



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

ESCUELA DE POSTGRADO

EFECTO DE LA CARGA FRUTAL SOBRE VARIABLES FISIOLÓGICAS EN PALTO (*Persea americana* Mill.) VARIEDAD HASS

Tesis para optar al Grado de Magíster en Ciencias Agropecuarias, Mención
Producción Frutícola

JOSÉ TORRES BARRIENTOS

Directores de Tesis
JOSÉ IGNACIO COVARRUBIAS P.
THOMAS FICHET L.

Profesores consejeros
M. LORETO PRAT DEL RÍO
NICOLÁS FRANCK B.

SANTIAGO – CHILE
2017

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE POSTGRADO

EFFECTO DE LA CARGA FRUTAL SOBRE VARIABLES FISIOLÓGICAS EN
PALTO (*Persea americana* Mill.) VARIEDAD HASS

Tesis presentada como parte de los requisitos para optar al Grado de Magíster en Ciencias
Agropecuarias, Mención Producción Frutícola

JOSÉ TORRES BARRIENTOS

DIRECTORES DE TESIS

José Ignacio Covarrubias P.
Ingeniero Agrónomo, Mg. Sc, Dr.

Aprobado

Thomas Fichet L.
Ingeniero Agrónomo, Dr.

Aprobado

PROFESORES CONSEJEROS

M. Loreto Prat del Río
Ingeniero Agrónomo, Mg. Sc., Dr.

Aprobado

Nicolás Franck B.
Ingeniero Agrónomo, Dr.

Aprobado

Santiago, Chile
2017

AGRADECIMIENTOS

Agradecer muy especialmente a Claudia, mi señora, por toda su paciencia y amor entregado durante todo el tiempo. Gracias por estar a mi lado constantemente apoyándome para poder terminar este proceso, en los momentos felices y también en aquellos momentos duros que nos ha tocado vivir.

A mi hijo Tomás, quien ha sido un gran luchador en esta vida. Gracias por estar siempre alegrándonos a todos incluso en los momentos más difíciles. Gracias por entregarnos todo el amor y cariño que llevas contigo. Eres mi héroe.

A mis padres y hermana, quienes siempre han estado a mi lado apoyándome constantemente en todos los proyectos que he emprendido en mi vida. Gracias por todo el amor, cariño, enseñanzas y consejos entregados.

A mis profesores guías, Thomas Fichet y José Ignacio Covarrubias agradecerles por su amistad, consejos y por su gran y constante apoyo al desarrollo de esta tesis.

A mis compañeros de trabajo, Francisco Gardiazabal y Francisco Mena por apoyarme e incentivar me siempre en mi desarrollo profesional y personal. Muchas gracias por todos los conocimientos entregados y por su tremenda amistad.

A M. Alejandra Pinto, por su amistad y ayuda entregada en el desarrollo de esta tesis.

A Jeannette Pizá, por su gran apoyo, orientación, amistad y empuje para terminar esta tesis.

A Claudia y Tomás

ÍNDICE

CAPÍTULO I -----	1
REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA -----	1
Fenología -----	1
Ciclo vegetativo -----	1
Ciclo reproductivo-----	2
Inducción y diferenciación floral-----	2
Desarrollo de la inflorescencia -----	2
Cuaje y caída de frutos -----	3
El fruto y su crecimiento -----	3
Factores involucrados en la productividad del palto-----	3
Carbohidratos -----	4
Fitohormonas -----	5
Fotosíntesis-----	6
Conductancia estomática -----	6
LITERATURA CITADA -----	8
CAPÍTULO II: EFECTO DE LA CARGA FRUTAL SOBRE VARIABLES FISIOLÓGICAS EN PALTO (Persea americana MILL.) VARIEDAD HASS -----	13
RESUMEN -----	13
ABSTRACT -----	14
INTRODUCCIÓN -----	15
Hipótesis-----	16
Objetivos del ensayo -----	16
MATERIALES Y MÉTODOS -----	17
Lugar del estudio -----	17
Ensayo I: Efecto de la carga frutal sobre variables fisiológicas del palto -----	17
Evaluaciones -----	17
Diámetro ecuatorial de frutos-----	17
Concentración foliar de macro y micro elementos-----	18
Concentración foliar de clorofila-----	18
Conductancia estomática -----	18
Fotosíntesis neta -----	18
Intensidad de floración -----	19
Número de inflorescencias -----	19
Carga frutal y productividad -----	19
Diseño experimental -----	19
Ensayo II: Efecto de la aplicación de GA ₃ sobre la inducción y diferenciación floral---	19
Evaluaciones -----	20
Estado de la yema terminal -----	20
Intensidad de floración -----	20
Posición y tipo de inflorescencias. -----	20
Diseño experimental -----	20

RESULTADOS	22
ENSAYO I	22
Crecimiento de frutos	22
Concentración foliar de macro y micronutrientes	23
Concentración de clorofila en hojas	24
Conductancia estomática y fotosíntesis	28
Floración	31
ENSAYO II	33
Ácido giberélico y floración	33
DISCUSIÓN	36
ENSAYO I	36
ENSAYO II	41
CONCLUSIONES	43
LITERATURA CITADA	44

CAPÍTULO I

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

En la actualidad, la variedad Hass, de raza predominante Guatemalteca con algunas características de raza Mexicana, originaria de Habra Heights, California, (Calabrese, 1992), es la principal variedad de palta comercial en el mundo (Peña Urquiza et al., 2015) debido a sus atributos organolépticos, adecuada precocidad y buen nivel de producción.

Fenología

Según Donoso et al. (2007), la fenología se define como el estudio de las manifestaciones de diferentes etapas de crecimiento y desarrollo de seres vivos y su relación con el medio que los rodea, proporcionando datos sobre el ritmo periódico de los procesos biológicos como brotación, floración y fructificación.

Ciclo vegetativo

El palto presenta un ritmo de crecimiento de tipo monopodial, típico del modelo arquitectónico de Rauh y uno de los más frecuentes de las zonas templadas y tropicales, lo que significa que la yema distal, con la que termina un brote, permite continuar con su crecimiento año tras año en la mayoría de los brotes, teniendo como excepción algunas yemas florales terminales de tipo determinado, que no permiten continuar con este típico desarrollo vegetativo en particular (Thorp y Sedgley, 1992).

Los brotes corresponden a la estructura básica de este modelo arquitectónico. Ellos pueden desarrollarse tanto por silepsis como por prolepsis. Los primeros corresponden a brotes que se originan de manera simultánea con el brote principal, durante la misma temporada de crecimiento, mientras que los segundos corresponden a brotes generados a partir de una yema lateral en receso, tras un periodo de detención del crecimiento del brote principal, presentando como característica una típica corona de yemas en su base. El dominio de uno u otro tipo de desarrollo, responde al equilibrio entre la dominancia apical y la acrotonía, que parece estar genéticamente determinada y que diferencia a una variedad de otra (Thorp y Sedgley, 1992). En el caso de “Hass” presenta una baja acrotonía dentro de las distintas variedades de palto, lo que lo lleva a tener su típica forma globosa.

Las yemas ubicadas sobre el brote, pueden ser de tipo apical o lateral. El crecimiento de los

paltos ocurre básicamente debido al desarrollo de las yemas terminales, mientras que las laterales, en general, se mantienen en estado de latencia (Calabrese, 1992). Por otro lado, las hojas demoran aproximadamente 40 días desde el inicio de su desarrollo, hasta que alcanzan el punto de equilibrio fuente-sumidero (Whiley, 1990), periodo durante el cual esta estructura puede competir con otras estructuras demandantes de fotoasimilados (Cutting y Bower, 1990).

Los paltos pueden tener uno o más ciclos de desarrollo vegetativo (Calabrese, 1992), seguidos cada uno de ellos de un ciclo de desarrollo radical. Tapia (1993), observó el desarrollo de dos ciclos de crecimiento vegetativo en paltos establecidos en la zona de Quillota, región de Valparaíso. El primero, desde fines de agosto y hasta enero, de mayor intensidad, seguido de un segundo ciclo que comenzaba a fines de marzo y termina a fines de mayo. El desarrollo de las raíces comienza en la medida que el desarrollo vegetativo comienza a declinar, de manera de mantener un equilibrio entre desarrollo vegetativo y radical (Calabrese, 1992).

Ciclo reproductivo

Inducción y diferenciación floral. En la actualidad los conocimientos sobre los procesos de inducción floral son muy limitados para esta especie. Estudios realizados en el sur de California por Salazar-García et al. (1998), y Salazar-García y Lovatt (1998; 1999), señalan que el paso de la yema de un estado vegetativo a uno floral, en brotes de verano de paltos “Hass”, se presenta al final de la expansión de dicho brote, lo que en el hemisferio norte correspondería a los meses de julio y agosto. En ese momento, el eje principal del meristemo primario, forma uno o dos ejes secundarios, en las axilas de las brácteas de la inflorescencia. Estos meristemas tendrían la potencialidad de llegar a ser florales, aunque en este estado inicial, su condición de florales sería completamente reversible (Salazar-García et al., 1998). Cinco semanas después, a fines de agosto en el hemisferio norte, ya sería posible distinguir cuatro meristemas secundarios florales, con una evidente senescencia macroscópica de las brácteas externas de las yemas apicales, alcanzado el estado en que el meristemo estaría inducido irreversiblemente a flor.

La diferenciación en España, según Gandolfo (2008), ocurre durante los meses de otoño e invierno, cuando la duración del día es inferior a 12 horas y las temperaturas son relativamente bajas.

Desarrollo de la inflorescencia. El desarrollo de las inflorescencias, ocurriría en el mes de enero en el hemisferio norte (Salazar-García et al., 1998), donde las reservas de carbohidratos contenidas en la madera de los brotes podrían ser una fuente importante de energía durante esta etapa del desarrollo floral (Jackson y Sweet, 1972).

Según Wolstenholme et al. (1990), la floración generalmente ocurre durante un periodo

prolongado, debido en parte, a que el proceso propio de inducción floral tomaría alrededor de dos a tres meses, en lugares donde las condiciones ambientales son más frías. Hernández (1991), señala que la floración para la zona de Quillota se extendería desde final del mes de septiembre hasta el mes de noviembre, con un máximo floral comprendido entre final de octubre y la primera semana de noviembre.

Cuaje y caída de frutos. El palto genera una gran cantidad de inflorescencias las cuales en su unidad podrían llegar a contener incluso más de cien flores, lo que totaliza un potencial de más de un millón de flores por árbol (Sedgley y Alexander, 1983).

El cuaje de los frutos, corresponde al proceso en que el ovario de la flor se transforma posteriormente a fruto, el cual continúa su desarrollo hasta alcanzar su tamaño final y maduración, proceso que es de tiempo variable (Razeto, 1999). Sin embargo, muchos frutos fracasan en completar este desarrollo y caen, estas caídas se dividen en dos grupos. El primer grupo, corresponde a aquellas flores que si bien fueron polinizadas, no tuvieron un correcto proceso de fecundación de los óvulos y el segundo grupo corresponde a aquellos frutos que caen por competencia, provenientes de procesos completos de polinización y fecundación, lo que resulta en el desarrollo de un embrión normal y semillado (Lovatt, 1990).

Es así que en palto existen dos caídas fisiológicas naturales. La primera según Sedgley (1987), ocurre poco después de ocurrida la antesis, se debe a que los frutitos caídos provienen de flores polinizadas pero cuyos óvulos no fueron fecundados, lo que corresponde al 80% de los frutitos caídos en esta primera caída. Posteriormente, la segunda caída de frutos, tiene una explicación en la limitada disponibilidad de fotoasimilados provenientes del follaje o una fuerte competencia por el uso de asimilados entre frutos y brotes vigorosos que se originan en verano, además de posibles consecuencias provenientes de estrés hídrico y altas temperaturas ambientales (Razeto, 2000). Esta última caída, en Chile, ocurre generalmente desde final de marzo y durante todo abril (Gardiazabal, 2004).

El fruto y su crecimiento. El fruto del palto corresponde a una baya que deriva de un gineceo unicarpelar y que contiene una sola semilla. El pericarpo está compuesto por un exocarpo, que comprende la epidermis del fruto; el mesocarpo pulposo, que corresponde a la fracción comestible del fruto y un endocarpo, poco evidente en frutos maduros, que corresponde a la cubierta de la semilla (Cummins y Schroeder, 1942). Este fruto presenta una curva de crecimiento típica simple sigmoidea (Schroeder, 1953 y 1958; Blumenfeld y Gazit, 1974).

Factores afectados por la carga frutal del palto

Uno de los principales problemas asociados a esta especie, que afecta fuertemente a la producción, es la alternancia productiva, también conocida como producción bienal. En el

caso particular del palto, esta vecería aparece en un ciclo de producción bienal, donde un año de gran carga frutal es seguido de un año de muy baja carga (Scholefield et al., 1985). Este problema, de origen genético, es similar a lo observado en otras especies frutales tales como algunas variedades de mandarino y olivo, y parece estar fuertemente relacionado con la disponibilidad de carbohidratos acumulados en troncos y ramillas, lo cual parece influir en la promoción de la inducción y diferenciación floral (Calabrese, 1992).

En general, se ha reportado la incidencia de dos factores principales que estarían involucrados en la alternancia productiva, uno de ellos es la disponibilidad de reservas de carbohidratos (Davie et al., 1995), mientras el otro correspondería a la variación de distintas fitohormonas (Bruwer y Robbertse, 2003). Wright (1989), menciona que ambos factores en conjunto, tanto la concentración de giberelinas de las semillas de nuevos frutos, sumado a la gran demanda de carbohidratos requeridos para el desarrollo del fruto, determinarían la relación inversa entre la carga frutal y la inducción floral.

Carbohidratos.

Tanto la floración, como la fructificación, son fuertes demandantes de energía y requieren de una gran cantidad de minerales y carbohidratos para completar sus procesos. La relación inversa existente entre la carga frutal y la iniciación floral, podría explicarse por la competencia por asimilados que existe entre los frutos y los primordios florales, donde los frutos de palto representan un órgano de gran demanda, que necesita gran cantidad de carbohidratos para desarrollarse correctamente, tanto la pulpa como la semilla (Whiley, 2002). Por el contrario, años de baja carga frutal, resultarían en niveles de carbohidratos acumulados más altos durante el otoño e invierno, lo que resultaría en un retorno floral mayor en la siguiente primavera (Paz-Vega, 1997). En este punto, es importante señalar que el palto pertenece a un grupo de especies en donde la fruta no pierde firmeza mientras se encuentra en la planta, lo que permite a los productores mantener la fruta en los árboles en busca del mejor momento para obtener el máximo beneficio económico. En tal contexto, la consecuencia de dejar la fruta un mayor tiempo en el árbol, y que es una práctica común entre los productores de palta, resultaría en un incremento de la vecería (Whiley et al., 1992).

Entre los azúcares presentes en el tejido de especies frutales, la sacarosa es el principal carbohidrato soluble, que normalmente se encuentra en el tejido floemático, mientras que el almidón es el principal carbohidrato insoluble presente en el tejido xilemático, aunque en algunos frutales, como es el caso del palto, también pueden ser importantes algunos oligosacáridos, como azúcares alcoholes y alditoles (Loescher, 1987).

Estudios realizados por Liu et al. (1999; 2002) muestran que, en el caso de la variedad Hass, los azúcares solubles predominantes en hojas corresponden a carbohidratos de 7 carbonos, específicamente D-manoheptulosa y perseitol, mientras que otros carbohidratos, como fructosa, glucosa y sacarosa, se encontrarían en menor proporción. Por otro lado, en dichos estudios se observó que las cantidades de almidón son relativamente estables a través de la temporada, cuando son analizados en hojas, tronco o raíces, mientras que, al

determinar su concentración en brotes, se ve una clara fluctuación en su concentración durante la temporada, alcanzando una máxima concentración justo antes de la floración.

Fitohormonas.

La segunda hipótesis propuesta por algunos investigadores, relacionaría los distintos niveles de carga frutal con la concentración de fitohormonas endógenas. Al respecto, el cese del crecimiento vegetativo, se relaciona con una disminución en la concentración de giberelinas en brotes y yemas, permitiendo de esta manera la iniciación floral (Scholefield et al. 1985).

Las evidencias de que las giberelinas inhibirían la floración en paltos, están basadas en la aplicación exógena de giberelinas (Paz-Vega, 1997; Van der Walt et al., 1993) o en agroquímicos que inhiben la biosíntesis de giberelinas (Obando et al. 1991; Salazar-García y Lovatt 1998; 1999; 2000 y Salazar-García et al. 1998). Sin embargo, en las revisiones realizadas por los investigadores Smith y Samach (2013) y Samach y Smith (2013), señalan que la alteración del transporte polar de auxinas, desde órganos dominantes sobre dominados, alteraría la distribución de carbohidratos y con ellos la inducción y diferenciación floral.

