



# UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

PROGRAMA INSTITUCIONAL DE MAESTRÍA EN  
CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ESTUDIO DE LAS CORRELACIONES ENTRE BALANCE  
FUENTE-DEMANDA, ESTADO HÍDRICO EN LA  
PLANTA, LA CURVA DE CRECIMIENTO DEL FRUTO Y  
LA CALIDAD A LA COSECHA DE LA FRESA (*Fragaria x  
ananassa* Duch).**

**TESIS**

**QUE PRESENTA**

Nicanor Román Tehandón

**COMO REQUISITO PARA OBTENER EL GRADO DE:  
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**DIRECTOR DE TESIS:**

Dr. Philippe Christian Marc Lobit

**SINODALES:**

Dr. Luis López Pérez

Dr. José López Medina

Dr. Vilma Castellanos Morales

Dr. Hector Javier Anselmo Villegas Moreno

MORELIA MICHOACÁN MARZO 2013



## **Resumen**

La calidad de un fruto comestible es una noción compleja, que abarca características de diferentes tipos. Como una primera aproximación, el contenido en azúcar y la acidez se consideran como los indicadores más importantes, tanto por su relación con la calidad gustativa como por ser criterios que intervienen en la definición del precio en el mercado. La calidad de las fresas (*Fragaria x ananassa* Duch.) depende de una combinación de condiciones ambientales tales como radiación, temperatura, déficit de presión de vapor y las condiciones hídricas y pedológicas. En contraste con las condiciones ambientales naturales, las técnicas de cultivo introducidas en los últimos años, como son el uso de macrotúnel, acolchado y el riego localizado, modifican y en particular favorecen solo algunas condiciones. Aún cuando estas prácticas modernas puedan aumentar el rendimiento, es posible que las mismas también afecten de manera negativa la calidad de los frutos. Para entender este fenómeno, es necesario identificar los mecanismos ecofisiológicos que intervienen en ello; dentro de estos mecanismos se encuentra el balance fuente demanda y las relaciones hídricas en la planta. Por lo tanto en este trabajo se planteó identificar y cuantificar las relaciones entre condiciones de crecimiento de frutos de fresas y la calidad de éstos a la cosecha en las variedades comerciales Albión y Festival. Las plantas fueron cultivadas en macetas en condiciones de cielo abierto, bajo diferentes tratamientos de carga en frutos, deshoje y diferentes condiciones hídricas. A los frutos se les realizaron mediciones periódicas de crecimiento desde la antesis hasta la cosecha. En los frutos cosechados se realizaron análisis de calidad en cuanto a Grados Brix, pH, y acidez titulable. Las variables ecofisiológicas que afectaron en mayor grado el crecimiento y la calidad se presentaron en las primeras fases y fueron las relaciones fuente demanda, seguido de las variables climáticas. En relación a la calidad química, ésta presentó un efecto de dilución en función al tamaño del fruto. Estos resultados sugieren que las primeras etapas en la vida del fruto de fresa son decisivas para el crecimiento y calidad final de los mismos.

## ***Abstract***

Fruit quality is a complex notion in which different traits are involved. As a first approach, sugar and acid contents are the most important characteristics as they are related both with taste and market price as well. Strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.) quality depends on a combination of environmental conditions such as radiation, temperature, vapor pressure deficit hydric soil conditions and pedology. In contrast with natural environmental conditions, the implementation of modern cultural practices, such as the use of plastic tunnels, mulching and drip irrigation can modify and favor only specific traits. These modern cultural techniques may increment yield but it is possible that fruit quality can be negatively affected. In order to understand this phenomenon, it is necessary to identify the ecophysiological mechanisms that are involved in it; within these mechanisms are the source – sink relationship and the water relations in plants. Thus, the aim of this work was to identify and quantify the relations among growth conditions and quality of the fruits at harvest in the commercial strawberry varieties Albion and Festival. Plants were grown in pots under open-field conditions and differing crop loads, leaf detachment practices and hydric conditions. From anthesis up to harvest time fruit growth was periodically assessed. Harvested fruit were quantified for total soluble solids, pH, and titratable acid content. The ecophysiological variables that affected growth and fruit quality the most were the source-sink relationships followed by climatic components. In relation to chemical quality, this trait was diluted as a function of fruit size. These results suggest that the early stages of fruit development are critical for growth and final quality of harvested strawberry fruit.

<b>INDICE</b>	<b>PÁGINA</b>
INTRODUCCION	1
CAPITULO I. ANTECEDENTES	3
1.1 Generalidades de la fresa.	3
1.1.1. Procedencia de fresas cultivadas	3
1.1.2. Descripción botánica de la planta de fresa.	5
1.1.3. Inflorescencia y frutos: descripción arquitectónica y morfológica.	6
1.1.4. Aspectos fisiológicos de la floración y maduración.	7
1.2 Análisis del desarrollo y crecimiento del fruto de fresa.	8
1.2.1. Fases de crecimiento	8
1.2.2. Procesos ecofisiológicos implicados en el crecimiento del fruto	9
1.3. Factores ambientales que intervienen en el desarrollo del fruto	10
1.3.1. Factores ambientales que afectan las fases iniciales del desarrollo	10
1.3.2 El balance fuente – demanda	11
1.3.3 Las relaciones hídricas en la planta.	13
1.4 Relaciones entre crecimiento y elaboración de la calidad de un fruto	15
1.4.1 La disponibilidad de asimilados como determinante de la calidad	15
1.4.2 Relaciones hídricas y calidad	15
1.4.3 Otros factores que afectan la calidad del fruto	16
CAPITULO II. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	17
2.1 Hipótesis	17
2.1.1. Hipótesis general	17
2.1.2. Hipótesis particular	17
2.2 Objetivos	18

2.2.1. Objetivo general	18
2.2.2. Objetivos particulares	18
<b>CAPITULO III. MATERIAL Y MÉTODOS</b>	
3.1 Experimentos realizados	19
3.1.1. Dispositivo experimental	19
3.1.2. Tratamientos	20
3.2 Monitoreo de los experimentos	22
3.2.1. Seguimiento de los frutos	22
3.2.2. Seguimiento de la superficie foliar	25
3.2.3. Seguimiento de las variables climáticas	26
3.2.4. Análisis químicos	26
3.3 Interpretación de datos	27
<b>CAPITULO IV. RESULTADOS</b>	
4.1 Validación del modelo de crecimiento.	29
4.2 Análisis del crecimiento de los frutos	29
4.2.1. Relaciones entre parámetros de crecimiento: indicadores de potencial de crecimiento	30
4.2.2. Relación entre potencial inicial de crecimiento y crecimiento en fase verde.	31
4.3 Establecimiento del potencial de crecimiento inicial: factores que determinan el número de aquenios	32
4.3.1. Relación entre número de aquenios y posición del fruto en la inflorescencia	32
4.3.2. Identificación de los factores que afectan el número de aquenios	33
4.3.3. Relaciones entre condiciones ecofisiológicas y climáticas y número de aquenios	36
4.4 Efecto de los factores ambientales y ecofisiológicos sobre el crecimiento del fruto.	

