamaño de las plantas (Lockard y Shneider, 1981). El efecto más importante de los fenoles en el enanismo es su interacción con las auxinas. Los ácidos fenólicos que inhiben el crecimiento promueven la descorboxilación oxidativa del AIA, mientras que los que promueven crecimiento la inhiben. Así, los monofenoles son cofactores de la AIA-oxidasa por lo que limitan el

crecimiento y los polifenoles inhiben la formación de AIA-oxidasa por lo que promueven el desarrollo (Tomaszewski, 1964).

2.4. Causas del enanismo

Partiendo del principio de que existe una interdependencia de la parte aérea y la raíz y, que la interrelación requiere de una comunicación que hace que continúe armónicamente el crecimiento de ambas partes, el control total es el resultado de los procesos fisiológicos que suceden en cada parte de la planta.

En el caso de la altura el mensajero entre las hojas jóvenes, el resto de la copa y las raíces son las auxinas sintetizadas en los ápices de los brotes. Las auxinas fluyen basipetalmente a través del floema y las células del cambium a las raíces (Shachs, 1972; Gersani *et al.*, 1980). Algunas de las auxinas son degradadas en la corteza y la concentración decrece conforme se desciende a lo largo de la misma en el árbol (Leopold y Kiedemann, 1975). La degradación (de las auxinas) depende de la cantidad de AIA-oxidasa, peroxidasa, fenoles y quizás otros compuestos presentes en el floema y células cambiales. Los niveles de éstos compuestos son controlados genéticamente y varían entre especies y cultivares, como en manzano (Lockard y Schneider, 1981).

2.5 Trabajos relacionados con el control de altura de aguacatero

El aguacatero de porte bajo 'Colín V-33' ha despertado grandes expectativas para su utilización como cultivar en huertos comerciales en alta densidad; sin embargo, su baja producción y tamaño grande de fruto lo hacen poco atractivo como cultivar; aunque se han realizado trabajos con anillado de ramas y se ha logrado duplicar su producción y reducir su tamaño de fruto (Barrientos *et al.*, 1988; Rubí *et al.*, 1991). Actualmente, ha despertado gran interés para su utilización como injerto intermedio o como portainjerto para reducir el tamaño de los cultivares comerciales. Se originó de una mutación somática espontánea que apareció en una población segregante del cultivar Fuerte. Las características principales del cultivar Colín V-33 son: árbol compacto de porte bajo, con ramificación lateral abundante, hojas de color verde oscuro y márgenes ondulados; el fruto de un peso promedio de 400 g, es de muy buena calidad, tiene cáscara verde y semilla pequeña (Sánchez-Colín y Barrientos-Pérez, 1982).

Es evidente que la mutación somática afectó las células meristemáticas en la capa L-II, ya que la descendencia de diferentes árboles de este cultivar mostraron una variación continua desde 18 hasta 145 cm de altura en plántulas de un año de edad (Cuadro 1) (Barrientos-Pérez y Sánchez-Colín, 1983) y árboles de nueve años de edad del mismo cultivar también mostraron variación de altura desde 1.30 hasta 6.80 m (Sánchez Colín *et al.*, 1992). La reducción de la altura de los árboles es el resultado de la inhibición en el alargamiento de los entrenudos terminales como consecuencia de una reducción en la

actividad meristemática subapical e inclusive el aborto de la yema terminal; en consecuencia, hay una detención temporal del crecimiento y pérdida de la dominancia apical, permitiendo que las yemas axilares se desarrollen produciendo ramificación por despunte natural del árbol. En general, los árboles con más ramificación son más cortos que los de eje simple, encontrándose una correlación negativa y altamente significativa ($r = -0.79^{**}$) entre altura de los árboles y número de ramas. Existe alta heredabilidad ($h^2 = 0.74$) para el número de ramas (Barrientos-Pérez y Sánchez-Colín, 1983). Por otra parte, se ha encontrado que en una población de 1.5 años de edad derivada de diferentes cultivares y selecciones de aguacatero presentó una correlación negativa y altamente significativa ($r = -0.73^{**}$) entre número de nudos y altura del árbol y una correlación positiva ($r = 0.64^{**}$) entre longitud de entrenudos y altura del árbol (Sánchez-Colín *et al.*, 1991).

Cuadro 1. Frecuencia de distribución de altura en una población de árboles derivados del clon de aguacatero 'Colín V-33'.

Centro de clase (altura en cm)	15	26	37	48	59	70	81	92	103	114	125	136	147
Frecuencia	4	14	33	40	40	47	25	12	10	5	5	3	2
Estadísticos	Número=240				Media=63.6				$S_x=25.8$			C. V. =40%	

La selección temprana para altura en aguacatero es de importancia ya que se pueden lograr mayores avances en los programas de mejoramiento genético utilizando una población más grande con técnicas como la de huerto - vivero, en la cual se ha logrado

obtener floración en árboles de semilla de aguacatero de un año de edad y cosecha de frutos a los dos años de edad (Barrientos-Priego *et al.*, 1991), lo cual permitiría efectuar una presión de selección alta; de ahí, es importante buscar características relacionadas con la altura. En el caso de pruebas con algunas características vegetativas de plántulas de 'Colín V-33' de un año de edad, no se ha encontrado correlación con su capacidad enanizante como portainjertos después de seis años de injertados (Barrientos-Pérez y Barrientos-Priego, 1990). La única evidencia, hasta ahora, se refiere a las diferencias en la densidad estomática que presentan algunos mutantes de porte bajo respecto a los cultivares de donde provienen; lo cual permite la posibilidad de selección temprana. Barrientos-Pérez y Sánchez-Colín (1983) encontraron que el número de estomas por unidad de campo microscópico (40 x 12.5x) fueron de 42.2, 31.4 y 21.7 para 'Colín V-33', intermedio No. 44 y 'Hass', respectivamente (Cuadro 2); esta tendencia se encuentra comprobada en mutantes de porte bajo derivados de los cultivares Fuerte y Rincón; Colín V-33 (enano), Colimex (semienano) y Fuerte (estándar), en los cuales se encontró una variación en cuanto a número de estomas por unidad de campo entre 41.1 y 76.2. El número de estomas se correlacionó negativamente con la altura de árbol ($r = -0.95^{**}$), circunferencia del tronco ($r = -0.85^{**}$) y diámetro de copa ($r = -0.91^{**}$), esto en árboles de más de 11 años de edad (Barrientos Priego y Sánchez Colín, 1987). Los estomas indudablemente están bajo control genético, su densidad y tamaño están relacionados directamente con funciones fisiológicas de importancia, como el intercambio gaseoso. Se puede por lo tanto, producir variación para número y tamaño de estomas por diferentes métodos genéticos, como en el caso de mutagénesis en aguacatero (Morales *et al.*, 1992). Otro carácter relacionado con el porte de aguacatero

es la proporción de área transversal de corteza en relación a la del xilema, ya que árboles de 16 años de edad de 'Colín V-33' (enano) tiene un porcentaje promedio de área de 4.70, 'Fuerte' de 2.85, 'Hass' de 2.83, 'Bacon' de 2.39, y '57 PBo3' de 2.30, estos cuatro últimos de porte alto y dentro de éstos los dos últimos de porte muy erecto (Barrientos Priego y López Jiménez, 1987). Por otro lado, segregantes de 'Colín V-33' de seis años de edad de porte bajo y alto, mostraron una proporción promedio de área transversal de corteza en relación con el xilema de 22.72% y 12.94%, respectivamente (Cuadro 3), y en el análisis de correlación se encontró un coeficiente negativo y altamente significativo entre altura del árbol y la proporción de área transversal de corteza ($r = -0.89^{**}$). En forma similar entre circunferencia del tronco y la proporción de área transversal de corteza ($r = -0.91^{**}$) (López-Jiménez y Barrientos-Priego, 1987).

El efecto de 'Colín V-33' como injerto intermedio para reducir el tamaño de los árboles injertados con reconocidos cultivares como el 'Fuerte, ha sido estudiado por Barrientos-Priego *et al.* (1987), encontrando diferencias significativas en la altura de la copa en árboles de 11 años de injertados. Esta altura varió según la longitud del intermedio; así, mientras el testigo mostró una altura de la copa de 5.98 m, con los intermedios de 10-30 cm en longitud fue de 3.66 m, y con un intermedio de 30-50 cm de longitud fue de 3.15 m; habiendo una reducción en la altura de la copa de 38.8% y 47.33%, respectivamente (Figura 1).

Por otra parte, también se redujeron otras características como ancho de la copa, carácter muy importante para la determinación de la distancia de plantación (Cuadro 4).

Existe también la posibilidad de utilizar el ‘Colín V-33’ como portainjerto para reducir el tamaño de los árboles en diferentes cultivares, teniendo como base los trabajos descritos con anterioridad, así como el desarrollo de métodos efectivos para la propagación asexual del mismo (Barrientos Priego *et al.*, 1986).

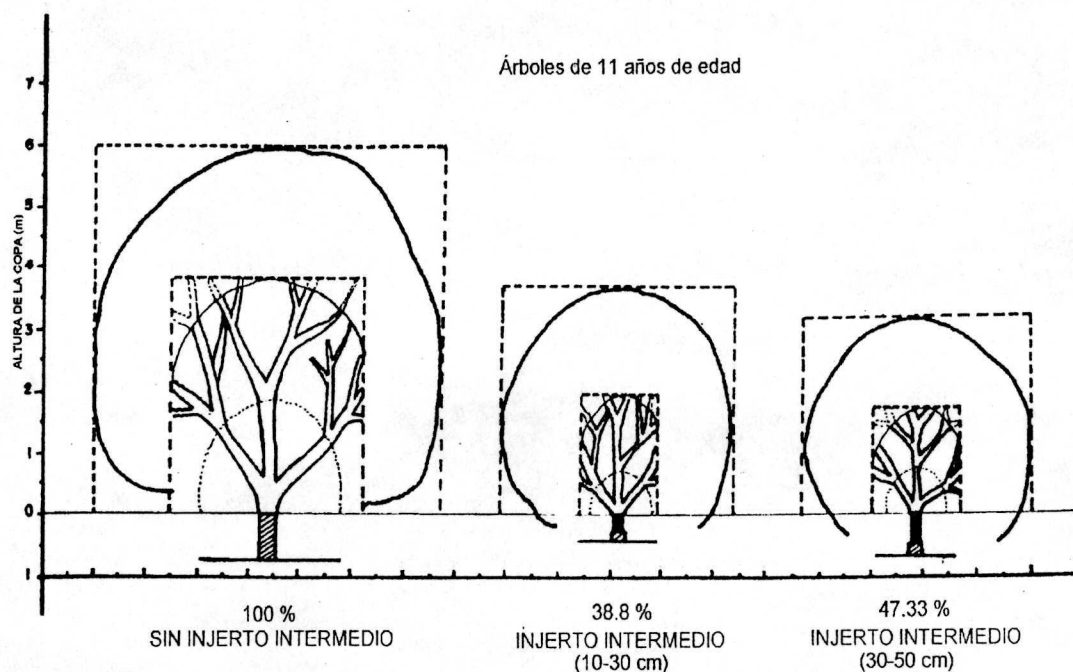


Figura 1. Efecto del injerto intermedio de aguacatero ‘Colín V-33’ sobre el crecimiento de ‘Fuerte’.

La variabilidad genética encontrada en segregantes de ‘Colín V-33’, respecto a la altura de planta, representa un enorme potencial de uso como portainjertos para reducir el tamaño de los árboles injertados sobre ellos; lo que en parte, han demostrado Barrientos-Priego *et al.* (1992), quienes utilizando los mencionados segregantes de ‘Colín V-33’

como portainjertos, injertaron cultivares de porte bajo, intermedio y estándar; encontrando que después de seis años la altura de la copa mostraba variación en altura. Por ejemplo, en la selección de porte bajo 131 PLS la variación fue entre 2 y 5.4 m mientras que en la población total la reducción en altura y diámetro de copa fue 32% a 68% y 27% a 67%; respectivamente. En la evaluación se tomó para la comparación el árbol más grande de cada cultivar. En circunferencia del tronco del injerto hubo reducciones del 39% al 79%.

En aguacatero también se ha explotado la posibilidad de producir variación para altura, mediante la radiación ionizante de rayos gamma de ^{60}Co . Rubí *et al.* (1992) encontraron que la dosis umbral es de 2 Krad. Estos investigadores aplicaron dicho tratamiento a varetas de la selección 131 PLS de porte alto, derivada de 'Colín V-33', encontrando que después de dos años de injertadas el hábito de crecimiento cambió de vertical a horizontal, lo cual es típico de 'Colín V-33', el número de entrenudos aumentó de 9.2 a 15.5 en el material tratado, lo cual es característico de los tipos braquíticos. Además, el material tratado tuvo una altura de 52.4 cm, 27.6 cm menos que el testigo; respecto al diámetro del tronco en el irradiado fue de 1.88 cm y de 2.4 cm en las varetas sin tratar. La misma tendencia se observó en la longitud de los brotes ya que su crecimiento fue de 13.9 cm en varetas irradiadas y de 29 cm en las no irradiadas.

Es interesante hacer notar que el cultivar Fuerte no sufrió cambio aparente con la radiación, pero sí sus descendientes S2: 175 PLS, 131 PLS, 39 y Pme; Colinmex (medio hermano materno de 'Colín V-33') y 'Colín V-33'.

Por otra parte, de forma natural se han encontrado árboles de aguacate con entrenudos bastante cortos, similares a los encontrados en duraznos braquíticos, algunos de ellos a los seis años de edad no sobrepasan 1 m de altura; sin embargo, no se sabe si este carácter es cualitativo o cuantitativo en aguacatero (Barrientos-Priego, A. F., 1996; comunicación personal).

Cuadro 2. Densidad estomática de hojas de aguacatero.

Grupo de Vigor	<i>enano</i>	<i>intermedio</i>	<i>normal</i>	
Clones	Colín V-33	No. 40	Fuerte	Hass
Número de estomas	44.22±0.57	31.4±0.52	22.98±0.37	21.7±0.37
Varianza	4.03	3.35	2.66	2.62
Coeficiente de variación	9.11%	1.66%	11.4%	12.07%
Número de observaciones	100	100	100	100

Cuadro 3. Altura de árbol y proporción de área transversal de corteza con respecto al xilema de árboles de semilla de 'Colín V-33' de seis años de edad de porte bajo y alto.

PORTE BAJO			PORTE ALTO		
Número de árbol	Altura (m)	Área (%)	Número de árbol	Altura (m)	Área (%)
390 PLC	1.2	22.27	122 PLC	5.0	12.58
331 PLC	1.4	22.10	159 PLC	5.0	15.04
196 PLC	1.5	29.05	155 PLC	6.0	12.63
323 PLC	1.5	22.66	268 PLC	6.0	13.63
280 PLC	1.7	20.76	237 PLC	6.0	9.96
170 PLC	1.0	19.48	229 PLC	6.5	14.07
Media	1.55	22.72		5.75	12.94
Coeficiente de variación	16.1%	13.33%		9.7%	12.1%

Cuadro 4. Algunas características de crecimiento del cultivar Fuerte con injertos intermedios de 'Colín V-33'.

Combinación	Circunferencia (cm)			Longitud de ramas principales a su primera ramificación (m)	Espesor		Copa	
	Portainjerto	injerto	ramas principales (cm)		lateral de la copa (m)	superior de la copa (m)	Ancho (m)	Altura a partir de la unión del injerto del cultivar (m)
Sin intermedio (testigo)	91.37 a ^z	98.87 a	55.14 a	1.35 a	1.50 a	2.16 a	6.73 a	5.98 a
Con intermedio de 10-30 cm	78.87 a	62.12 b	40.29 a	0.58 b	1.42 a	1.71 a	4.48 b	3.66 b
Con intermedio de 30-50 cm	73.87 a	66.75 b	40.24 a	0.57 b	1.38 a	1.47 a	4.35 b	3.15 b
Significancia de F	N.S.	**	*	**	N.S.	N.S.	**	**
CV	16.86%	22.2%	22.86%	40.04%	22.27%	30.24%	19.31%	14.01%

^z Valores con la misma letra dentro de columnas son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey, P

≤ 0.01 ; N.S.= no significativo; *= significativo al 5 % y **= significativo al 1 % de probabilidad.

Respecto a la variabilidad genética para altura, en general, es posible producirla por los métodos genotécnicos conocidos por lo que vía mejoramiento genético, es recomendable cambiar los sistemas de producción para mejorar la productividad.

Actualmente varios países productores de aguacatero como: Estados Unidos de Norteamérica, Israel, Sudáfrica, Australia, Nueva Zelanda, Italia, entre otros, reconocen el valor de 'Colín V-33' y están investigando las posibilidades de uso comercial en sus tres modalidades: cultivar, intermedio y portainjerto. Con base en el registro mexicano

de 'Colín V-33', se han firmado convenios con instituciones extranjeras para la experimentación y la posible utilización de dicho material; la Universidad de California, Riverside en 1987 inició el estudio de 'Colín V-33' como injerto intermedio de 'Hass' (Bergh, 1989). En Westfalia Estate, Sudáfrica en 1992 se estableció un experimento donde se utiliza a 'Colín V-33' como portainjerto clonal y como intermedio de 'Duke 7' (portainjerto) y 'Hass' (cultivar), las primeras observaciones indican que el intermedio de 'Colín V-33' reduce el porte de 'Hass' inicialmente e induce precocidad en la producción del mismo, cualidades muy deseadas para Sudáfrica, por lo que en 1994 se han establecido dos hectáreas mas de la combinación 'Hass' / 'Colín V-33' / 'Duke 7' a una densidad de plantación de 800 árboles por ha, con el fin de validar en ése país sus beneficios (J. Stefan Köhne, 1994, comunicación personal).