Actualmente, experiencias obtenidas en campo demuestran que el uso de reguladores de crecimiento, específicamente inhibidores de la síntesis de giberelinas, como paclobutrazol y uniconazol, permiten atenuar la alternancia productiva, logrando mayores cargas frutales y más sostenidas en el tiempo en esta especie (Mena et al., 2011). Además, la restricción del crecimiento lograda por estos reguladores, permiten contener el crecimiento de las plantas, lo que facilita el manejo de los huertos en altas densidades, regulando el vigor y con ello el excesivo crecimiento de los árboles.

Wolstenholme (1985), también señala que el ácido abscísico (ABA) podría jugar un papel en el desarrollo vegetativo y reproductivo del palto. El ABA proveniente de frutos que alcanzan la madurez, inhibirían el crecimiento de las yemas de los brotes durante años de altas producciones, dando paso a un pobre desarrollo de las yemas vegetativas y reproductivas. Al respecto, investigaciones recientes (Shu et al., 2016), señalan justamente que una proteína originada por ABA (ABI4), induciría la síntesis del gen represor de la floración *FLC* (Flowering Locus C). Ello ocurriría en hoja y/o en yema generando una mayor concentración de la proteína FLC, que bloquearía genes relacionados con la floración como son Leafy (*PaLFY*) y Apetala (*PaAPI*), genes que ya son conocidos en palto (Ziv et al., 2014).

Fotosíntesis

La fotosíntesis es un proceso metabólico a través del cual las plantas son capaces de transformar la energía lumínica en energía química, proceso que es regulado por la acción de la clorofila. El crecimiento de las plantas así como su producción, son el reflejo de la actividad fotosintética, entre otras variables, la cual se ve afectada por condiciones externas como la concentración de CO₂, la luminosidad, la temperatura y la humedad relativa del aire (Schaffer et al., 1999; Schaffer y Whiley, 2003).

En una investigación llevada a cabo en olivos por Boussadia et al. (2011), se encontró una relación directa entre el contenido de clorofila y la fotosíntesis, por lo que las variaciones en la concentración de este pigmento podría afectar a la producción de materia seca destinada tanto al crecimiento de las plantas como a la productividad.

En un estudio realizado por Gandolfo (2008), en paltos con tres niveles de floración, se encontró que las hojas de brotes de primavera, adyacentes a las inflorescencias y posteriores frutos cuajados, presentaron una concentración de clorofila inversamente proporcional al nivel de floración. Este estudio no mostró posteriormente si la carga frutal afectaba o no a la concentración de la clorofila. Sin embargo, en un estudio realizado en mandarinos “Clausellina” en donde se aplicaron diferentes concentraciones del raleador 3,5,6 TPA, Agustí et al. (2007), demostraron que a medida que la carga frutal decrecía, el contenido de clorofila en hojas también lo hacía. La determinación del contenido de clorofila arrojó que regulaciones intermedias de carga frutal redujeron la concentración de clorofilas en un 6%, mientras que a mayores reducciones de carga frutal, el contenido de clorofilas en las hojas se redujo en un 10%, respecto del tratamiento control (árboles con más fruta).

Conductancia estomática

La conductancia estomática, permite conocer la tasa de difusión de dióxido de carbono hacia el interior del mesófilo, o del vapor de agua que sale desde la hoja a través de los estomas. Niveles elevados de conductancia estomática parecieran tener un efecto positivo sobre la producción (Taiz y Zeiger, 2002), lo que se ha visto reflejado en algunos estudios realizados en cítricos y otros frutales. Por ejemplo, en un estudio realizado por Syvertsen et al. (2003), en naranjos “Spring navel”, señalan que al comparar la conductancia estomática en hojas de naranjos completamente soleadas y raleados *versus* naranjos con fruta, los primeros mostraron tener una conductancia estomática un 40 por ciento menor respecto de los árboles con fruta. En manzanos, Wünsche et al. (2000), señalan una clara relación lineal y positiva, entre la carga frutal y el intercambio gaseoso de la copa completa. Algo similar ocurre en vides “Sauvignon Blanc”, donde Naor et al. (1997), encontraron que brotes con dos racimos de uva presentaban una mayor conductancia estomática que aquellos brotes con sólo un racimo.

En un estudio realizado por Schaffer et al. (1991), se señala que la conductancia estomática de la hoja de palto no varía conforme ésta aumenta su edad. Sin embargo, hasta el momento no se ha estudiado el efecto que tiene la carga frutal sobre la conductancia estomática en el palto.

Minerales

Se sabe que algunos minerales como el nitrógeno, el fósforo y el potasio foliar son altos en hojas jóvenes y disminuyen en la medida que aumenta la edad de ellas. La mayor disminución ocurre en floración, cuando las hojas tienen cerca de 10 meses de edad. Por otro lado, minerales como el calcio y el magnesio aumentan gradualmente su concentración junto con la edad de las hojas (Rosecrance y Lovatt, 2003).

Junto con la senescencia de las hojas, Rosecrance y Lovatt (2003), observaron una removilización de nitrógeno y azufre, mientras que el fósforo, potasio, calcio y magnesio prácticamente no se removilizaron, o bien su removilización fue muy baja. Estos autores mencionan que tal vez, el buen estado nutricional de la planta contribuyó a esta pérdida de minerales que no se removilizaron.

Respecto del efecto de la carga frutal, sobre el contenido foliar de los minerales, Rosecrance y Lovatt (2003), mencionan que los distintos niveles de carga frutal no tienen un efecto significativo sobre la concentración de minerales en hojas, aunque sí existe diferencia en la cantidad de minerales tomados por plantas de alta y baja carga frutal al analizar la planta de manera global, lo que evidencia que plantas de alta carga frutal demandan directamente más minerales desde otros órganos de activa demanda como ramillas jóvenes, flores o frutos en desarrollo. Tal vez este bajo impacto sobre el contenido foliar de minerales se deba al buen estado nutricional de las plantas en que se desarrolló el estudio.

Estudios realizados por Rosecrance et al. (2012), muestran el patrón de demanda de los distintos minerales por parte de paltas variedad Hass, mencionando que gran parte de la demanda de minerales realizada por la fruta, ocurre entre el periodo de máxima floración y el otoño. A modo de ejemplo, señala que la fertilización nitrogenada en abril, lo que corresponde la época de floración, produjo un aumento significativo del tamaño de los frutos y redujo fuertemente la alternancia productiva, respecto de otros tratamientos fertilizados en otros momentos, lo que es importante de conocer para realizar aportes de fertilizantes en las cantidades precisas y en los momentos que corresponda.

LITERATURA CITADA

- Agustí, M., M. Juan and V. Almela. 2007. Response of 'Clausellina' Satsuma mandarin to 3, 5, 6-trichloro-2-pirydiloxiacetic acid and fruitlet abscission. *Plant Growth Regulation*, 53(2): 129-135.
- Boussadia, O.; K. Steppe; H. Zgallai; S. Ben El Hadj; M. Braham; R. Lemeur and M.C. Van Labeke. 2011, Mar. Nondestructive determination of nitrogen and chlorophyll content in olive tree leaves and the relation with photosynthesis and fluorescence parameters. *Photosynthetica*, 49(1): 149-153.
- Blumenfeld, A. and S. Gazit. 1974. Development of seeded and seedless avocado fruits. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 99(5): 442-448.
- Bruwer, A. and P. Robbertse. 2003. Flowering of avocado (*Persea americana* Mill.) as influenced by gibberellic acid treatments. pp. 227-230. En: V Congreso Mundial del Aguacate, Volumen I. 19-23 Oct., 2003. Granada-Málaga, 423p.
- Calabrese, F. 1992. El Aguacate. Ediciones Mundi-Prensa. España. 249p.
- Cummings, K. and C. A. Schroeder. 1942. Anatomy of the avocado fruit. *California Avocado Society Yearbook*, 26: 56-64.
- Cutting, J. and J. Bower. 1990. Spring vegetative flush removal: the effect on yield size, fruit mineral composition and quality. *South African Avocado Growers Association Yearbook*, 13: 33-34.
- Davie, S., M. Van der Walt, and P. Stassen. 1995. A study of avocado tree carbohydrate cycles to determine ways of modifying alternate bearing. Pp. 80-83. In: World Avocado Congress III Proceedings. Oct. 1995, Israel. 472p.
- Donoso, J., R. Bastías, G. Lemus y L. Silva. 2007. Comportamiento fenológico del cerezo (*Prunus avium* L.) en tres localidades de la sexta región, temporadas 2005-2006 y 2006-2007. (Bol. Inf. N°8). Inia Rayentué. Rengo. 8p.
- Gandolfo, S. 2008. Factores ecofisiológicos relacionados con el crecimiento vegetativo, floración y desarrollo del fruto del aguacate. Tesis Doctoral. Valencia, España: Universidad Politécnica de Valencia. 211p.
- Gardiazabal, F. 2004. Riego y nutrición en paltos. Pp 20-30. En: 2º Seminario internacional de paltos. Sociedad Gardiazabal y Magdahl Ltda. 29 sep – 1 oct. Quillota, Chile. 184p.

- Hernández, F. 1991. Aproximación al ciclo fenológico del palto (*Persea americana* Mill.) cultivar Hass, para la zona de Quillota, V región. Taller de Licenciatura. Quillota, Chile: Universidad Católica de Valparaíso, Facultad de Agronomía. 99p.
- Jackson, D.I. and G. B. Sweet. 1972. Flower initiation in temperate woody plants. *Hortic. Abstr.* 42:9-24.
- Liu X.; P. Robinson; M. Madore; G. Witney and M.L. Arpaia. 1999. 'Hass' avocado carbohydrate fluctuations. I. Growth and phenology. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 124(6):671-675.
- Liu X.; J. Sievert; M. L. Arpaia and M. A. Madore. 2002. Postulated physiological roles of the seven-carbon sugars, mannoheptulose, and perseitol in avocado. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 127(1): 108-114.
- Loescher W. 1987. Physiology and metabolism of sugar alcohols in higher plants. *Physiol. Plantarum*, 70: 553-557.
- Lovatt, C. 1990. Factors affecting fruit set / early fruit drop in avocado. *California Avocado Society Yearbook*, 74: 193- 199.
- Naor, A., Y. Gal and B. Bravdo. 1997. Crop load affects assimilation rate, stomatal conductance, stem water potential and water relations of field-grown Sauvignon Blanc grapevines. *Journal of Experimental Botany*, 48(9): 1675-1680.
- Mena F., F. Gardiazabal, C. Magdahl, C. Adiazola, y J. Torres. Avances en el manejo de huertos de Palto (*Persea americana* Mill.) cv Hass en alta densidad en Chile. En: World Avocado Congress VII Proceedings. Sep. 2011. Cairns, Australia.
- Obando A., J. Alavez and N. Darby. 1991. Effects of paclobutrazol on avocado (cv. Hass) in Mexico. *Frontier in Tropical Fruit Research*, 321: 300-302.
- Paz-Vega, S. 1997. Alternate bearing in the avocado (*Persea americana* Mill). *California Avocado Society Yearbook*, 81: 117-148.
- Peña, L.; Rebollar, S.; Callejas, N.; Hernández, J.y Gómez, G. 2015. Análisis de viabilidad económica para la producción comercial de aguacate Hass. *Revista Mexicana de agronegocios*, 19(36): 1325-1338.
- Razeto, B. 2000. El Palto: un árbol magnifico pero de discreta producción. *Revista Aconex* (jul-sep. 2000). 68: 5-9.
- Razeto, B. 1999. Para entender la fruticultura. p. 373. Tercera edición. Santiago, Chile.
- Rosecrance, R. and C. Lovatt. 2003. Seasonal patterns of nutrient uptake and partitioning as a function of crop load of the 'Hass' avocado. [En Línea]. California Department of Food

and Agriculture Fertilizer Research and Education Program. Recuperado en: [https://www.cdfa.ca.gov/is/docs/Rosecrance00\[1\].pdf](https://www.cdfa.ca.gov/is/docs/Rosecrance00[1].pdf). Consultado el: 10 de julio de 2016.

Rosecrance, R., B. Faber and C. Lovatt. 2012. Patterns of nutrient accumulation in 'Hass' avocado fruit. *Better Crops*, 96(11): 12-13.

Salazar-García, S., E. Lord, and C. Lovatt. 1998. Inflorescence and flower development of the Hass avocado (*Persea americana* Mill.) during on and off crops years. *Journal of the American Society for Horticulture Science*, 123 (4): 537-544.

Salazar-García, S. and C. Lovatt. 1998. GA₃ application alters flowering phenology of the 'Hass' avocado. *Journal of the American Society for Horticulture Science*, 123:791-797.

Salazar-García, S. and C. Lovatt. 1999. Winter trunk injections of gibberellic acid altered the fate of 'Hass' avocado buds: effects on inflorescence type, number and rate of development. *J. Hort. Sci. & Biotech.*, 74:69-73.

Salazar-García, S. and C. Lovatt. 2000. Use of GA₃ to manipulate flowering and yield of avocado. *Journal of the American Society for Horticulture Science*, 123: 537-544.

Samach, A., and H. M. Smith. 2013. Constraints to obtaining consistent annual yields in perennials. II: Environment and fruit load affect induction of flowering. *Plant Science*, 207: 168-176.

Schaffer B., W. A. Whiley and R. Kohli. 1991. Effects of leaf age on gas exchange characteristics of avocado (*Persea americana* Mill.). *Scientia Horticulturae*, 48(1): 21-28.

Schaffer, B., Whiley, A.W. and Searle, C. 1999. Atmospheric CO₂ enrichment, root restriction, photosynthesis and dry matter partitioning in subtropical and tropical fruit crops. *HortScience*, 34:1033-1037.

Schaffer, B., and A. Whiley. 2003. Environmental regulation of photosynthesis in avocado trees - A mini-review. p.335-342. In: World Avocado Congress V Proceedings. Oct, 2003. Malaga, España.

Scholefield, P., M. Sedgley, and D. Alexander. 1985. Carbohydrate cycling relation to shoot growth, floral initiation and development and yield in the avocado. *Scientia Horticulturae*, 25(2): 99-110.

Sedgley, M., and D.M. Alexander. 1983. Avocado breeding research in Australia. *California Avocado Society Yearbook*, 67: 129-140.

Schroeder, C. A. 1953. Growth and development of the Fuerte avocado fruit. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*, 61: 103-109.

Schroeder, C. A. 1958. Growth and development of the avocado fruit. *California Avocado Society Yearbook*, 42: 114-118.

Sedgley, M., 1987. Flowering, pollination and fruit-set of avocado. *South African Avocado Growers Association Yearbook*, 10: 42-43.

Shu, K., Q. Chen, Y. Wu, R. Liu, H. Zhang, S. Wang, S. Tang and Q. Xie. 2016. ABSCISIC ACID-INSENSITIVE 4 negatively regulates flowering through directly promoting Arabidopsis *FLOWERING LOCUS C* transcription. *Journal of Experimental Botany*, 67(1): 195-205.

Smith, H. M. and A. Samach. 2013. Constraints to obtaining consistent annual yields in perennial tree crops. I: Heavy fruit load dominates over vegetative growth. *Plant Science*, 207: 158-167.

Syvertsen, J. P., C. Goñi and A. Otero. 2003. Fruit load and canopy shading affect leaf characteristics and net gas exchange of “Spring navel” orange trees. *Tree Physiology*, 23(13): 899-906.

Taiz, L. and E. Zeiger, 2002. *Plant Physiology*. Tercera edición. Sunderland, Massachusetts. 690 p.

Razeto, B. 1999. Para entender la fruticultura. Tercera edición. Santiago, Chile. 373 p.

Tapia, P. 1993. Aproximación al ciclo fenológico del palto (*Persea americana* Mill) cv. Hass, para la zona de Quillota, V Región. Tesis Ingeniero Agrónomo. Quillota, Chile: Universidad Católica de Valparaíso, Facultad de Agronomía, 130p.

Teliz D., G Mora. y L. Morales. 2000. Importancia histórica y socioeconómica del aguacate. p. 219. El aguacate y su manejo integrado. Ediciones Mundi-Prensa. México.

Thorp, T. and M. Sedgley. p. 237-240. Shoot Growth and tree architecture in a range of avocado cultivars. In: World Avocado Congress II Proceedings. Abr, 1991. Orange, California.

Van der Walt, M., S. Davie and D. Smith. 1993. Carbohydrate and other studies on alternate bearing Fuerte and Hass Avocado trees. *South African Avocado Growers Association Yearbook*, 16: 82-85.

Whiley, A.W., 1990. CO₂ assimilation of developing fruit shoots of cv Hass avocado (*Persea americana* Mill.) - A preliminary report. *South African Avocado Growers Association Yearbook*, 13: 28-30.

