

PROCESO FISIOLÓGICO DE LA CUAJA EN CÍTRICOS



■ **THOMAS FICHET**
DR. INGENIERO AGRÓNOMO
DPTO. PRODUCCIÓN AGRÍCOLA
FAC. DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INTRODUCCIÓN

En los cítricos, el mecanismo que regula la cuaja (transición de ovario a fruto) depende de varios factores, entre los cuales podemos citar la regulación: genética, ambiental, metabólica, y fitohormonal. Excluyendo los dos primeros factores, se abordará en este artículo, la interacción entre la regulación metabólica, a través de la disponibilidad de carbohidratos (azúcares), y fitohormonal, siendo este último proceso un control multihormonal jerarquizado. Hoy se sabe que, posteriormente a la activación del desarrollo del fruto por parte de las fitohormonas, la continuidad de su desarrollo estará, en gran medida, determinada por la disponibilidad de carbohidratos.

Dado el alto número de flores que generalmente, producen los cítricos, provoca que el período inicial del desarrollo de los

frutos (desde la caída de pétalos) sea un proceso altamente competitivo. Los primeros en caer serán aquellos ovarios que no sean capaces de mantener un elevado ritmo de crecimiento (Figura 1).

El crecimiento de los frutos cítricos se caracteriza por presentar una curva del tipo simple sigmoidea, donde se distinguen tres fases:

- Fase I, que se caracteriza por un lento crecimiento y una activa división celular. Este período va desde la antesis hasta la caída de diciembre (alrededor de 6 a 9 semanas).
- Fase II, período de un rápido crecimiento celular debido al aumento del tamaño de las células y a la acumulación de jugo. Este período cambia bastante de una variedad a otra.
- Fase III, período de maduración durante el cual disminuye el ritmo de crecimiento y comienza la maduración del fruto.

La caída de frutos ocurre en determinadas épocas del crecimiento, sin embargo, es durante la fase I donde ocurre la mayor abscisión. La primera caída ocurre al inicio de esta fase inmediatamente después de la caída de pétalos, siendo la zona de abscisión, el pedúnculo que los une al brote. En tanto que la segunda caída ocurre al final de la fase I, donde la zona de abscisión se produce en la unión con el cáliz (Figura 2).

NIVELES FITOHORMONALES EN EL FRUTO

Actualmente existen bastantes evidencias que han logrado, en parte, aclarar la interacción ya sea positiva o negativa, entre diversas fitohormonas y la cuaja de los frutos cítricos. Los promotores del desarrollo serían las auxinas, giberelinas (GAs), poliaminas (PAs) y citoquininas (CKs), y en el otro caso se encontrarían los

■ FIGURA 1. RAMA DE LA VAR. FORTUNA, DONDE SE OBSERVA UNA EXCESIVA FLORACIÓN PROVOCANDO UN ALTO GRADO DE COMPETENCIA DURANTE LA CUAJA.



■ FIGURA 2. FRUTOS DE LIMONEROS PROVENIENTES: DE LA CAÍDA POSTCUAJA (FRUTOS DE LA DERECHA, CON PEDÚNCULO) Y DE LA CAÍDA DE DICIEMBRE (FRUTOS DE LA IZQUIERDA, SIN PEDÚNCULO).



inhibidores del desarrollo, ácido abscísico (ABA), etileno y probablemente jazmonato. Diversos estudios confirman que la relación entre promotores e inhibidores sería, en cierta medida, determinante en la abscisión del fruto.

A) Promotores del desarrollo

1) Citoquininas (CKs)

Se han identificado en ovarios de cítricos, las siguientes citoquininas: zeatina, ribosil zeatina e isopenteniladenina. En la mayoría de las variedades se ha encontrado principalmente zeatina, excepto en ovarios de la variedad Salustiana donde la que predomina es isopenteniladenina. La actividad de estas citoquininas alcanza un máximo en los ovarios al momento de la antesis y posteriormente disminuye drásticamente. Es probable que la biosíntesis de estas fitohormonas ocurra en las paredes del ovario, aunque no se descarta la posibilidad de que sean traslocadas desde las raíces, vía xilema. En España, la variedad Navelate presenta un bajo cuajado de frutos, lo cual se ha asociado al bajo nivel de citoquininas presentes en el ovario. Sin embargo, pulverizaciones al árbol con soluciones de citoquininas (kinetina o benciladenina), han dado resultados muy variables (Primo-Millo 1994). Una posible explicación a este comportamiento sería que, estas fitohormonas sólo ejercerían su acción al inicio del desarrollo del ovario, retrasando la caída postcuaja, pero no controlarían el posterior desarrollo del fruto. Variedades de mandarina que presentan altos niveles de citoquininas en el ovario, muestran diferentes capacidades de cuaja. Por tanto, aún falta investigar más sobre la participación de estas fitohormonas en la cuaja de frutos cítricos.