2.6. Distribución de fotosintatos durante la floración y amarre de fruto en aguacatero

El crecimiento vegetativo en aguacatero sucede muy rápidamente en cortos períodos, separados por largos períodos de aparente inactividad de los brotes (Davenport, 1982). Durante la antesis de las flores de la inflorescencia también se inicia la brotación vegetativa, por lo que es de esperarse que en este período se inicie una competición por fotosintatos entre el crecimiento vegetativo y reproductivo (Blumenfeld *et al.*, 1983; Scholefield *et al.*, 1985). Esta competición puede ser la causa de las altas tasas de abscisión de flores y frutillos, que a la vez es la causa de los bajos rendimientos (Blumenfeld *et al.*, 1983).

En la transición de las hojas del aguacatero, de demanda a fuente, suceden cambios en el comportamiento fisiológico; estos cambios incluyen la asimilación neta de CO₂ (Leopold y Kiedmann, 1975). Según Schaffer *et al.* (1991), la tasa máxima de asimilación de CO₂ en aguacatero 'Petersen', se alcanza entre los 40 y 70 días después de la brotación vegetativa; en 'Booth-8', 'Hass' y 'Fuerte' sucede a partir de que las hojas tienen 72%, 80% y 80-100% de la expansión foliar total, respectivamente. Debido a que la transición de las hojas, de demanda a fuente, ocurre hasta que las hojas están casi totalmente expandidas, es posible que la cantidad de CO₂ asimilada no sea suficiente para sostener el crecimiento de las nuevas hojas y los frutos. Además, aún las hojas maduras, en su óptimo fisiológico, próximas a la inflorescencia pueden no ser capaces de producir la cantidad suficiente de fotosintatos como para sostener el crecimiento vegetativo y reproductivo a la vez (Finazzo *et al.*, 1994).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Localización del huerto.

La presente investigación se realizó en árboles de la parcela “El Chirimoyo” del campo experimental “La Cruz” de la Fundación Salvador Sánchez Colín - CICTAMEX, S. C. en Coatepec Harinas, Edo de México, geográficamente ubicado a 18° 55’ de latitud norte y 99° 46’ de longitud oeste a una altitud de 2,240 msnm. La fórmula climática correspondiente es: Cb (w2) (w)igw” según García (1988).

3.2. Factores en Estudio

3.2.1. Tratamientos

Se usaron árboles ya establecidos de tres años de edad cuyas combinaciones estructurales constituyen los tratamientos:

- ‘Colín V-33’ / Raza Mexicana (tratamiento 1)
- ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / Raza Mexicana (tratamiento 2)
- ‘Hass’ / Raza Mexicana (tratamiento 3)

En cada tratamiento se realizaron las determinaciones de ácido indolacético (AIA) y ácido abscísico descritas más tarde en el apartado 3.3.1. en los cultivares, portainjertos e injertos (sólo en el caso de 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza mexicana).

3.2.2. Fases Fenológicas

Las determinaciones realizadas correspondieron a dos fases fenológicas: la primera, cuando el árbol se encontraba al final de la floración, el inicio del crecimiento vegetativo y del fruto (14 de abril de 1996) y, la segunda, cuando los frutos estaban próximos a cosecha (2 de octubre de 1996). Se seleccionaron estas etapas por ser dos de los momentos de mayor exigencia de la generación gametofítica de la planta sobre la esporofítica de la misma.

3.2.3. Horas

A partir de las 9:30, 12:30 y 15:30 horas se iniciaron las determinaciones de las variables fisiológicas: tasa de transpiración, conductancia estomática y tasa de asimilación de CO₂. Sin embargo, el día en que se hicieron las observaciones fue seleccionado como un día completamente soleado para evitar confusiones por las variaciones que pudieran ocasionar los recorridos de nubes. Con ello las variaciones en intensidad lumínica sólo se atribuyen al horario.

3.3. Diseño y unidad experimental

Se utilizó un diseño experimental completamente al azar con cinco repeticiones. La unidad experimental consistió de un árbol, de acuerdo a los tratamientos mencionados. La elección de las unidades experimentales se realizó como una muestra al azar dentro de los árboles que presentaban los componentes estructurales (cultivar, portainjerto e interinjero, en su caso) de interés; que en este estudio fueron definidos como tratamientos.

3.4. Variables respuesta

3.4.1. Variables Fisiológicas

Se determinaron las condiciones de luz o radiación fotosintéticamente activa (en $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), temperatura en el ambiente circundante a la hoja ($^{\circ}\text{C}$), tasa de asimilación de CO_2 (en $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), conductancia estomática (en $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) y tasa de transpiración (en $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) en tres horas del día: 9:30, 12:30 y 15:30. Las determinaciones se hicieron en la hoja madura más joven usandolas mismas hojas en las tres determinaciones. Con la información de la tasa de asimilación de CO_2 y la tasa de transpiración se calculó y comparó, dentro de cada fase fenológica, la eficiencia en el uso del agua (μmol de CO_2 asimilados por mmol de agua transpirado). Las determinaciones en campo se realizaron con un analizador infrarrojo de gases (IRGA) Modelo CIRAS-1, PP Systems, con las indicaciones de operación del aparato.

Estas variables fisiológicas fueron determinadas en las dos fases fenológicas consideradas.

3.4.2. Potencial Hídrico (Ψ_w) y sus componentes.

Las determinaciones del potencial hídrico, osmótico (Ψ_p) y de turgencia (Ψ_π) sólo se realizaron en la primer fase fenológica. El procedimiento fue el siguiente: Para determinar el potencial hídrico a la hoja seleccionada se tomó una muestra en la parte media de la misma y entre las venaciones con la ayuda de un perforador de hojas de papel, el disco de hoja (de 5 mm de diámetro) se colocó en el interior de la cámara del psicrómetro y se cerró.

Posteriormente se colocaron en baño maría a 25 °C con la ayuda de tubos de ensaye y se dejaron 40 minutos, para después ajustar el microvoltímetro de acuerdo al coeficiente de enfriamiento y realizar la lectura correspondiente en μV , la cual se transformó de acuerdo a su equivalencia en bares, mediante la ecuación de regresión de cada psicrómetro; previamente ajustados con soluciones conocidas de NaCl.

Para determinar el potencial osmótico se sacó la hoja perforada de la cámara del psicrómetro, se colocó en el interior de un vial de plástico y se cerró, en seguida se introdujo en la canastilla de un contenedor de nitrógeno líquido, pasados cinco minutos se sacaron los viales, se retiraron los discos de hoja y se colocaron en el psicrómetro

correspondiente; posteriormente se siguieron los mismos pasos que se utilizaron para estimar el potencial hídrico.

El potencial de turgencia se calculó por la diferencia entre el potencial hídrico menos el potencial osmótico. El equipo utilizado fue: psicrómetros de termopar tipo Peltier y microvoltímetro Wescor bajo el método de punto de rocío. Los valores se expresaron en bares.

3.4.3. Dimensiones del tronco y copa de los árboles

Con los datos proporcionados por el personal técnico de la Fundación Salvador Sánchez Colín - CICTAMEX, S.C. y los propios, se analizaron las siguientes dimensiones de copa y tronco: altura del árbol (AP), diámetro de la copa N - S y E - W, perímetro del portainjerto a cinco centímetros abajo de la unión del injerto, perímetro del interinjerto a cinco centímetros arriba de la unión con el portainjerto, perímetro del cultivar a cinco centímetros de la unión con el interinjerto o portainjerto, según el caso. Todas las variables se determinaron y expresaron en centímetros.

3.4.4. Producción

Se contaron y pesaron (datos en kilogramos) los frutos de los árboles en estudio en las cosechas de 1996 y 1997. Con los datos de peso de frutos por árbol y área productiva de cada planta se calculó y comparó la eficiencia promedio de los árboles. Para calcular el

área productiva de la copa se supuso una forma regular: un paraboloide, por lo que la ecuación que se usó fue: $0.5236 \cdot r \cdot h^{-2} \cdot [(r^2 + 4h^2)^{3/2} - r^3]$; donde, r = radio de la copa, en metros y h = altura de la copa, en metros.

3.4.5. Contenido de ácido indolacético (AIA) y ácido abscísico (ABA).

Se determinó la cantidad de AIA y ABA libres en porciones de corteza madura (sin madera). Para ello se tomaron muestras de aproximadamente cinco centímetros de largo, uno de ancho y con el espesor que presentaran hasta llegar a la madera. Las muestras se envolvieron y etiquetaron en papel aluminio para luego sumergirlas en nitrógeno líquido y transportarlas al congelador de un refrigerador del laboratorio.

Para la extracción se utilizó el procedimiento general indicado por Cowthorpe y Morris (1982), al cual se le hicieron algunas modificaciones. En morteros de porcelana se molieron, con igual cantidad de arena de cuarzo previamente lavada con metanol al 80%, cinco gramos (peso fresco) de corteza, durante la molienda se agregaron 30 mililitros de metanol al 80% y 20 ml más se usaron para remover los residuos. El metanol fue removido por evaporación a 40 °C con la ayuda de un flujo continuo de aire filtrado.

Al concentrado acuoso se le ajustó el pH a 2.5 con H_2SO_4 0.2 N y después se particionó dos veces a volúmenes iguales con éter. Las fases etereas se combinaron para después proceder a microfiltrar a través de un filtro PTFE (Millipore, Corp., USA) de un tamaño

de poro de 0.5 μm y un filtro Fluoropore (Millipore, Corp., USA) de 0.2 μm de tamaño de poro; estos últimos pasos para prevenir el taponamiento de la columna (Chia *et al.*, 1977).

El filtrado se evaporó y el residuo se resuspendió en 200 μl de metanol al 100%. Las concentraciones de AIA y ABA se determinaron mediante un cromatografo de líquidos de alta presión (HPLC) formado por una bomba Varian modelo 9012, inyector Reodyne modelo 7125 provisto de un "loop" de 20 μl conectado a una precolumna y columna de fase reversa Beckman de 4.6 mm x 25 cm Ultrasphere-ODS con relleno de sílica C-18 de 5 μm . El volumen de inyección fue de 20 μl y la muestra se separó isocráticamente en 45% de metanol (grado HPLC) y 0.2 N de ácido acético en agua (grado HPLC) a un flujo de 1.0 ml por minuto.

La detección se realizó con un detector de longitud de onda variable UV-VIS Varian modelo 9050 a una longitud de onda de 280 nm, la señal se recibió en una computadora provista de una tarjeta 16 Star (Varian, Inc.) y con el programa de cómputo Star Chromatography Workstation (Varian, Inc.). El tiempo de retención se determinó previamente con los estándares respectivos, preparados con AIA y cis-trans-ABA sintéticos (Lancaster, Inglaterra); en este caso, el tiempo de retención promedio para al AIA y ABA fue de 8.14 y 12.22 minutos, repectivamente; tanto en estándares como en muestras de tejido.

Las concentraciones de AIA y ABA se calcularon con base en la altura de los picos obtenidos, de acuerdo a lo recomendado por Cowthorpe y Morris (1982) relacionado la longitud con una fórmula de regresión lineal que para el AIA fue:

$$f(x) = -8.0995 + 371.635 X;$$

donde: X es la concentración y f(x) la carga eléctrica en μV .

Para el ABA ecuación lineal fue:

$$f(x) = 0.3448967647X;$$

donde: X es la concentración y f(x) la carga eléctrica en μV .

Los coeficientes de determinación para AIA y ABA fueron de 0.997 y 0.98, respectivamente.

En los estándares de AIA se utilizaron las concentraciones de 1.0, 0.5, 0.25, 0.125, 0.0625 y 0.0315 μg ; mientras que en los estándares de ABA la curva tipo se determinó con concentraciones de 15.62 ng a 4000 ng.

3.5. Análisis estadístico

El análisis de varianza para las variables fisiológicas, considerando tratamientos, horas de las determinaciones y fases fenológicas, se realizó bajo un diseño completamente al azar.

El modelo usado fue:

$$Y_{ijkl} = \mu + \tau_i + \eta_j + \phi_k + \tau\phi_{ik} + \eta\phi_{j(k)} + \tau\eta\phi_{ij(k)} + \varepsilon_{ijkl};$$

$$i = 1, 2, 3 \quad j = 1, 2, 3 \quad k = 1, 2 \quad l = 1, 2, 3, 4, 5,$$

donde:

Y_{ijkl} : es la variable aleatoria, con valor específico en la l-ésima repetición del i-ésimo tratamiento en la j-ésima hora y k-ésima etapa o fase fenológica;

μ : es la media general;

τ_i : es el efecto del i-ésimo tratamiento; $\tau_i \sim N(0, \sigma^2_{\tau})$;

η_j : es el efecto de la j-ésima hora;

ϕ_k : es el efecto de la k-ésima etapa o fase fenológica;

$\tau\phi_{ik}$: es el efecto de interacción del i-ésimo tratamiento y la k-ésima fase fenológica;

$\eta\phi_{j(k)}$: es el efecto de interacción de la j-ésima hora en la k-ésima fase fenológica;

$\tau\eta\phi_{ij(k)}$: es el efecto de interacción del i-ésimo tratamiento y la j-ésima hora en la k-ésima fase fenológica, y;

ε_{ijkl} : es el error experimental; $\varepsilon_{ijkl} \sim N(0, \sigma^2_{\varepsilon})$.

Para determinar la F_c se desarrollaron las esperanzas de cuadrados medios que corresponden al modelo (Cuadro 5). Es necesario observar que en el caso de fases, no existe prueba exacta, por lo que se recurrió al criterio de Sathurwaite para aproximarla (Steel y Torrie, 1989).

Cuadro 5. Análisis de varianza para **f** fases fenológicas (F), **h** horas por fase fenológica (H) y **t** tratamientos (TRA).

FV	GL	CM	E(CM)	$F_c (H_0: \sigma^2_{FV} = 0)$
TRA	(t-1)	CM5	$\sigma_e^2 + \sigma_{TH(F)}^2 + h\sigma_{TF}^2 +$ $h/(h-1)f/(f-1) \Sigma t_i^2/(t-1)$	CM5/CM3
F	(f-1)	CM4	$\sigma_e^2 + \sigma_{TH(F)}^2 + t\sigma_{H(F)}^2 + h\sigma_{TF}^2 + ht\sigma_F^2$	CM4+CM1/ CM2+CM3
TRA*F	(t-1)(f-1)	CM3	$\sigma_e^2 + \sigma_{TH(F)}^2 + h\sigma_{TF}^2$	CM3/CM1
H(F)	f(h-1)	CM2	$\sigma_e^2 + \sigma_{TH(F)}^2 + t\sigma_{H(F)}^2$	CM2/CM1
TRA*H(F)	(t-1)(h-1)f	CM1	$\sigma_e^2 + \sigma_{TH(F)}^2$	CM1/CME
ERROR	fth(r-1)	CME	σ_e^2	

FV = Fuentes de variación; GL = Grados de libertad; CM = Cuadrados medios; E(CM) = Esperanzas de cuadrados medios con fases y horas como factores aleatorios y tratamientos como factor fijo; **f** = 2, **h** = 3, **t** = 3 y **r** = 5.

El análisis de varianza para el resto de las variables respuesta y para las variables fisiológicas dentro de la misma etapa o fase fenológica, se realizó bajo un diseño completamente al azar. El modelo usado fue:

$$Y_{ijl} = \mu + \tau_i + \eta_j + \tau\eta_{ij} + \varepsilon_{ijl};$$

$$i = 1, 2, 3 \quad j = 1, 2, 3 \quad l = 1, 2, 3, 4, 5$$

donde:

Y_{ij} : es la variable aleatoria, con valor específico en la i -ésima repetición del i -ésimo tratamiento en la j -ésima hora;

μ : es la media general;

τ_i : es el efecto del i -ésimo tratamiento; $\tau_i \sim N(0, \sigma^2_{\tau})$;

η_j : es el efecto de la j -ésima hora;

$\tau\eta_{ij}$: es el efecto de interacción del i -ésimo tratamiento y la j -ésima hora, y;

ϵ_{ij} : es el error experimental; $\epsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2_{\epsilon})$.

Para los análisis de varianza dentro de horas en una misma fase fenológica el modelo utilizado fue:

$$Y_{ij} = \mu + \tau_i + \epsilon_{ij};$$
$$i = 1, 2, 3 \quad j = 1, 2, 3, 4, 5$$

donde:

Y_{ij} : es la variable aleatoria, con valor específico en la j -ésima repetición del i -ésimo tratamiento;

μ : es la media general;

τ_i : es el efecto del i -ésimo tratamiento; $\tau_i \sim N(0, \sigma^2_{\tau})$;

ϵ_{ij} : es el error experimental; $\epsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2_{\epsilon})$.