Whiley, A. W. 2002. Crop management. p. 231-258. In: Whiley, A. W., B. Schaffer and B. Wolstenholme (Eds). The avocado. Botany, production and uses. CABI Publishing. 432p.

- Whiley, A., J. Saranah and T. Rasmussen. 1992. [On-Line]. Effect of time of harvest on fruit size, yield and trunk starch concentrations of “Fuerte” avocados. Recuperado en: http://www.avocadosource.com/temp/old%20wac%20ii/wac2_p155.htm. Leído el 28 de mayo de 2015.
- Whiley, A.W. and Schaffer, B. 1994. Avocado. Pp. 3-35. In: Schaffer, B., and P. Anderson (Eds.). Handbook of Environmental Physiology of Fruit Crops, Vol 2. Subtropical and Tropical Crops. CRC Press, Boca Raton, Florida. 320 p.
- Wolstenholme, B. 1985. Theoretical and practical implications of plant growth substance trends in developing “Fuerte”avocado fruits. *South African Avocado Growers Association Yearbook*, 8: 92-96.
- Wolstenholme B. 1990. Resource allocation and vegetative reproductive competition: opportunities for manipulation in evergreen fruit trees. *Acta Horticulturae*, 275:451-459.
- Wright, C.J. 1989. Interactions between vegetative and reproductive growth. Pp. 15-27. In: Wright, C.J. (Ed). Manipulation of fruiting. Butterworths & Co. Publishers. UK. 414 p.
- Wünsche J. N., J. W. Palmer and D. H. Greer. 2000. Effects of Crop Load on Fruiting and gas-exchange characteristics of Braeburn / M. 26 apple trees at full canopy. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 125(1): 93-99.
- Ziv, D., T. Zviran, O. Zezak, A. Samach and V. Irihimovitch. 2014. Expression profiling of flowering locus T-like gene in alternate bearing ‘Hass’ avocado trees suggests a role for PaFT in avocado flower induction. *PloS one*, 9(10), e110613.

CAPÍTULO II: EFECTO DE LA CARGA FRUTAL SOBRE VARIABLES FISIOLÓGICAS EN PALTO (*Persea americana* MILL.) VARIEDAD HASS

RESUMEN

El palto es una especie que presenta bajos rendimientos comparado con otros frutales. Para lograr incrementar el nivel productivo, de manera estable en el tiempo, es de suma importancia conocer cómo la carga frutal afecta a algunas variables fisiológicas en el palto.

El año 2013 se realizó un estudio, en dos sectores plantados con paltos “Hass” en la zona de Llay-Llay, región de Valparaíso, con el objetivo de determinar el efecto de la carga frutal sobre algunas variables fisiológicas en las plantas.

En uno de los sectores se seleccionaron aleatoriamente 27 paltos con distintos niveles de carga frutal, sobre los cuales se evaluó el crecimiento de frutos, concentración foliar de minerales, concentración de clorofila, conductancia estomática, fotosíntesis y floración. En un segundo sector contiguo, se seleccionaron 64 árboles de muy baja o nula floración, y posteriormente una muy baja o nula carga frutal, para generar 8 tratamientos de 8 plantas cada uno. 7 de los tratamientos fueron pulverizados con $300 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ GA₃ en una sola oportunidad, entre diciembre y junio, donde el mes correspondió al tratamiento, además de dejar un tratamiento como testigo absoluto. En estos tratamientos, posteriormente, se evaluó el estado de la yema terminal y el retorno floral.

La mayor carga frutal afectó negativamente el calibre de la fruta, el retorno floral y el contenido de zinc foliar, y positivamente la conductancia estomática, la fotosíntesis, el contenido de calcio, magnesio y manganeso foliar.

Aplicaciones de GA₃ afectaron negativamente el retorno floral, sobre todo cuando este regulador de crecimiento se aplicó en enero o febrero.

Palabras clave: clorofila, fotosíntesis, conductancia estomática, GA₃, floración.

ABSTRACT

The avocado tree has low yields compared to other fruit species. In order to increase the production level and keep stable over time, it is very important to know how the crop load affects some physiological variables in avocado trees.

In 2013, a study was conducted in two Hass avocado trees sectors, planted in the area of Llay-Llay, in the region of Valparaiso, in order to determine the effect of fruit load on some physiological variables in this plants.

In one of the sectors they were selected randomly 27 avocado trees with different fruit load levels on which fruit growth, leaf concentration of minerals, chlorophyll concentration, stomatal conductance, photosynthesis and flowering was evaluated. In a second contiguous sector, 64 trees of very low or no bloom, and then a very low or no fruit load were selected to generate 8 treatments of 8 trees each. 7 treatments were sprayed with $300 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ GA₃ only once, between December and June, were the month corresponded to treatment, and left one absolute control treatment. In these treatments the condition of the terminal bud and floral return was evaluated.

The crop load negatively affected the size of the fruit, the floral return and foliar zinc content, and positively affected stomatal conductance, photosynthesis, in addition to positively relate to the foliar content of calcium, magnesium and manganese.

GA₃ applications negatively affect the floral return, especially when applied in January or February.

Keywords: chlorophyll, photosynthesis, stomatal conductance, GA₃, flowering.

INTRODUCCIÓN

En el cultivo del palto, los rendimientos son bajos en comparación a los obtenidos en otros frutales (Razeto, 2000). Esta baja eficiencia productiva ha llevado a la necesidad de mejorar los actuales rendimientos, a una edad temprana de los árboles y de manera sostenida en el tiempo, lo que se ha logrado, en parte, gracias a importantes cambios que se han realizado en el manejo de huertos de paltos durante los últimos años. Estos últimos cambios, han ocurrido sobre todo en cuanto a las densidades de plantación. Sin embargo, distancias de plantación muy estrechas, pueden emboscar la plantación (Razeto, 2006), lo que podría provocar una caída en la producción y esto a su vez acentuar la ya conocida alternancia productiva del palto, la cual se caracteriza por presentar un año de alta carga frutal seguido por uno de baja, y así sucesivamente (Salazar-García, 2000).

Las causas de la bienalidad o alternancia productiva aún no están del todo claras, sin embargo, evidencias científicas sugieren dos importantes factores involucrados en este fenómeno. Uno de ellos es la variación en la cantidad de carbohidratos de reserva (Davie et al., 1995; Whiley, 2002; Paz-Vega, 1997), mientras que el otro factor, corresponde a variaciones en la concentración de fitohormonas (Bruwer y Robbertse, 2003; Paz-Vega, 1997; Van der Walt et al., 1993). Recientemente, en manzano se ha señalado que en el fenómeno de bienalidad están involucrados cambios en el status metabólico, fitohormonal y redox, permitiendo finalmente la ocurrencia o no de la floración (Guitton et al., 2016).

La floración y los frutos son altamente demandantes de energía y requieren de elevadas cantidades de carbohidratos para su desarrollo. La relación inversa que existe entre la carga frutal y la iniciación floral, la cual ha sido ampliamente reportada en bibliografía (Monselise y Goldschmidt, 1982; Paz Vega, 1997; Van der Walt et al., 1993), podría ser explicada por la fuerte competencia por fotoasimilados que existe entre los frutos y los primordios florales, en donde el fruto representa a un órgano con un mayor poder demandante por fotoasimilados en comparación al primordio floral, el cual constituye una estructura pequeña y de menor demanda. Además, una vez ocurrida la cuaja el fruto del palto requiere de una gran cantidad de los fotoasimilados para su desarrollo como son: crecimiento del embrión y síntesis de lípidos (Whiley, 2002).

A diferencia de otras especies frutales, el palto presenta de manera predominante carbohidratos de 7 carbonos, los cuales son poco comunes entre las especies frutales. Estos azúcares corresponden a azúcares alcoholes y alditoles (Loescher, 1987), conocidos como D-manoheptulosa y perseitol.

En cuanto al balance fitohormonal, que sería la otra causa de la vecería, estudios realizados modificando la concentración de giberelinas, ya sea por su adición de manera exógena (Van der Walt et al., 1993; Paz-Vega, 1997; Salazar-García y Lovatt, 2002), así como provocando la inhibición de su síntesis mediante fitoreguladores de crecimiento (Obando et al. 1991; Salazar-García y Lovatt 1998; 1999; 2000, Salazar-García et al. 1998 y Gardiazabal et al., 2015), muestran que la modificación de la concentración de esta

fitohormona, es capaz de influir negativa o positivamente sobre la floración y así sobre la carga frutal de los paltos.

Esta fuerte variación en la carga frutal año a año, que caracteriza al palto, también tendría influencia sobre algunas variables fisiológicas en esta especie. Uno de ellos es el contenido de clorofila en las hojas, donde en un estudio realizado por Gandolfo (2008), se observó que desde la floración hasta el desarrollo del primer brote de primavera, la concentración de clorofila fue inversamente proporcional al nivel de floración. Sin embargo, otros autores, han reportado que la concentración de clorofila disminuye conforme disminuye la carga frutal, lo cual podría indicar que lo ocurrido en paltos, señalado por Gandolfo (2008), sólo sería algo transitorio durante el desarrollo de las primeras hojas de primavera, probablemente asociado a la gran demanda de nitrógeno por parte de la inflorescencia.

La conductancia estomática, que es otra de las variables que podrían ser afectadas por la carga frutal, no ha sido estudiada en paltos en relación a una mayor o menor carga frutal. Sin embargo, evidencias reportadas en otras especies frutales como en naranjos (Syvertsen et al., 2003), manzanos (Wünsche et al., 2000) y vides (Naor et al., 1997), indican que la carga frutal y la conductancia estomática, se relacionan de manera directa. Estas investigaciones, avalan que sería de interés poder evaluar el comportamiento de esta variable en paltos con diferentes cargas frutales.

Para lograr incrementar el nivel productivo, en los primeros años de una plantación y lograr mantener un nivel de producción estable a través del tiempo, es de suma importancia conocer los factores involucrados en la alternancia reproductiva del palto, como por ejemplo los niveles de minerales presentes, así como también el momento de inducción floral. En la actualidad no está del todo claro cómo se comportan estos factores conforme varía el nivel de carga frutal presente en cada temporada.

Hipótesis

La mayor carga frutal influye negativamente sobre variables fisiológicas del palto, tales como la formación de yemas florales, crecimiento del fruto y nivel de minerales y, positivamente sobre el contenido de clorofila en hojas y el intercambio gaseoso foliar.

Objetivos del ensayo

1) Evaluar el efecto de la carga frutal sobre la intensidad de floración del año siguiente, la tasa de crecimiento de los frutos, la concentración de elementos minerales en hojas, y sobre variables relativas a la actividad fotosintética foliar.

2) Determinar el momento de diferenciación floral del palto en la localidad de Llay Llay, región de Valparaíso, mediante aplicaciones de GA₃ en distintas épocas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Lugar del estudio

El estudio se realizó en un huerto de paltos var. Hass, en el fundo “Los Calderones” propiedad de Desarrollo Agrario S.A. en la localidad de Llay-Llay, región de Valparaíso, Chile. El huerto está localizado en la latitud 32° 52' 50" Sur y en la longitud 70° 54' 40" Oeste, a 496 m.s.n.m.

Ensayo I: Efecto de la carga frutal sobre variables fisiológicas del palto

El ensayo se estableció en un cuartel con paltos de la variedad Hass de 5 años de edad, con polinizante variedad Edranol al 11%, ambos plantados el año 2009 sobre portainjerto Mexícola de semilla. La distancia de plantación fue de 6x2 metros (833 árboles por hectárea).

De un sector homogéneo del huerto, con 160 árboles plantados, se seleccionaron 27 de ellos al azar, sobre los cuales se realizaron las evaluaciones, desde final de diciembre de 2013, hasta enero de 2015. Este huerto se encuentra plantado en una ladera de exposición oeste de muy baja pendiente, con un sistema de riego por goteo, a través del cual se regó y fertilizaron los árboles uniformemente.

Evaluaciones

Diámetro ecuatorial de frutos. Se determinó mediante un pie de metro digital marca Soyoda en una palta por ramilla desde el término de la primera caída de frutos (final de diciembre de 2013) hasta el mes de noviembre de 2014, antes de cosecha. Se midió en seis ramillas por planta, las cuales fueron previamente identificadas y marcadas, para llevar a cabo las mediciones siempre en los mismos frutos. Desde la primera caída de frutos, en diciembre y hasta el mes de mayo, se realizaron mediciones cada dos meses. Posteriormente, desde mayo hasta noviembre se realizaron mediciones mensuales.

Concentración foliar de macro y micro elementos. Se determinó en hojas ubicadas en el tercio medio de ramillas de primavera, algunas de las cuales presentaban frutos y otras que no presentaban frutos. Este análisis se realizó en dos oportunidades: a final de marzo y luego de terminada la cosecha, en enero de 2015, en 4 árboles con una muy baja carga frutal y en 4 árboles de alta carga frutal. Ambos niveles de carga frutal estimados en base a un conteo de los frutos en desarrollo. Para ello se colectó una muestra de 75 hojas de ramillas con frutos y 75 hojas de ramillas sin frutos por árbol, las cuales fueron enviadas al laboratorio de la empresa AGROLAB, en la ciudad de Santiago.

Concentración de clorofila foliar. Primero se determinó en campo, el índice SPAD en 5 hojas por árbol, utilizando un equipo SPAD 502 plus marca Minolta. Estas hojas se encontraban ubicadas en el tercio medio de ramillas de primavera, que presentaban frutos. Posteriormente a estas hojas se le extrajeron dos discos, utilizando un sacabocado, cada uno de ellos de 1,13 cm² de área para determinar la concentración de clorofila. Estos discos fueron inmediatamente transportados al laboratorio de nutrición vegetal, de la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile, en frío, utilizando paquetes GelPack y nevera y, posteriormente congeladas a -80° C. Para realizar la extracción de clorofila, se utilizaron tubos Falcon, los cuales fueron pesados individualmente por si hubiesen diferencia en el peso de ellos. Posteriormente a cada uno de ellos se le agregó los dos discos pertenecientes a cada hoja, para ser nuevamente pesados. Con esto se obtuvo el peso exacto de estos discos. Posteriormente, estos discos fueron molidos en 2 mL de acetona al 85%. Una vez triturado a nivel de pasta, el tubo se llenó hasta completar 5 mL con acetona al 85% y se mezcló utilizando un agitador. Posteriormente esta mezcla fue centrifugada en oscuridad a 4° C y 3000 rpm durante 10 minutos. De la solución obtenida, se tomó 1 mL de ella y se agregó 2 mL de acetona al 85%, solución a la cual se le midió la absorbancia de clorofila utilizando un espectrofotómetro. Tanto el índice SPAD, como también la determinación de la concentración de clorofila, se determinó en hojas muestreadas a final de marzo y luego de terminada la cosecha, a mediados de enero de 2015.

Conductancia estomática. Se determinó en 1 hoja expuesta al sol por planta, las cuales estaban ubicadas en el tercio medio de ramillas de primavera, que presentaban o no frutos para cada uno de los árboles. Las mediciones se realizaron en enero, febrero, abril, julio, septiembre, y en noviembre de 2014 y luego de terminada la cosecha, en enero de 2015, mediante un porómetro modelo SC1 marca Decagon Devices. La hora de inicio de las mediciones fluctuó entre las 9:00 y 11:20 horas, lo cual varió dependiendo de la hora a la cual las caras de las plantas quedaban completamente expuestas a la luz y no hubiese nubes ni neblina presente.

Fotosíntesis neta. Se determinó en 1 hoja expuesta al sol por planta, las cuales estaban ubicadas en el tercio medio de ramillas de primavera, que presentaban o no frutos para cada uno de los árboles. Las mediciones se realizaron en julio de 2014, antes de cosecha (noviembre de 2014) y después de ella en enero de 2015, utilizando un analizador de gases infrarrojo IRGA (Modelo LCI, ADC BioScientific Ltd., UK). La hora de inicio de las

mediciones fluctuó entre las 9:00 y 14:00 horas, lo cual varió dependiendo de la hora a la cual las caras de las plantas quedaban completamente expuestas a la luz y no hubiese nubes ni neblina presente.

Intensidad de floración. Se estimó como porcentaje de copa florecida. Para determinar este porcentaje, la copa se dividió en 10 secciones por cara y se evaluó la presencia o ausencia de inflorescencias en cada uno de ellos, en la cara este y oeste de cada árbol (final de octubre de 2014), momento en el cual los árboles se encontraban en plena floración.

Número de inflorescencias. Se determinó contando las inflorescencias de una ramilla en la cara este y una de la cara oeste. Esta ramilla estaba ubicada en el tercio medio y posición central de cada una de las caras a evaluar. Las panículas se clasificaron en terminales y laterales, evaluando además si estas eran determinadas o indeterminadas en cada árbol del estudio a final de octubre de 2014, momento en el cual los árboles se encontraban en plena floración.