2) Auxinas

Se ha determinado que la máxima concentración de auxinas, en el ovario, ocurre posterior a la caída de pétalos. Más tarde, estos niveles decaen rápidamente con el desarrollo del fruto, lo cual coincide con un aumento de la IAAld-oxidasa, enzima encargada de la degradación del ácido indol-3-acético (IAA) auxina activa, a oxIAA forma desactivada de la auxina. Sin embargo, la aplicación de ciertas auxinas sintéticas como el 3,5,6-TPA en los últimos días de la caída de diciembre, vale decir para un diámetro de fruto entre 15 y 20 mm para Clementinas y "Fortuna", entre 20 y 25 mm para "Satsuma" y "Nova", y entre 25 y 30 mm para naranjas en general, han mostrado un buen efecto sobre el crecimiento del fruto, debido principalmente a un aumento en el peso

seco de las vesículas que acumularon mayor cantidad de materia seca en sus células (Agustí 1999). Adicionalmente a este efecto, los tratamientos al inicio de la cuaja con auxinas provocan un aumento en el diámetro del pedúnculo, a través de un mayor número y tamaño de las células de los haces vasculares. Este aumento, en los haces vasculares, provocaría un mayor flujo de carbohidratos hacia las células en división del fruto, favoreciendo de este modo su desarrollo.

3) Giberelinas (GAs)

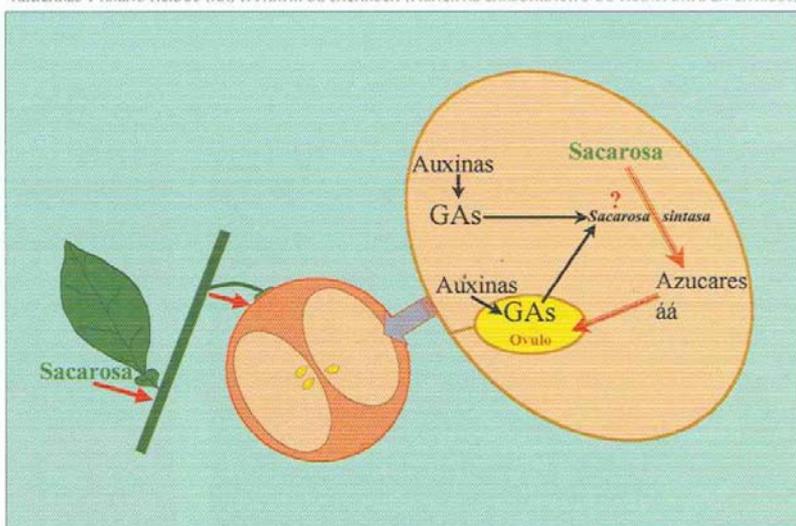
Los niveles de GA₁ (principal giberelina activa en frutos cítricos) son elevados en el momento de la antesis. Este aumento, momentáneo, en los niveles de esta giberelina como así mismo los de GA₂₀ y GA₁₉ (precursores de GA₁) están relacionados con un aumento de la cuaja (Talón *et al* 2001). Las máximas concentraciones de GA₁ se encuentran en óvulos y/o en paredes del ovario, zonas donde se biosintetiza. Los tratamientos con GA₃ (entre 5 y 15 ppm dependiendo de la variedad) 15 a 20 días después de plena antesis, mejoran la cuaja y reducen la abscisión de frutos en determinadas variedades, siempre y cuando el árbol presente una floración pobre, sin embargo, en variedades que fructifican normalmente, una aplicación de ácido giberélico puede originar un exceso de cuaja lo cual se traducirá en un menor calibre de fruta y un posible añerismo al año siguiente.