Para los análisis de varianza y pruebas de comparación de medias se utilizó el paquete computacional Statical Analisis System (SAS, versión 6.03). Los juegos de hipótesis del

análisis de varianza y comparación de medias fueron: H_0 : la σ^2 de fuente de variación es cero ($\sigma^2_{FV} = 0$) contra H_a : la σ^2 de fuente de variación es diferente de cero ($\sigma^2_{FV} \neq 0$) y; H_0 : $\mu_1 = \mu_2 = \mu_3$ contra H_a : Al menos una μ_i es diferente a otra, respectivamente.

Para el contraste de medias entre tratamientos se usó la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$). Con el fin de comparar las concentraciones de ácido indolacético y ácido abscísico entre pares de componentes estructurales de la misma unidad experimental (portainjerto, interinjerto y cultivar) y dentro de cada tratamiento se recurrió a la prueba de hipótesis para comparación de medias con muestreo pareado (Steel y Torrie, 1985).

Para las gráficas de las figuras se usó el paquete computacional Sigma Plot de Jandel Scientifics.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Análisis de varianza general para las variables fisiológicas

En el Cuadro 6 se muestran los resultados del análisis de varianza de tasa de asimilación de CO₂, conductancia estomática y tasa de transpiración considerando fases fenológicas, tratamientos y horas dentro de fases fenológicas.

Cuadro 6. Cuadrados medios del análisis de varianza de la tasa de asimilación de CO₂, conductancia estomática y tasa de transpiración de aguacateros 'Colín V-33', 'Hass'/'Colín V-33' y 'Hass' injertados sobre portainjertos de semilla de la Raza mexicana, en tres horas y dos fases fenológicas.

Fuente de Variación	Grados de Libertad	Tasa de asimilación de CO ₂	Conductancia estomática	Tasa de Transpiración
Tratamientos (T)	2	16.8974 ^{NS}	2156.700 ^{NS}	0.18781 ^{NS}
Fases (F)	1	572.5444 ^{NS}	28872.711 ^{NS}	0.8008 ^{NS}
T*F	2	90.0914 **	16384.544 **	7.8056 **
H(F)	2	23.5261 *	4824.888 *	1.17951 ^{NS}
T*H(F)	8	3.7732 ^{NS}	966.005 ^{NS}	0.60103 ^{NS}
Error	72	3.6308	561.233	0.3486
coeficiente de variación (%)		24.64	25.76	22.72

^{NS} = No significativo ($P \leq 0.05$); ** = altamente significativo a una $P \leq 0.05$.

En los resultados del cuadro anterior se observa que la interacción de tratamientos y fechas es altamente significativa, lo cual indica que los tratamientos tienen diferente comportamiento en las etapas fenológicas. También se encontró significancia estadística de las horas, dentro de etapas fenológicas, en la tasa de asimilación de CO_2 y conductancia estomática lo que indica que la fotosíntesis neta depende de la hora del día en que se estime.

Algunas de las posibles causas del comportamiento diferencial de los tratamientos dentro cada etapa fenológica y hora en que se realicen las observaciones se comentan a continuación. La radiación fotosintéticamente activa que recibieron las plantas cuando estaban al final de la floración varió durante el día de 1570 a 1730 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ mientras que la que recibieron cuando el fruto estaba a punto de ser cosechado varió desde 1400 a 1990 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Figura 2).

En relación a esto, Scholefield *et al.* (1980) mencionaron que el punto de saturación por luz en aguacatero es de 1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, por lo que estos autores sugieren que el aguacatero tiene un comportamiento de planta de sombra. En este estudio siempre se tuvieron más de 1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Este aspecto es muy importante debido a que teóricamente la saturación de la fotosíntesis por luz significa un equilibrio en el CO_2 producido por respiración y el fijado por fotosíntesis, aun considerando fotorespiración. Lo encontrado en este estudio implica que con una radiación fotosintéticamente activa superior a 1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ el aguacatero no podría sostener la demanda de fotosintatos del crecimiento vegetativo y reproductivo y, además almacenar energía para

reiniciar ambos ciclos anualmente. Esto puede ser parte de la explicación del reducido amarre en aguacatero. Al respecto Blumenfeld *et al.* (1983), Sholefield *et al.* (1985) y Finazzo *et al.* (1994) mencionaron que ciclo tras ciclo sucede una competición entre el crecimiento reproductivo y vegetativo que causa la caída de flores y frutillos.

A consecuencia de las condiciones ambientales propias de cada estación, la temperatura en el ambiente circundante a la hoja de los árboles en floración terminal varió casi 10°C, al pasar de 22.3 a 32.1 °C, mientras que el mismo parámetro cuando estas plantas tenían los frutos próximos a cosecha varió de 22.8 °C en la mañana a 27.5 °C por la tarde; la mitad del incremento mostrado en la primer fase fenológica.

Durante las observaciones de la primer etapa fenológica, en abril, a partir de las 14:00 h la temperatura en el ambiente circundante a la hoja fue superior a 30 °C (Figura 2), valor con el cual, según Sholefield *et al.* (1980), en aguacatero hay una gran fotorespiración y la fotosíntesis es del 50%.

Sin considerar el efecto de los tratamientos, el efecto de las fases fenológicas mostró una tasa de asimilación de CO₂ de casi el doble (10.25 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) en octubre respecto a la registrada en abril (5.20 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), (Cuadro 7). Lo que puede deberse a la conductancia estomática (Cuadro 7), ya que la radiación fotosintéticamente activa no fue diferente ($P \leq 0.05$).

En el Cuadro 7 se compara el mismo tratamiento en las dos fases fenológicas. Según la prueba de comparación de medias Tukey ($P \leq 0.025$) en todos los tratamientos y variables fisiológicas estudiadas, excepto en la tasa de transpiración en ‘Colín V-33’ / Raza Mexicana’, la actividad media fue estadísticamente diferente y siempre existieron valores más altos cuando los árboles del cultivar ‘Hass’ tenían los frutos próximos a cosecha.

Cuadro 7. Comparación de las condiciones ambientales y algunas variables fisiológicas en dos fases fenológicas en aguacatero. Promedio del día, tratamientos y repeticiones.

Fase Fenológica	Condición ambiental		Variables Fisiológicas		
	RFA ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	TH ($^{\circ}\text{C}$)	ACO ₂ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	TT ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CE ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
Final de la Floración	1659.29 a ^z	28.9 a	5.20 b	2.5 a	74.02 b
Con Fruto Próximo a cosecha	1725.53 a	27.0 a	10.25 a	2.69 a	109.84 a
Diferencia mínima significativa	88.22	1.2	1.09	0.31	14.43

^zValores con la misma letra, dentro de columna, son estadísticamente iguales (Tukey, $P \leq 0.05$); RFA = Radiación fotosintéticamente activa; TH = Temperatura en el ambiente circundante a la hoja; ACO₂ = Tasa de asimilación de CO₂; TT = Tasa de transpiración; CE = Conductancia estomática.

En el caso de 'Hass' con y sin interinjerto enanizante la presencia de frutos fue determinante en el comportamiento fisiológico. Esto es, en la primer determinación los árboles se encontraban al final de la floración, en crecimiento vegetativo y de fruto mientras que en la segunda determinación la presencia de fruto a 2.5 meses de su cosecha provocó una gran demanda lo que obligó a la fuente, las hojas de la periferia, a una mayor producción de fotosintatos. Lo cual coincide con lo indicado por Avery (1969, 1975) y Kazaryan *et al.* (1965) en relación a que la presencia de frutos obliga a la planta a que se tengan altas tasas de fotosíntesis neta. Este cambio tan drástico de la fuente (hojas) a causa de la demanda (frutos), de acuerdo con lo indicado por Wolstenholme (1987), se debe a que el fruto del aguacatero acumula aceite y no carbohidratos. Éste mismo autor estimó que los frutos de aguacate contienen 8,072 millones de $\text{kJ}\cdot\text{t}^{-1}$, la naranja 2,925 millones de $\text{kJ}\cdot\text{t}^{-1}$ y la manzana 2,628 millones de $\text{kJ}\cdot\text{t}^{-1}$. Lo que implica que se requieren aproximadamente 2.3 veces más energía para producir un fruto de aguacate en comparación con la que se requiere para producir un fruto de naranja o manzana.

4.2. Determinaciones al final de la floración, inicio del crecimiento vegetativo y del fruto.

4.2.1. Radiación fotosintéticamente activa y temperatura en el ambiente circundante a la hoja.

Las condiciones de luz y la temperatura en el ambiente circundante a la hoja se presentan en la Figura 2.

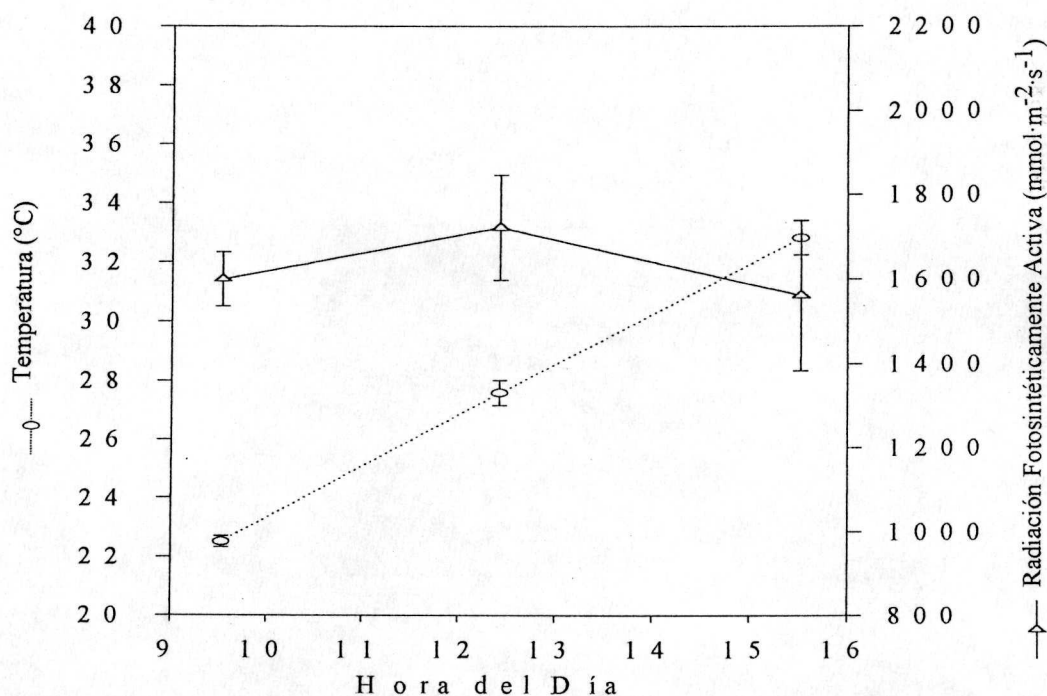


Figura 2. Radiación fotosintéticamente activa y temperatura en el ambiente circundante a la hoja de aguacatero 'Colín V-33', 'Hass' / 'Colín V-33' y 'Hass' sobre portainjertos de la Raza Mexicana durante la floración, amarre e inicio del crecimiento vegetativo.

4.2.2. Análisis de Varianza

En el Cuadro 8 se muestran los resultados del análisis de varianza para las variables fisiológicas: tasa de asimilación de CO₂, conductancia estomática y tasa de transpiración que mostraron los tratamientos a tres diferentes horas (9:30, 12:30 y 15:30). En la información del Cuadro 8 destaca la no interacción de los tratamientos con las horas de las determinaciones, lo que indica que el efecto que los tratamientos tienen en las variables fisiológicas siguen una tendencia similar en las horas de las determinaciones. Pero esto no quiere decir que las horas de las determinaciones, excepto en el caso de la tasa de transpiración, o los tratamientos no afecten el comportamiento de la tasa de asimilación de CO₂ y conductancia estomática, en las que se encontró un efecto altamente significativo.

4.2.3. Comparaciones de Medias

4.2.3.1. Tasa de asimilación de CO₂ y conductancia estomática

La tasa de asimilación de CO₂ es un estimador de la fotosíntesis neta, aunque en estricto sólo se refiere a la cantidad de carboxilación. La asimilación de CO₂ no presentó diferencias significativas entre los tratamientos dentro de horas, a las 9:30 y 15:30. Es decir, tanto 'Colín V-33' / Raza Mexicana como 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza Mexicana y 'Hass' / Raza Mexicana no fueron diferentes ($P \leq 0.05$). Lo mismo sucedió con conductancia estomática (Cuadro 9). Sin embargo, a las 12:30 h, que es cuando se

alcanzan los máximos de actividad fisiológica, 'Colín V-33' / Raza Mexicana fue significativamente diferente ($P \leq 0.05$) a 'Hass' / Raza Mexicana y 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza Mexicana, pero entre ellos no se encontraron diferencias significativas en la tasa de asimilación de CO_2 y conductancia estomática. La probable explicación de mayor conductancia estomática puede ser debida a que 'Colín V-33' tiene mayor número de estomas que 'Hass' (Barrientos-Pérez y Sánchez-Colín, 1983).

Cuadro 8. Cuadrados medios del análisis de varianza de la tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática y tasa de transpiración de aguacateros al final de la floración e inicio del crecimiento vegetativo y del fruto.

Fuente de Variación	Grados de Libertad	Tasa de Asimilación de CO_2	Conductancia Estomática	Tasa de Transpiración
Horas (H)	2	37.23822**	6437.600**	0.444935 ^{NS}
Tratamientos (T)	2	20.62356**	3648.867**	3.137162**
H*T	4	0.941555 ^{NS}	255.8667 ^{NS}	0.320718 ^{NS}
Error	36	2.177112	483.2889	0.377547
coeficiente de variación (%)		31.59	29.73	24.56

**= Significancia a una $P \leq 0.01$, ^{NS} = No significativo a una $P \leq 0.05$.

El comportamiento en la tasa de asimilación de CO_2 y la conductancia estomática en estrecha relación es posible que se deba a que la asimilación de CO_2 y en general la

fotosíntesis está, en parte, determinada por la conductancia estomática (Sholefield *et al.*,1980).

Cuadro 9. Tasa de asimilación de CO₂ y conductancia estomática en plantas de aguacatero ‘Colín V-33’, ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ injertadas sobre portainjertos de semilla de Raza Mexicana (RM).

Hora	Tratamiento	Asimilación de CO ₂ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Conductancia estomática ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
9:30	‘Colín V-33’ / RM	7.88 a ^z	105.20 a ^z
	‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / RM	5.92 a	82.80 a
	‘Hass’ / RM	6.72 a	91.80 a
Diferencia Mínima Significativa		3.50	47.06
12:30	‘Colín V-33’ / RM	6.94 a	103.20 a
	‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / RM	4.14 b	58.0 b
	‘Hass’ / RM	4.28 b	68.2 b
Diferencia Mínima Significativa		2.40	29.66
15:30	‘Colín V-33’ / RM	4.76 a	65.20 a
	‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / RM	2.72 a	41.80 a
	‘Hass’ / RM	3.60 a	49.20 a
Diferencia Mínima Significativa		2.26	32.13

^zValores con la misma letra dentro de columna y su respectiva hora son estadísticamente iguales (Tukey, $P \leq 0.05$).

4.2.3.2. Tasa de transpiración (TT).

La tasa de transpiración sólo presentó diferencias entre tratamientos a las 12:30 ($P \leq 0.05$). En este caso la cantidad de agua transpirada por los árboles 'Hass'/ Raza Mexicana y 'Hass'/ 'Colín V-33'/ Raza Mexicana siempre fue menor a la transpirada por los árboles de 'Colín V-33'/ Raza Mexicana y ambos diferentes a él ($P \leq 0.05$), pero sin diferencias entre ellos (Cuadro 10). Sin embargo, la tasa de transpiración en el tratamiento que contiene al interinjerto enanizante 'Colín V-33' en todos los casos fue menor. En contraste, 'Colín V-33'/ Raza Mexicana mostró mayores tasas de transpiración en comparación con los otros dos tratamientos.

Una posible explicación al hecho que 'Colín V-33'/ Raza Mexicana muestre una mayor asimilación de CO_2 , conductancia estomática y tasa de transpiración, en comparación con 'Hass'/ Raza Mexicana y 'Hass'/ 'Colín V-33'/ Raza Mexicana, es la diferente densidad estomática ya que 'Colín V-33' presenta 44.22 estomas por campo ($40 \times 12.5 \text{ x}$) y 'Hass' 21.7 (Barrientos-Pérez y Sánchez-Colín, 1983), es decir es una característica propia de cada cultivar. Aunque 'Hass'/ Raza Mexicana presentó valores mayores que 'Hass'/ 'Colín V-33'/ Raza Mexicana, lo que si es un indicio del efecto del interinjerto 'Colín V-33'.

Como la diferencia sólo se presenta al medio día cuando la demanda de agua de la parte aérea de la planta es mayor, es posible que el interinjerto reduzca el flujo de agua. Aunque esto no concuerda con lo encontrado por Richards y Rowe (1977) quienes

afirmaron que el crecimiento, o la disminución en éste, tienen más importancia otros factores como la cantidad y efecto de las auxinas que la absorción de agua o nutrimentos.

Cuadro 10. Tasa de transpiración en plantas de aguacatero ‘Colín V-33’, ‘Hass’/ ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ injertadas sobre portainjertos de semilla de la Raza Maxicana (RM).