Carga frutal y productividad. Al momento de la cosecha, en diciembre de 2014, se evaluó pesando cada uno de los frutos de cada uno de los árboles, de manera de obtener el número de frutos totales y sus pesos individuales, además de obtener el total de kilogramos producidos por la planta. Para esto se utilizó una balanza marca Snowrex modelo Bb-3100 de 3.100 gramos de capacidad y 0,1 gramos de resolución. La carga frutal y la productividad de las plantas fueron estandarizadas, y se expresaron en base al área de sección transversal de tronco (cm^2 de ASTT), determinada a través del perímetro, a 10 cm sobre la unión con el portainjerto en marzo de 2014.

Diseño experimental

Se utilizó un diseño experimental completamente aleatorizado, con 27 árboles sobre los cuales se realizaron las evaluaciones. La unidad experimental correspondió al árbol.

Los resultados fueron analizados mediante análisis de correlación y regresión entre variables. Para el caso del análisis de elementos minerales, estos fueron analizados mediante análisis factorial 2x2, siendo los factores el nivel de carga frutal (alta o baja) y la presencia o ausencia de frutos en la ramilla.

Ensayo II: Efecto de la aplicación de GA_3 sobre la inducción y diferenciación floral

El ensayo se estableció en un cuartel con paltos de la variedad Hass de 5 años de edad, con polinizante variedad Edranol al 11%, ambos plantados el año 2009 sobre portainjerto

Mexícola de semilla. La distancia de plantación fue de 6x2 metros (833 árboles por hectárea). Este cuartel se encuentra plantado en una ladera de exposición oeste de muy baja pendiente, con un sistema de riego por goteo, a través del cual se regó y fertilizaron los árboles uniformemente.

De un sector homogéneo del huerto, se buscaron árboles que presentaban una muy baja o nula floración, y se seleccionaron 64 de ellos al azar. En los árboles seleccionados se aplicaron los tratamientos, los cuales consistieron en un testigo sin aplicar (T0) y siete tratamientos con una aplicación de 300 mg L⁻¹ de GA₃ en distintas fechas. Se realizó una sola aplicación para cada tratamiento, comenzando en diciembre de 2013 y finalizando en junio de 2014. Para realizar la aplicación, se utilizó una bomba manual de espalda marca Solo de 15 litros de capacidad y un mojamiento equivalente a 1.000 litros por hectárea, evitando los días con viento y aislando el árbol tratado de los otros. Cada tratamiento se aplicó a 8 árboles, y cada uno de ellos correspondió a una repetición o unidad experimental.

Evaluaciones

Estado de la de yema terminal. Se evaluaron mensualmente 4 ramillas de primavera por árbol, durante el período comprendido entre enero y julio de 2014, las cuales fueron clasificadas como diferenciadas o indiferenciadas. Estas ramillas no tenían fruta presente y fueron recolectadas desde el tercio medio del árbol, tomando dos de ellas desde la cara este y dos desde la cara oeste del árbol. Cada una de estas muestras fueron preservadas en una solución de FAA para su posterior análisis. Esta solución se fabricó mezclando 37 mL de agua destilada, 53 mL de alcohol etílico al 95%, 5 mL de ácido glacial acético y 5 mL de formalina al 37%. La evaluación se realizó mediante la observación del corte histológico que se realizó con micrótopo, y se observó bajo microscopio, para ver en el estado fenológico en que se encontraba la yema.

Intensidad de floración. El retorno floral se evaluó como porcentaje de copa florecida. Para determinar este porcentaje, la copa se dividió en 10 secciones por cara y se evaluó, a final de octubre, la presencia o ausencia de inflorescencias en cada una de ellas, en la cara este y oeste del árbol.

Posición y tipo de inflorescencias. Se evaluó en una ramilla en la cara este y una de la cara oeste. Esta ramilla se encontraba en el tercio medio y posición central de cada una de las caras a evaluar. Las panículas se clasificaron en terminales y laterales, evaluando además si estas eran determinadas o indeterminadas.

Diseño experimental

Se utilizó un diseño experimental completamente aleatorizado, con 8 tratamientos, que

correspondieron a las distintas fechas de aplicación de ácido giberélico (GA₃) más el tratamiento testigo. La unidad experimental fue el árbol, con 8 repeticiones por tratamiento.

Los resultados fueron analizados mediante análisis de varianza (ANDEVA) y pruebas de comparación múltiple de Tukey.

RESULTADOS

ENSAYO I

Crecimiento de frutos

Durante la temporada 2013-2014, los frutos presentaron un crecimiento que se ajusta a una curva de tipo simple sigmoidea (Figura 1). Del total de los frutos marcados por árbol, durante diciembre de 2013, un 27 % de ellos llegaron a cosecha en diciembre de 2014. La carga frutal de los árboles con baja carga fue de 9,9 kg por planta ($0,43 \text{ frutos} \cdot \text{cm}^{-2}$ ASTT), mientras que en aquellos con alta carga fue de 28,2 kg por planta ($1,2 \text{ frutos} \cdot \text{cm}^{-2}$ ASTT). Si bien en una primera etapa (hasta mayo) los frutos presentaron una alta tasa de crecimiento, no hubo diferencias en el diámetro de los frutos entre paltos con distintas cargas frutales. Sucesivamente, la tasa de crecimiento de los frutos se redujo significativamente, y durante tal etapa los frutos provenientes de árboles con menor carga frutal, presentaron mayor tamaño en comparación con aquellos provenientes de los árboles con mayor carga frutal. A cosecha, los árboles de mayor carga frutal ($1,18 \text{ frutos} \cdot \text{cm}^{-2}$ ASTT) presentaron un tamaño promedio de frutos de 66,01 mm de diámetro ecuatorial, mientras que los árboles de baja carga frutal ($0,4 \text{ frutos} \cdot \text{cm}^{-2}$ ASTT) presentaron un tamaño promedio de frutos de 70,08 mm de diámetro ecuatorial, diferencia que resultó significativa según prueba t de comparación de medias, $p \leq 0,1$.

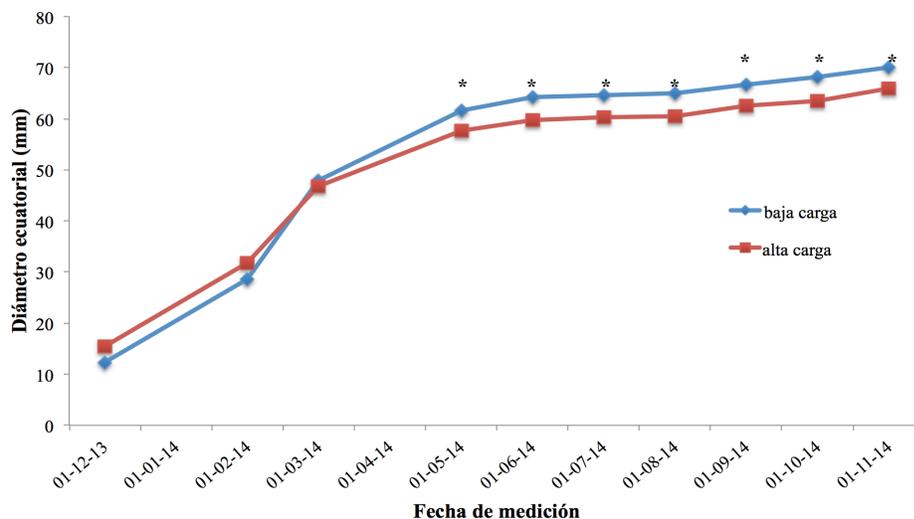


Figura 1. Diámetro ecuatorial de frutos de palto “Hass” determinados durante la temporada 2013-2014 en árboles con baja carga frutal y con alta carga frutal $n=5$, Llay Llay, región de Valparaíso. * indican diferencias estadísticas significativas entre alta y baja carga fruta para una misma fecha, prueba t $p \leq 0,1$.

Concentración foliar de macro y micronutrientes

Los resultados del análisis foliar realizado a los árboles con baja carga frutal ($0,4 \text{ frutos} \cdot \text{cm}^{-2}$ ASTT), arrojaron diferencias estadísticamente significativas en la concentración de zinc, entre hojas que provenían de ramillas con o sin fruta, tanto para el muestreo foliar realizado en abril de 2014 como el realizado en enero de 2015. En ambos casos el nivel de zinc foliar fue menor en ramillas que presentaban fruta (Cuadro 1). Sin embargo, en árboles de alta carga frutal ($2,5 \text{ frutos} \cdot \text{cm}^{-2}$ ASTT), no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el contenido de este elemento en hojas que provenían de ramillas con o sin fruta para ambas fechas de muestreo (Cuadro 1).

Además, mediante el análisis foliar realizado en el mes de enero de 2015 en los árboles de baja carga frutal ($0,4 \text{ frutos} \cdot \text{cm}^{-2}$ ASTT), se encontró que el manganeso presentó diferencias estadísticamente significativas entre hojas provenientes de ramillas con o sin fruta. El mayor nivel de manganeso se encontró en ramillas con fruta (Cuadro 1).

Por otro lado, en árboles con alta carga frutal ($2,5 \text{ frutos} \cdot \text{cm}^{-2}$ ASTT) se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la concentración de calcio, entre hojas de ramillas con o sin frutos, en el análisis foliar de abril de 2014, siendo mayores los contenidos de calcio en ramillas que presentaban frutos (Cuadro 1). También se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el contenido de magnesio entre ramillas con o sin frutos, en el análisis foliar de enero de 2015, encontrando mayores niveles de magnesio en ramillas que presentaban frutos (Cuadro 1).

Al analizar las hojas de ramillas con frutos provenientes de árboles con distinta carga frutal, se observó que cargas frutales elevadas ($2,5 \text{ frutos} \cdot \text{cm}^{-2}$ ASTT), presentaron una mayor concentración foliar de calcio que árboles que tenían cargas frutales inferiores ($0,4 \text{ frutos} \cdot \text{cm}^{-2}$ ASTT), lo que se observó únicamente en el análisis foliar tomado en abril de 2014 (Cuadro 2).

Por otro lado, al analizar las hojas de ramillas sin frutos, provenientes de árboles con alta ($2,5 \text{ frutos} \cdot \text{cm}^{-2}$ ASTT) y baja carga frutal ($0,4 \text{ frutos} \cdot \text{cm}^{-2}$ ASTT), se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el contenido de zinc, en enero de 2015, encontrando mayores niveles de zinc en paltos de baja carga frutal (Cuadro 2).

Cuadro 1. Concentración foliar de minerales en ramillas con fruta y sin fruta, en árboles de baja ($0,4 \text{ frutos} \cdot \text{cm}^{-2}$ ASTT) o alta carga frutal ($2,5 \text{ frutos} \cdot \text{cm}^{-2}$ ASTT), en abril de 2014 y enero de 2015.

Fecha	Carga frutal	Fruta	N (%)	P (%)	K (%)	Ca (%)	Mg (%)	Fe ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	Mn ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	Zn ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)
15-abr-14	Baja	Sí	$2,1 \pm 0,2$	$0,2 \pm 0,0$	$1,0 \pm 0,1$	$2,0 \pm 0,2$	$0,4 \pm 0,0$	$125,7 \pm 16,5$	$222,5 \pm 33,9$	$34,5 \pm 1,7 \text{ a}^*$
15-abr-14	Baja	No	$2,1 \pm 0,3$	$0,2 \pm 0,0$	$1,0 \pm 0,1$	$1,8 \pm 0,4$	$0,4 \pm 0,0$	$111,5 \pm 20,9$	$227,7 \pm 56,5$	$42,5 \pm 3,5 \text{ b}$
07-ene-15	Baja	Sí	$2,5 \pm 0,2$	$0,2 \pm 0,0$	$1,0 \pm 0,0$	$1,8 \pm 0,1$	$0,4 \pm 0,0$	$140,5 \pm 16,1$	$255,5 \pm 23,0 \text{ a}^*$	$43,8 \pm 7,0 \text{ a}^*$
07-ene-15	Baja	No	$2,6 \pm 0,2$	$0,2 \pm 0,0$	$1,1 \pm 0,1$	$1,7 \pm 0,1$	$0,4 \pm 0,0$	$126,0 \pm 31,4$	$201,0 \pm 42,5 \text{ b}$	$55,8 \pm 5,1 \text{ b}$
15-abr-14	Alta	Sí	$2,1 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,0$	$0,9 \pm 0,1$	$2,4 \pm 0,2 \text{ a}^*$	$0,5 \pm 0,0$	$131,0 \pm 23,4$	$228,5 \pm 51,3$	$38,3 \pm 10,2$
15-abr-14	Alta	No	$2,1 \pm 0,0$	$0,2 \pm 0,0$	$1,0 \pm 0,2$	$2,0 \pm 0,1 \text{ b}$	$0,4 \pm 0,1$	$157,2 \pm 82,0$	$264,7 \pm 98,1$	$42,3 \pm 9,3$
07-ene-15	Alta	Sí	$2,4 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,0$	$1,2 \pm 0,2$	$2,0 \pm 0,2$	$0,4 \pm 0,0 \text{ a}^*$	$132,3 \pm 33,9$	$261,8 \pm 94,6$	$46,8 \pm 10,1$
07-ene-15	Alta	No	$2,4 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,0$	$1,2 \pm 0,1$	$1,9 \pm 0,1$	$0,3 \pm 0,0 \text{ b}$	$102,7 \pm 23,0$	$181,7 \pm 41,8$	$44,0 \pm 5,2$

* letras distintas en la misma columna y para el mismo elemento mineral y fecha, indican que existen diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos, análisis factorial $p \leq 0,1$.

Cuadro 2. Concentración foliar de minerales en árboles de baja ($0,4 \text{ frutos} \cdot \text{cm}^{-2}$ ASTT) y alta carga frutal ($2,5 \text{ frutos} \cdot \text{cm}^{-2}$ ASTT), en ramillas con o sin frutos, en abril de 2014 y enero de 2015.

Fecha	Carga frutal	Fruta	% N	% P	% K	% Ca	% Mg	$\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Fe	$\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Mn	$\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Zn
15-abr-14	Baja	Sí	$2,1 \pm 0,2$	$0,2 \pm 0,0$	$1,0 \pm 0,1$	$2,0 \pm 0,2 \text{ a}^*$	$0,4 \pm 0,0$	$125,7 \pm 16,5$	$222,5 \pm 33,9$	$34,5 \pm 1,7$
15-abr-14	Alta	Sí	$2,1 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,0$	$0,9 \pm 0,1$	$2,4 \pm 0,2 \text{ b}$	$0,5 \pm 0,0$	$131,0 \pm 23,4$	$228,5 \pm 51,3$	$38,3 \pm 10,2$
07-ene-15	Baja	Sí	$2,5 \pm 0,2$	$0,2 \pm 0,0$	$1,0 \pm 0,0$	$1,8 \pm 0,1$	$0,4 \pm 0,0$	$140,5 \pm 16,1$	$255,5 \pm 23,0$	$43,8 \pm 7,0$
07-ene-15	Alta	Sí	$2,4 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,0$	$1,2 \pm 0,2$	$2,0 \pm 0,2$	$0,4 \pm 0,0$	$132,3 \pm 33,9$	$261,8 \pm 94,6$	$46,8 \pm 10,1$
15-abr-14	Baja	No	$2,1 \pm 0,3$	$0,2 \pm 0,0$	$1,0 \pm 0,1$	$1,8 \pm 0,4$	$0,4 \pm 0,0$	$111,5 \pm 20,9$	$227,7 \pm 56,5$	$42,4 \pm 3,5$
15-abr-14	Alta	No	$2,1 \pm 0,0$	$0,2 \pm 0,0$	$1,0 \pm 0,2$	$2,0 \pm 0,1$	$0,4 \pm 0,1$	$157,2 \pm 82,0$	$264,7 \pm 98,1$	$42,3 \pm 9,3$
07-ene-15	Baja	No	$2,6 \pm 0,2$	$0,2 \pm 0,0$	$1,1 \pm 0,1$	$1,7 \pm 0,1$	$0,4 \pm 0,0$	$126,0 \pm 31,4$	$201,0 \pm 42,5$	$55,8 \pm 5,1 \text{ a}^*$
07-ene-15	Alta	No	$2,4 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,0$	$1,2 \pm 0,1$	$1,9 \pm 0,1$	$0,3 \pm 0,0$	$102,7 \pm 23,0$	$181,7 \pm 41,8$	$44,0 \pm 5,2 \text{ b}$

* letras distintas en la misma columna y para el mismo elemento mineral y fecha, indican que existen diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos, análisis factorial $p \leq 0,1$.

Concentración de clorofila

La concentración de clorofila se determinó a final de marzo de 2014, cuando las hojas alcanzaron una estabilidad en la concentración de minerales, y posteriormente a cosecha, en enero de 2015, con el fin de evaluar tal variable luego del periodo de desarrollo de la fruta. En ambos casos, no se obtuvo una buena correlación entre la carga frutal y la concentración foliar de la clorofila a (Chl a), clorofila b (Chl b) y clorofila total (Chl t) (Figuras 2 y 3).