	37
4.4.1. Identificación de los factores que afectan el crecimiento del fruto	38
4.4.2. Relaciones entre condiciones ecofisiológicas y climáticas y número de achenios	39
4.5 Relaciones entre variables de crecimiento y calidad	43
4.5.1. Relaciones entre variables de calidad.	43
4.5.2. Relaciones entre parámetros del modelo de crecimiento y calidad.	45
4.6 Efecto de los factores ambientales y ecofisiológicos sobre la calidad.	50
4.6.1. Contenido en azúcares.	51
4.6.2. Acidez titulable.	56
4.6.3. pH.	61
CAPITULO VI. DISCUSIÓN GENERAL	65
CONCLUSIONES	69
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	70

## INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Morfología general de una planta de fresa.	6
Figura 2. Esquema representativo de la posición de los frutos sobre la inflorescencia	7
Figura 3. Estados fenológicos del fruto de fresa entre la floración y la maduración.	9
Figura 4. Representación de los diferentes procesos implicados en el crecimiento en materia fresca y seca de un fruto y de sus interacciones.	10
Figura 5. Fotografía de la planta utilizada en el ensayo de estrés hídrico.	21
Figura 6. Fotografía del dispositivo utilizado en el experimento de control de la humedad atmosférica.	22
Figura 7. Fotografía de una maceta con una planta monitoreada y sus frutos etiquetados	23
Figura 8. Ejemplo del modelo de crecimiento ajustado a los datos de crecimiento	24
Figura 9. Ejemplo de tratamiento de la imagen del fruto utilizada para contar los achenios.	24
Figura 10. Ejemplo del tratamiento de imagen utilizado para estimar el área foliar de la planta. Izquierda: Fotografía de la maceta. Derecha: Fotografía modificada para medir el área foliar expuesta	25
Figura 9. Vista general del experimento. En el primer plano se observa la estación meteorológica (Davies Vantage Pro) utilizado para el monitoreo climático.	26

## INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Especies del género <i>Fragaria</i> , ploidía y distribución geográfica	4
Tabla 2. Ensayo para determinar el estrés hídrico.	21

Tabla 3. Mediciones efectuadas sobre el fruto: estado fenológico, diámetro ecuatorial y polar, y peso fresco estimado por el modelo de crecimiento.	23
Tabla 4. Experimento Festival: clasificación por orden de importancia de las variables que influyen en el número de aquenios del fruto (relativo al máximo posible dado por su posición en la inflorescencia).	33
Tabla 5. Experimento Albión: clasificación por orden de importancia de las variables que influyen en el número de aquenios del fruto (relativo al máximo posible dado por su posición en la inflorescencia)	35
Tabla 6. Clasificación por orden de importancia de las variables que afectan el crecimiento, cuantificado como el peso fresco por akenio del fruto maduro, en la variedad Festival.	38
Tabla 7. Clasificación por orden de importancia de las variables que afectan el crecimiento, cuantificado como el peso fresco por akenio del fruto maduro, en la variedad Albión.	39
Tabla 8. Importancia de los factores ecofisiológicos y climáticas para el contenido de sólido solubles en la variedad Festival	51
Tabla 9. Importancia de los factores ecofisiológicos y climáticas para el contenido de sólido solubles en la variedad Albión.	52
Tabla 10. Importancia de los factores ecofisiológicos y climáticas para la acidez titulable en la variedad Festival	57
Tabla 11. Importancia de los factores ecofisiológicos y climáticas para la acidez titulable en la variedad Albión.	57
Tabla 12. Importancia de los factores ecofisiológicos y climáticas para el pH en la variedad Festival.	61

Tabla13. Importancia de los factores ecofisiológicos y climáticas para el pH en la 61  
variedad Albión

## INDICE DE GRAFICAS

Grafica 1. Relación entre peso fresco modelado en función de los diámetros y medido de frutos Festival y Albión.	29
Grafica 2. Relaciones entre numero de aquenios y peso al estado blanco vs peso fresco final. A y B: variedad Festival, C y D: variedad Albión.	31
Grafica 3. Relación entre el número de aquenios y el peso fresco acumulado en fase verde de frutos Festival y Albión.	32
Grafica 4. Relación entre la posición del fruto en la inflorescencia y el número de aquenios de frutos Festival y Albión.	33
Gráfica 5. Festival: relaciones entre las variables de principal importancia detectadas por randomForest y el número relativo de aquenios.	37
Gráfica 6. Albión: relaciones entre las variables de principal importancia detectadas por randomForest y el número relativo de aquenios.	37
Grafica 7. Festival: relación entre competencia entre frutos y crecimiento.	40
Grafica 8. Albión: relación entre competencia entre frutos y crecimiento.	40
Grafica 9. Festival: relación entre temperaturas y crecimiento.	41
Grafica 10. Festival: relación entre temperaturas y crecimiento.	41
Grafica 11. Albión: relación entre temperaturas y crecimiento.	42
Grafica 12. Albión: relación temperaturas y crecimiento.	42
Grafica 13. Relación entre contenido en sólidos solubles (°Brix) y pH de frutos festival y Albión.	44
Grafica 14. Relación entre contenido en sólidos solubles (°Brix) y acidez titulable de frutos festival y Albión.	45
Grafica 15. Relación acidez titulable y pH de frutos festival y Albión.	45
Grafica 16. Festival: relaciones entre parámetros del modelo de crecimiento y contenido en sólidos solubles (°Brix) del fruto a la cosecha.	48

Grafica 17. Albión: relaciones entre parámetros del modelo de crecimiento y contenido en sólidos solubles (°Brix) del fruto a la cosecha.	49
Grafica 18. Festival: relaciones entre parámetros del modelo de crecimiento y acidez titulable del fruto a la cosecha.	49
Grafica 19. Albión: relaciones entre parámetros del modelo de crecimiento y acidez titulable del fruto a la cosecha.	50
Grafica 20. Relación entre crecimiento (peso fresco final por aquenio) y contenido en sólidos solubles de frutos festival y Albión.	53
Grafica 21. Relación entre relación frutos/hojas y contenido en sólidos solubles de frutos festival y Albión.	54
Grafica 22. Relación entre temperatura media y contenido en sólidos solubles de frutos festival y Albión.	54
Grafica 23. Relación entre amplitud térmica y contenido en sólidos solubles de frutos festival y Albión.	55
Grafica 24. Relación entre déficit de presión de vapor y contenido en sólidos solubles de frutos festival y Albión.	56
Grafica 25. Relación entre temperatura media y acidez titulable de frutos festival y Albión.	58
Grafica 26. Relación entre amplitud térmica y acidez titulable de frutos festival y Albión.	59
Grafica 27. Relación entre déficit de presión de vapor y acidez titulable de frutos festival y Albión.	60
Grafica 28. Relación entre balance frutos/hojas y acidez titulable de frutos festival y Albión.	60
Grafica 29. Relación temperatura media y pH de frutos festival y Albión.	63
Grafica 30. Relación entre amplitud térmica y pH de frutos festival y Albión.	63
Grafica 31. Relación entre relación frutos/hojas y pH de frutos festival y Albión.	64

## *Agradecimientos*

Deseo expresar mi agradecimiento al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado, al Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales (IIAF) de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo por brindarme el espacio en donde realizar el postgrado y permitirme ser parte de él. Gracias a todos los maestros por su disposición y todas las facilidades brindadas para la obtención del grado de Maestro en Ciencias Biológicas.

Deseo agradecer a cada una de las personas que han iluminado mi vida con sus pensamientos.

A mi familia,

A mis maestros,

A mis amigos,

En particular deseo agradecer a mi director de tesis el Dr. Phillippe Lobit por compartir sus conocimientos y experiencia, por todo el apoyo, asesoría, consejos y sobre todo por su paciencia y comprensión durante la escritura de la tesis.

“Nunca se alcanza una verdad total, ni nunca se está totalmente alejado de ella”

Aristóteles

## ***Dedicatoria***

A mis padres Petra Tehandón Hurtado y Nicanor Román Estrada y por todo su apoyo moral, cariño y por estar al pendiente detrás de mí en mis estudios, gracias por inyectarme las ganas de seguir adelante en el camino, gracias también por estar conmigo y respaldarme en situaciones complicadas. Su apoyo incondicional lo tendré siempre presente como sus consejos, recomendaciones y respeto por la vida. Gracias por tanta confianza y amor durante todos estos años, que no se si podre por corresponderla.