Se ha demostrado la interacción entre giberelinas y auxinas (Ross *et al* 2002; Wolbang y Ross 2001) en el alargamiento de los entrenudos de diferentes especies donde las auxinas podrían estar promoviendo la biosíntesis de giberelinas a través de la activación y/o represión de los genes que codifican para dioxigenasas, específicamente las enzimas GA 20-oxidasa, GA 3-oxidasa y GA 2-oxidasa (ver Aconex N° 78). Durante el desarrollo temprano del fruto de arveja (planta modelo utilizada en biología molecular) las auxinas y, específicamente, el ácido 4-cloroindol-3-acético (4-Cl-IAA) promueve la síntesis de giberelinas mediante la activación de una GA 20-oxidasa y de esta forma, el crecimiento del fruto (con y sin semillas), estimulando el desarrollo del pericarpo (Ngo *et al* 2002; Ozga *et al* 2002). Sin embargo, otros autores postulan que las auxinas, promoverían el crecimiento, más bien modulando la respuesta a las giberelinas y no su síntesis (Fu y Harberd 2003).

Todo estos antecedentes, permiten pensar que el desarrollo inicial de los frutos cítricos puede, perfectamente, seguir un modelo similar, dada su alta respuesta a las aplicaciones exógenas tanto de auxinas como de giberelinas, durante el final de la fase I de crecimiento.

Adicionalmente a estos resultados, existe la hipótesis de que, de alguna forma, las

■ FIGURA 3. ESQUEMA TEÓRICO DEL FUNCIONAMIENTO DE LOS PROMOTORES DEL DESARROLLO DEL FRUTO DE CÍTRICO Y SU POSIBLE RELACION CON LOS AZÚCARES. LAS AUXINAS MOTIVARÍAN LA SÍNTESIS DE GIBERELINAS YA SEA EN EL ÓVULO (PARTENOCÁRPIO O FECUNDADO) Y/O EN EL OVARIO, Y ÉSTAS A SU VEZ PERMITIRÍAN LA SÍNTESIS DE AZÚCARES Y AMINO ÁCIDOS (AA) A PARTIR DE SACAROSA (PRINCIPAL CARBOHIDRATO DE TRANSPORTE EN CÍTRICOS).



giberelinas activas estarían promoviendo la degradación de sacarosa a azúcares más simples y amino ácidos, los cuales son requeridos por el fruto en desarrollo para sus diferentes procesos fisiológicos (Figura 3).

4) Poliaminas (PAs)

Estas fitohormonas han sido asociadas con el crecimiento, principalmente, de frutos partenocárpicos. La aplicación exógena de GAs provoca un incremento en la actividad enzimática de la Ornitina descarboxilasa (ODC), enzima que regula la síntesis de putrescina, provocando un aumento en el crecimiento de frutos partenocarpicos de tomate (Fos *et al.* 2003). Sin embargo, en cítricos aun no se han encontrado evidencias sobre su participación en el proceso de cuaja.

B) Inhibidores del desarrollo

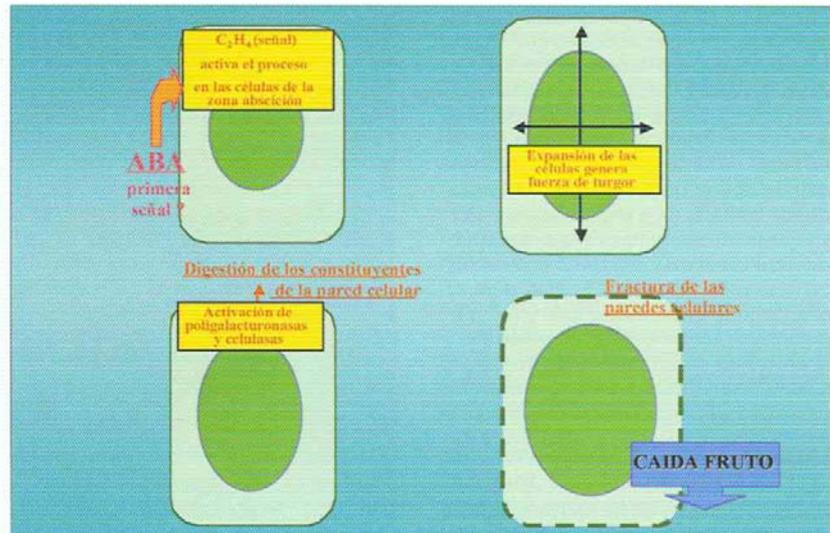
1) Ácido abscísico (ABA)