Los resultados obtenidos arrojaron una mayor correlación entre la carga frutal y la concentración de clorofila b en las muestras colectadas en el mes de marzo de 2014. En ella, la correlación arrojó una tendencia lineal positiva entre estas variables con una recta de regresión significativa ($p < 0,01$) y un coeficiente de determinación R^2 igual a 0,21, tal como lo muestra el gráfico B de la figura 2.

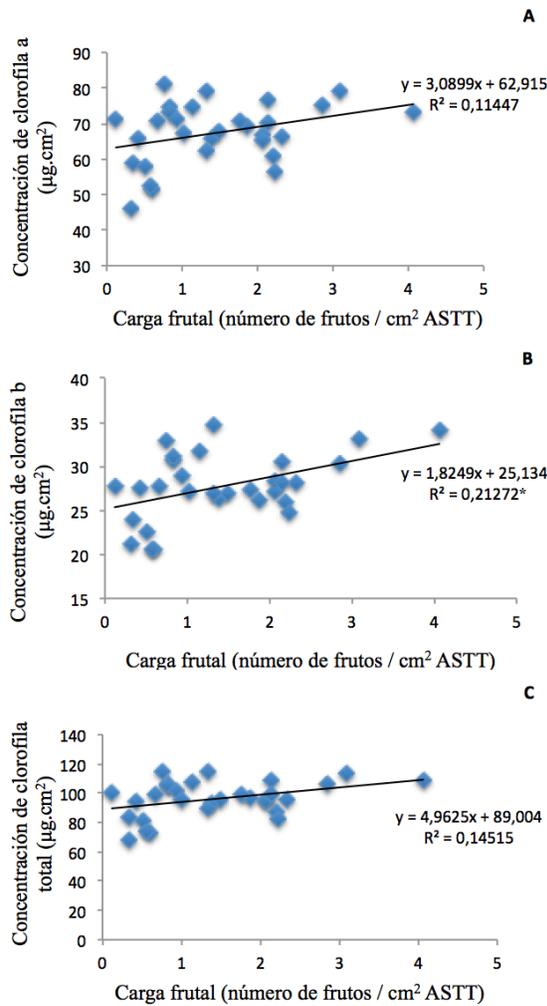


Figura 2. Concentración de clorofila: A) Chl a, B) Chl b y C) Chl total ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^2$) en función de la carga frutal, expresada como número de frutos/ cm^2 de ASTT, en paltos variedad Hass. Marzo de 2014. Llay Llay, región de Valparaíso.

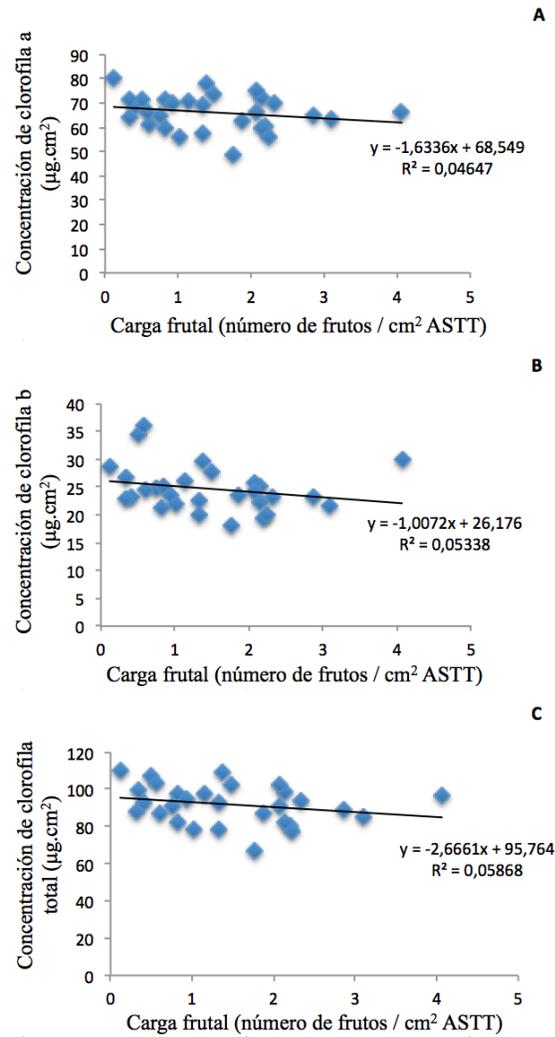


Figura 3. Concentración de clorofila: A) Chl a, B) Chl b y C) Chl total ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) en función de la carga frutal, expresada como número de frutos/ cm^2 de ASTT, en paltos variedad Hass. Enero de 2015. Llay Llay, región de Valparaíso.

Por otro lado, la concentración foliar de Chl t en marzo alcanzó un valor promedio de $96,1 \pm 18,8 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$, mientras que durante el mes de enero alcanzó un valor promedio de Chl t de $91,8 \pm 15,7 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$. Al correlacionar el índice SPAD, obtenido en cada una de las fechas, no se encontró una buena correlación entre la carga frutal de los árboles y este índice. Tampoco hubo una relación entre el nivel de clorofila y el índice SPAD (figuras 4 y 5).

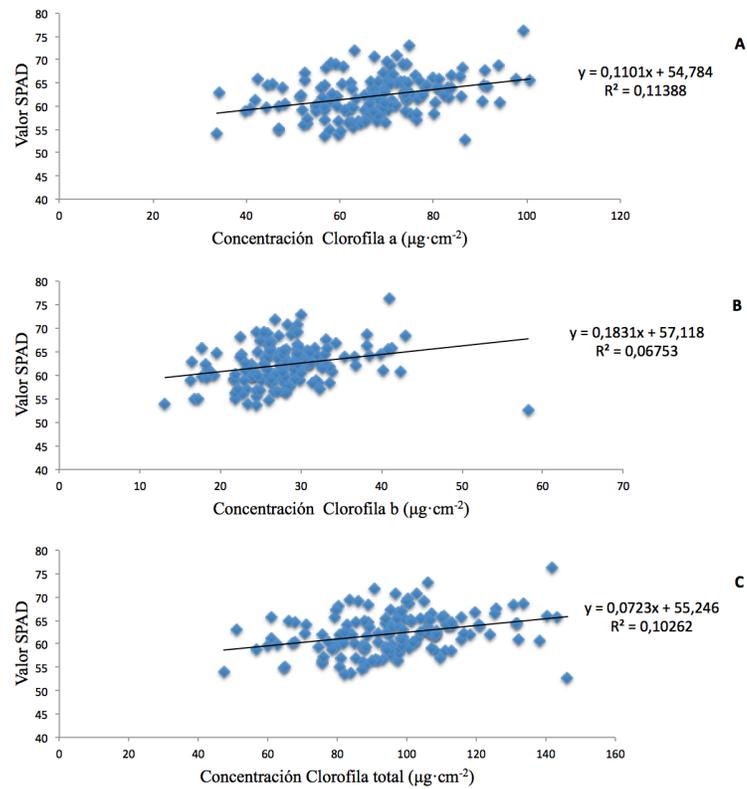


Figura 4. Correlación entre clorofilas: A) Chl a, B) Chl b y C) Chl total ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) e índice SPAD durante marzo de 2014, en paltos variedad Hass con distinta carga frutal. Llay Llay, región de Valparaíso.

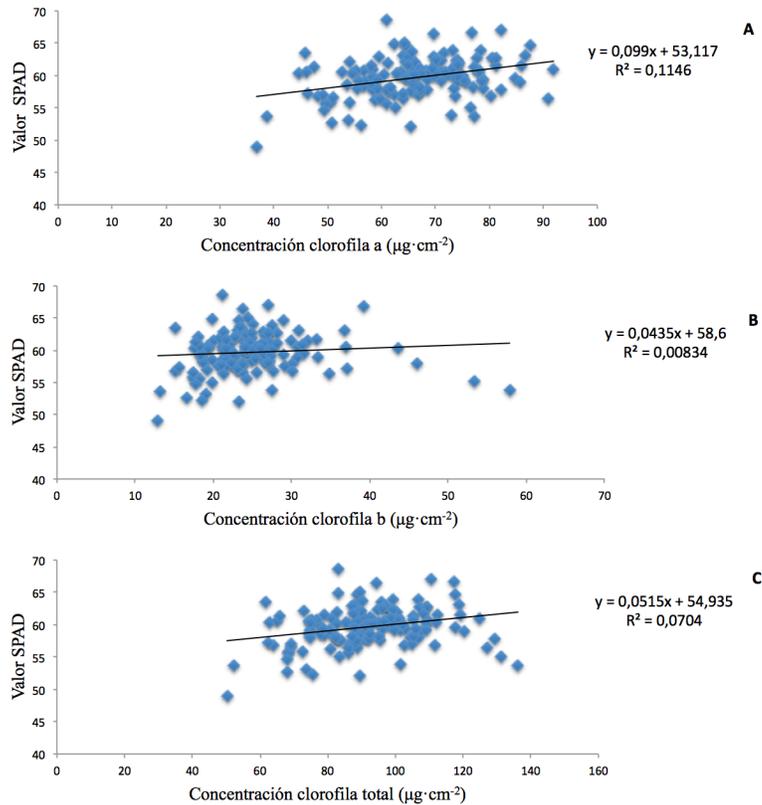


Figura 5. Correlación entre clorofilas: A) Chl a, B) Chl b y C) Chl total ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^2$) e índice SPAD durante enero de 2015, en paltos variedad Hass con distinta carga frutal. Llay Llay, región de Valparaíso.

Conductancia estomática y fotosíntesis

Los datos de carga frutal y conductancia estomática arrojaron una baja correlación entre tales variables, en seis de las siete fechas analizadas. Sin embargo, los datos colectados en el mes de septiembre de 2014, mostraron una regresión lineal positiva y significativa ($p < 0,0001$), la cual alcanzó un R^2 igual a 0,54 (Figura 6).

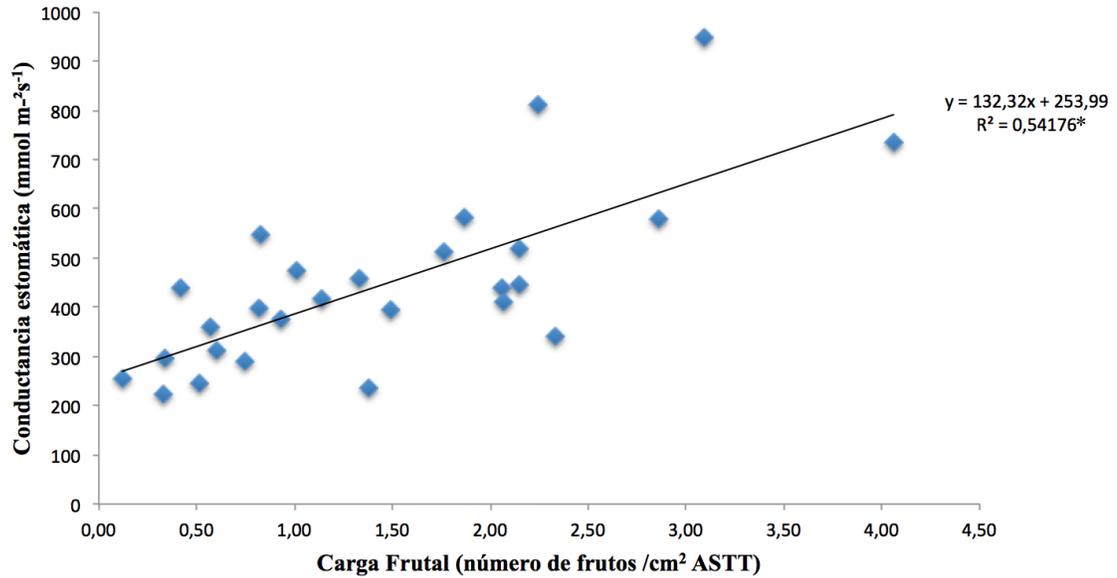


Figura 6. Conductancia estomática ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) en función de la carga frutal, expresada como número de frutos/ cm^2 de ASTT, en paltos variedad Hass. Medición realizada a medio día. 4 de Septiembre de 2014, LlayLlay, región de Valparaíso.

Respecto de la fotosíntesis neta foliar, no se registró una correlación significativa entre la carga frutal y tal variable en las tres fechas de medición (julio 2014, noviembre 2014 y enero 2015) como se observa en la Figura 7.

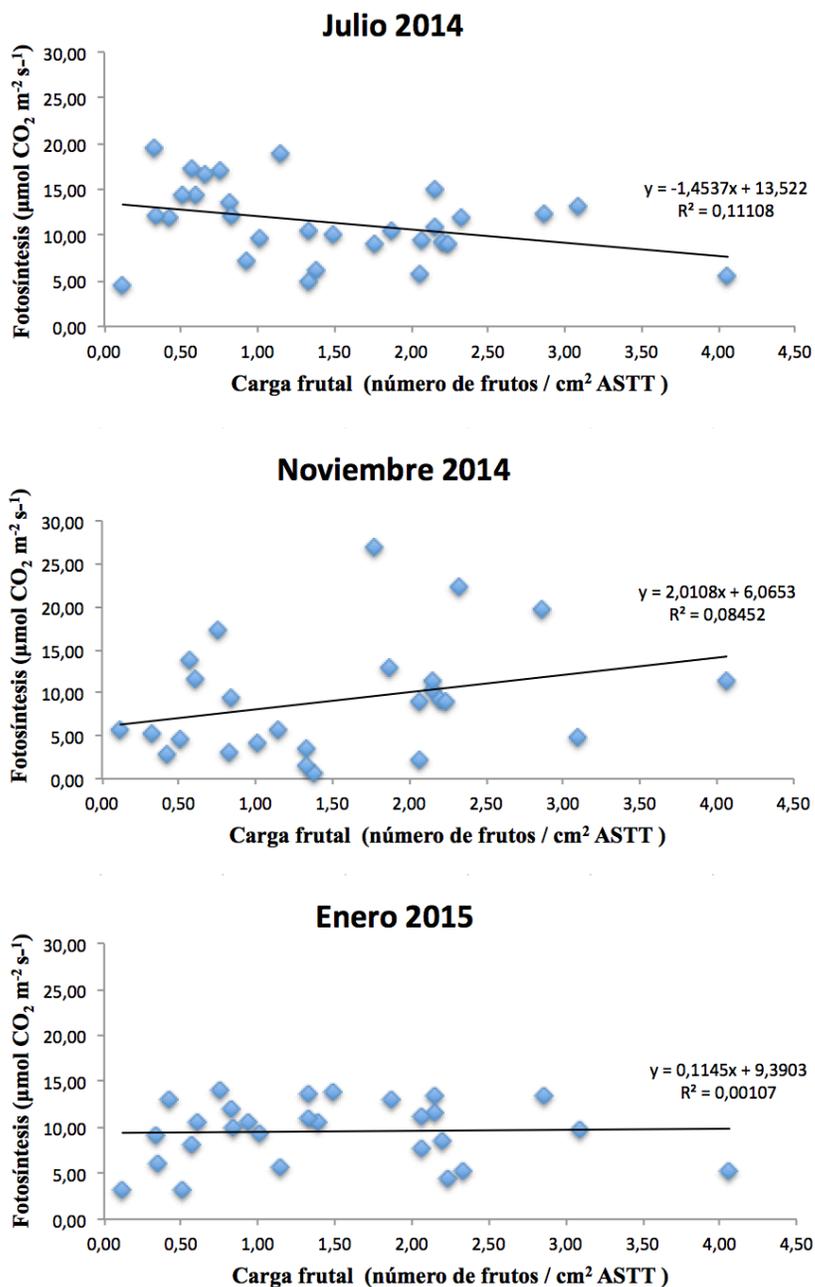


Figura 7. Fotosíntesis ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) en función de la carga frutal, expresada como número de frutos/ cm^2 de ASTT, en paltos variedad Hass. Mediciones realizadas entre las 9:00 y 13:30 horas en los meses de julio de 2014, noviembre de 2014 y enero de 2015. LlayLlay, región de Valparaíso.

Por otra parte, se encontró una correlación con un nivel de significancia de $p < 0,0001$ entre la conductancia estomática y la fotosíntesis neta de las hojas. En todas las fechas analizadas se obtuvo una buena correlación entre estas variables, tal como lo muestran las siguientes curvas, obtenida en julio de 2014, noviembre de 2014 y enero de 2015 (Figura 8).