A mis abuelitos en especial a María Luisa Hurtado Castañeda por su ternura y por todos los momentos agradables que pasamos juntos.

A mis hermanos Ma. Rosa, Pablo, Guadalupe, Leticia, Cecilia y Carolina por todos los momentos que compartimos gracias por alentarme a estudiar y preocuparse por mí.

A mis amigos de la escuela y de mi cuadra por compartir momentos tristes como felices por compartir experiencias. Gracias por su amistad.

## INTRODUCCIÓN

En Michoacán, de acuerdo con estadísticas estatales de INEGI del 2010, se encontraban sembradas 3 mil 100 hectáreas de fresa de las cuales se obtuvo una producción aproximada a las 113 193 toneladas anuales que representan un 57.4 % de la producción nacional. De esta manera Michoacán ocupa el primer lugar de nueve estados productores en el país.

Las practicas de cultivo que se emplean para la producción de fresa son mediante tres sistema: el tradicional, intermedio y avanzado. En el sistema tradicional, utiliza pocos insumos e invierte poco capital, riegan mediante riego rodado, desinfectan por medio de inundación, los rendimientos van de 18 a 22 t.ha<sup>-1</sup>. En el sistema intermedio, utilizan acolchado de plástico, usan sistema por goteo, desinfectan por inundación los rendimientos son del orden de 40 t.ha<sup>-1</sup>. En el sistema avanzado emplean tecnologías modernas; cultivan bajo túnel de plástico, usan acolchado de plástico, utilizan riego por goteo y fertirriego, los rendimientos son del orden de 50 t.ha<sup>-1</sup> (Vega, 2007).

Las fresas producidas en Michoacán son conocidas, en general, por su calidad gustativa. Esto se debe probablemente a una combinación de condiciones climáticas y pedológicas favorables. En particular, durante la temporada de fructificación, el clima se caracteriza por una radiación solar fuerte, una atmósfera seca, y una alternancia de temperaturas cálidas en el día y frescas en la noche. En cuanto al suelo, las principales zonas de producción tienen suelos arcillosos, que almacenan grandes cantidades de agua pero la liberan a potenciales hídricos bastante negativos y con una conductividad hidráulica baja. Estos factores son conocidos por incidir favorablemente en la calidad gustativa de los frutos (contenido en azúcares y ácidos orgánicos). En contraste con estas condiciones naturales pero variables, las técnicas de producción introducidas en los últimos años permiten controlar extensivamente las condiciones ambientales en las que se desarrollan las plantas. Por ejemplo los cultivos modernos tecnificados entre los que se encuentran los cultivos protegidos (cultivo en túneles), hidropónicos, en acolchado, de riego localizado, etc. permiten controlar la radiación solar, la temperatura y la humedad relativa de esta manera cambian las condiciones bioclimáticas naturales (Brazanti, 1989). Si todas estas prácticas permiten optimizar las condiciones de cultivo para aumentar el rendimiento, es también posible que afecten en algún sentido la calidad de los frutos. Por lo tanto resulta importante evaluar las condiciones agronómicas en cuanto a su impacto en la calidad de los frutos y/o proponer condiciones que optimicen la calidad. Para lo cual es necesario entender los mecanismos ecofisiológicos que intervienen en su elaboración.

La calidad de un fruto comestible es una noción compleja, que abarca características de diferentes tipos, calidad externa (presentación, apariencia, uniformidad, madurez, frescura) y calidad interna (sabor, aroma, textura, valor nutritivo,

ausencia de contaminantes bióticos y abióticos). La palabra «calidad» proviene del latín *qualitas*, que significa atributo, propiedad o naturaleza básica de un objeto. Sin embargo, en la actualidad y en sentido abstracto su significado es «grado de excelencia o superioridad» (Kader *et al.*, 1985). Aceptando esta definición, se puede decir que un producto es de mejor calidad cuando es superior en uno o varios atributos. Por lo tanto la calidad es una percepción compleja. Sin embargo, en primera aproximación, para un fruto carnoso como es la fresa, el tamaño, el contenido en azúcar y la acidez pueden considerarse como los indicadores más importantes de calidad, tanto por su relación con la calidad gustativa, como por ser criterios que intervienen en la definición del precio (Huai-Feng, *et al.*, 2007).

En el presente trabajo se busca identificar los factores ambientales y fisiológicos de la planta que pueden incidir en el crecimiento y elaboración de la calidad de los frutos de fresa. Este estudio se hará dentro del enfoque de la ecofisiología vegetal, la cual examina las respuestas de las plantas a factores físicos (temperatura, viento, relaciones hídricas, intercambio de gases con la atmósfera, así como el ciclo de nutrientes,) y biológicos (mutualismo, parasitismo); pone énfasis en procesos y mecanismos determinantes del crecimiento, rendimiento y calidad del producto, en interacción con el ambiente (Lemaire, 1993).

## CAPITULO I. ANTECEDENTES

### 1.1 Generalidades de la fresa.

La fresa es un cultivo de fruto pequeño de un aroma bastante agradable de gran aceptación como producto fresco, en la industria congeladora o como saborizante (Zabetakis y Holden, 1997). El género *Fragaria*, al que pertenece la fresa, hace énfasis a la característica particular del fruto, su fragancia, del latín *fragans*, que significa oloroso (Bonet Gigante, 2010). Se conocen en el mundo más de 1000 variedades comerciales, probablemente producto de la gran capacidad de hibridación que presentan las diferentes especies (Estrada Nolasco, 2011). La fresa es nativa de las regiones templadas del mundo pero se adapta a muchos ambientes; es posible producir fresas en casi todos los países (Staudt, 2008). El fruto de fresa repercute favorablemente en la salud humana, pues contiene gran cantidad de ácidos orgánicos, sustancias minerales y azúcares y es muy apreciado por su sabor (Brazanti, 1985). Existen publicaciones que señalan a la fresa como una excelente fuente de antioxidantes, vitaminas C y fibra alimentaria soluble de buena calidad dietética (Hannum, 2004). Las fresas son también una fuente de polifenoles que pueden presentar propiedades positivas para la prevención de enfermedades neurodegenerativas, tales como la diabetes tipo II y el envejecimiento en general, por lo tanto tiene sus aplicaciones terapéuticas (Miller *et al.*, 1998).

#### 1.1.1 Procedencia de fresas cultivadas

La fresa (*Fragaria x ananassa* Duch.) es una planta que pertenece a la familia Rosaceae, que agrupa a unas 3000 especies de 107 géneros diferentes, distribuidos en su mayor parte en las zonas cálidas del hemisferio norte. Esta familia tiene gran importancia económica ya que además del género *Fragaria* incluye otras especies frutales pertenecientes a diversos géneros como *Prunus*, *Malus*, *Pyrus* así como especies de uso ornamental como las pertenecientes al género *Rosa* y *Sorbus* (Bonet Gigante, 2010).