Hora	Tratamiento	Tasa de Transpiración (mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)
9:30	‘Colín V-33’ / RM	2.53 a ^z
	‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / RM	2.14 a
	‘Hass’ / RM	2.42 a
	Diferencia mínima significativa	0.82.6
12:30	‘Colín V-33’ / RM	3.38 a
	‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / RM	2.15 b
	‘Hass’ / RM	2.54 ab
	Diferencia mínima significativa	0.81
15:30	‘Colín V-33’ / RM	3.07 a
	‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / RM	1.99 a
	‘Hass’ / RM	2.24 a
	Diferencia mínima significativa	1.34

^zValores con la misma letra dentro de columna y su respectiva hora son estadísticamente iguales (Tukey, $P \leq 0.05$).

Al expresar conjuntamente la asimilación de CO₂ y tasa de transpiración como un cociente resulta una medida de eficiencia en el uso del agua; es decir, los µmol de CO₂

que se asimilan por cada mmol de agua transpirada (Cuadro 11). Desde éste punto de vista, no se encontraron diferencias ($P \leq 0.05$) entre tratamientos durante el día lo cual concuerda con Richards y Rowe (1977).

Cuadro 11. Eficiencia en el uso del agua (μmol de CO_2 asimilados por mmol de agua transpirada) en aguacateros ‘Colín V-33’, ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ sobre portainjertos de semilla de la Raza Mexicana (RM).

Tratamiento	Hora del día		
	9:30	12:30	15:30
‘Colín V-33’ / RM	3.08 a ^z	2.06 a ^z	1.60 a ^z
‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / RM	2.66 a	1.85 a	1.25 a
‘Hass’ / RM	2.75 a	1.65 a	1.60 a
Diferencia mínima significativa	0.75	0.60	0.48

^z Valores con la misma letra, dentro de columna, son estadísticamente iguales Tukey ($P \leq 0.05$).

4.2.4. Potencial hídrico y sus componentes

4.2.4.1. Análisis de Varianza

El potencial hídrico (Ψ_w), y sus componentes: el potencial osmótico (Ψ_p) y potencial de turgencia (Ψ_π), son los estimadores del estado energético que en forma dinámica contiene y difunde en la planta. En el Cuadro 12 se presentan los resultados del análisis de varianza de estos caracteres. En él resalta el hecho de no interacción entre las horas de las determinaciones y los tratamientos, lo que indica que los tratamientos tienen similar comportamiento dentro de la hora respectiva. También resulta importante señalar que el efecto de la hora de observación es significativo para el potencial osmótico y altamente significativo para el potencial de turgencia; lo cual refleja la actividad fotosintética de las plantas y estado de turgencia en que se encuentran durante la fijación de CO_2 .

Por otro lado, el efecto de los tratamientos es significativo para el potencial hídrico y osmótico lo que sugiere que el cultivar y el interinjerto, en las plantas que lo contienen, si influyen en la cantidad de fotoasimilados totales.

Al hacer el análisis de varianza dentro de las horas en que iniciaron las observaciones del potencial hídrico y sus componentes, resultó que el efecto de los tratamientos sólo es significativo a las 12:30 (Cuadro 13).

Cuadro 12. Cuadrados medios del análisis de varianza del potencial hídrico y sus componentes en plantas de aguacatero 'Colín V-33', 'Hass'/'Colín V-33' y 'Hass' injertadas sobre portainjertos de semilla de la Raza Mexicana (RM).

Fuente de Variación	Grados de Libertad	Cuadrados Medios		
		Potencial Hídrico (Ψ_w)	Potencial Osmótico (Ψ_p)	Potencial de Turgencia (Ψ_π)
Horas (H)	2	9.45 ^{NS}	16.61*	19.65**
Tratamientos (T)	2	22.92 *	14.91*	1.38 ^{NS}
H*T	4	5.71 ^{NS}	2.50 ^{NS}	1.95 ^{NS}
Error	36	6.13	4.122	3.63
coeficiente de variación (%)		19.24	12.77	61.11

*= Significativo a una $P \leq 0.05$; **= Significativo a una $P \leq 0.01$; ^{NS} = No Significativo

4.2.4.2. Comparación de medias

En consecuencia con el análisis de varianza, en la prueba de comparación de medias Tukey ($P \leq 0.05$), sólo se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos a las 12:30 y exclusivamente en cuanto al potencial hídrico (Cuadro 14).

Esto sugiere que el contenido de agua disponible, estimada por el potencial de turgencia (Ψ_π), para los procesos de anabolismo y catabolismo de la planta y que el contenido de solutos en la lámina foliar de aguacateros, al final de la floración e inicio del crecimiento vegetativo y del fruto, no son significativamente afectados por la presencia de un interinjerto de 'Colín V-33'.

Cuadro 13. Cuadrados medios del análisis de varianza del potencial hídrico y sus componentes en plantas de aguacatero 'Colín V-33', 'Hass'/'Colín V-33' y 'Hass' injertadas sobre portainjertos de semilla de la Raza Mexicana (RM), en tres horas diferentes.

Hora	Fuente de Variación	Grados de Libertad	Cuadrados Medios		
			Potencial Hídrico (Ψ_w)	Potencial Osmótico (Ψ_p)	Potencial de Turgencia (Ψ_π)
9:30	Tratamientos	2	5.5500 ^{NS}	4.154 ^{NS}	0.0792 ^{NS}
	Error	12	2.8225	2.2291	2.0525
	coeficiente de variación (%)		13.54	10.11	55.99
12:30	Tratamientos	2	25.4040 *	7.9625 ^{NS}	5.017 ^{NS}
	Error	12	5.440	4.2020	5.547
	coeficiente de variación (%)		18.78	12.16	50.86
15:30	Tratamientos	2	3.4042 ^{NS}	7.8042 ^{NS}	0.3754 ^{NS}
	Error	12	10.1290	5.940	3.900
	coeficiente de variación (%)		23.09	15.16	81.65

*= Significativo a una $P \leq 0.05$; ^{NS} = No Significativo

Es importante señalar que a pesar de que las plantas de 'Colín V-33' / Raza Mexicana mostraron una tasa de transpiración mayor, también presentaron un contenido de humedad interna más alta que las plantas de 'Hass' con y sin injerto intermedio. Al respecto Sholefield *et al.* (1980) reportaron que el potencial hídrico de aguacatero 'Fuerte' / Raza Mexicana fue de -0.1 KPa (-1 bar) a las 6:00 h, -1 KPa (-10 bares) a las 8:00 h y -1.47 KPa (-14.7 bares) al medio día.

Cuadro 14. Potencial hídrico, osmótico y de turgencia en plantas de aguacateros ‘Colín V-33’, ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ sobre portainjertos de semilla de la Raza Mexicana (RM), dentro de horas.

Hora	Tratamiento	Potencial Hídrico (Ψ_w , en bares)	Potencial Osmótico (Ψ_p , en bares)	Potencial de Turgencia (Ψ_π , en bares)
9:30	‘Colín V-33’ / RM	-11.40 a ^z	-13.95 a	2.55 a
	‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / RM	-13.5 a	-15.75 a	2.45 a
	‘Hass’ / RM	-12.30 a	-14.60 a	2.30 a
Diferencia mínima significativa		2.83	2.57	2.29
12:30	‘Colín V-33’ / RM	-10.40 a	-15.80 a	5.40 a
	‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / RM	-14.85 b	-18.25 a	3.40 a
	‘Hass’ / RM	-12.00 a b	-16.50 a	4.50 a
Diferencia mínima significativa		3.93	3.45	3.80
15:30	‘Colín V-33’ / RM	-12.95 a	-14.70 a	3.27 a
	‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / RM	-13.80 a	-16.35 a	3.40 a
	‘Hass’ / RM	-14.60 a	-17.15 a	4.01 a
Diferencia mínima significativa		5.35	4.11	5.14

^zValores con la misma letra dentro de columna y hora respectiva son estadísticamente iguales (Tukey, $P \leq 0.05$).

En este estudio el Ψ_w tuvo un mínimo de -1.96 KPa (-19.6 bares) y un máximo de -1.07 KPa (-10.75 bares) lo que concuerda con los valores reportados por Sholefield *et al.* (1980) al medio día.

4.3. Determinaciones con fruto próximo a cosecha

4.3.1. Radiación fotosintéticamente activa y temperatura en el ambiente circundante a la hoja.

Durante las determinaciones de las variables fisiológicas en árboles con fruto próximo a cosecha fue requisito realizarlas en un día completamente soleado, para evitar confusiones por la variación en la intensidad lumínica. Las condiciones de luz y la temperatura en el ambiente circundante a la hoja se presentan en la Figura 3.

4.3.2. Análisis de varianza

En el Cuadro 15 se muestran los resultados del análisis de varianza para las variables fisiológicas: tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática y tasa de transpiración

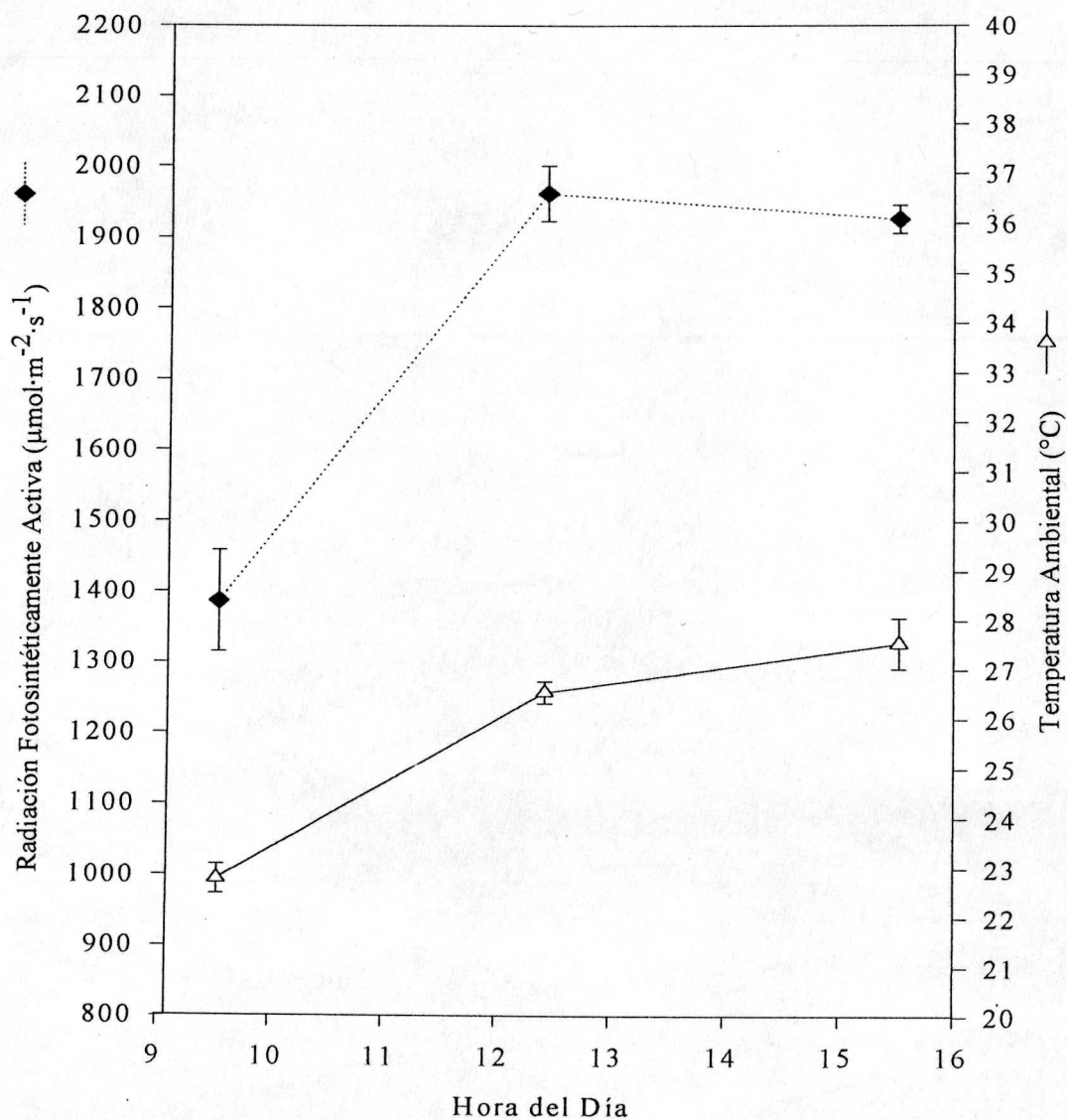


Figura 3. Radiación fotosintéticamente activa y temperatura en el ambiente circundante a la hoja de aguacateros 'Colín V-33', 'Hass'/'Colín V-33' y 'Hass' injertados sobre portainjertos de semilla de la Raza Mexicana, con frutos próximos a cosecha.

De la información del análisis de varianza sobresale el hecho de que en la tasa de asimilación de CO₂ no son significativos los efectos de la hora en que se realizaron las observaciones. Además, se puede observar que tanto en la tasa de transpiración como la conductancia estomática la interacción entre las horas de las determinaciones y los tratamientos no son significativos, lo que sugiere que los tratamientos tienen una tendencia similar dentro de las horas en que se hicieron las determinaciones. Sin embargo, se encontró interacción entre las horas y los tratamientos en la tasa de transpiración lo que indica que hay un comportamiento diferente de las tratamientos dependiendo de la hora en que se toman las muestras de las plantas.

Cuadro 15. Cuadrados medios del análisis de varianza de la tasa de asimilación de CO₂, conductancia estomática y tasa de transpiración de aguacateros con frutos próximos a cosecha.

Fuente de Variación	Grados de Libertad	Tasa de Asimilación de CO ₂	Conductancia Estomática	Tasa de Transpiración
Horas (H)	2	9.20066 ^{NS}	3299.288 *	1.922640 **
Tratamientos (T)	2	86.41266 **	15064.822 **	5.043406 **
H*T	4	6.686333 ^{NS}	1637.122 ^{NS}	0.847536 *
Error	36	4.56777	629.977	0.309326
coeficiente de variación (%)		20.83	22.84	20.64

*= Significativo a una $P \leq 0.05$; **= Significativo a una $P \leq 0.01$; ^{NS} = No Significativo

4.3.3. Comparación de medias

4.3.3.1. Tasa de Asimilación de CO₂ y conductancia estomática (CE).

La tasa de asimilación de CO₂ no presentó diferencias significativas entre los tratamientos en las determinaciones de las 15:30 h pero sí a las 9:30, a diferencia de lo encontrado al final de la floración e inicio del crecimiento vegetativo y del fruto donde no encontraron diferencias a las 9:30 horas. Es decir, a las 15:30 horas tanto 'Colín V-33' / Raza Mexicana como 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza Mexicana y 'Hass' / Raza Mexicana no fueron diferentes ($P \leq 0.05$). Sin embargo, en las observaciones de las 9:30 y 12:30 'Colín V-33' / Raza Mexicana resultó diferente ($P \leq 0.05$), a los otros dos tratamientos (Cuadro 16). Lo mismo sucedió en conductancia estomática (Cuadro 16).

El comportamiento de la tasa de asimilación de CO₂ y conductancia estomática en estrecha relación es posible que se deba a que la asimilación de CO₂ está, en parte, determinada por la conductancia estomática (Sholefield *et al.*, 1980).

4.3.3.2. Tasa de transpiración (TT).

En relación con la tasa de transpiración, los tratamientos presentaron diferencias estadísticas a las 9:30 y 12:30 horas. De modo que la tasa de transpiración de las plantas de 'Colín V-33' / Raza Mexicana fue menor a los otros dos tratamientos y es, según la prueba de comparación de medias de Tukey ($P \leq 0.05$), diferente a ellos (Cuadro 17).

Cuadro 16. Tasa de asimilación de CO₂ y conductancia estomática en plantas de aguacatero ‘Colín V-33’, ‘Hass’/ ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ injertadas sobre portainjertos de semilla de Raza Maxicana (RM), dentro de horas.

Hora	Tratamiento	Asimilación de CO ₂ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Conductancia estomática ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
9:53	‘Colín V-33’ / RM	6.86 b ^z	67.06 b
	‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / RM	11.06 a	137.0 a
	‘Hass’ / RM	13.54 a	148.80 a
Diferencia mínima significativa		3.02	33.67
12:42	‘Colín V-33’ / RM	7.86 b	73.40 b
	‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / RM	12.12 a	137.40 a
	‘Hass’ / RM	12.70 a	146.20 a
Diferencia mínima significativa		2.46	34.81
15:52	‘Colín V-33’ / RM	8.08 a	78.8 a
	‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / RM	9.48 a	104.0 a
	‘Hass’ / RM	10.58 a	95.4 a
Diferencia mínima significativa		4.86	55.087

^zValores con la misma letra dentro columna y hora respectiva son estadísticamente iguales (Tukey, $P \leq 0.05$).

Una conductancia estomática menor, puede ser la explicación de una menor asimilación de CO₂ y tasa de transpiración.

Cuadro 17. Tasa de transpiración de plantas de aguacatero ‘Colín V-33’, ‘Hass’/ ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ injertadas sobre portainjertos de semilla de la Raza Maxicana (RM), comparaciones dentro de horas.