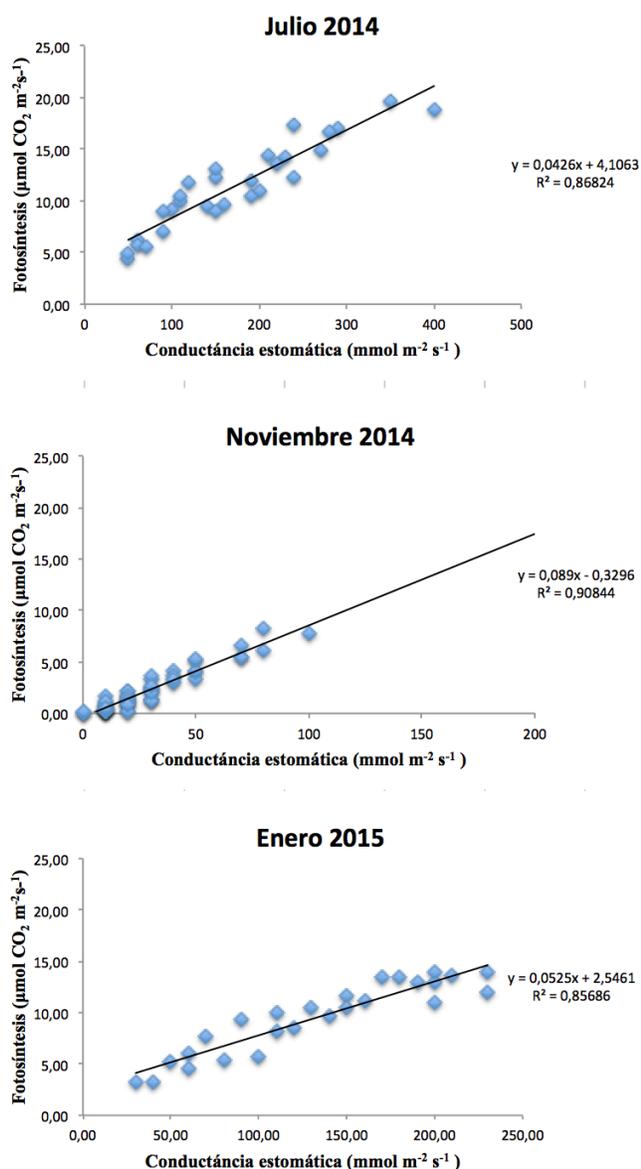


Figura 8. Fotosíntesis neta ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) en función de la conductancia estomática, expresada ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) en hojas adultas de palto variedad Hass. Los datos obtenidos en julio fueron tomados entre las 14:00 y 16:30 horas; los de noviembre entre las 9:00 y 17:00 y los de enero de 2015 entre las 11:30 y 13:00 horas. Llay Llay, región de Valparaíso.

Floración

Al estudiar la relación entre la carga frutal y el retorno floral de los paltos, se encontró una relación logarítmica inversa significativa ($p < 0,0001$), entre estas dos variables (Figura 9).

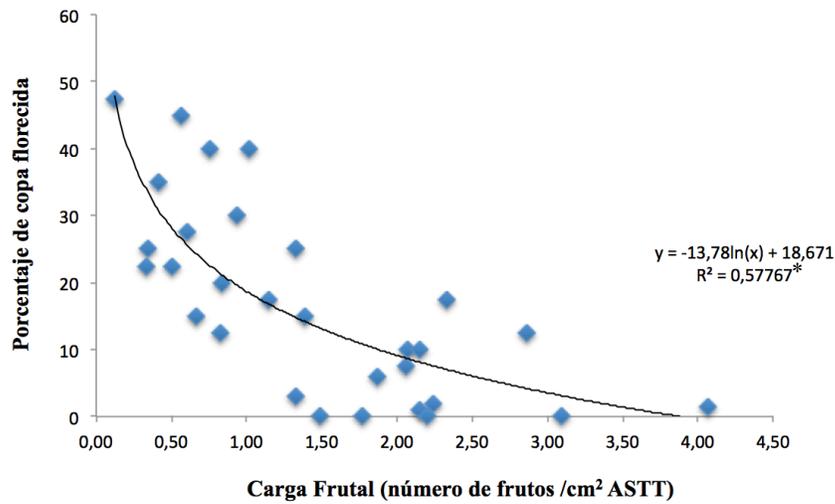


Figura 9. Porcentaje de copa florecida (retorno floral) en función de la carga frutal, expresada como número de frutos/cm² de ASTT, en paltos variedad Hass. Octubre de 2014, Llay Llay, región de Valparaíso.

Por otra parte, no se encontró una relación entre el tipo de inflorescencia, determinada o indeterminada, y la carga frutal de las plantas, así como tampoco se encontró una relación entre la carga frutal y la posición de las panículas. Sin embargo, al relacionar el porcentaje de copa florecida de los árboles y el número de inflorescencias indeterminadas, se encontró una correlación lineal positiva significativa ($p < 0,0001$) entre tales variables (Figura 10). En contraste, la cantidad de inflorescencias determinadas no se correlacionó con el porcentaje de copa florecida ($R^2 = 0,138$).

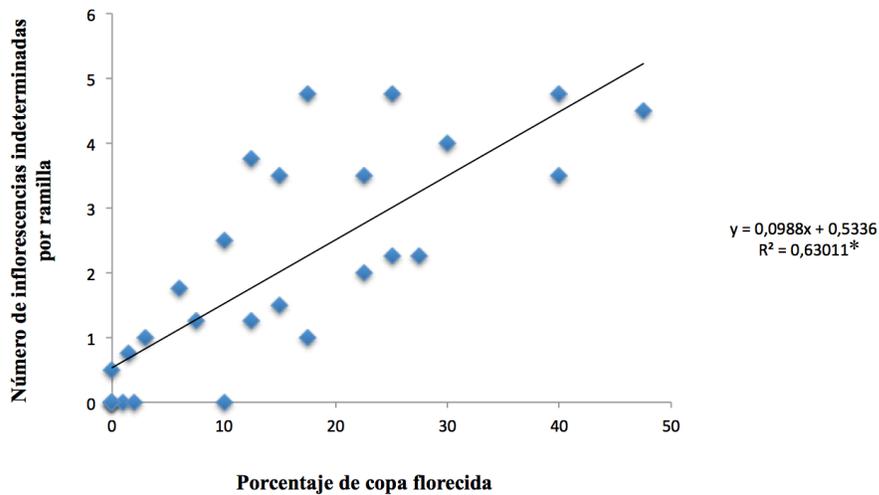


Figura 10. Número de inflorescencias indeterminadas por ramilla en función del porcentaje de copa florecida, en paltos variedad Hass . Octubre de 2014. Llay Llay, región de Valparaíso.

ENSAYO II

Ácido giberélico y floración

Los resultados obtenidos, indican que aplicaciones de $300 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ de ácido giberélico, durante los meses de enero y febrero de 2014, disminuyeron significativamente el retorno floral de los paltos evaluado a final de octubre del mismo año, respecto de aquellos árboles no tratados, alcanzando el máximo punto de inhibición floral con un 43% y 33% respectivamente del retorno floral comparado con los árboles testigo (Cuadro 3).

Un grado de inhibición intermedio se obtuvo con aplicaciones de marzo a junio de 2014, con un retorno floral de entre 56 y 66% respecto del testigo, y prácticamente no hubo inhibición floral en el tratamiento aplicado en el mes de diciembre de 2013, donde se obtuvo un nivel de retorno floral igual al 90% de la floración de los paltos testigo, los cuales no recibieron la aplicación de ácido giberélico.

Cuadro 3. Retorno floral en paltos variedad Hass, asperjados con $300 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ de ácido giberélico en distintas fechas. 27 de octubre de 2014. Llay Llay, región de Valparaíso.

Mes de aplicación ácido giberélico	Retorno floral (porcentaje de copa florecida)	
	%	
Sin aplicación	30,0±16,9	a
Diciembre 2013	27,5±12,3	a
Enero 2014	13,1±8,0	b
Febrero 2014	10,0±2,7	b
Marzo 2014	17,5±3,8	ab
Abril 2014	20,0±7,1	ab
Mayo 2014	17,5±12,3	ab
Junio 2014	19,4±8,2	ab

Letras distintas en la columna indican diferencias significativas entre fechas de aplicación, test de Tukey $p \leq 0,10$.

En la Figura 11, se muestra el estado de las yemas apicales al momento de la aplicación del fitorregulador (desde diciembre 2013 a junio 2014). En el mes de diciembre de 2013, se ve claramente que las yemas aún son vegetativas, ello explicaría porque la aplicación de este regulador de crecimiento no inhibió el proceso de floración. Sin embargo, ya en el mes de enero de 2014, se observa un meristemo floral primario cuyo desarrollo habría, en parte, sido inhibido por el ácido giberélico, provocando una menor floración en el mes de octubre de 2014. A partir del mes de marzo, se produce el desarrollo de un meristemo floral secundario en las yemas apicales.

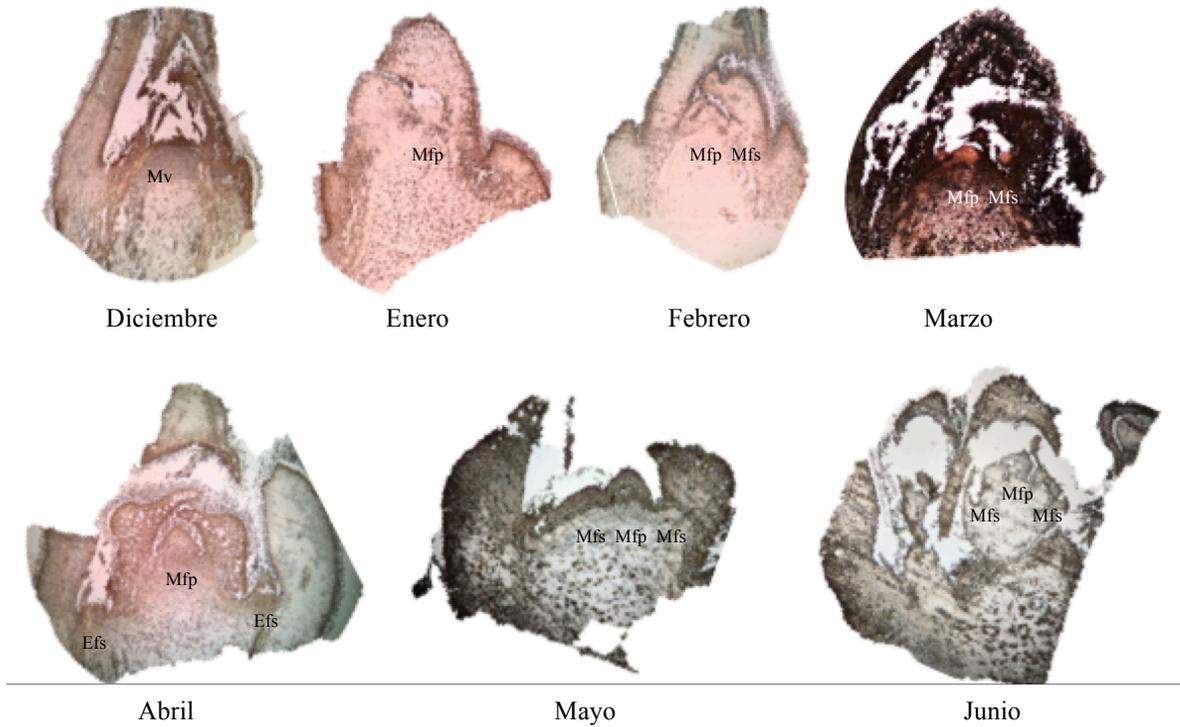


Figura 11. Evolución de yemas de palto desde diciembre de 2013 a junio de 2014, al momento de los tratamientos con GA_3 . Llay Llay, región de Valparaíso. Abreviaciones: Mv, meristemo vegetativo; Mfp, meristemo floral primario; Mfs, meristemo floral secundario; Efs, eje floral secundario.

Por otra parte, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,10$) en la posición de las panículas, ni tampoco en el tipo de panícula, determinadas o indeterminadas, que pudiesen ser atribuidas a la aplicación de este fitoregulador, como se puede apreciar en el Cuadro 4.

Cuadro 4. Posición y tipo de panículas de paltos variedad Hass, asperjados con 300 mg·L⁻¹ de ácido giberélico en distintas fechas. 27 de octubre de 2014. Llay Llay, región de Valparaíso.

Mes de aplicación ácido giberélico	Porcentaje inflorescencias laterales indeterminadas	Porcentaje inflorescencias laterales determinadas	Porcentaje inflorescencias terminales determinadas	Porcentaje inflorescencias terminales indeterminadas
	%			
Sin aplicación	50 ± 29 a	14 ± 14 a	1 ± 2 a	35 ± 31 a
dic-13	54 ± 28 a	9 ± 19 a	0 ± 0 a	37 ± 31 a
ene-14	48 ± 23 a	12 ± 19 a	4 ± 11 a	36 ± 26 a
feb-14	56 ± 29 a	10 ± 14 a	0 ± 0 a	34 ± 20 a
mar-14	42 ± 13 a	8 ± 22 a	0 ± 0 a	50 ± 25 a
abr-14	67 ± 35 a	16 ± 27 a	3 ± 8 a	14 ± 20 a
may-14	44 ± 35 a	2 ± 5 a	0 ± 0 a	54 ± 38 a
jun-14	39 ± 30 a	13 ± 17 a	2 ± 6 a	46 ± 27 a

Letras iguales en la columna indican que no existen diferencias significativas entre los tratamientos, test de Tukey $p \leq 0,10$.

DISCUSIÓN

ENSAYO I

La curva de crecimiento que presentaron los frutos evaluados en el presente ensayo fue la esperada para este tipo de baya. En efecto, diversos autores han descrito la curva de crecimiento de la palta como una simple sigmoidea (Cummings y Schroeder, 1942; Blumenfield y Gazit 1974; Gillaspay et al., 1993; Barrientos et al., 1996; Jackson, 1999; Romero, 2012). En la curva de crecimiento obtenida en este estudio, se distinguen con claridad dos de las tres fases descritas en la literatura. La fase II, comprendida entre los meses de diciembre a marzo-abril, con una duración de 90 a 120 días, se caracteriza por una elevada velocidad de crecimiento del fruto. Además, se menciona que durante este periodo existe una alta tasa de división celular, que posteriormente disminuye hacia la maduración (Jackson, 1999). Conforme va disminuyendo la división celular comienza la expansión celular, existiendo un traslape de ambos procesos celulares. A partir de mayo, se puede visualizar la fase III de crecimiento, donde se registró un crecimiento claramente de menor magnitud y lineal en el tiempo hasta cosecha. En esta etapa, varios autores han señalado que las células continúan dividiéndose y expandiéndose, pero a una tasa menor y principalmente en el mesocarpo (Schroeder, 1953 y 1958; Chanderbali et al., 2008). Adicionalmente, se comprobó que una mayor carga frutal en los paltos genera frutos de menor tamaño, lo que coincide con lo reportado en otros trabajos realizados en esta misma especie frutal (Adriazola, 2007; Mena, 2007; Torres, 2008). Durante el inicio de la fase II de crecimiento, el efecto inhibitorio sobre el crecimiento de los frutos, generado por un mayor número de frutos en el árbol, fue casi imperceptible. Sin embargo, desde mediados y hasta el término de esta etapa, se genera un mayor crecimiento de los frutos provenientes de paltos con baja carga frutal. La diferencia en tamaño, evidente ya desde inicio de la fase III, se mantiene hasta cosecha provocando frutos de mayor calibre. Cabe señalar, que la separación de las curvas de crecimiento observadas en la Figura 1, se produce al comienzo del otoño, coincidiendo con días de menor temperatura y de duración luminosa más corta. Estos antecedentes, sugieren que se generaría una baja en la producción de fotoasimilados en la hoja, lo que induciría un desbalance entre la demanda por parte de un alto número de frutos, pero también de otros órganos de crecimiento como raíces, brotes y tronco y, la oferta de las hojas, lo que se mantendría durante todo el invierno.

Los resultados obtenidos indican que los niveles de zinc registrados en las hojas de los paltos se encontraban en el mínimo considerado como óptimo en el caso de hojas de ramillas sin fruta, e incluso deficiente en hojas de ramillas con fruta (Gardiazabal, 2004). Respecto del contenido de zinc en los paltos, se ha reportado que el transporte inicial de este mineral es por vía xilemática, aunque se menciona que no necesariamente coincide con

el transporte de agua (Longnecker y Robson, 1993; Robson, 2012). También se ha reportado que existe movimiento de este mineral hacia tejidos en desarrollo, cuando los niveles de zinc van desde deficientes a adecuados (Longnecker y Robson, 1993). En tal contexto, los resultados obtenidos en el presente ensayo para el análisis foliar realizado en el mes de abril de 2014 y enero de 2015, señalan que los niveles de zinc disminuyeron cuando hubo fruta presente. Lo anterior, sugiere que efectivamente hubo translocación de zinc desde hojas maduras hacia nuevos tejidos en desarrollo, como frutas y nuevos brotes de primavera y verano, confirmando lo reportado por Longnecker y Robson (1993).