Los niveles más altos de ABA, en frutos en crecimiento, se encuentran en los ovarios durante los días posteriores a la antesis. Se ha asociado en variedades con un bajo nivel de cuaja, su menor capacidad de inactivación del ABA como son algunas clementinas y Navelate.

Adicionalmente, frente a un estrés como un déficit hídrico, carencia de carbohidratos o salinidad, el nivel de ABA en hojas y frutos aumenta. Al mismo tiempo, las variedades de cítricos que presentan una mayor sensibilidad al estrés hídrico, presentan una mayor abscisión de frutos y muestran un incremento en los niveles endógenos de ABA (Primo-Millo 1994). Las aplicaciones de auxinas o de GA_3 provocan una disminución en la abscisión de frutos durante la caída de diciembre. Asimismo, los niveles endógenos de estas fitohormonas en el ovario, durante la cuaja, apoyarían la hipótesis sobre una relación entre ABA/IAA-GAs que influiría sobre la caída de los frutos. Si los niveles endógenos de ABA son superiores a IAA y/o GAs el fruto cae, si son inferiores, el fruto no ábside. Investigaciones realizadas en pomelos Marsh Seedless y en naranjas Valencia, han demostrado una alta acumulación de ABA, en las cercanías de la zona de abscisión, antes de la caída de los frutos (Pozo 2001). Estos antecedentes, al menos en parte, estarían indicando que el ABA sería un mediador en la caída de frutos.

2) Etileno

El etileno es una de las fitohormonas asociada a la respuesta de las plantas a condiciones de estrés. En la cuaja de frutos, tiene un papel fundamental en el proceso



■ FIGURA 4. CÉLULA DE LA ZONA DE ABSCIÓN. EL ACTIVADOR DEL PROCESO PODRÍA SER ABA, ACTIVANDO EL ETILENO, QUE PROVOCARÍA UN AUMENTO EN LA TURGENCIA DE LA CÉLULA Y POSTERIOR SÍNTESIS DE ENZIMAS HIDROLÍTICAS, FRACTURANDO DE ESTE MODO LA PARED CELULAR.

final de abscisión de frutos en desarrollo. Investigaciones recientes, han demostrado que aplicaciones de ABA a frutos en desarrollo, provocan un aumento de la síntesis de ACC (precursor del etileno) y posteriormente un aumento en los niveles endógenos de etileno. Esto plantea la hipótesis, de que la primera señal del proceso de abscisión podría ser el ABA y no el etileno. El etileno provoca un aumento en el turgor de la célula y posteriormente, induce un aumento en la actividad de las enzimas hidrolíticas (celulasa y poligalacturonasa) que degradan la pared celular. De esta forma se activa la zona de abscisión del fruto (ZA) provocando el desprendimiento del fruto de su pedúnculo (Figura 4). Esta zona de abscisión esta compuesta por unas capas de células (altamente sensibles al etileno) que permiten que el fruto u hoja pueda desprenderse del pedúnculo o pedicelo, respectivamente.

3) Jazmonato

Esta fitohormona esta relacionada con la respuesta de la planta a fenómeno de estrés. En cítricos, por el momento, son pocos los trabajos realizados sobre jazmonato y metil-jazmonato. Sin embargo, se han encontrado altos niveles de esta fitohormona en órganos florales y en frutos en desarrollo, en variedades de cítricos que poseen una alta abscisión de frutos (Pozo, 2001). Lo que indicaría que este compuesto, junto con el ABA, tendría

un papel importante en la inhibición del crecimiento del fruto y como consecuencia de ello, la posterior caída en post-cuaja.