La fresa es una planta dicotiledónea; su clasificación sistemática es:

- Reino: Plantae
- Subreino: Embryobionta

- División: Magnoliophyta
- Clase: Magnoliopsida
- Subclase: Rosidae
- Superorden: Rosanae
- Orden: Rosales
- Familia: Rosaceae
- Subfamilia: Rosoideae
- Tribu: Potentilleae
- Subtribu: Fragariinae
- Genero: *Fragaria*

Al género *Fragaria* pertenecen 25 especies e híbridos que poseen diferentes niveles de ploidía y se distribuyen por toda la zona templada del hemisferio norte, ocupando diferentes regiones climáticas que van de los climas templados a los tropicales (Staudt, 2008). Las especies diploides se encuentran confinadas en Eurasia a excepción de *F. vesca*, las tetraploides al este de Asia y *F. moschata* la única especie hexaploide, a Europa central y Siberia (Staudt, 1989). Las especies octaploides de *Fragaria* son nativas de América (*F. virginiana* y *F. chiloensis*), desde donde colonizaron la isla de Iterup, al nordeste de Japón (Staudt, 1999). La mayor parte de las especies de *Fragaria* se localizan en Asia, esta región está considerada como el centro de diversidad del género e incluso ha sido postulada como su lugar de origen (Staudt, 1999).

Tabla 1. Especies del género *Fragaria*, ploidía y distribución geográfica

Especie	Ploidía	Distribución geográfica
<i>F. bucharica</i>	2x	Himalaya occidental
<i>F. daltoniana</i>	2x	Himalaya
<i>F. iinumae</i>	2x	Japón occidental
<i>F. mandshurica</i>	2x	Nordeste asiático
<i>F. nilgerrensis</i>	2x	Asia central y china
<i>F. hyatai</i>	2x	Taiwán
<i>F. nipponica</i>	2x	Islas de Honsh, Japón
<i>F. nubicola</i>	2x	Asia central de Bokhara al Himalaya
<i>F. pentaphylla</i>	2x	China y Tíbet
<i>F. chinensis</i>	2x	China
<i>F. vesca</i>	2x	Eurasia y América
<i>F. xbifera</i>	2x	Europa
<i>F. viridis</i>	2x	Euro-Siberia
<i>F. corymbosa</i>	4x	Norte de China
<i>F. gracilis</i>	4x	Noreste de China
<i>F. moupinensis</i>	4x	Sureste de China
<i>F. orientalis</i>	4x	Nordeste de Asia
<i>F. tibetica</i>	4x	Himalaya oriental
<i>F. moschata</i>	6x	Europa y Rusia

<i>F. chiloensis</i>	8x	Oeste, norte y sur de América, Hawái
<i>F. virginiana</i>	8x	Norteamérica
<i>F. iturupensis</i>	8x/10x	Ituru, Japón/Monte Atsunupuri
<i>F. cuneifolia</i>	8x	Costa oeste de Norteamérica
<i>F. xananassa</i>	8x	Hibrido, cultivado en todo el mundo
<i>F. xbringhurstii</i>	8x	Hibrido, costa oeste de los EEUU

Fuente: Hancock (1999)

Las fresas presentan una gran cantidad de variedades o cultivares. Antes del descubrimiento de América, en Europa se cultivaban principalmente las especies *Fragaria vesca* y *F. alpina*, ambas de tamaño pequeño pero de excelente calidad organoléptica; con el descubrimiento de América se encontraron dos nuevas especies de mayor tamaño, una en Chile, *F. chiloensis*, de gran tamaño, y otra en Estados Unidos, *F. virginiana*, de buen sabor; a estas especies, por su tamaño, se les llamó fresones (Brazanti, 1985). Entre los fresales de frutos grandes y cultivados actualmente se encuentra la especie híbrida *F. x ananassa* Duch, resultado de la cruce de *F. virginiana* y *F. chiloensis*, de acuerdo a Duchenes que en 1766 lo afirmó en su libro “Historia Natural de las Fresas”, y nombra a este híbrido como fresa-ananas o fresa-piña ya que encuentra en ella que su olor es como el de la piña tropical (*Ananas* spp.), así poco después la clasifica como *Fragaria x ananassa*; este híbrido presenta características deseables del cual se han liberado muchas variedades que se comercializan a nivel mundial (Medina, 2008).

En relación a su número cromosómico, la fresa es octaploide ( $2n = 8x = 56$ ) (Hancock, 1999). Debido a su origen híbrido, esta especie se adapta a las más variadas condiciones climáticas, es la más cultivada, con una producción mundial cercana a las 2,000,000 toneladas métricas; las especies *F. vesca* L. y *F. Moshata* Duch. son también cultivadas en forma comercial, pero en menor escala (Brazanti, 1985).

### 1.1.2 Descripción botánica de la planta de fresa.

Los fresales son plantas de porte pequeño de ciclo de vida perenne. Aunque tradicionalmente se considera como planta herbácea, no es tal porque en realidad se trata de una especie leñosa y perenne con las mismas o similares pautas fisiológicas que los árboles y arbustos frutales de hoja caduca (López-Aranda, 2008). Las plantas presentan un tallo bastante corto, semisubterráneo denominado “corona”, y de la cual se desarrollan las raíces, hojas, inflorescencias y estolones (Figura 1); estos últimos constituyen un método de propagación por vía vegetativa (Brazanti, 1985). Un estolón es una ramificación lateral que se desarrolla a partir de yemas axilares ubicadas en la corona; se caracteriza por tener entrenudos muy distanciados entre sí, en los que aparecen rosetas de hojas y raíces adventicias. Un estolón puede formar de 4 a 6 plantas y de cada corona puede emitirse de 10 a 12 estolones durante un ciclo de desarrollo del cultivo (Brazanti, 1985). Las raíces de las plantas de fresa son de aspecto fibroso que surgen próximas a la superficie del suelo; las hojas, que son trifoliadas, aparecen en

forma de roseta y se insertan en la corona; los folíolos son ovales, de color verde intenso por el haz, pubescentes y de color gris por el envés; presentan el margen dentado y una nervadura muy notoria que se encuentra orientada hacia el ápice (Brazanti, 1985).

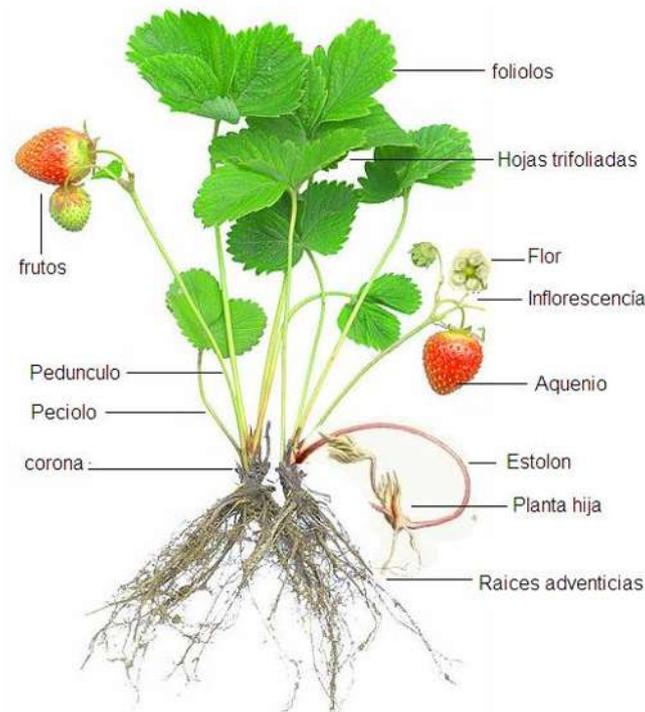


Figura 1. Morfología general de una planta de fresa.

### **1.1.3. Inflorescencia y frutos: descripción arquitectónica y morfológica.**

La arquitectura de la inflorescencia se ha descrito como un dicasio (Weberling, 1989). El eje principal originado de la planta termina con una flor y al fruto formado se le denomina “primario” o “de primer rango”; del mismo eje principal emanan dos ramas que terminan en flor; los frutos formados serán secundarios o de segundo rango; de manera similar brotarán dos ramas sobre las ramas anteriores y a los frutos serán terciarios, cuaternarios y de rangos inferiores si siguen brotando ramas (Guttridge, 1985).