Hora	Tratamiento	Tasa de transpiración (mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)
9:30	‘Colín V-33’ / RM	1.44 b ^z
	‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / RM	2.65 a
	‘Hass’ / RM	2.90 a
Diferencia mínima significativa		0.65
12:30	‘Colín V-33’ / RM	2.11 b
	‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / RM	3.62 a
	‘Hass’ / RM	3.41 a
Diferencia mínima significativa		0.75
15:30	‘Colín V-33’ / RM	2.53 a
	‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / RM	2.98 a
	‘Hass’ / RM	2.58 a
Diferencia mínima significativa		1.28

^zValores con la misma letra, dentro de columna y hora respectiva, son estadísticamente iguales (Tukey, $P \leq 0.05$).

Como la diferencia se presentó también a las 9:30 horas, a diferencia de lo encontrado en las determinaciones hechas al final de la floración donde sólo se encontraran diferencias a las 12:30 cuando la demanda de agua de la parte aérea de la planta es mayor, es posible que en árboles con fruto próximo a cosecha el interinjerto influya en el flujo de agua, ya que en ambas determinaciones la tasa de transpiración del

tratamiento con intermedio de ‘Colín V-33’ fue menor al tratamiento ‘Hass’/ Raza mexicana. Aunque no se encontraron diferencias estadísticas.

La eficiencia en el uso del agua de las plantas con fruto próximo a cosecha fue aproximadamente dos veces mayor que cuando éstas mismas plantas se encontraban al final de la floración; pero las diferencias por efecto de tratamiento no fueron suficientes para mostrar efectos significativos (Cuadro 18).

Cuadro 18. Eficiencia en el uso del agua (μmol de CO_2 asimilados por mmol de agua transpirada) en aguacateros ‘Colín V-33’ ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ sobre portainjertos de la Raza Mexicana (RM).

Tratamiento	Hora del día		
	9:53	12:42	15:52
‘Colín V-33’ / RM	5.13 a ^z	3.79 a ^z	3.26 a ^z
‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / RM	4.14 a	3.34 a	3.06 a
‘Hass’ / RM	4.65 a	3.73 a	4.32 a
Diferencia mínima significativa	1.24	0.84	1.61

^zValores con la misma letra, dentro de columna, son estadísticamente iguales

(Tukey, $P \leq 0.05$).

4.4. Contenido de ácido indolacético (AIA) y ácido abscísico (ABA) en corteza

En el análisis de varianza para el contenido de AIA, ABA y el contenido de ABA en relación al contenido de AIA en la corteza del tallo principal del cultivar no se encontraron efectos significativos (Cuadro 19). Lo que indica que estas variables no son afectadas por el cultivar.

Cuadro 19. Cuadrados medios del análisis de varianza del contenido de ácido abscísico (ABA) e indolacético (AIA) y relación ABA:AIA en corteza del tallo principal en el cultivar de aguacateros 'Colín V-33', 'Hass'/'Colín V-33' y 'Hass' sobre portainjertos de la Raza Mexicana.

Fuente de Variación	Grados de Libertad	AIA	ABA	ABA: AIA
Tratamientos	2	0.1888 ^{NS}	315.71 ^{NS}	18.607 ^{NS}
Error	12	6.4694	3999.44	55.828
coeficiente de variación (%)		48.7	40.85	24.12

^{NS} = No significativo a una $P \leq 0.05$

En el análisis de varianza para el contenido de AIA, ABA y el contenido de ABA en relación al contenido de AIA en la corteza del tallo principal del portainjerto (todos de semilla de la raza mexicana) no se encontraron efectos significativos. En este caso los resultados indican que la cantidad de AIA, ABA y la proporción de ABA:AIA en los

portainjertos fueron estadísticamente iguales; es decir, llegaron las mismas cantidades de estas sustancias desde la parte aérea a los portainjertos.

En pruebas pareadas dentro de tratamiento se encontró que el contenido de AIA del 'Colín V-33' y 'Hass' sin interinjerto 'Colín V-33' fue estadísticamente diferente al contenido de AIA que presentaron a sus respectivos portainjertos (Cuadro 20). La variación mostró un gradiente de mayor a menor, en sentido basipetal, lo que aparentemente no coincide con lo postulado por Lockard y Schneider (1981) ya que los árboles 'Hass' / Raza Mexicana son vigorosos y 'Colín V-33' / Raza Mexicana, aunque son de porte pequeño, la cantidad de auxinas en el cultivar es mayor que en el portainjerto. En el caso de 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza mexicana no se encontraron diferencias estadísticas en el contenido de AIA entre 'Hass' y el interinjerto 'Colín V-33' ni de éste con los portainjertos. Lo que indica que un gradiente de mayor a menor, en sentido basipetal, en el contenido de AIA también se puede presentar en árboles con portainjerto vigoroso.

Al comparar en forma pareada el contenido de ABA, dentro de tratamientos, se encontró mayor concentración en los cultivares que en los respectivos portainjertos. Esto fue consistente en los tres tratamientos y las diferencias estadísticas se presentaron sólo en los tratamientos 1 y 2, donde estuvo involucrado 'Colín V-33' (Cuadro 20).

Cuadro 20. Contenido (en $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ peso fresco) de ácido indolacético y ácido abscísico en corteza de aguacateros ‘Colín V-33’, ‘Hass’/ ‘Colín V-33’ y ‘Hass’ injertados en plantas de semilla de la Raza Mexicana (RM).

Tratamiento	Cultivar		Interinjerto		Portainjerto	
	AIA	ABA	AIA	ABA	AIA	ABA
‘Colín V-33’ / RM	5.78 a ^z	146.4 A	-----	-----	4.65 b	99.69 B
‘Hass’/ ‘Colín V-33’ / RM						
	cultivar vs. Portainjerto	5.04 a	155.7 A		5.18 a	128.3 B
	cultivar vs. Interinjerto	5.04 a	155.7 A	5.11 a	156.6 A	
interinjerto vs. Portainjerto			5.11 a	156.6 A	5.18 a	128.3 A
‘Hass’ / RM	5.43 a	144.4 A	-----	-----	4.16 b	141.3 A

^zContrastes con la misma letra, dentro de fila, son estadísticamente iguales ($P \leq 0.025$). Las letras minúsculas corresponden a comparaciones del AIA. Letras mayúsculas corresponden a comparaciones del ABA.

Las comparaciones pareadas para la relación ABA:AIA se muestran en el Cuadro 21. En este caso, también se observó mayor cantidad de ABA por unidad de AIA en los cultivares que en los portainjertos. En el tratamiento que contiene el interinjerto ‘Colín V-33’, la pieza intermedia presentó una mayor relación ABA:AIA que el portainjerto. En todos los casos la diferencia fue significativa lo que indica que existe un gradiente de mayor a menor, en sentido basipetal, en la relación ABA:AIA, por lo que es la reacción hormonal, y no el efecto de una sola hormona, la posible explicación a la influencia de

la parte aérea sobre el sistema radical y viceversa tal como lo mencionaron Torrey (1976) y Googwin *et al.* (1978).

Cuadro 21. Miligramos de ácido abscísico por mg de ácido indolacético en corteza del tallo principal de aguacateros 'Colín V-33', 'Hass'/'Colín V-33' y 'Hass' injertados en plantas de semilla de la Raza Mexicana (RM).

Tratamiento	Cultivar	Interinjerto	Portainjerto
'Colín V-33' / RM	28.74 a	-----	22.70 b
'Hass'/'Colín V-33' / RM cultivar vs. Portainjerto cultivar vs. Interinjerto interinjerto vs. Portainjerto	32.24 a		23.93 b
	32.24 a	30.05 b	
		30.05 a	23.93 b
'Hass' / RM	31.89 a	-----	24.24 b

^zContrastes con la misma letra, dentro de fila, son estadísticamente iguales ($P \leq 0.025$).

La relación entre el ABA y el AIA encontrada en este estudio no fue tan clara como la que encontró Kamboj *et al.* (1997) en manzano. Sin embargo Faust (1989) considera que las auxinas son uno de los elementos de la matriz de compuestos involucrados en el control del tamaño de las plantas y aunque no se encontró una concentración decreciente significativa de AIA, como lo mencionan Lockard y Schneider (1981), sí se presentó para el caso de la relación ABA:AIA. Esta relación puede ser la causa de modificaciones

en el abastecimiento recíproco de carbohidratos entre la parte aérea y la raíz en el que tienen gran influencia las auxinas (Faust, 1989).

Por otra parte, se sabe que el ABA tiene un efecto adverso sobre el transporte de las auxinas (Basler y McBride, 1977), lo cual puede apreciarse más claro para 'Colín V-33' / RM en contraste con los otros tratamientos (Cuadro 20).

4.5. Variables de Crecimiento y Producción

4.5.1 Perímetro del tronco de los componentes

El perímetro del tronco de los componentes (portainjerto, interinjerto y cultivar), es un indicador del crecimiento armónico de las partes estructurales del árbol. En el presente trabajo no se observaron anomalías que sean la causa de un desarrollo mayor de alguno de los componentes; aunque es notoria la zona de injertación. El perímetro del cultivar de las plantas 'Hass' con y sin injerto intermedio fue similar en los primeros años de establecido el huerto. La diferencia se hizo notoria hasta los cuatro años, edad en la que se encontraba el huerto cuando se realizó este estudio, lo cual coincide con lo que indicaron Barrientos - Priego *et al.* (1992), quienes encontraron diferencias a partir del quinto año en plantas injertadas sobre portainjertos enanizantes de aguacatero.

En la Figura 4 se puede observar que el perímetro del tronco de 'Hass' con y sin interinjerto de 1994 a 1996 es muy similar, sin embargo en 1997 ya es evidente que el

perímetro del tronco de las plantas 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza Mexicana es menor al que tienen las plantas 'Hass' / Raza Mexicana. Quizá un menor perímetro de la porción del tronco que pertenece al cultivar sea uno de los efectos del interinjerto. En el caso del perímetro de 'Colín V-33' / Raza Mexicana siempre fue menor a 'Hass' con y sin injerto intermedio (Figura 4).

El comportamiento armónico indica que cuando menos no es de esperar diferencias en el crecimiento de la copa y raíz por discontinuidad en los tejidos de conducción. Y para propósitos de éste estudio no son efectos mecánicos o físicos los que causan el menor tamaño de los árboles con interinjerto 'Colín V-33'. Y tampoco son la causa del menor crecimiento de 'Colín V-33' como cultivar sino que son las características anatómicas y fisiológicas propias, las responsables del crecimiento diferencial respecto a 'Hass' y otros cultivares.

Ningún tratamiento mostró crecimiento desuniforme, en sentido radial del tronco; es decir, no se observaron hundimientos o protuberancias que indicaran menor o mayor desarrollo alrededor del tronco. Pero sí es notorio que la parte del tronco, de las plantas con injerto intermedio, que corresponde a 'Colín V-33' es de menor diámetro que el portainjerto Raza Mexicana y el cultivar Hass (Figura 5). A cierta distancia, unos 3-4 m, el tronco semeja la silueta de un tubo venturi gigante; es decir, como un tubo con contracción diametral en la parte media.

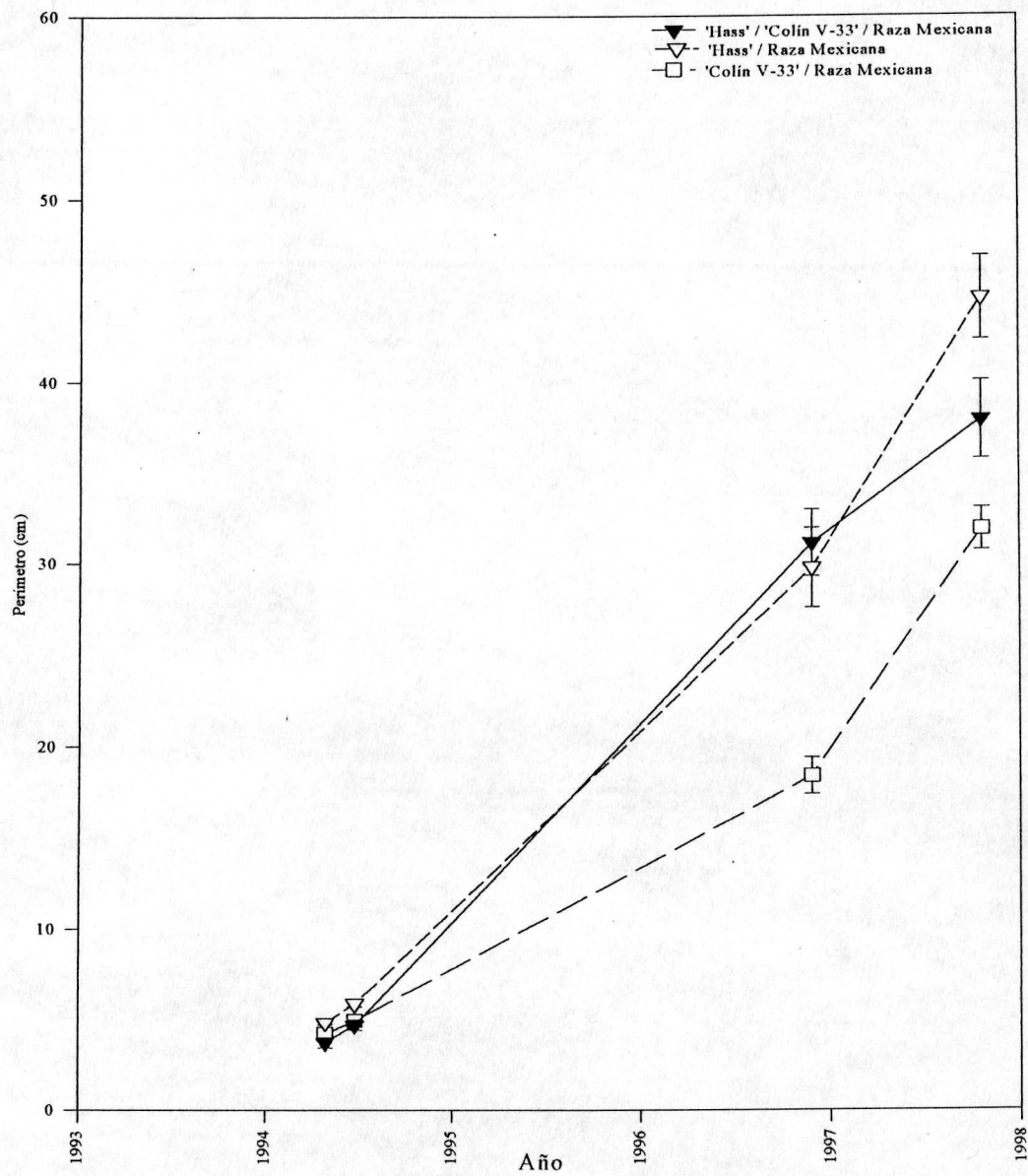


Figura 4. Perímetro del tronco de la parte donde inicia el cultivar, en diferentes combinaciones de aguacatero.

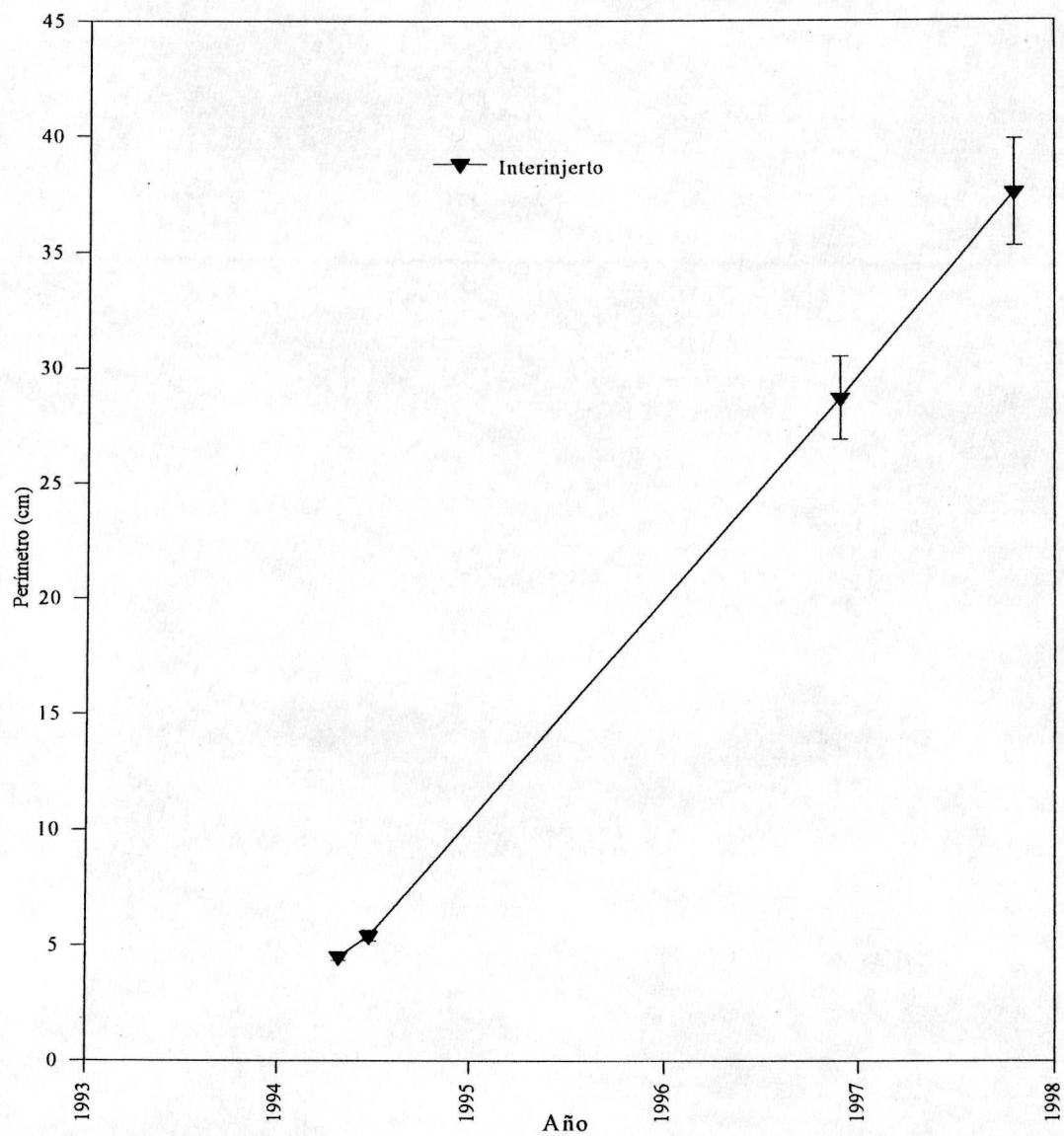


Figura 5. Perímetro del tronco en la parte media del interinjerto en la combinación de aguacatero 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza Mexicana.