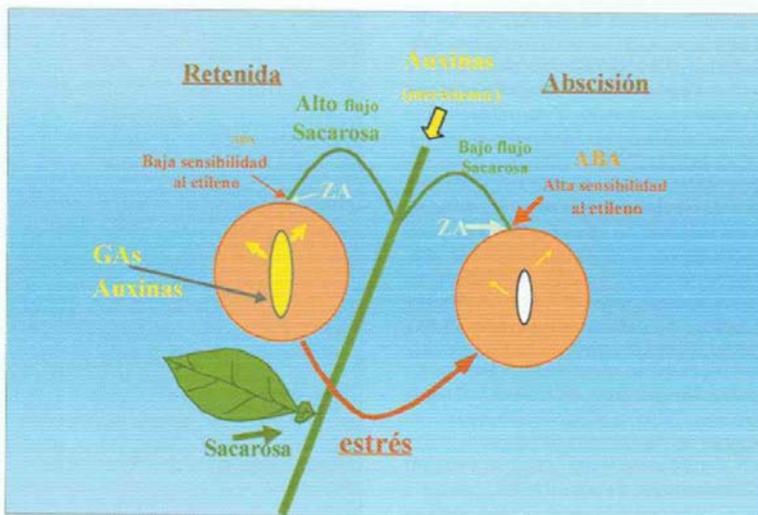
DISPONIBILIDAD Y COMPETENCIA POR CARBOHIDRATOS

La competencia por carbohidratos (azúcares) disponibles en la planta, es también uno de los factores que determina el porcentaje de frutos que cuajarán. Varias evidencias indirectas demuestran que, al menos en determinadas circunstancias, la asimilación de CO_2 puede ser un factor limitante en la cuaja.

- Las defoliaciones provocan detención del desarrollo e incluso caída de los frutitos.
- Los frutos en inflorescencia mixta (con abundantes hojas) cuajan en mayor cantidad que los frutos provenientes de flores sin hojas.
- Aplicaciones de inhibidores de fotosíntesis provocan una fuerte caída de frutitos.
- El rayado o incisión de corteza provoca, momentáneamente, la interrupción de azúcares hacia las raíces, que son unos sumideros de carbohidratos. Esto permite una redistribución de azúcares en la parte aérea de la planta, y de esta forma una mayor cuaja y crecimiento de los frutos.

Esta mayor demanda por azúcares (principalmente sacarosa) se debe a que en esta fase los tejidos del fruto se encuentran en activa división celular y su actividad respiratoria es máxima por unidad de peso (Komatsu *et al* 2002). Durante este período inicial de desarrollo, los frutitos dependen del aporte de carbohidratos exportados de las hojas de la temporada anterior, ya que la brotación de primavera no puede suministrar azúcares hasta no alcanzar un desarrollo suficiente. Es más, durante este período inicial existe una gran competencia entre los ovarios en desarrollo y la brotación de primavera, sin embargo, cuando estas hojas nuevas alcanzan un desarrollo suficiente, desaparece esta competencia y se establece otra, entre los frutos en activo crecimiento.

Debido a la menor capacidad fotosintética de las hojas viejas y que éstas deben abastecer de carbohidratos, no solamente a los frutitos en desarrollo, si no que también a brotes vegetativos y raíces, es que la competencia por carbohidratos se ha considerado, durante mucho tiempo, como la principal causa de abscisión de frutos post-cuaja.



■ **Figura 5.** ESQUEMA TEÓRICO DE LA INTERACCIÓN ENTRE PROMOTORES E INHIBIDORES EN UN FRUTO CÍTRICO. LA RETENCIÓN DEL FRUTO SERÍA PRODUCTO DE UNA ALTA SÍNTESIS DE IAA Y GAs EN EL OVARIO Y/O ÓVULO O SEMILLA EN DESARROLLO, JUNTO A UNA BAJA SÍNTESIS DE ABA, ELLO PRODUCE UNA ALTA DEMANDA DE CARBOHIDRATOS (SACAROSA) POR PARTE DEL FRUTO. AL MISMO TIEMPO, LA ZONA DE ABCISIÓN (ZA) PRESENTA UNA BAJA SENSIBILIDAD AL ETILENO. BAJO CONDICIÓN DE ESTRÉS (COMPETENCIA, DÉFICIT HÍDRICO, ETC.) SE PRODUCE UNA DRÁSTICA DISMINUCIÓN EN LA SÍNTESIS DE IAA Y GAs, Y UN AUMENTO EN LA CONCENTRACIÓN DE ABA. JUNTO CON ELLO, DISMINUYE EL APORTE DE SACAROSA Y EN LA ZA ALIMENTA LA SENSIBILIDAD AL ETILENO LO CUAL PROVOCA, FINALMENTE, LA CAÍDA DEL FRUTO EN CRECIMIENTO.