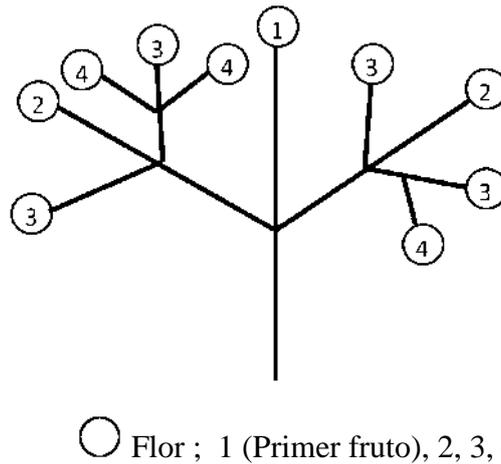


Figura 2. Esquema representativo de la posición de los frutos sobre la inflorescencia (Guttridge, 1985).

Las flores son compuestas, y pueden ser hermafroditas o unisexuales con cinco pétalos y de veinte a treinta y cinco estambres y varios cientos de pistilos sobre un receptáculo carnoso o hipantio pueden presentar polinización tanto anemófila como entomófila, esta última es más efectiva puesto que cubre o impregna de manera eficiente a los pistilos (Brazanti 1985). Los frutos de fresa son ovoides, subglobosos o subcónicos y jugosos de un rojo intenso a rosado y se forman al llevarse la fecundación de la flor compuesta, cada óvulo que posee da lugar a un fruto de tipo aquenio; el desarrollo de los aquenios distribuidos por la superficie del receptáculo carnoso estimula, el crecimiento y la coloración del receptáculo lo que popularmente conocemos como el fruto corresponde al engrosamiento de la base de la flor compuesta (receptáculo floral). Técnicamente al fruto comestible se le llama infrutescencia por que no fue originado por un gineceo de una sola flor, sino que proceden de un conjunto de flores agrupadas en inflorescencias densas, cuyos gineceos, una vez transformados en fruto, están tan próximos unos a otros que la reunión de todos ellos forma una unidad (Navarro y Muñoz-Garmendia, 2005)

#### 1.1.4 Aspectos fisiológicos de la floración y maduración.

*Control de la floración.* Las variedades de fresa han sido tradicionalmente clasificadas en base a los requerimientos de horas luz (fotoperiodo) y temperatura (termoperiodo) que necesitan para florear. Desde este punto de vista, los cultivares de fresa se pueden clasificar en tres grupos: reflorescientes o de día largo, de día corto y de día neutro; la floración en los dos primeros casos se induce por un determinado fotoperiodo y temperatura, mientras que estos factores no intervienen en el tercer grupo (Bonet Gigante, 2010). Las variedades reflorescientes diferencian yemas de flor más libremente en días largos (durante todo el verano con necesidades mayores a 12 horas

luz) que durante días cortos; pero a diferencia de las variedades de día corto, aquellas variedades producen menos estolones y tienden a formar múltiples coronas. Las variedades de día corto diferencian yemas florales cuando los días llegan a ser de 8 a 12 horas y las temperaturas son bajas (menores a 15 °C a finales de verano o principios de otoño; pero las variedades de día neutro se ven relativamente poco afectadas tanto por el fotoperiodo como por el termoperiodo y fructifican siempre que las temperaturas sean suficientemente altas para mantener el crecimiento. El fotoperiodo impone su influencia sobre la formación de yemas florales, la elongación de estolones, el tamaño de las hojas y la longitud del peciolo; por otro lado, el termo-periodo puede modificar e incluso anular los efectos de la longitud del día (Bonet, 2010).

*Maduración fisiológica del fruto.* En relación a la maduración fisiológica, la clasificación más acertada ha sido establecida con base a la tasa de respiración y la síntesis de etileno. De acuerdo a esta clasificación, los frutos se dividen en dos grupos con mecanismos de maduración contrastantes: los frutos climatéricos, que se distinguen por el incremento en la tasa de respiración y la síntesis de etileno durante el proceso de maduración, y los frutos no-climatericos, en los cuales ambos parámetros permanecen constantes (Lelievre *et al.*, 1997). La fresa pertenece a este último grupo. Los frutos de fresa deben ser cosechada en plena madurez para lograr la máxima calidad en relación con el sabor y color, es decir, completan su crecimiento y maduración unidos a la planta; el color rojo, debido a la acumulación de antocianinas, es un indicador de la maduración (Cordenunsi *et al.*, 2003).

## **1.2. Análisis del desarrollo y crecimiento del fruto de fresa.**

### **1.2.1. Fases de crecimiento**

El proceso de desarrollo de un fruto desde el gineceo hasta un fruto fisiológicamente maduro puede ser dividido en tres distintas fases.

La primera fase (fase I) involucra el desarrollo del ovario antes de la polinización incluyendo la formación de los meristemos florales y el desarrollo de la flor (Gillaspy *et al.*, 1993). En el desarrollo normal de un ovario, la posibilidad de llegar a fruto depende de que se hayan completado exitosamente la polinización y la fecundación, siendo los óvulos fecundados los responsables de disparar el desarrollo del ovario a fruto.

La segunda fase (fase II) se caracteriza por un rápido crecimiento del fruto, una vez ocurrida la fertilización del ovario, debido a la división celular favorecida por la formación de haces vasculares (Gillaspy *et al.*, 1993). En esta fase, se realiza además la endoreduplicación, un ciclo celular incompleto en el cual los cromosomas de ADN son sucesivamente duplicados en ausencia de mitosis (Galbraith *et al.*, 1991). Este acontecimiento es muy común en las plantas y a menudo ocurre durante la

diferenciación de las células del fruto y del endospermo en semillas. Las células que sufren endoreduplicación son más grandes en comparación con las que no pasan por ese proceso. Se ha registrado que cultivares tiene una relación positiva entre endoreduplicación y tamaño celular (Bertin, 2005).

En la fase III las células previamente divididas se expanden. El crecimiento se debe principalmente a una acumulación de carbohidratos (provenientes de las hojas y transportadas por la savia floémica) y de agua (proveniente del suelo y transportada tanto por la savia xilémica como por la savia floémica) que se acumula en los tejidos del fruto (Gillaspy *et al.*, 1993).

En la fresa, se pueden definir los estados fenológicos correspondientes a las fases II y III en base a los cambios de aspecto del fruto y a su curva de crecimiento (Fig. 3). La fase II corresponde al crecimiento en verde, se puede definir como el intervalo entre la antesis y el momento en que el fruto cambia de color, al pasar por un estado blanco. La fase III: corresponde a la maduración, entre el estado blanco y el momento en que el fruto está listo para ser cosechado. El análisis de la curva de crecimiento pone en evidencia una aceleración del crecimiento en peso fresco entre la fase II y la fase III (Gillaspy *et al.*, 1993).