El perímetro del portainjerto, 5 cm a bajo de la unión con el interinjerto, presentó un comportamiento similar en magnitud y tendendencia al cultivar (Figura 6).

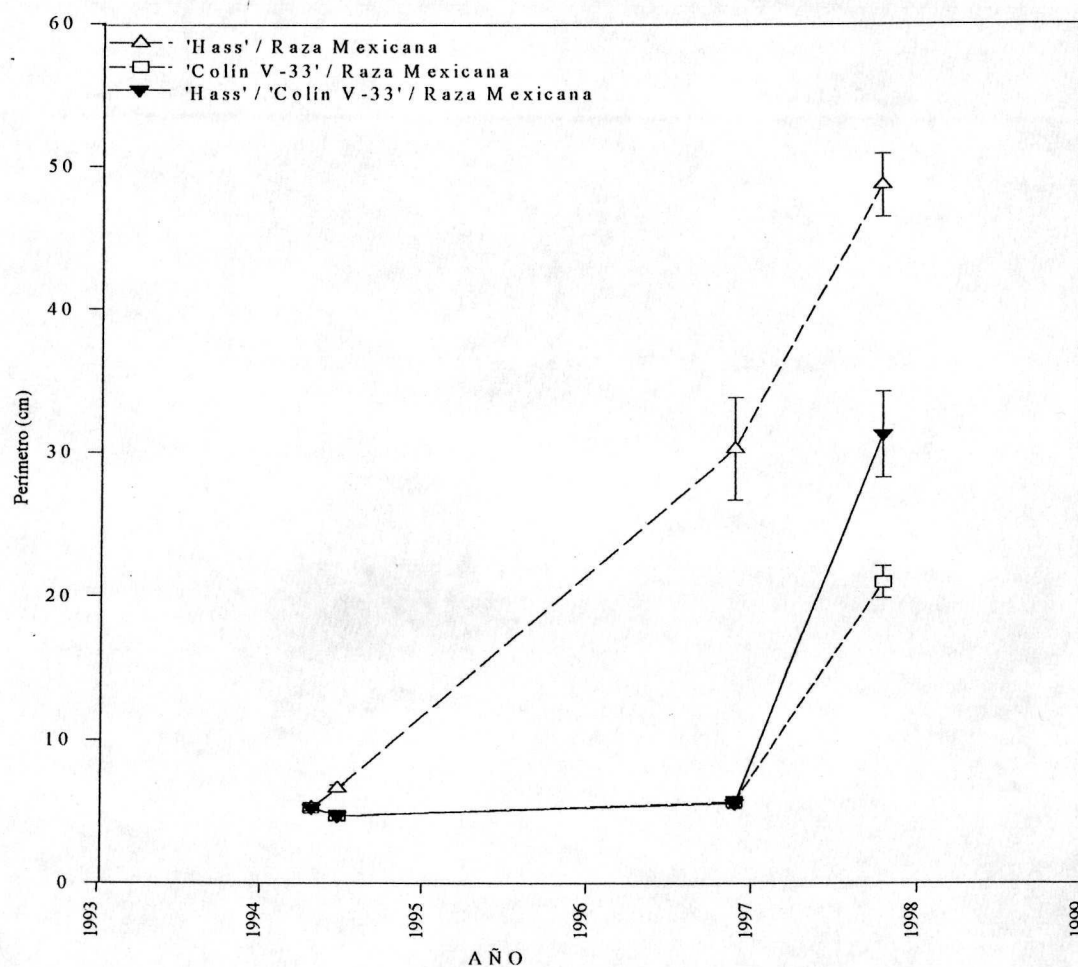


Figura 6. Perímetro del tronco del portainjerto cinco centímetros a bajo de la zona de injertación en tres combinaciones de aguacatero.

4.5.2. Altura y diámetro de copa del árbol

La altura del árbol fue mayor en 'Hass' / Raza Mexicana y menor en 'Colín V-33' / Raza Mexicana (Figura 7). 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza Mexicana presentó valores similares a 'Hass' / Raza Mexicana de 1994 a 1996, pero en 1997 su altura fue significativamente menor (Cuadro 22); lo que sugiere que es a partir del cuarto año de establecidas las plantas es cuando se observan las diferencias debidas al interinjerto enanizante.

Cuadro 22. Altura de plantas (cm) de aguacateros 'Colín V-33', 'Hass'/'Colín V-33' y 'Hass' injertadas sobre portainjertos de semilla de la Raza Mexicana (RM).

Tratamiento	Fecha			
	04/94	06/94	12/96	11/97
'Colín V-33'/ RM	72.0 a ^z	59.0 a ^z	153.8 b ^z	155.2 c ^z
'Hass'/'Colín V-33' /RM	74.8 a	76.6 a	236.2 a	259.2 b
'Hass'/ RM	82.8 a	85.8 a	256.6 a	332.2 a
Diferencia mínima significativa	26.80	83.14	63.37	47.38

^z Valores con la misma letra, dentro de columna, son estadísticamente iguales

(Tukey, $P \leq 0.05$).

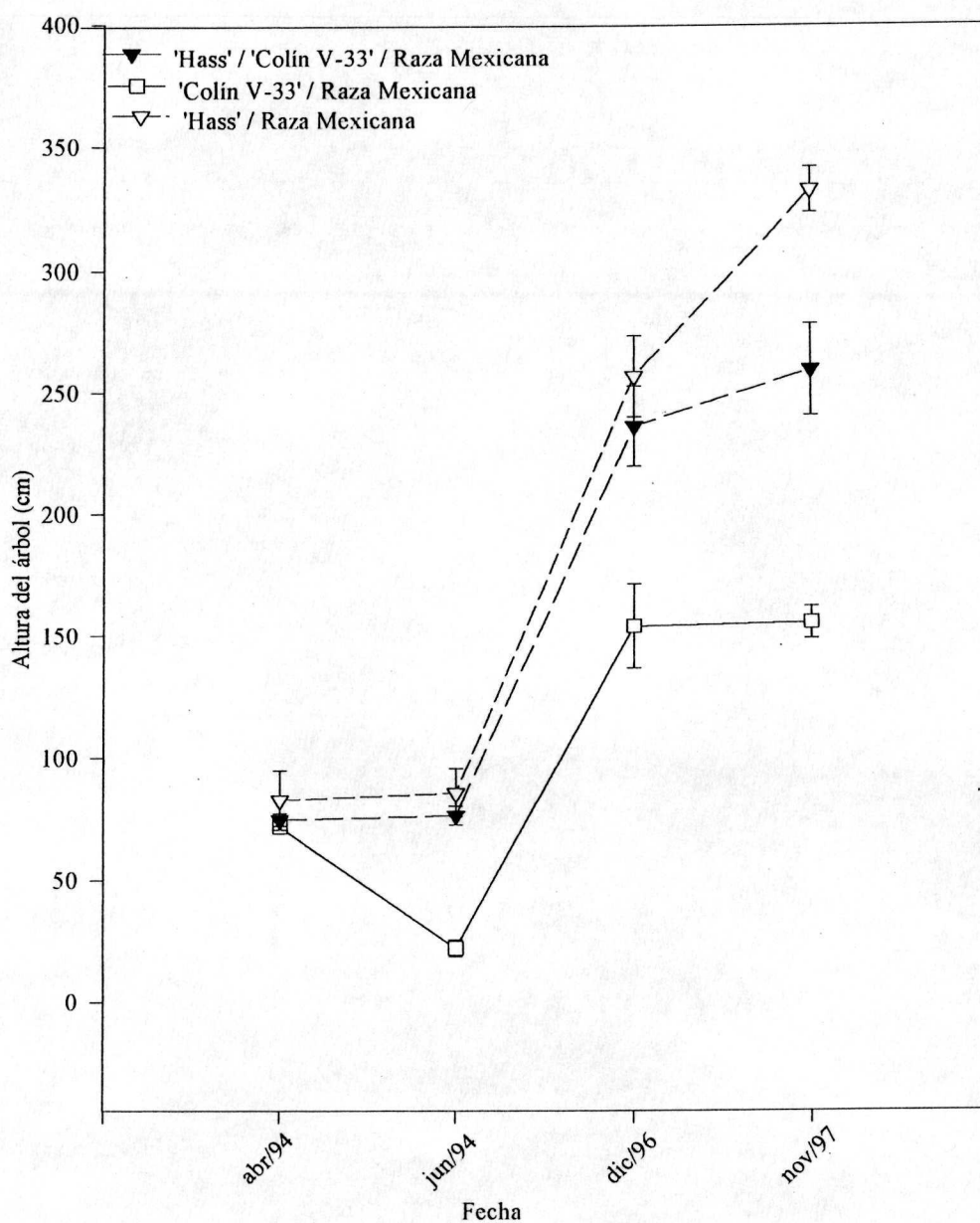


Figura 7. Altura del árbol de tres combinaciones de aguacatero.

Al considerar la altura de 'Hass' / Raza mexicana como el 100%, la diferencia en la altura de 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza Mexicana será debida al interinjerto. Expresada en porcentaje, la máxima reducción encontrada fue de 41.6% (Cuadro 23), lo que

concide con lo encontrado por Barrientos-Priego *et al.*, (1987), en ‘Fuerte’ con injerto intermedio de 30 a 50 cm de ‘Colín V-33’; pero, en este estudio, es notorio que a mayor edad el porcentaje de reducción promedio es mayor.

Cuadro 23. Porcentaje de reducción de altura de árboles de aguacatero ‘Hass’ / ‘Colín V-33’ / Raza Mexicana, debido al interinjerto enanizante.

Edad de la planta	Reducción (%)		
	Máximo	Promedio	mínimo
1 año	17.87	9.66	2.17
2 años	27.73	10.72	3.26
3 años	22.05	7.95	-9.11
4 años	41.6	21.97	10.29

El diámetro de la copa de ‘Hass’/ ‘Colín V-33’ / Raza Mexicana y ‘Hass’ / Raza Mexicana no presentó diferencias significativas ($P \leq 0.05$). Sin embargo, los valores promedio de ‘Hass’/ ‘Colín V-33’ / Raza Mexicana al cuarto año ya indican menor magnitud y su tendencia disminuye (Figura 8).

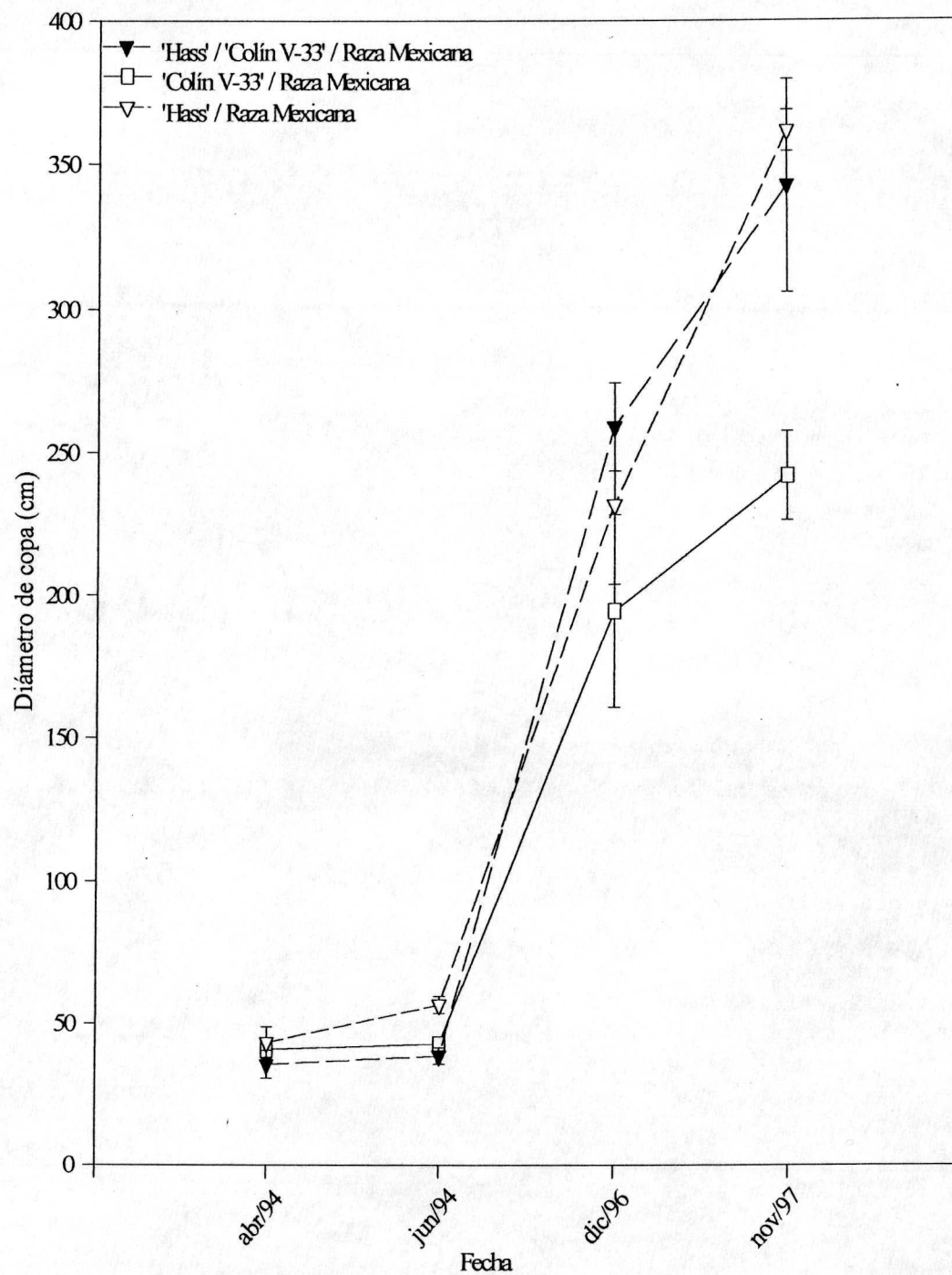


Figura 8. Diámetro promedio de copa de tres combinaciones de árboles de aguacatero.

4.5.3. Eficiencia del árbol

El número de frutos por árbol que llegaron a cosecha en 1996 (a 3 años de establecido el huerto) fue considerablemente menor respecto a 1997 tanto en 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza Mexicana como en 'Hass' / Raza Mexicana (Figura 9). Sin embargo, 'Colín V-33' / Raza Mexicana en ningún año presentó fruto cosechable.

En 1997, de los dos tratamientos que presentaron producción, el número de frutos de 'Hass' / Raza Mexicana fue superior a 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza Mexicana (Figura 9). Pero el volumen total de la producción por árbol 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza Mexicana fue superior (Figura 10). Además, en ancho de copa 'Hass' / Raza Mexicana es mayor a 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza Mexicana (Figura 8) y también significativamente mayor en tamaño (Cuadro 22).

Ben-Ya'acov *et al.*(1993) sugirieron, que en éstos casos es mejor determinar la eficiencia del árbol. La eficiencia del árbol es la relación entre la producción y el área productiva de la planta, expresada en masa por unidad de área.