Cada grano, un mundo de cuidados

TIEBREAK®

FLINT®

Horizon®

TEL DOR®

Bayleton®

Rovral®

**Excelencia en fungicidas
para cada necesidad**



Bayer CropScience

Su socio para crecer
www.bayercropscience.cl

F : 5 2 0 8 2 0 0



En resumen, se ha logrado relacionar la interacción entre el control fitohormonal (promotores e inhibidores) en el desarrollo del ovario y la competencia por azúcares fundamentalmente, sacarosa. Las auxinas junto con las giberelinas provocarían una alta división celular durante la fase I, ésta alza en la actividad celular demandaría un mayor suministro de azúcares, como fuente de energía. Además, los niveles endógenos de ABA serían bajos junto a una baja sensibilidad de la zona de abscisión al etileno. De esta forma el fruto promueve su retención en la planta. Sin embargo, bajo condiciones de estrés como puede ser un déficit hídrico, una saturación del suelo por agua o exceso de competencia entre frutos en desarrollo, se produce una disminución en el flujo de azúcares junto con una baja en la biosíntesis de auxinas y giberelinas, y un aumento en la síntesis de ABA. Al mismo tiempo, se produce una mayor sensibilidad de la zona de abscisión al etileno, lo que finalmente se traduce en la abscisión del fruto (Figura 5).

INCISIÓN DE CORTEZA O RAYADO

La incisión circular de la corteza de troncos o ramas madres, corresponde a un corte que sólo busca provocar una interrupción momentánea del flujo floemático (Figura 6). En ningún caso el corte debe

abarcar el xilema (tejido más duro y ubicado bajo el floema), dado que éste, está compuesto por células muertas y su recuperación de una herida tardará hasta el inicio de la siguiente temporada (cuando se reinicie la actividad cambial). Antiguamente, se realizaba un anillado de tronco (eliminando un anillo de corteza de algunos milímetros), sin embargo, actualmente se ha visto que no hay diferencias en los resultados obtenidos entre hacer un rayado y un anillado de tronco, siendo este último mucho más traumático para la planta, dado que se demora más tiempo en cicatrizar la herida, producto de un anillado.

El rayado o incisión de corteza es una técnica que permite mejorar la cuaja como asimismo, estimular el crecimiento del fruto. Sin embargo, la eficacia de este tratamiento dependerá de varios factores, como son: nivel nutricional, estado sanitario, disponibilidad de agua, época de realización y variedad. La interrupción momentánea del floema no sólo provoca un aumento de los azúcares en la parte aérea, también un aumento en los niveles de giberelinas y auxinas. El aumento de estos promotores junto a una mayor disponibilidad de carbohidratos (azúcares), provoca una menor abscisión, favoreciendo la demanda del fruto. La aplicación de GA₃ junto con el rayado, son especialmente indicados para variedades que, general-

mente, son poco productivas. Sin embargo, este efecto aditivo sobre la cuaja, puede llevar a una sobre fructificación, que repercute negativamente sobre el calibre final de la fruta, en árboles que tienen un nivel productivo adecuado para su edad y sobre la producción del año siguiente.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Agustí, M. 1999. El tamaño final de los frutos cítricos. Factores determinantes y mejora. In. Jornadas Técnicas de Cítricos. Colección Congresos y Jornadas 52/99, Junta de Andalucía. 205 pág.

Fos, M., Proaño, K., Alabadi, D., Nuez, F., Carbonell, J. and García-Martínez, J. L. 2003. Polyamine metabolism is altered in unpollinated parthenocarpic *pat-2* tomato ovaries. *Plant Physiology* 131: 359-366.

Fu, X. and Harberd, N. 2003. Auxin promotes *Arabidopsis* root growth by modulating gibberellin response. *Nature* 421: 740-743.