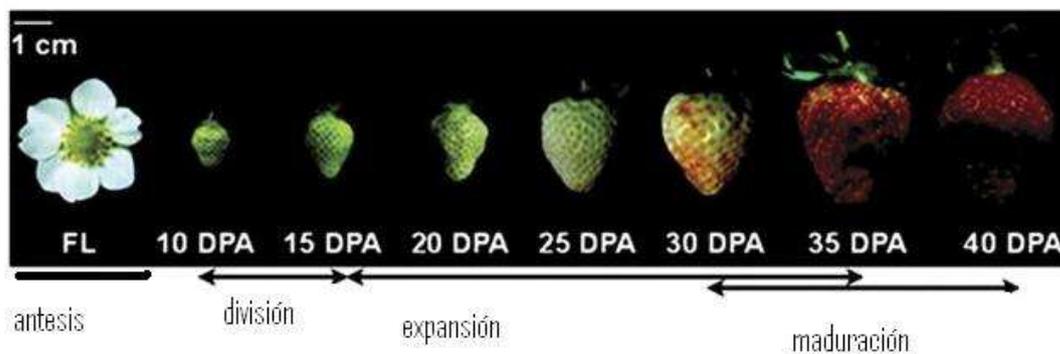


Figura 3. Estados fenológicos del fruto de fresa entre la floración (FL= flor) y el estado maduro. Los tiempos, indicados en días después de la antesis (DPA =días después de antesis) son indicativos de un fruto típico y puede variar de un fruto a otro.

### 1.2.2. Procesos ecofisiológicos implicados en el crecimiento del fruto

El crecimiento de la calidad final de los frutos es un proceso complejo que depende de las condiciones ambientales prevalecientes durante: la iniciación floral, la floración, fecundación, crecimiento y maduración. Por esta razón es importante identificar qué factores tienen mayor influencia y en qué etapa de crecimiento son críticos.

Durante la fase I, el crecimiento del fruto se resume a la iniciación floral, a la polinización y a la fecundación de la flor. En esta fase, el desarrollo del fruto responde

al estado fisiológico de la planta y a los factores (climáticos y otros) que afectan la fecundación.

Durante la fase II y sobre todo la fase III, el crecimiento del fruto es el resultado de eventos biofísicos y bioquímicos que permiten al agua y la materia seca acumularse en el fruto. La tasa de acumulación de masa en el fruto depende sobre el balance entre flujos de entrada y salida. El agua y los asimilados son translocados hacia el fruto vía la corriente del floema y xilema, mientras que los flujos principales de salida son debidos a la transpiración y la respiración.

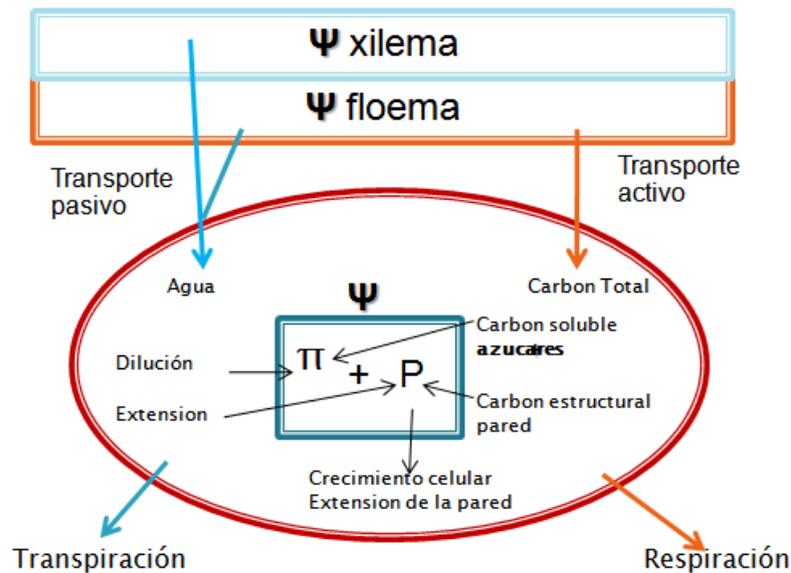


Figura 4. Representación de los diferentes procesos implicados en el crecimiento en materia fresca y seca de un fruto y de sus interacciones.

### 1.3. Factores ambientales que intervienen en el desarrollo del fruto

#### 1.3.1. Factores ambientales que afectan las fases iniciales del desarrollo

Durante la fase I, las bajas temperaturas tienen efectos negativos sobre el desarrollo durante el periodo de antesis, durante el cual la flor está completamente desarrollada y en estado funcional, para ser polinizada. Las bajas temperaturas provocan el marchitamiento, por tanto las piezas florales se secan y caen, además provocan el retardo en la germinación del polen y en el desarrollo del tubo polínico en pistilos de mango *in vitro*. La inhibición del crecimiento del tubo polínico por bajas temperaturas ha sido también señalada en cultivares de aguacate y otras especies. Issarakraisila y Considine (1994), reportaron la reducción de la viabilidad del polen y un bajo inicio de crecimiento de frutos en mangos Kensington al ser expuestos a temperaturas inferiores a 15 °C por 12 horas durante el desarrollo de la inflorescencia.

Los vientos de poca intensidad son importantes para la transmisión de polen, asegurando la polinización anemófila. Para garantizar el vuelo de las abejas, la velocidad del viento debe alcanzar un valor máximo de  $10 \text{ km h}^{-1}$  (Gil - Abert 1989). Los vientos mayores a  $10 \text{ km h}^{-1}$  limitan el vuelo de los insectos y afectan la polinización y vientos secos junto con altas temperaturas deshidratan los estigmas, y vientos regulares pero de cierta intensidad, pueden ocasionar daños mecánicos en las flores y, a veces, hasta su caída. Una alta humedad también afecta el vuelo de las abejas, y reduce la polinización de las flores. La condensación de vapor debido a la alta humedad moja a el polen afectando en su viabilidad ya que lo revienta perdiendo así su funcionalidad; además la condensación arrastra los granos de polen, lavando los granos de polen de los estigmas antes de la germinación (Bianchi, 1986). Finalmente, la temperatura afecta de manera indirecta el comportamiento de los agentes polinizadores, temperaturas entre  $20 \text{ }^{\circ}\text{C}$  y  $25 \text{ }^{\circ}\text{C}$  fomentan el vuelo de las abejas aumentando el número de flores polinizadas (Fischer 2000).

### **1.3.2 El balance fuente – demanda**

El análisis ecofisiológico del crecimiento y de la elaboración de la calidad del fruto atribuye una gran importancia al hecho que el desarrollo del fruto puede ser limitado por la disponibilidad de asimilados para su crecimiento, sea por una limitación de la fotosíntesis o por la competencia entre órganos. Tanto el rendimiento como la calidad pueden ser limitados por una oferta limitada de asimilados o una demanda débil del fruto (Goldschmidt, 1998).

Los órganos de una planta, entre ellos los frutos, se encuentran en constante competencia por asimilados producidos por las hojas, y la disponibilidad de estos asimilados suele limitar su crecimiento.

Un marco teórico que permite abordar el estudio de la distribución de los asimilados utiliza la noción de potencial de crecimiento y relación fuente-demanda, para cuantificar la competencia por los asimilados y su efecto en el crecimiento. El balance fuente – demanda es la relación entre la producción de asimilados por la fotosíntesis (la cual depende de la superficie foliar, de la radiación incidente y de restricciones por diferentes tipos de estrés) y la demanda de esos asimilados por sus diferentes órganos que los consumen. El componente fuente se refiere a las hojas, mientras tanto que el componente demanda hace referencia a órganos como hojas aun inmadura, tallos, raíces, estolones y frutos.