Curiosamente, en los árboles con alta carga frutal, las ramillas que presentaban frutas registraron una mayor concentración foliar de calcio respecto de aquellas ramillas sin frutos. Además, al evaluar las ramillas con fruta, se pudo encontrar una mayor concentración de calcio en hojas de paltos con alta carga frutal, que en hojas de plantas que presentaban una baja carga frutal. La mayor concentración de calcio en tejidos con fruta y mayor carga frutal en general, puede ser explicada por la forma en que el calcio se distribuye en los tejidos vegetales. El calcio ingresa a las plantas a través de flujos de masa por vía xilemática, la cual es controlada por la transpiración de las hojas. Consecuentemente, una mayor transpiración del follaje, inducida por la presencia de fruta en el árbol, incrementa el flujo de calcio hacia los tejidos foliares (Ferreira et al., 2012; Dann et al., 2013). Tales resultados, van en línea con la relación positiva encontrada en septiembre de 2014 entre la conductancia estomática y la carga frutal de los paltos. De manera similar, la concentración de manganeso en ramillas con frutos fue mayor que en ramillas sin frutos en paltos con baja carga frutal. Esto puede deberse a que este microelemento tiene como principal vía de movimiento la corriente transpiratoria (Humphries et al., 2007), por lo que las hojas de ramillas con una mayor cantidad de fruta tendrían un mayor poder de atracción para este mineral, comparado con hojas de ramillas que no presentan frutos. Una vez alojado el manganeso y calcio en la hoja, estos minerales presentan un limitado movimiento vía floema (Herrén y Feller, 1994), lo que no permitiría su movimiento hacia los frutos en desarrollo y los nuevos brotes que se generan sobre ellos. Este pobre movimiento, estaría dado por una restricción de carga de manganeso o calcio soluble en el floema o bien a la insolubilización de estos dos minerales en hojas maduras (Page et al., 2006), como las muestreadas en este estudio.

En paltos con alta carga frutal, las hojas provenientes de ramillas con fruta presentaron una mayor concentración foliar de magnesio respecto de las ramillas sin fruta. Si bien no se encontraron reportes del efecto de la carga frutal sobre la concentración de magnesio foliar en esta especie frutal, es posible pensar que las plantas, ante una mayor carga frutal, tienen una mayor necesidad fisiológica de realizar fotosíntesis para llevar a término el desarrollo de la fruta, donde el magnesio es un elemento esencial para poder llevar a cabo dicho proceso. La literatura señala, para otras especies similares como por ejemplo los cítricos, que existe una importante translocación hacia sitios en activo crecimiento como frutos y hojas nuevas (Morton et al., 2008; Sadhu, 1988; Embleton et al., 1973; Camp, 1947), lo que genera una fuerte disminución en la concentración de este mineral desde las hojas maduras, lo que claramente no coincide con lo encontrado en este estudio.

Sin embargo, no se pudo encontrar una correlación entre la concentración de las clorofilas a, b y total en relación a la carga frutal que presentaron los árboles. Esto no coincide con lo

obtenido en otros trabajos sobre palto. Por ejemplo, Gandolfo (2008) encontró que en hojas adyacentes a inflorescencias desarrolladas en primavera, la concentración de clorofila era inversamente proporcional a la intensidad de floración. Sin embargo, en tal trabajo no se hace mención al estado nutricional de las plantas, específicamente a la concentración de nitrógeno y magnesio foliar que estas presentaban. Es altamente probable que para paltos con carencias, principalmente de nitrógeno, en donde en floración se puede apreciar follaje con hojas desde amarillas a verdes, si se encuentra una correlación entre la floración y futura carga frutal y el nivel de clorofila. Por otro lado, cabe destacar, que los árboles de este estudio eran relativamente jóvenes, de un vigor bastante alto y con contenidos de nitrógenos por sobre el 2,1% en el caso de las hojas muestreadas en abril, y por sobre el 2,4% para aquellas muestreadas en el mes de enero. Ello se pudo observar en el huerto, al ver un alto vigor y la tonalidad verde oscura uniforme que presentaron las hojas durante todo el estudio, pese a las grandes diferencias de carga frutal que los paltos tenían. Así como el nitrógeno, también se observó un alto contenido de clorofilas presentes en todas las muestras tomadas, donde los contenidos de Chl t, en marzo de 2014, alcanzaron valores promedio de $96,1 \pm 18,8 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ y durante el mes de enero de 2015 estos promedio fueron de $91,8 \pm 15,7 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$. Estos valores están por sobre lo descrito por Schaffer et al. (1991), donde señalan que en las variedades Boot-8 y Peterson, el contenido de Chl t aumenta hasta 50 y $60 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$, a los 28 y 42 días respectivamente.

Tampoco se obtuvo una buena correlación entre las concentraciones de las distintas clorofilas y el índice SPAD. Esto puede deberse a que el alto contenido de clorofilas y la ausencia de hojas con bajo contenido de este pigmento, no permitió generar una curva válida de relación entre estas variables. Tampoco hubo correlación entre el contenido de clorofila y la fotosíntesis, situación distinta a lo encontrado en estudios realizados en otras especies frutales. En olivo, Boussadia et al. (2011), señalan una relación directa entre el contenido de clorofila y la fotosíntesis, por lo que la concentración de clorofila podría afectar la producción de materia seca y con ello la productividad. Esto podría indicar, que los altos niveles de clorofila presentes en este estudio, no fueron limitantes para la fotosíntesis realizada por los árboles con distinta carga frutal. Ello no habría sido restrictivo para el crecimiento de los paltos, incluyendo la distribución de materia seca hacia fruta, lo que podría indicar que los distintos niveles de carga frutal tiene más bien relación al programa genético de esta especie.

Pese a que no en todas las mediciones de conductancia estomática se obtuvo una buena correlación entre ésta y la carga frutal, la conductancia estomática y la carga frutal de los árboles evaluadas durante el mes de septiembre de 2014, arrojaron una regresión lineal positiva y significativa, con un coeficiente de correlación (R^2) igual a 0,54. Un estudio realizado en paltos por Schafer et al. (1991), señalan que la conductancia estomática de la hoja se mantiene estable durante su vida. Sin embargo, no se encontraron referencias respecto del efecto de la carga frutal sobre la conductancia estomática en hojas de palto, por lo que aparentemente este sería el primer estudio en describir esta correlación entre la carga frutal de los paltos “Hass” y la conductancia estomática. En otras especies frutales, como en naranjos, manzanos y vides, si se ha encontrado una relación entre la carga frutal de plantas completas o de ramillas y la conductancia estomática (Syvertsen et al. 2003; Wünche et al. 2000; Naor et al. 1997).

Cabe señalar, que fuera del presente estudio, y para efectos de calibración del porómetro utilizado, se encontró una buena relación entre la carga frutal y la conductancia estomática durante un día de enero de 2014 (Figura 12), al ser ésta evaluada sobre una ramilla con 5 frutos maduros de la temporada anterior, *versus* una ramilla sin fruta, en árboles de 27 años de edad, plantados a 6x6 metros y de gran volumen de copa. Esto podría indicar, que en estos casos, las ramillas próximas a la fruta, si se ven influenciadas por el efecto de la carga frutal, a diferencia de árboles pequeños en que el alto vigor y densidad de follaje, hace que la planta trabaje como un todo, y no con secciones independientes como podría ser en paltos antiguos y de gran tamaño. También es posible que esta relación entre variables se acentúe en la medida que la fruta permanezca más tiempo en la planta, cuando las cosechas se realizan de manera tardía o bien cuando se trabaja con cargas frutales aún mayores.

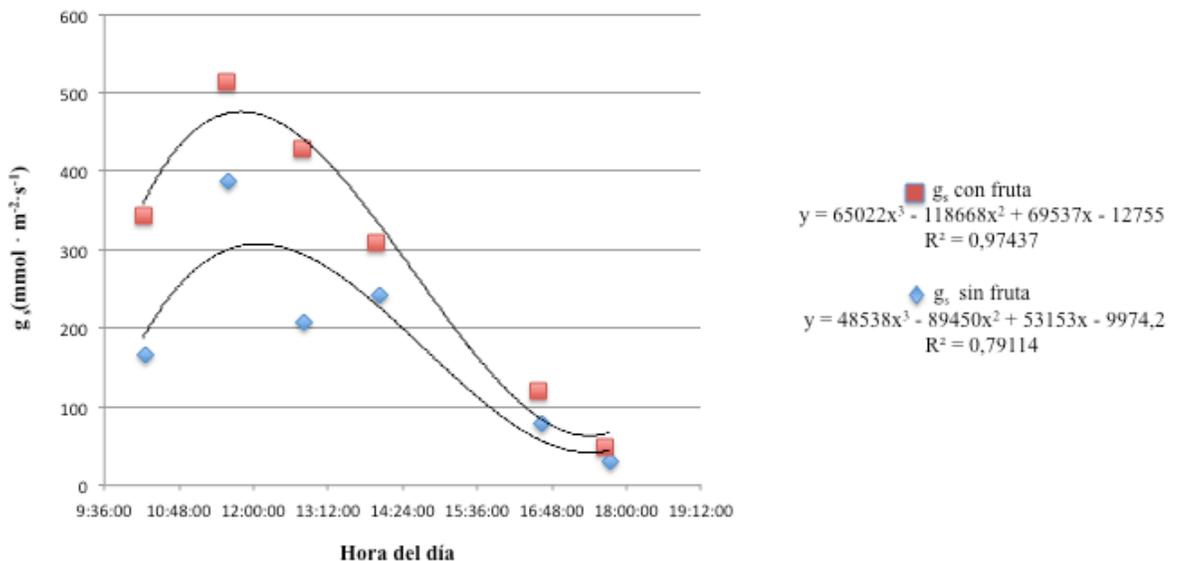


Figura 12. Conductancia estomática en paltos variedad Hass, de 27 de años de edad, en ramillas con y sin frutos, a distintas horas del día. Enero 2014. Quillota, región de Valparaíso.

Al correlacionar la carga frutal con la fotosíntesis, en tres fechas distintas, no se obtuvo una correlación entre estas variables. Esto indicaría que en distintos niveles de carga frutal, bajo las condiciones de este estudio, la fotosíntesis no fue una limitante, lo cual podría suponer que las cargas evaluadas no fueron estresantes para estos paltos, lo que podría traducirse en la lejanía que tienen estas plantas de llegar a su potencial productivo. Esto pudo deberse al alto nivel de clorofila y altos contenidos de nitrógeno foliar registrados en el estudio, generando así gran disponibilidad de asimilados. Sería de interés, en un estudio posterior, poder determinar de manera global, como las plantas en estas condiciones realizan la partición de materia seca en sus distintas estructuras, y si este reparto es uniforme o variable según los distintos niveles de carga frutal que presenten los paltos. Antecedentes en otras especies frutales, indican que esta correlación entre carga frutal y fotosíntesis no siempre está presente. Un estudio realizado por Meza (2013), muestra que para el caso de olivos variedad Arbequina, existe una estrecha relación entre la carga frutal de los olivos y la fotosíntesis. También hay reportes de que en almendros, la carga frutal afecta

negativamente a la concentración de nitrógeno foliar, afectando la fotosíntesis y al área foliar, y de esa forma la asimilación de carbono (Saa y Brown, 2014) y por otro lado, se ha encontrado en café, una estrecha relación positiva entre la fotosíntesis y el número de frutos por área foliar (Vaast et al., 2005; Franck et al., 2006; Franck y Vaast 2009).

Al correlacionar la conductancia estomática con la fotosíntesis, se encontró una relación significativa entre estas variables ($R^2=0,94$), lo que coincide por lo descrito por Heath et al. (2005). Esta buena correlación, se obtuvo en todas las mediciones realizadas en la temporada, cuando las mediciones se realizaron después de las 10:00 de la mañana, lo que estaría reflejando una adecuada asimilación de CO_2 muy acorde al grado de apertura estomática, mientras que antes de esa hora, se observó un comportamiento muy errático entre estas variables, situación que aparentemente no ha sido reportada en paltos. Esto podría deberse a cambios en otros factores climáticos como la humedad, la cual podría estar afectando el grado de apertura estomática sin afectar el ingreso de CO_2 , perturbando de ese modo la relación entre conductancia estomática y la fotosíntesis neta. Esto ha sido descrito por algunos autores como Ball et al. (1987) y por otros autores que han estudiado a través de estas variables la eficiencia en el uso de agua (Gil et al., 2007).

En el presente estudio se encontró una relación logarítmica inversa entre la carga frutal de los árboles y su retorno floral a la temporada siguiente. Esta relación ha sido descrita por otros autores. Salazar-García et al. (1998) y Salazar-García y Lovatt (2000), mencionan que tras un año de alta carga frutal, hay una serie de factores endógenos no bien conocidos en los paltos, que finalmente se reflejan en un menor retorno floral, y viceversa. Este resultado en la floración podría interpretarse como la primera limitante visible expresada por las plantas, que impide obtener producciones estables en el tiempo y repercutiría sobre la vejería de esta especie frutal. En cítricos, se ha estudiado el efecto de la carga frutal sobre los genes involucrados en la floración y se sabe que al existir una alta carga frutal, se activa el gen represor de la floración *CsFLC*, el cual bloquea los genes de floración (*CsFT*, *CsAPI* y *CsLFY*), provocando la alternancia productiva o bienalidad (Nishikawa et al., 2007; Muñoz-Fambuena et al., 2011, 2012; Shalom et al., 2012). Respecto del efecto de la carga frutal en palto sobre el tipo de inflorescencia, determinada o indeterminada, no se encontró una relación en el presente estudio. Tampoco se encontró una relación entre la carga frutal y la posición que ocupaban las panículas (laterales o terminales). Sin embargo, si se encontró una relación lineal positiva entre el porcentaje de copa florecida y el número de inflorescencias indeterminadas, aunque no ocurrió lo mismo al correlacionar la carga frutal con el número de inflorescencias determinadas. Esto último estaría indicando, que la presencia o ausencia de inflorescencias determinadas estaría influenciada por otros factores independientes del nivel de floración, salvo que estas alcancen niveles excesivos. Según Roe y Morudu (1999), niveles excesivos de copa florecida, generalmente acompañados de una excesiva caída de hojas y producción de fruta pequeña, presentan una alta proporción de inflorescencias determinadas, lo que resulta en un bajo o nulo crecimiento de brotes de primavera en las plantas. Este tipo de inflorescencias, a pesar de comúnmente observarse en un cierto bajo porcentaje, incrementan fuertemente su aparición cuando las plantas están sometidas a algún tipo de estrés, el cual no presentaron los paltos de este ensayo. También se ha reportado que el número de inflorescencias determinadas, es influenciado positivamente en la medida que el cultivo se desarrolla en lugares de días más cortos (Salazar-García y Lovatt, 2000). Vale la pena señalar, que los porcentajes de retorno floral

obtenidos en el estudio variaron entre 0 y 50%, lo que en ningún caso correspondería a niveles excesivos de floración, lo que podría explicar la inexistente correlación entre el porcentaje de copa florecida y la cantidad de flores determinadas.