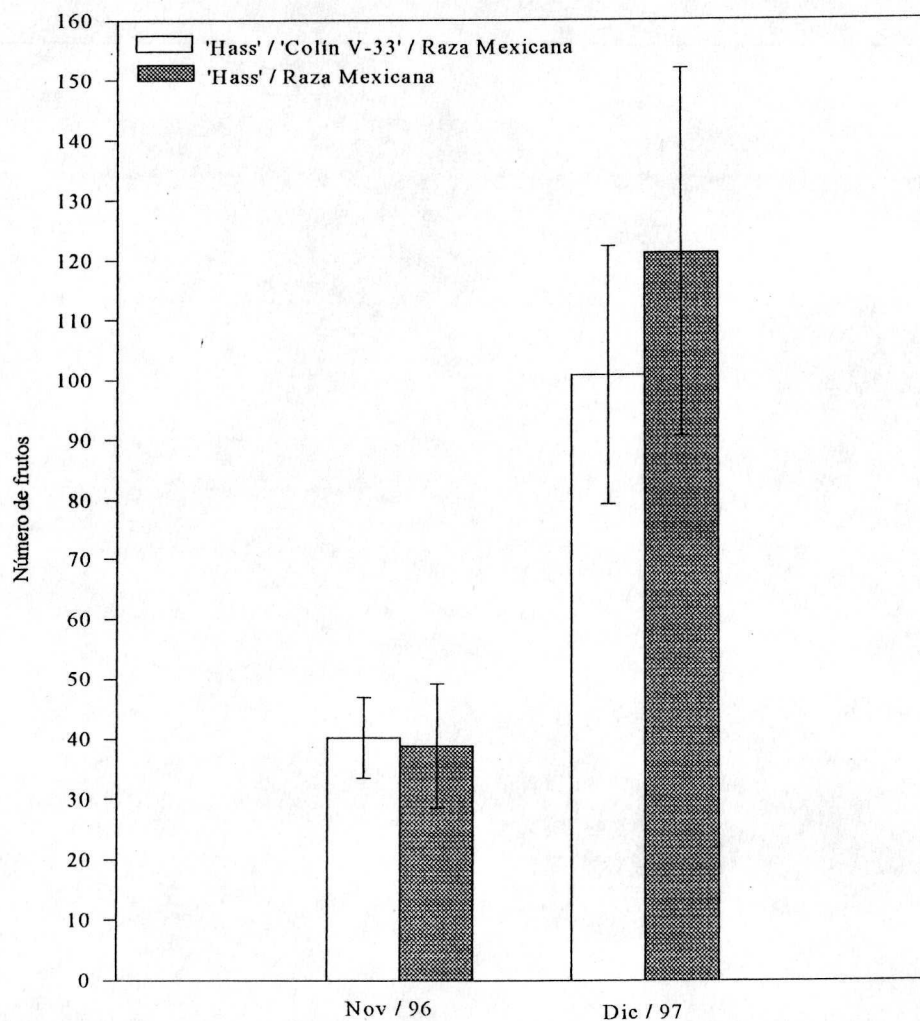


Figura 9. Número de frutos por árbol; 'Hass' con y sin interinjerto 'Colín V-33', plantas de cuatro años de edad.

Así, en 1996 la eficiencia de 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza Mexicana fue de $1.02 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$ (con un coeficiente de variación, cv, de 35%), en 'Hass' / Raza Mexicana fue de $1.32 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$ (cv=63%). En 1997, la eficiencia de 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza Mexicana fue de $1.88 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$ (cv = 76%), mientras que la de 'Hass' / Raza Mexicana fue de $1.16 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$

(cv =47%). Esto indica que al igual que en altura y diámetro de copa las diferencias debidas al interinjerto enanizante se obserban a partir del cuarto o quinto año.

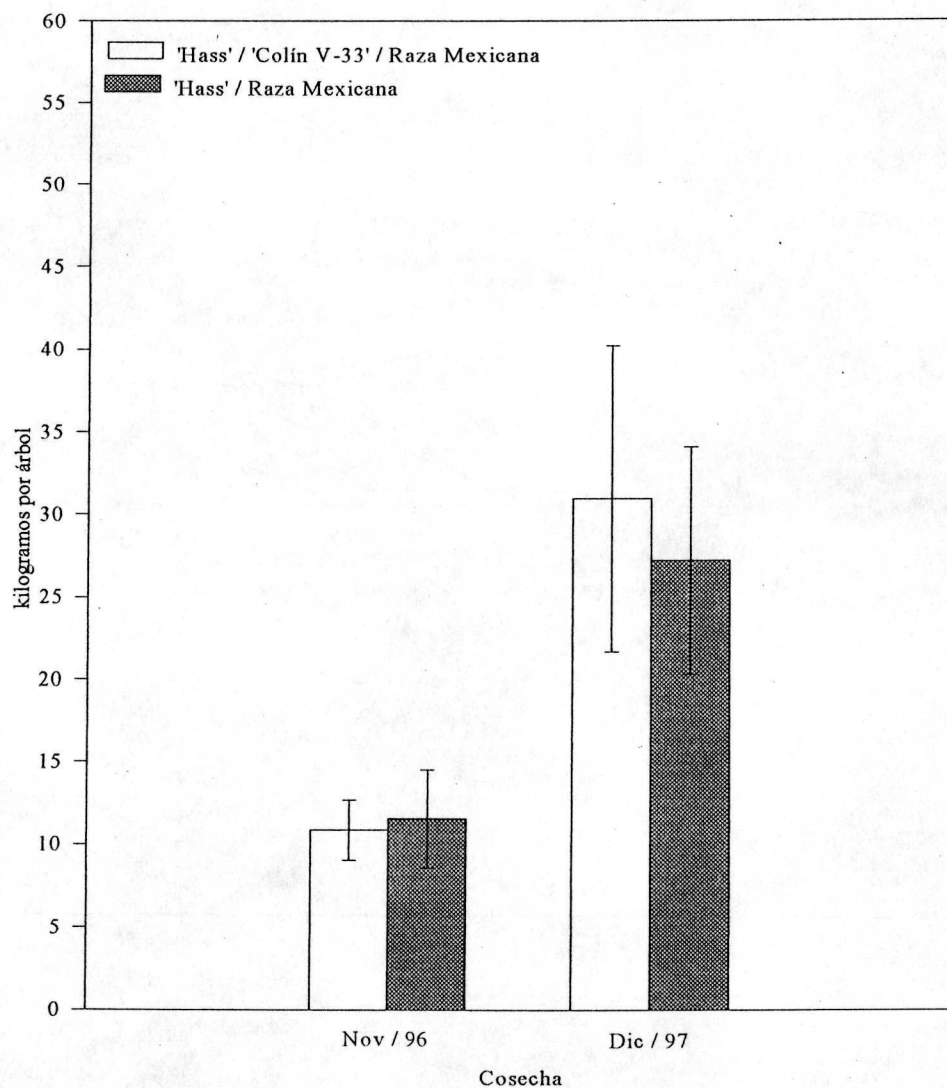


Figura 10. Producción de aguacate 'Hass' con y sin interinjerto 'Colin V-33'. Arboles de cuatro años de edad.

5. CONCLUSIONES

Con los materiales utilizados y bajo las condiciones en que se realizó el presente trabajo se concluye:

1. Los cultivares Colín V-33 y Hass (con y sin interinjerto 'Colín V-33') tienen un comportamiento diferente en la tasa de asimilación de CO_2 , transpiración y conductancia estomática en floración e inicio del crecimiento vegetativo y del fruto respecto a cuando tienen el fruto próximo a cosecha.
2. Dado que la radiación fotosintéticamente activa que recibieron los aguacateros en las fechas de las determinaciones fue superior al punto de saturación por luz de ésta especie ($1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), teóricamente no se podría sostener la demanda de fotosintatos que provoca el crecimiento vegetativo y reproductivo y además acumular reservas para reiniciar cada ciclo. Lo cual puede ser la causa de la caída de flores y frutillos.
3. En abril, a partir de las 14:00 horas, la temperatura en el ambiente circundante a la hoja es superior a 30°C lo que en aguacatero provoca un aumento en fotorrespiración y la fotosíntesis es del 50%.
4. La tasa de acumulación de CO_2 , en 'Hass' / 'Colín V-33' / Raza Mexicana y 'Hass' / Raza Mexicana de aguacatero, es prácticamente el doble en octubre respecto a abril

lo cual puede deberse, en parte, a la conductancia estomática y a la presencia de fruto (2.5 meses antes de ser cosechado).

5. No se encontraron diferencias ($P \leq 0.05$), en la eficiencia en el uso del agua (μmol de CO_2 asimilados de mmol de agua transpirado), por efecto de tratamiento.
6. El gradiente de mayor a menor, en sentido basipetal, en la proporción ABA:AIA en la corteza del tallo principal es, en parte, causa por la cual los árboles de 'Hass' que contienen un interinjerto 'Colín V-33' son de menor tamaño respecto a los que no lo poseen.
7. Las diferencias debidas al interinjerto enanizante 'Colín V-33' en: altura de planta, circunferencia del tronco y eficiencia del árbol se presentaron a partir del cuarto año de establecido el huerto.

6. LITERATURA CITADA

Abdul-Baki, A. A., and P. M. Ray. 1971. Regulation by auxin of carbohydrate metabolims involved in cell wall synthesis by pea stem tissue. *Plant Physiol.* 47: 537-544.

Altman, A. and P. F. Wareing. 1975. The effect of IAA on sugar accumulation and basipetal transport of ^{14}C - labelled assimilates in relation to root formation in *Phaseolus vulgaris* cuttings. *Physiol. Plant.* 33: 28-32.

Auchter, E. C., A. L. Schrader, F. S. Lagasse, and W. W. Aldrich. 1926. The effect of shade on the growth, fruit bud formation and chemical composition of apple trees. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 23: 368-382.

Avery, D. J. 1969. Comparisons of fruiting and deblossomed mained apple trees, and of non-fruiting trees on a dwarfing and an invigorating rootstock. *New Phytol.* 68: 323-336.

Avery, D. J. 1975. Effects of climactic factors on the photosynthetic efficiency of apple leaves, pp. 25-31. *In*: H. C. Pereira (ed.). *Climate and the orchard*. Commonwealth Agr. Bureaux, Farnham Royal, Slough, England.

Avery, D. J. 1975. Effects of fruits on photosynthetic efficiency, pp. 110-112. *In*: H. C. Pereira (ed.). *Climate and the Orchard*. Commonwealth Agr. Bureaux, Farnham Royal, Slough, England.

Barden, J. A. 1971. Factors affecting the determination of net photosynthesis of apple leaves. *HortScience* 6: 448-451.

Barden, J. A. 1974. Net photosynthesis, dark respiration, specific leaf weight, and growth of young apple trees as influenced by light regime. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 99: 547-551.

Barden, J. A. 1975. Specific leaf weight of apple as influenced by several factors. *HortScience* 10: 331. (Abstr.).

Barden, J. A. 1977. Apple tree growth, net photosynthesis, dark respiration, and specific leaf weight as affected by continuous and intermittent shade. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 102: 391-394.

Barden, J. A. 1978 Apple leaves, Their morphology and photosynthetic potencial. *HortScience* 6: 644-646.

Barlow H. W. B. 1959. Roots/shoot relationships in fruit trees. *Scientia Hort.* 14: 35-41.

Barrientos Priego, A. F. 1987. Características del cultivar de porte bajo 'Rincoatl'. Memoria ICAMEX-CIC Frutícola-CICTAMEX 1986-1987: 29-36.

Barrientos Pérez, F. and S. Sánchez Colín. 1983. Height variability obtained from a new dwarf avocado tree population. Acta Horticulturae 140: 163-168.

Barrientos Pérez, F., y A. F. Barrientos-Priego. 1990. Selección de portainjertos enanizantes de aguacate. III. Correlaciones entre características de plántulas segregantes de 'Colín V-33' y los árboles resultantes al injertar cultivares y selecciones. Memoria Icamex-Cic Frutícola-CICTAMEX, Coatepec Harinas, Edo. de México. 1990: 27-32.

Barrientos Priego, A. F.; Barrientos Pérez, F.; Sánchez Colín, S.; y J. J. Aguilar Melchor. 1991. Utilización del huerto-vivero para reducir la fase juvenil de plantulas de aguacate (*Persea americana* Mill.). Proc. Interamerican Society for Tropical Horticulture 35: 18-22.

Barrientos P., A. F; M. W. Borys; and F. Barrientos P. 1986. Rooting of avocado cuttings (*Persea americana* Mill.) Cvs. Fuerte and Colín V-33. California Avocado Society Yearbook 70: 157-165.

Barrientos P., A. F. and S. Sánchez C. 1987. Stomatal density and its relationship with growth habit in avocado. South African Avocado Grower's Association Yearbook 10: 66-67.

Barrientos P., A.; y A. López J., 1987. Area transversal de corteza en troncos de árboles de aguacate (*Persea americana* Mill.) de porte alto y bajo. Memoria del CICTAMEX, Coatepec Harinas, Edo. de México. 1987: 47-50.

Barrientos P., A.; López J., A.; Aguilar M., J. J.; y J. G. Colín O. 1988. Respuesta de árboles de aguacate 'Colín V-33' a diferentes fechas de anillado. Memoria ICAMEX - CIC Frutícola-CICTAMEX 1988: 49-55.

Barrientos-Priego, A. F.; Sánchez-Colín, S.; Aguilar-Melchor, J. J.; and A. López-Jiménez. 1992. Selection of avocado dwarfing rootstocks. Proc. of Second World Avocado Congress 1991. I: 515-520.

Barrientos P., A. F.; López J., A. y S. Sánchez C. 1987. Effect of Colin V-33 as interstock on avocado (*Persea americana* Mill.) growth, cv. Fuerte. South African Avocado Grower's Association Yearbook 10: 62-63.

Basler, E. and R. McBride. 1977. Interaction of cumarin, gibberellic acid and abscisic acid in translocation of auxins in bean seedlings. Plant and Cell Physiology 18:939-947.

Beever, J. E. and H. W. Woolhouse. 1975. Changes in the growth of roots and shoots when *Perilla frutescens* is induced to flower. J. Expt. Bot. 26: 451-463.

Ben-Ya'acov, A., E. Michelson and I. Sela. 1993. Rootstock effect on avocado vigor and productivity. Acta Hort. 349: 191-195.

Bergh, B. O. 1989. Avocado breeding - progress report. California Avocado Society Yearbook 73: 43-44.

Blumenfeld, A., S. Gazit and E. Argaman. 1983. Factors involved in avocado productivity. Volcani Center. Israel. Spec. Publ. No. 222: 84-85.

Borrows, W. J. and D. J. Carr. 1969. Effects of flooding the root system of sunflower plants on the cytokinin content in the xylem sap. Physiol Plant. 22: 1105-1112.

Bruinsman, J. 1979. Root hormones and overground development, pp. 35-48. In: T. K. Seat (eds.) Plant Regulation and World Agriculture. Plenum Press, New York.

Burstrom, H. G. and S. Svensson. 1974. Hormonal regulation of root development, pp. 121-135. In: J. Kolek (eds.) Structure and Function of Primary Root Tissues. Bratislava, Veda.

Buttrase M. S. and M. G. Mullins. 1968. Proportional reduction in shoot growth of gropevines with root systems maintained at constant relative volumenens by repeated pruning. *Austral. J. Biol. Sci.* 21: 1095-1101.

Cain, J. C. 1970. Optimum tree density for apple orchards. *HortScience* 5: 232-234.

Carr, D. J. 1966. Metabolic and hormonal regulation of growth and development, pp. 253-283. *In*: E. G. Cutter (eds.) *Trends in Plant Morphogenesis*. Longmans Green, London.

Chadwick, A. V. And S. P. Burg. 1970. Regulation of root growth by auxin ethylene interaction. *Plant Physiol.* 45: 192-200.

Chia, A. J.; M. L., and W. A. Brun. 1977. Rapid separation and quantification of abscisic acid from plant tissues using high performance liquid chromatography. *Plant Physiol.* 59: 821 - 826.

Cleland, R. E. 1977. The control of cell enlargement, pp. 101-115. *In*: D. H. Jennings (ed.) XXXI Symp. Soc. Expt. Biol. *Integration of Activity in Higher Plants*. Sept. 7-9, 1976, Univ. Of Durham. Cambridge University Press, Cambridge.

Colby, H. L. 1935. Stock-scion chemistry and the fruiting relationship in apple trees. *Plant Physiol.* 10: 483-498.

Cowart, F. F. 1936. Apple leaf structure as related to position of the leaf upon the shoot and to type of growth. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 33: 145-148.

Cowthorn, D. L. and J. R. Morris. 1982. Relationship of seed number and maturity to berry development, fruit maturation changes, and uneven ripening of 'Concord' (*Vitis lambrusca* L.) grapes. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 107(6): 1097-1104.

Davenport, T. L. 1982. Avocado growth and development. *Proc. Fla. State. Hort. Soc.* 95: 92-96.

Davison, R. L. 1969. Effect root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover. *Ann Bot.* 33:561-569.

De La Cruz T., E. y A. F. Barrientos Priego. 1992. Avances en la evaluación de diferentes injertos intermedios sobre el crecimiento del cv. Hass. Memoria Fundación Salvador Sánchez Colín-CICTAMEX, S.C. 1992: 119-125.

Digby, J. and E. Wangerman. 1965. A note on the effect of the shoot and root apex on secondary thickening in pea radicles. *New Phytol.* 64: 168-170.

Elliott, M. C. 1977. Auxins and the regulation of root growth, pp. 100-108. *In*: P. E. Pilet (ed.) Plant Growth Regulation. Proc. Intern. Conf. on Plant Growth Substances, Aug. 20-Sept. 4, 1976, Lausanne. Springer-Verlag, New York.

Faust, M. 1989. Physiology of temperate zone fruit trees. Ed. WILEY. New York., USA. 338 p.

Ferree, M. E. and J. A. Barden. 1971. The influence of strains and rootstocks on photosynthesis, respiration, and morphology of 'Delicious' apple trees. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 96: 453-457.