El potencial de crecimiento de un órgano representa la capacidad potencial el mismo para acumular asimilados. El crecimiento potencial se define como el crecimiento obtenido cuando un órgano crece bajo condiciones ambientales óptimas, en presencia de un abastecimiento ilimitado de carbón y fuentes minerales (Ho *et al*, 1989). El establecimiento del potencial de crecimiento se logra en las primeras fases de crecimiento. En muchos frutos la mayoría de las divisiones celulares son completadas

dentro de las primeras semanas después de la floración (Denne, 1961). Los análisis de relaciones fuente – demanda han sido un aspecto muy interesante para estudios sobre el rendimiento y calidad en los frutos, en ocasiones los rendimientos y la calidad pueden ser limitados por el abasto de asimilados (baja fuerza fuente) o pueden estar favorecidos (alta fuerza demanda) (Goldschmidt, 1998). Las relaciones fuente – demanda tienen un efecto en las diferentes fases de crecimiento. En la fase temprana las flores, en función al mayor número de células logradas en su ovario y a su posición sobre la inflorescencia, atraen mejor los asimilados. La partición de los azúcares en los distintos órganos al parecer tienen un orden jerárquico: En las plantas juveniles, los órganos de mayor prioridad son las raíces y los tallos, mientras que cuando la planta llega a su madurez sexual los frutos son la principal prioridad. Existen casos en los que la presencia de frutos inhibe la producción de flores (El-Keblawy y Lovett-Doust, 1996). Si un fruto individual está sujeto a limitaciones de carbono durante la fase de división celular, puede completar pocas divisiones reduciendo su subsecuente potencial de crecimiento. Por lo tanto, el potencial de crecimiento estará afectado por los eventos que ocurran en las fases tempranas del desarrollo pero podrá cumplirse o no en función de las condiciones en las siguientes fases de crecimiento (Ho 1989). Bertin *et al* (1998) observaron en tomate que el crecimiento máximo de los frutos dependía principalmente del número de células logradas en la fase II de crecimiento (división celular) y de la posición del fruto respecto a su inflorescencia (fruto proximal y distal): Los frutos distales presentan un menor número de células y por lo tanto llegan a obtener un porte menor en relación a frutos proximales. Stephenson *et al.*, (1988) detectaron en calabacita que la fuerza de demanda y la competencia entre frutos dependía del número de semillas: a mayor número de semillas, los frutos alcanzaron mayor tamaño. En frutos de manzana las condiciones al principio de la temporada tienen una fuerte influencia sobre el tamaño final del fruto; en particular, la evidencia fisiológica y anatómica sugiere que las condiciones que permiten lograr una buena tasa de divisiones celulares determina la talla final del fruto (Goffinet, 1995).

Durante la fase II el potencial de crecimiento está determinado por; el número de células, el número de semillas desarrolladas, y la posición del fruto sobre la inflorescencia (Bertin *et al* 1998). En la fase III el tamaño final depende del número de semillas, el tiempo de antesis y la posición del fruto sobre la inflorescencia (Lai et al 1990). La presencia de un fruto en desarrollo puede inhibir consecuentemente la fertilización y el crecimiento de frutos jóvenes. Esta inhibición puede ser causada por la competencia por la disponibilidad de asimilados, por la dominancia debido a la producción de los reguladores del crecimiento del fruto en desarrollo o por la combinación de ambas (Bangerth. 1989). En tomate, la concentración de materia seca puede ser mejorada al incrementar el número de células en el ovario antes de la antesis (tamaño potencial del fruto), lo que puede ser una eficiente manera de aumentar el tamaño del fruto. Sin embargo en la práctica el tamaño del fruto puede ser manipulado efectivamente alterando la luz, la temperatura y las relaciones hídricas (Ho, 1996). El número de semillas puede ser un significativo factor que contribuya a la variación del tamaño observado en frutos puesto que en muchos cultivares ambos parámetros están

relacionados (Dennis, 1984). El incremento de semillas desarrolladas sugiere que éstas influyen en el tejido que rodea al fruto. Las semillas pueden liberar hormonas que estimulan la vascularización en el pedicelo, lo que puede incrementar el acarreo de asimilados al fruto en desarrollo. Por lo tanto, los frutos con más semillas desarrolladas pueden ser órganos con mayor fuerza de demanda, aunque en algunos cultivos el mayor número de semillas es poco deseable por lo que se sugiere recurrir a reguladores de crecimiento para reducir el número de las mismas sin disminuir el tamaño del fruto (MacGarry *et al.*, 1998). La temperatura tiene un marcado efecto sobre la fase II puesto que es un factor que regula el número de divisiones celulares, lo que determina en gran medida el tamaño final del fruto (Katsumi *et al.*, 1999). Temperaturas de 20/20 °C día y noche, respectivamente, prolongan el periodo de la proliferación celular de la fase II en tomates (Bertin, 2005).

Barritt *et al.* (1987), al igual que Southwick *et al.* (1990), observaron que los frutos localizados sobre un área bien iluminada de una rama compiten más eficientemente por el carbono que aquellos en aéreas sombreadas.

### **1.3.3 Las relaciones hídricas en la planta**

El estado hídrico de un fruto depende de la relación entre el suministro de agua por la planta y la demanda de transpiración por la atmósfera. En el suelo, la disponibilidad de agua está determinada por las características físicas del mismo (curva de retención y de conductividad hidráulica) y por su contenido de agua; en la atmósfera, la humedad del aire es función de su contenido de vapor y de la temperatura, ya que la cantidad de agua que puede contener un volumen de aire aumenta con la temperatura (Allen *et al.*, 1998). La cantidad máxima de vapor de agua que puede contener un volumen de aire a determinada temperatura se denomina presión de vapor a saturación (es), mientras que la cantidad de vapor realmente contenida en el aire es su presión de vapor actual (ea). A partir de estas dos variables, se derivan dos mediciones de la humedad del aire: 1) la humedad relativa (HR) es la cantidad de agua en el aire, expresada como un porcentaje de la presión de vapor a saturación ( $HR = ea/es$ ). En el punto de saturación de la presión de vapor, la humedad relativa es de 100%. 2) el déficit de presión de vapor (VPD) es la diferencia entre el contenido del aire y el que tendría a saturación ( $VPD = es - ea$ ). El déficit de presión de vapor es particularmente importante ya que es uno de los principales factores que influyen en la transpiración (de las hojas o del fruto) (Taiz y Zeiger, 2002).

Físicamente, el agua se mueve por un continuo suelo, planta y atmósferas, es tomada del suelo por la raíz y transportada a través de sus vasos (xilema y floema) hacia sus distintos órganos hasta la atmósfera. La teoría de la cohesión-tensión explica el ascenso del agua desde las raíces hasta las hojas y frutos, el agua asciende a la planta por los vasos capilares del xilema mediante la formación de una columna líquida que es causado por las propiedades cohesivas de las moléculas del agua, en tanto que las hojas

y frutos que transpiran forman meniscos que succionan a la columna de agua (Taiz y Zeiger, 2002). Los movimientos de agua entre los distintos órganos de la planta se harán siguiendo un potencial hídrico, el cual determinara en qué dirección y con qué fuerza se darán. Los flujos de agua acarrearán los asimilados originados por la fotosíntesis de la savia floémica de hojas hacia los frutos (Taiz y Zeiger, 2002).