ENSAYO II

La aplicación foliar de $300 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ácido giberélico, entre diciembre y junio, mostró que la máxima inhibición en el proceso de diferenciación floral, se logra con aplicaciones durante los meses de enero y febrero. Entre los meses de marzo y junio, se observó una disminución de la floración no estadísticamente significativa, respecto del tratamiento testigo. Poco se sabe hasta el momento respecto de cuando ocurre el proceso de inducción floral en los paltos variedad Hass, pero en la literatura se ha encontrado reportes que indican que este proceso se desarrollaría entre los meses de otoño e inicios de invierno dependiendo de la localidad y raza de palto (Scholefield et al., 1985; Thorp et al., 1993). En contraste, estudios realizados por Salazar-García et al. (1998, 1999) indican la inducción floral ocurre mucho antes de lo que se pensaba, en el mes de junio en la localidad de California, hemisferio norte. El momento fenológico aproximado a esa fecha, correspondería a la detención del crecimiento del brote de primavera, a inicios de verano, lo que sería cercano a lo obtenido en el presente estudio, tiempo en el cual habría una mayor disponibilidad de carbohidratos para el proceso de diferenciación floral. Al respecto, la práctica de incisión de corteza que comúnmente se realiza en el mes de marzo en la zona central de Chile sobre paltos “Hass”, trae como resultado un excelente retorno floral (Wilhelmy, 1995). Estos resultados indicarían que la disponibilidad de fotoasimilados sería preponderante al momento de determinar si la yema se diferencia a floral o sigue vegetativa. Sin embargo, una incisión de corteza realizada en forma más temprana, como enero en el hemisferio sur, si bien genera un gran retorno floral, adelantaría el proceso de floración, dejando las flores expuestas a condiciones ambientales que no permiten que ocurra el proceso de cuaje, razón por la cual esta práctica no se realiza en Chile (Gardiazabal, 2016. Comunicación personal). En un estudio reciente, en el que se aisló el gen activador de la floración en palto *PaFT*, se señala que la inducción floral ocurriría tardíamente durante el otoño (Ziv et al., 2014). Sin embargo, los cortes histológicos de yemas realizados en el presente estudio, muestran que durante los meses de enero y febrero (verano), ya existe un estado inicial de diferenciación floral, pudiéndose apreciar un meristemo floral primario en desarrollo. Justamente en estos meses es donde se obtuvo la mayor inhibición floral con las aplicaciones de GA_3 . A la luz de estos datos, el ácido giberélico bloquearía parte de la diferenciación floral, al menos en palto. Además, estos resultados, permiten pensar que la inducción floral en palto y para la localidad en que se llevó a cabo el estudio, sería antes de enero, lo que contrasta con los estudios reportados anteriormente relativos a que la inducción y posterior diferenciación ocurriría tardíamente en otoño y durante todo el invierno respectivamente. Es probable que la diferencia entre los resultados obtenidos en ambos estudios se deba al tipo de material utilizado, y que Ziv et al. (2014) trabajaron con ramillas de crecimiento final de verano y no en ramillas de crecimiento de primavera, como las realizadas en este estudio. La

concentración probada de ácido giberélico logra inhibir parte de las yemas que comienzan su proceso de diferenciación floral, generando una menor floración en primavera. Por otro lado a partir de marzo existe un mayor desarrollo de las yemas florales, lo que las haría menos sensibles a la inhibición inducida por este fitorregulador. Es muy probable que en este estado más avanzado de desarrollo de las yemas florales, la inhibición por GA₃ requiera de concentraciones más altas o simplemente este regulador de crecimiento pierda efectividad al ser un tejido menos sensible.

CONCLUSIONES

Bajo las condiciones en que se realizó el presente estudio, se puede concluir que:

La carga frutal afecta negativamente el tamaño del fruto a cosecha.

El calcio, magnesio y manganeso, aumentan su concentración foliar conforme la carga frutal es mayor, mientras que el zinc, se relaciona negativamente con la carga frutal, lo que indicaría una posible removilización de este elemento.

No existe una relación entre la concentración de clorofila y la carga frutal bajo las condiciones de alto vigor y estado nutricional nitrogenado de este huerto.

Bajo condiciones homogéneas de alta concentración de clorofila, el índice SPAD no resultó ser un buen predictor de ella.

Los altos niveles de clorofila no se correlacionan con la fotosíntesis en este ensayo, siendo esta última igual para distintos niveles de carga frutal.

Existe una relación positiva entre la conductancia estomática y la fotosíntesis en el palto.

La conductancia estomática se vio afectada positivamente por la carga frutal en una fecha del ensayo.

La carga frutal afecta negativamente el retorno floral de la temporada siguiente.

En el mes de enero comienza el proceso de diferenciación floral en paltos.

El ácido giberélico, aplicado en los meses de enero y febrero, que es el inicio de la diferenciación floral, logra reducir considerablemente la floración de la temporada siguiente.

LITERATURA CITADA

- Adriazola, C. 2007. Efecto de la carga frutal de paltos cv. Hass en alta densidad sobre floración y cuaja de la temporada siguiente. Título Ing. Agrónomo. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Facultad de Agronomía, Quillota, Chile. 45p.
- Ball, J., I. Woodrow and J. Berry. 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. pp. 221-224. In: *Progress in photosynthesis research*. Springer Netherlands. Netherlands. 812p.
- Barrientos, A., E. García y E. Avieta. 1996. Anatomía del fruto de aguacate. Drupa o Baya. *Revista Chapingo, Serie Horticultura*, 2(2): 189-198.
- Boussadia, O.; K. Steppe; H. Zgallai; S. Ben El Hadj; M. Braham; R. Lemeur and M.C. Van Labeke. 2011, mar. Nondestructive determination of nitrogen and chlorophyll content in olive tree leaves and the relation with photosynthesis and fluorescence parameters. *Photosynthetica*, 49(1): 149-153.
- Blumenfield, A. and S. Gazit. 1974. Development of seeded and seedless avocado fruits. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 99: 442-448.
- Bruwer A. and P. Robbertse, 2003. Flowering of avocado (*Persea americana* Mill.) as influenced by gibberellic acid treatments. pp. 227-230. En: V Congreso Mundial del Aguacate, Volumen I. 19-23 Oct., 2003. Granada-Málaga. 423p.
- Camp A. 1947. Magnesium in citrus fertilization in Florida. *Soil Science*, 63(1): 43-52.
- Chanderbali, A., V. Albert, V. Ashworth, M. Clegg, R. Litz, D. Soltis, and P. Soltis. 2008. *Persea americana* (avocado): bringing ancient flowers to fruit in the genomics era. *BioEssays*, 30: 386–396.
- Cummings, K. and C. A. Schroeder. 1942. Anatomy of the avocado fruit. *California Avocado Society Yearbook*, 26: 56-64.
- Dann, E. K., Ploetz, R. C., Coates, L. M. and Pegg, K. G. 2013. Foliar, Fruit and Soilborne Diseases. Pp.380-422. In: Schaffer, B. A., Wolstenholme, B. N., & Whiley, A. W. (Eds.). *The Avocado: Botany, Production and Uses*. CABI Publishing. 584p.
- Davie S., M. Van der Walt and P. Stassen. 1995. A Study of avocado tree carbohydrate cycles to determine ways of modifying alternate bearing. pp. 80-83. In: World Avocado Congress III Proceedings. Oct. 1995, Israel. 472p.

Embleton T, H. Reitz H and W. Jones. 1973. Citrus fertilization. Pp. 122-182. In: Reuther W. ed. The Citrus Industry, Vol 3. University of California. 528p.

Ferreira R.; B. Defilippi; G. Sellés y M. L. Arpaia. 2012. Factores que afectan la postcosecha de la palta. Capítulo 2, pp. 11-20. En: Ferreira R. y B. Defilippi (eds.). Factores de precosecha que afectan la postcosecha de palta Hass: Clima, suelo y manejo. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Centro Regional de Investigación La Cruz, La Cruz, Chile. 100 p. *Boletín INIA* N° 248.

Franck, N., P. Vaast, M. Genard and J. Dauzat. 2006. Soluble sugars mediate sink feedback down-regulation of leaf photosynthesis in field-grown *Coffea Arabica*. *Tree Physiology* 26: 517-525.

Franck, N. and P. Vaast. 2009. Limitation of coffee leaf photosynthesis by stomatal conductance and light availability under different shade level. *Trees* 23:761-769.

Gandolfo, S. 2008. Factores ecofisiológicos relacionados con el crecimiento vegetativo, floración y desarrollo del fruto del aguacate. Tesis Doctoral. Valencia, España: Universidad Politécnica de Valencia. 211p.

Gardiazabal, F. 2004. Riego y nutrición en paltos. Pp. 20-30. En: 2° Seminario internacional de paltos. Sociedad Gardiazabal y Magdahl Ltda. 29 sep-1 oct. Quillota, Chile. 184p.

Gardiazabal, F., F. Mena, J. Torres y A. Pinto. 2015. Efecto de distintas épocas de aplicaciones de Uniconazol al suelo en la producción de paltos (*Persea americana* Mill.) cv Hass. En: *Proceedings of the VIII World Avocado Congress*, Sep. 2015. Lima, Perú.

Gil, H., J. Bota, J. Llompart, J. Flexas y J. León. 2007. Eficiencia en el uso del agua por las plantas. *Investigaciones Geográficas*, 43: 63-84.

Gillaspys, G., H. Ben-David and M. Gruissem, 1993. Fruits: A developmental perspective. *Plant Cell*, 5: 1439-1451.

Guitton, B., J. Kelner, J. Celton, X. Sabau, J. Renou, D. Chagné, and E. Costes. 2016. Analysis of transcripts differentially expressed between fruited and deflowered 'Gala' adult trees: a contribution to biennial bearing understanding in apple. *BMC plant biology*, 16(1): 55p.

Heath, R., M. Arpaia, and M. Mickelbart. (2005). Avocado tree physiology: understanding the basis of productivity. Pp. 87-119. In: *Proceedings of the California Avocado Research Symposium*. Oct. 2005. University of California, Riverside. 133p.

Herrén, T. and U. Feller. 1994. Transfer of zinc from xylem to phloem in the peduncle of wheat. *J. Plant Nutr.*, 17: 1587-1598.

Humphries, J., J. Stangoulis and R. Graham. 2007. Manganese. Pp. 351-366. In: Barker A., D. Pilbeam (eds). *Handbook of Plant Nutrition*. CRC Press. 773p.

Jackson, D. 1999. *Temperate and subtropical fruit production*. Second Edition. CABI publishing. 332 p.

Longnecker, N. E., and A.D. (1993). Distribution and transport of zinc in plants. Pp. 79-91. In: *Zinc in soils and plants*. Springer Netherlands. 208p.

Mena F., F. Gardiazabal, C. Magdahl, y R. Hofshi. 2007. Huertos de alta densidad: Efecto de la producción sobre el desarrollo, floración y productividad del año siguiente en palto (*Persea Americana* Mill.) cv. Hass. En: *Proceedings of the VI World Avocado Congress*. 12-16 nov. 2007. Viña del Mar, Chile.

Meza, J. 2013. Relaciones fuente sumidero en brotes de vid y olivo. Memoria de Título Ing. Agrónomo. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas, Santiago, Chile. 36p.

Muñoz-Fambuena, N., C. Mesejo, M. González-Mas, E. Primo-Millo, M. Agustí and D. Iglesias. 2011. Fruit regulates seasonal expression of flowering genes in alternate-bearing 'Moncada' mandarin. *Annals of Botany*, 108(3): 511-519.

Muñoz-Fambuena, N., C. Mesejo, M. González-Mas, E. Primo-Millo, M. Agustí and D. Iglesias. 2012. Fruit load modulates flowering-related gene expression in buds of alternate-bearing 'Moncada' mandarin. *Annals of Botany*, 110(6): 1109-1118.

Morton, A., S. Trolove, and L. Kerckhoffs. 2008. Magnesium deficiency in citrus grown in the Gisborne district of New Zealand. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 36(3): 199-213.

Naor, A., Y. Gal and B. Bravdo. 1997. Crop load affects assimilation rate, stomatal conductance, stem water potential and water relations of field-grown Sauvignon Blanc grapevines. *Journal of Experimental Botany*, 48(9): 1675-1680.

Nishikawa, F., T. Endo, T. Shimada, H. Fujii, T. Shimizu, M. Omura, and Y. Ikoma. 2007. Increased CiFT abundance in the stem correlates with floral induction by low temperature in Satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.). *Journal of Experimental Botany*, 58(14): 3915-3927.

Obando A., J. Alavez and N. Darby. 1991. Effects of paclobutrazol on avocado (cv. Hass) in Mexico. *Frontier in Tropical Fruit Research*, 321: 300-302.

Paz-Vega S. 1997. Alternate bearing in the avocado (*Persea americana* mill). *California Avocado Society Yearbook*, 81: 117-148.

Page, V., L. Weisskopf and U. Feller. 2006. Heavy metals in white lupin: uptake, root-to-shoot transfer and redistribution within the plant. *New Phytol.*, 171: 329-341.

- Razeto B. 2000. El Palto: un árbol magnífico pero de discreta producción. *Revista Aconex*, 68: 5-9.
- Razeto B. 2006. Para entender la fruticultura. Bruno Razeto, Edición y Comercialización de Libros, Santiago, Chile. 518p.
- Salazar-García, S., E. Lord, and C. Lovatt. 1998. Inflorescence and flower development of the 'Hass' avocado during "on" and "off" crop years. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 123:537-544.
- Salazar-García, S., E. Lord, E. and C. Lovatt, C. 1999. Inflorescence development of the 'Hass' avocado: commitment to flowering. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 124:478-482.
- Salazar-García S. 2000. Fisiología reproductiva del aguacate, 57-77 In: Téliz D. (1ª Ed.). 2000. El aguacate y su manejo integrado, Ediciones Mundi-Prensa. Madrid-Barcelona. 219p.
- Salazar-García, S., and C. Lovatt. 2000. Use of GA₃ to manipulate flowering and yield of Hass avocado. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 125(1): 25-30.
- Salazar-García, S. and Lovatt, C. 2002. Flowering of avocado (*Persea americana* mill.). II. manipulation with GA₃. *Rev. Chapingo Serie Hort.*, 8(1): 77-82.
- Salazar-García, L. Garner and C. Lovatt. 2013. Reproductive biology. Pp 118-167. In: Schaffer, B. A., Wolstenholme, B. N., & Whiley, A. W. (Eds.). The avocado: botany, production and uses. CABI Publishing. 584p.
- Saa, S. and P. Brown, 2014. Fruit presence negatively affects photosynthesis by reducing leaf nitrogen in almond. *Functional Plant Biology*, 41: 884-891.
- Schaffer, B., A. Whiley and R. Kohli. 1991. Effects of leaf age on gas exchange characteristics of avocado (*Persea americana* Mill.). *Scientia Horticulturae*, 48(1): 21-28.
- Schroeder, C. A. 1953. Growth and development of the Fuerte avocado fruit. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*, 61: 103-109.
- Schroeder, C. A. 1958. Growth and development of the avocado fruit. *California Avocado Society Yearbook*, 42: 114-118.
- Syvertsen, J. P., Goñi, C. and Otero, A. 2003. Fruit load and canopy shading affect leaf characteristics and net gas exchange of "Spring navel" orange trees. *Tree Physiology*, 23(13): 899-906.
- Torres, J. 2008. Efecto de la carga frutal en el comportamiento del palto (*Persea americana* Mill.) var. Hass. Memoria de Título Ing. Agrónomo. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas, Santiago, Chile. 32p.

Robson, A. (Ed.). 2012. Zinc in Soils and Plants: Proceedings of the International Symposium on 'Zinc in Soils and Plants' Held at The University of Western Australia, 27–28 September, 1993 (Vol. 55). Springer Science & Business Media. 206p.

Roe, D., and T. Morudu. 1999. Flower pruning of Hass avocado when going into an "on" year in an attempt to decrease alternate bearing and increase fruit size. . *South African Avocado Growers Association Yearbook*, 22: 84-86.

Romero, M. 2012. Comportamiento fisiológico del aguacate (*Persea americana* Mill.) Variedad Lorena en la zona de Mariquita, Tolima. Tesis Magister en Ciencias Agrarias, Área de Fisiología de Cultivos. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Agronomía, Escuela de Posgrados, Bogotá, Colombia. 135p.

Sadhu M. 1988. Citrus. Pp. 65-184. In: Bose T., S. Mitra S. and M. Sadhu (Eds.). The mineral nutrition of fruit crops. Calcuta, Naya Prokash. 712p.

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

Shalom, L., S. Samuels, N. Zur, L. Shlizerman, H. Zemach, M. Weissberg, R. Ophir, E. Blumwald and A. Sadka. 2012. Alternate bearing in citrus: changes in the expression of flowering control genes and in global gene expression in on-versus off-crop trees. *PLoS One*, 7(10), e46930.

Thorp, T., F. Aspinall, and M. Sedgley. 1993. Influence of shoot age on floral development and early fruit set in avocado (*Persea americana* Mill.) cv. 'Hass'. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 68: 645-651.

Van der Walt M., S. J. Davie and D. G. Smith. 1993. Carbohydrate and other studies on alternate bearing Fuerte and Hass avocado trees. *South African Avocado Growers Association Yearbook*, 16: 82-85.

Vasst, P., J. Angrand, N. Frank, J. Dauzat and M. Génard. 2005. Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. *Tree Physiology*, 25: 753-760.

Whiley A. 2002. The Avocado. Botany, production and uses. CABI Publishing. 432p.

Wilhelmy, C. 1995. Efecto del anillado y de la doble incisión anular sobre la floración de paltos (*Persea americana* Mill.) rebajados, cv. "Hass". Tesis Ing. Agrónomo. Universidad Católica de Valparaíso, Facultad de Agronomía, Quillota, Chile. 77p.

Wünsche J. N., J. W. Palmer and D. H. Greer. 2000. Effects of Crop Load on Fruiting and gas-exchange characteristics of Braeburn / M. 26 apple trees at full canopy. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 125(1): 93-99.

Ziv, D., T. Zviran, O. Zezak, A. Samach and V. Irihimovitch. 2014. Expression profiling of flowering locus T-like gene in alternate bearing 'Hass' avocado trees suggests a role for PaFT in avocado flower induction. *PloS one*, 9(10), e110613.