Finazzo, S. F., T. L. Devenport and B. Shaffer. 1994. Partitioning of photoassimilates in avocado (*Persea americana* Mill.) during flowering and fruit set. Tree Physiology 14: 153-164.

Fox, J. E. 1968. Molecular control of plant growth. Dickenson Publishers, Calif.

García, E. 1988. Modificación al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlos a las condiciones de la República Mexicana. UNAM. México. 215 p.

Gersani, M., S.H. Lips, and T. Sachs. 1980. The influence of shoots roots and hormones on sucrose distribution. *J. Expt. Bot.* 31:177-184.

Gilkes, N. R. and M. A. Hall. 1977. The hormonal control of cell wall turn over in *Pisum sativum* L., *New Phytol.* 78:1-15.

Ghosh, S. P. 1973. Internal structure and photosynthetic activity of different leaves of apple. *J. Hort. Sci.* 48: 1-9.

Goldsmith, M. H. M. 1977. The polar transport of auxin. *Annu. Rev. Plant. Physiol.* 28:439-478.

Goodwin, P. B., B. Y. Gallnow, and D. S. Letham. 1978. Phytormones and growth correlations, pp. 215-250. *In*: D. S. Letham, P. B. Goodwin and T. J. V. Higgins (eds.) *The Biochemistry of Phytohormones and Related Compounds: Acomprehensive Treatise*, Vol. II. Elsevier/ North Holland, Amsterdam.

Green, P. B., K. Bauer, and W. R. Cummins. 1977. Biophysical model for plant cell growth: auxin effects, pp. 30-45. *In*: A. M. Jungreis, T. K. Hodges, A. Kleinzeller and S. G. Schults (eds.) *Water Relations in Membrane Transport in Plants and Animals*. Academic Press, New York.

Gur, A. and R. M. Samish. 1968. The role of auxins and auxin destruction in the vigor effects induced by various apple rootstocks. *Beitr. Biol. Pflanzen*. 45: 91-111.

Gur, A., Y Mizrahi, and R. M. Samish. 1976. The influence of root temperature on apple trees. *J. Hort. Sci.* 51: 195-202.

Hansen, P. 1967. ¹⁴C-studies on apple trees. I. The effects of the fruit on the translocation and distribution of photosynthates. *Physiol. Plant.* 20: 382-391.

Hansen, P. 1969. ¹⁴C-studies on apple trees. IV. Photosynthate consumption in fruits in relation to the leaf-fruit ratio and to the leaf-fruit position. *Physiol. Plant.* 22: 186-198.

Heinicke, A. J. 1937. Some culture conditions influencing the manufacture of carbohydrates by apple leaves. *Proc. N. Y. State Hort. Soc.* 82: 142-156.

Heyn, A. N. J. 1970. Dextranase activity and auxin-induced cell elongation in coleoptiles of *avena*. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 38: 831-837.

Humphries, E. C. and G. N. Thorne. 1964. The effect of root formation on photosynthesis of detached leaves. *Ann Bot. N. S.* 28:391-400.

Itai, C. and Y. Vaadia. 1971. Cytokinin activity in water-stressed shoots. *Plant Physiol.* 47: 87-90.

Jablanovic, M. and M. Neskovic. 1977. Changes in endogenous level of auxins and cytokinins in axillary buds of *Pisum sativum* in relation to apical dominance. Biol. Plant. 19: 34-39.

Jordan, W. R. and F. Skoog. 1971. Effects of cytokinins on growth and auxin in coleptiles of derooted *Avena* seedling. Plant Physiol. 48: 97-99.

Kamboj, J. S., P. S. Blake, J. D. Quinlan, and A. D. Webster. 1997. Recent advances in studies on the dwarfing mechanism of apple rootstocks. Acta Hort. 451: 75- 82.

Kazaryan, V. O., N. V. Balagezyan, and K. A. Karapetyan. 1965. Influence of the fruits of apple trees on the physiological activity of the leaves. Soviet Plant Physiol. 12: 265-269.

Katsumi, M. and H. Kazama. 1978. Auxin-gibberellin relationships in their effects on hypocotyl elongation of light-grown cucumber seedlings. VI. Promovite and Inhibitory Effects of Kinetin. Plant & Cell Physiol. 19: 107-115.

Kefeli, V. I. 1978. Natural plant growth inhibitors and phytohormones. W. Junk, The Hague.

King, R. W. 1976. Implications for plant growth of the transport of regulatory compounds in phloem and xylem, pp. 415-431. *In*: I. F. Wardlaw and B. J. Passioura (eds.) *Transport and Transfer Processes in Plant*. Academic Press, New York.

Kulasegaram, S. and A. Kathiravetpilla. 1972b. Observations on roots of tea plants with active and dormant shoots. *Tea Quait*. 43: 53-57.

Kuraishi, S. 1974. Biogenesis of auxin in barley, pp. 209-216. *In*: *Plant Growth Substances. Proc. 8th Intern. Conf. On Plant Growth Substances*, Aug. 26- Sept. 1, 1973, Tokyo. Hirokawa Publ. Co., Tokio. Japan.

Lackso, A. N. and E. J. Seeley. 1978. Enviromentally induced responses of apple tree photosynthesis. *HortScience* 6: 646-650.

Legerstedt, H. B. and R. G. Langston. 1967. The mobilization force of kinetin. *Life Sci*. 6: 145-149.

Leopold, A. C. and P. E. Kriedemann. 1975. *Plant growth and development*. 2nd. Ed. McGraw-Hill Book Co., New York.

Liu, A. and G. W. Eaton. 1970. Comparative leaf anatomy of two standard and two compact apple mutants. *Can. J. Plant. Sci.* 50: 733-735.

Lockard, R. G. and G. W. Schneider. 1981. Stock and scion growth relationships and the dwarfing mechanism in apple. Hort. Rev. 3:315-375.

Looney, N. E. 1968. Comparison of photosynthetic efficiency of the apple cultivars with their compact mutants. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 92: 34-36.

López J., A. and A. Barrientos P. 1987. Selection of dwarfing rootstocks of avocado (*Persea americana* Mill.). I. Studies of bark:xylem relationship in trunks of cv. Colín V-33 seedlings. California Avocado Society Yearbook 71: 225-234.

Luckwill, L. C. and P. Whyte. 1968. Hormones on the xylem sap of apple trees. Plant growth regulators. Sci. Monograph. 31: 87-101.

Maggs, D. H. 1965. Growth rates in relation to assimilate supply and demand. II. The effect of particular leaves and growing regions in determining the dry matter distribution in young apple trees. J. Expt. Bot. 16: 387-404.

Marro, M. and F. Cereghini. 1976. Observations on various morphological and functional aspects of spurs on Richared apples on seedling and M-9 rootstocks. Riv. Della Ortoflorofruitticoltura Ital. 60: 1-14. [Hort. Abstr. 47: 1169; 1977.].

Martin , H. V., M. C. Elliot, E. Wangermann and P. E. Pilet. 1978. Auxin gradient along the root of the maize seedling. *Planta* 141: 179-181.

McDavid, C. R., C. Marshall and G. R. Sagar. 1973. Factors affect of auxin from the shoot on root system of etiolated seedlings of *Pisum sativum* L. *New Phytol.* 71: 1027-1032.

Mendoza López, M. R. 1993. Evaluación de cinco materiales utilizados como interinjerto en árboles de aguacate (*Persea americana* Mill) cv Hass. V Congreso Nacional de Horticultura Somech. Programa Científico y Memoria, Veracruz, Ver., México. 89 p.

Mika, A. and R. Antoszewski. 1973. Photosynthesis and distribution of photosynthates in apple shoots treated by pinching and bark ringing. *Biol. Plant.* 15: 202-207.

Morales E., L.; Barrientos-Priego, A. F.; Barrientos-Pérez, F. y Ma. T. Martínez-Damián. 1992. Obtención de poliploides en aguacate (*Persea Americana* Mill) mediante el uso de colchicina. Memoria Fundación Salvador Sánchez Colín-CICTAMEX, S.C. 1992: 89-96.

Morris, D. A. 1977. Transport of exogenous auxin in two-branched dwarf pea seedlings. *Plant.* 136: 91-96.

Morris, D. A. and A. G. Thomas. 1978. A microautographyc study of auxin transport in the steam of intact pea seedlings. J. Expt. Bot. 29:147-157.

Morris, D. A. and P. J. Winfield. 1972. Kinetin transport to axillary buds of dwarf pea (*Pisum sativum* L.). J. Expt. Bot. 23: 346-355.

Mulling, M. G. 1968. Regulation of inflorescence growth in cuttings of the grape vine (*Vitis vinifera* L.). J. Expt. Bot. 19: 532-543.

Nanda, K. K. and V. K. Anand. 1970. Seasonal changes in auxin effects on rootings of stem cuttings of *Populus nigra* and its relationship with mobilization of starch. Physiol. Plant. 23: 99-107.

Obata-Sasamoto, H. and H. Suzuki. 1979. Activities of enzymes relating to starch synthesis and endogenous levels of growth regulators in potato stolon tips during tuberization. Physiol. Plant. 45: 320-324.

Patrick, J. W. and P. F. Wareing. 1970. Experiments on the mechanism of hormone-directed transport, pp. 695-700. In: D. J. Carr (ed.) Plant Growth Substances. Springer-Verlag. New York.

Patrick, J. W. and P. F. Wareing. 1978. Auxin promoted transport of metabolism of stems of *Phaseolus vulgaris* L. J. Expt. Bot. 29: 359-366.

Pemadasa, M. A. 1979. Stomatal response to two herbicidal auxins. J. Expt. Bot. 30: 267-274.

Phillips, D. A. and C. F. Cleland. 1972. Cytokinin activity from the phloem sap of *Xanthium strumarium* L. Planta. 102: 173-178.

Phillips, I. D. J. 1975. Apical dominance. Annu. Rev. Plant. Physiol. 26: 341-367.

Pickett, W. F. 1933. A comparative study of the intercellular spaces of apple leaves. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 30: 156-161.

Pickett, W. F. 1934. Photosynthetic activity and internal structure of apple leaves are correlated. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 32: 81-85.

Pickett, W. F. 1935. A comparison of three methods of measuring photosynthetic activity of apple leaves. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 33: 152-154.

Pickett, W. F. 1950. Stionic effects on the internal structure of apple leaves. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 56: 164-165.

Pilet, P. E. 1968. *In vitro* and *in vivo* auxin and cytokinin translocation, pp. 993-1004. In: F. Wightman and G. Setterfield (eds.) Proc. 6th Intern. Conf. on Plant Growth Substances, July 24-29, 1967, Carlton Univ., Ottawa. The Runge Press, Ottawa.

Pilet, P. E. and M. E. Elliot, and M. M. Moloney. 1979. Endogenous and exogenous auxin in the control of root growth. *Planta* 146: 405-408.

Proctor, J. T. A., R. L. Watson and J. J. Landsberg. 1976. The carbon budget of a young apple tree. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 101: 579-582.

Richards D. and R. N. Rowe. 1977. Effects of root restriction, root pruning and 6-benzylaminopurine on the growth of peach seedlings. *Ann. Bot.* 41: 729-740.

Richardson, S. D. 1959. Studies of roots growth in *Acer saccharium*. VI Further effects of the shoot system on root growth. *Proc. Kon. Ned. Akad. V. Wetenach. C.* 60: 624-629.

Rubí Arriaga, M.; López J., A.; Tirado, J.L.; Colinas, Ma. T. y Avitia, E.. 1992. Efecto del anillado en ramas sobre crecimiento vegetativo y reproductivo del aguacate Colín V-33. Memoria de la Fundación Salvador Sánchez Colín-CICTAMEX, S.C. Coatepec Harinas, Edo. de México 1992: 63-74.

Rubí Arriaga, M.; De La Cruz, E.; y M. Hernández A. 1992. Desarrollo vegetativo de diferentes selecciones de aguacate irradiadas con Co⁶⁰. Memoria de la Fundación Salvador Sánchez Colín-CICTAMEX, S.C. Coatepec Harinas, Edo. de México 1992: 79-88.

Sachs, T. 1972. A possible basis for apical organization in plants. J. Theor. Biol. 37:353-361.

Sánchez Colín, S. and F. Barrientos Pérez. 1982. New dwarf avocado clone obtained from cv. Fuerte. Abstracts of the XXI International Horticultural Congress. August 29-September 4, 1982. Hamburg, Federal Republic Of Germany. Vol. I: 1053.

Sánchez C, S. and A. F. Barrientos Priego. 1987. Avocado production and breeding in Mexico. South African Avocado Grower's Association Yearbook 10: 24-26.

Sánchez Colín, S.; De La Cruz, E.; y J.J. Aguilar Melchor. 1991. Evaluación del desarrollo de segregantes de aguacate generados mediante polinización abierta en polinjertos. Memoria de la Fundación Salvador Sánchez Colín-CICTAMEX, S.C. Coatepec Harinas, Edo. de México 1991: 53-61.

Sánchez Colín, S.; Rubí Arriaga, M.; and E. De La Cruz Torres.; 1992. Selection of dwarf avocado trees within a population of seedlings of cv. Colin V-33. Proc. of Second World Avocado Congress 1991. Ii: 527-530.

Scholefield, P. B., M. Sedgley and D. Alexander. 1985. Carbohydrate cycling in relation to shoot growth, floral initiation and development and yield in the avocado. *Sci. Hort.* 25: 99-110.

Selvedran, R. R. 1970. Changes in the composition of xylem exudate of tea plants (*Camellia sinensis*) during recovery from pruning. *Ann. Bot.* 34: 825-833.

Seth, A. K. and P. F. Wareing. 1965. Isolation of a-kinetin-like root-factor in *Phaseolus vulgaris*. *Life Sci.* 4: 2275-2280.

Shaffer, B., A. W. Whaley and R.R. Kohli. 1991 Effects of leaf age on gas exchange characteristics of avocado (*Persea americana* Mill.). *Sci. Hort.* 48:21-28.

Sholefield, P. B., J.J. Walcott, P.E. Kriedemann and A. Ramadasan. 1980. Some environmental effects on photosynthesis and water relations of avocado leaves. *Calif. Avocado Soc. Yrbk.* 64:93-105.

Skene, D. S. 1974. Chloroplast structure in mature apple leaves grown under different levels of illumination and their responses to changed illumination. *Proc. Roy. Soc. London, B.* 186: 75-78.

Skene, K. G. M. and A. J. Anycliff. 1972. A comparative study of cytokinin levels in bleeding sap of *Vitis vinifera* L. and the two grape vine rootstocks, Saltcreek and 1613. J. Expt. Bot. 23: 283-293.

Slack, E. M. 1974. Studies of stomatal distribution on the leaves of four apple varieties. J. Hort. Sci. 49: 95-103.

Steel, G. D. and J. H. Torrie. 1985. Bioestadística, Principios y Procedimientos. Ed. McGraw-Hill. Bogotá, Colombia. 622 p.

Svihra, J., V. Mlada, J. Novotnak, and Z. Danisovicova. 1974. Photosynthetic differences in the leaves of certain rootstocks and the apple cultivars Red Delicious, Winter Golden Pearmain, and Summer Transparent. Rostlinna Vyroba 20: 185-192. [Hort. Abstr. 45: 2105; 1975.]

Titova, N. V. and G. V. Shishkanu. 1976. Photosynthesis and pigment content in apple trees on different rootstocks. In: Fotosintez Yabloni i Vinograda pri Razlichn. Usloviyakh Proizrastaniya. 13-32. [Hort. Abstr. 47: 4283; 1977.]

Tomaszewski, M. 1964. The mechanism of synergistic effects between auxin and some natural phenolic substances. Pp. 335-351. In: J. P. Nitsch (eds.) Proc. 5th. Conf. on Plant Growth Substances, July 15-20, 1963, Gif-sur-Yvette, France.

- Torrey, J. G. 1976. Root hormones and plant growth. *Annu Rev. Plant Physiol.* 27: 435-459.
- Tuyver, P. M. and J. W. Patrick. 1979. Kinetin-promoted transport of assimilates in stem of *Phaseolus vulgaris* L. Localized versus remote site(s) of action. *Planta* 147: 151-155.
- Vonk, C. R. 1979. Origin of cytokinins transported in the phloem. *Physiol Plant.* 46: 235-240.
- Wareing, P. F. 1970. Growth and its coordination in trees, pp 1-21 *In*: L. C. Luckwill and C. Cutting (Eds.) *Physiology of tree crops*. Academic Press, New York.
- Wareing, P. F. 1977. Growth substances and integration in the whole plant, pp. 337-366. *In*: D. H. D. H. Jennings (ed.) *Integration of activity in the higher plant*. Cambridge University Press, New York.
- Went, F. W. 1938. Specific factors other than auxin affecting growth and root formation. *Plant Physiol.* 13: 55-80.
- Went, F. W. and D. M. Bonner. 1942. Growth factors controlling tomato stem growth in darkness. *Arch. Biochem. Biophys.* 1: 439-452.

Westwood, M. N. and Q. B. Zielinski. 1966. Comparative growth habit and leaf composition of a compact mutant and standard Delicious apple. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 88: 9-13.

Whiley, A. W. and B. Shaffer. 1992. Partitioning of ^{14}C -photosynthate in avocado trees as influenced by shoot age. Marrochy Hort. Res. Station, Ann. Prog. Rep. No. 6:13-14.