Komatsu, A., Moriguchi, T., Koyama, K., Omura, M., and Akihama, T. 2002. Analysis of sucrose synthase genes in citrus suggests different roles and phylogenetic relationships. *Journal of Experimental Botany* 53 (266): 61-71.



■ FIGURA 6. INCISIÓN DE CORTEZA O RAYADO SOBRE LA UNIÓN INJERTO/PATRÓN, EN ÁRBOLES DE FORTUNA, CON EL OBJETO DE AUMENTAR LA RETENCIÓN DE FRUTOS RECIÉN CUAJADOS.

Ngo, P., Ozga, J.A. and Reinecke, D.M. 2002. Specificity of auxin regulation of gibberellin 20-oxidase gene expression in pea pericarp. *Plant Mol Biol.* 49(5): 439-448.

Ozga, J.A., van Huizen, R. and Reinecke, D.M. 2002. Hormone and seed-specific regulation of pea fruit growth. *Plant Physiology.* 128: 1379-1389.

Pozo, L. 2001. Endogenous hormonal

status in citrus flowers and fruitlets: relationship with postbloom fruit drop. *Scientia Horticulturae.* 91: 251-260.

Primo-Millo, E. 1994. Regulación del cuajado del fruto en los cítricos. In: I Congreso de citricultura de la Plana. Ediciones y Promociones L.A.V. Ajuntament de Nules. 291 pág.

Ross, J., O'Neill, D., Wolbang, C. Symons, G. and Reid, J. 2002. Auxin-Gibberellin

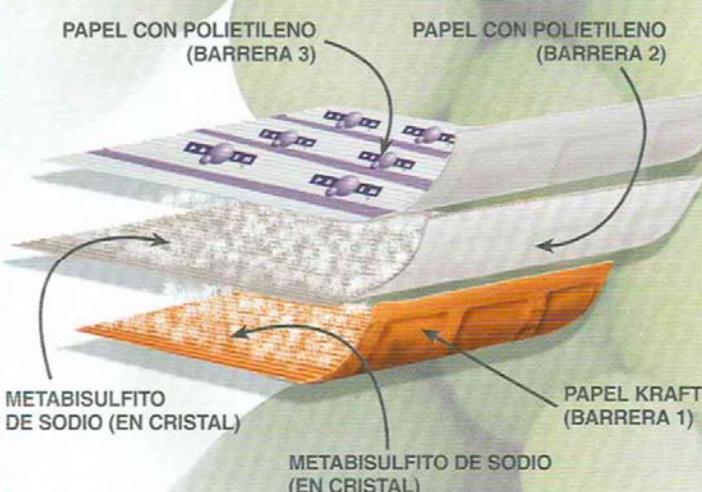
interactions and their role in plant growth. *J Plant Growth Regul.* 20: 346-353.

Talón, M., Iglesias, D., Mehouchi, J. y Primo-Millo, E. 2001. Manejo del cuajado, función y efectos de las giberelinas. *Todo Citrus.* 14: 8-15.

Wolbang, C. and Ross, J. 2001. Auxin promotes gibberellin biosynthesis in decapitated tobacco plants. *Planta.* 214 (1): 153-157.



PREM®



PAPEL CON POLIETILENO (BARRERA 3)

PAPEL CON POLIETILENO (BARRERA 2)

PAPEL KRAFT (BARRERA 1)

METABISULFITO DE SODIO (EN CRISTAL)

METABISULFITO DE SODIO (EN CRISTAL)

GENERADORES DE ANHIDRIDO SULFUROSO

NUMEROS DE REGISTROS:
EPA COMPANY N°:71407
EPA Reg. N°:71407-1 (Dual Release)
EPA Reg. N°:71407-3 (Slow Release)
EPA California Reg. N°: 71407-3-AA

DOS ETAPAS:	RAPIDA:
2038DP	2038QW
2638DP	2646QW
2046DP	LENTA:
2646DP	2038SL
3346DP	2646SL
	3346SL

Oficina: Pintor Cicarelli 268 - San Joaquín - Santiago - Chile
Teléfonos: (56-2) 4630008 - 5566361 / Fax: (56-2) 4480066
e-mail: embalajesproem@123.cl

infosdesigner@terra.cl