La transpiración de un fruto es un proceso estrictamente físico que depende de las características del ambiente y de la epidermis del fruto. La transpiración es debida en mayor grado al déficit de presión de vapor (VPD) y es proporcional al área de superficie del fruto y del grado de permeabilidad de la epidermis (Morandi *et al.*, 2007). La conductancia superficial a la difusión de vapor de agua es una variable de principal importancia tanto para el crecimiento del fruto como para la calidad de éste por ser el factor que controla la pérdida de agua por transpiración (Taiz y Zeiger, 2002). La tasa de transpiración intensa está relacionada positivamente con el contenido de sólidos solubles del fruto, que es un criterio principal de la calidad (Miller *et al.* 1998). Diferentes estructuras conforman la epidermis o barrera protectora de un fruto, tales como tricomas, los estomas y la cutícula; estas dos últimas estructuras están involucradas en la ruta de transpiración y contribuyen a la conductancia superficial; el número de estomas está determinado en la anthesis y permanece constante durante el desarrollo del fruto. Con la expansión del fruto, los estomas son separados de la superficie del mismo ocasionando un decremento en su densidad; en consecuencia, en la etapa inicial de crecimiento del fruto la alta densidad de estomas contribuye predominantemente a la conductancia total. Durante el crecimiento rápido del fruto en la fase III el componente estoma con prontitud declina, dejando convertir al componente cuticular en el principal contribuidor en la conductancia superficial del fruto (Gibert *et al.*, 2005). Uno de los procesos fisiológicos más sensibles al déficit de agua es el crecimiento celular, de manera que la sequía reduce la expansión y el área foliar; cuando el déficit hídrico es severo se acelera la senescencia de las hojas maduras; además la fotosíntesis y la transpiración se abaten debido al cierre estomático y al bloqueo de la difusión de CO<sub>2</sub> hacia el mesofilo (Taiz y Zeiger, 2002). Un mecanismo que contribuye a la resistencia frente a la sequía es el ajuste osmótico, al cual Turner y Jones (1980) definen como la habilidad de las plantas para acumular solutos activamente ante un déficit hídrico. Este mecanismo permite mantener un potencial de turgencia alto a pesar del descenso en el potencial hídrico, lo que puede traer como consecuencia que la apertura del estoma, la expansión foliar, la transpiración y la fotosíntesis se mantengan funcionando (Parra *et al.*, 1999).

La transpiración del fruto afecta tanto el flujo de savia xilémica como floémica: al disminuir el potencial hídrico en el fruto se incrementa la diferencia de potencial entre hojas o raíces por un lado, y fruto por otro lado, lo que estimula los flujos de ambas savias. Se espera que a mayor transpiración se vea disminuido el crecimiento en volumen del fruto, obteniendo frutos de menor tamaño pero mayor contenido en materia seca. Sin embargo, ya que la transpiración también incrementa el flujo de savia

floémica; este efecto se compensa a menudo por una mayor acumulación de carbohidratos, resultando en un mayor crecimiento (Fischer, 2000).

#### **1.4 Relaciones entre crecimiento y elaboración de la calidad de un fruto**

La formación de la calidad en un fruto carnoso depende en gran parte del grado de alimentación en asimilados que éste recibe y del agua que diluye los azúcares y ejerce presión de turgencia para que el fruto crezca (Guichard *et al.*, 2004).

##### ***1.4.1 La disponibilidad de asimilados como determinante de la calidad***

Génard (1992), al explotar la variabilidad natural entre los frutos de durazno de un mismo árbol, identificó varias relaciones entre parámetros de crecimiento y parámetros de calidad. El autor considera las diferencias de crecimiento como indicadores de diferencias de alimentación en asimilados y/o agua; las relaciones entre crecimiento y calidad proporcionan información cualitativa sobre los factores que intervienen en la elaboración de la calidad de los frutos. El estudio más detallado de los procesos que intervienen en esta variabilidad se llevó a cabo mediante diversos experimentos: para controlar el suministro de asimilados se manipuló el número de hojas y frutos en ramas decorticadas (Génard, 1992; Ben Mimoun y Habib, 1997; Morandi *et al.*, 2007).

##### ***1.4.2 Relaciones hídricas y calidad***

Según Gibert *et al.*, (2005), Genard (1992) y Guichard *et al.*, (2001) los efectos hídricos sobre el crecimiento y la calidad del fruto son variables: 1) concentración de las sustancias solubles en el fruto por transpiración (efecto positivo sobre contenido en azúcares pero negativo sobre el tamaño), 2) aumento del flujo de savia floémica para compensar la pérdida de agua por transpiración del fruto (efecto positivo sobre el contenido de azúcar y tamaño). Guichard *et al.*, (2001) observaron que en tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill) la concentración de materia seca y azúcares puede ser mejorada principalmente por un estrés hídrico en suelo (ocasionado por una solución nutritiva salina) y un alto déficit de presión de vapor que provoca una alta transpiración del fruto, optimizando de esta manera los flujos de agua y azúcares hacia el fruto; aunque paralelamente a estas mejorías se incrementa la incidencia de desórdenes en el fruto y disminución en tamaño de fruto.

En una gran variedad de cultivos se ha observado que la aplicación de estrés hídrico favorece a la acumulación de azúcares en el fruto, lo que ocasiona un efecto positivo sobre la calidad (Mills y Behboundain, 1996). El papel de la transpiración en la toma de carbohidratos por los frutos fue demostrados por diferentes experimentos en los

que se alteró la demanda evaporativa. En algunos experimentos se modificó la humedad de la atmósfera para alterar la transpiración; se observó que un alto déficit de vapor promueve una tasa de transpiración favorable para la acumulación de sólidos solubles en el fruto (Guichard *et al.*, 2004). En otros experimentos, se empaquetaron frutos individuales en bolsas que impedían la transpiración de los mismos, lo que resultó en peso fresco similar pero con disminución de materia seca (Li *et al.*, 2001).

Otro factor ambiental que influye sobre la transpiración es el viento. Durante la fase II y III los efectos del viento son variados; un aumento en la velocidad del viento aumenta también la pérdida de agua lo que mantiene seco al fruto asegurando la apertura de los estomas. El viento tiene un efecto sobre el fruto; éste puede ser favorable en función a la alta transpiración. Durante las fases II y III la atmósfera seca o un alto déficit de vapor promueve una tasa de transpiración favorable para la acumulación de sólidos solubles en el fruto; de igual manera, los vientos cálidos y secos aumentan la transpiración, lo que favorece la acumulación de materia seca en los tejidos del fruto (Fisher 2000).

#### **1.4.3 Otros factores que afectan la calidad del fruto**

La radiación regula la fotosíntesis y además provee energía radiante, la cual calienta la superficie de las plantas. La luz influye en el crecimiento y composición de una amplia variedad de frutos. Tanto Barritt *et al.* (1987) como Southwick *et al.* (1990) señalan que existe evidencia de que los frutos localizados sobre un área bien iluminada de una rama compiten más eficientemente por el carbono que aquellos en aéreas sombreadas. En plantas de uva expuestas a la luz solar, los frutos presentan un mayor contenido en azúcar, antocianinas y fenoles y un bajo contenido en acidez titulable, malato y pH contrario a uvas que crecen bajo sombra (Kliewer, 1977).

La temperatura tiene un marcado efecto sobre la fase II puesto que es un factor que regula el número de divisiones celulares, que establecen en gran medida el tamaño final del fruto. Wang y Camp (2000) observaron que en fresa las temperaturas frescas de 25/12 °C (diurnas y nocturnas, respectivamente) son en las cuales se encuentran las mayores concentraciones de almidón y azúcares, mientras que temperaturas 30/22 °C inhiben el crecimiento tanto de la planta como del fruto, reduciendo de esta manera la calidad de éste.

## CAPITULO II

### HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

#### 2.1 Hipótesis

Las hipótesis que guían este trabajo surgen del marco conceptual basado en la descripción del funcionamiento ecofisiológico del fruto. Según este marco, el crecimiento y la calidad de un fruto de fresa depende esencialmente de su alimentación en asimilados (relación fuente-demanda) y agua (relaciones hídricas). Tanto el balance fuente-demanda de la planta como su estado hídrico dependen de factores internos a la misma (superficie foliar, número de frutos en competencia, posición en la inflorescencia, entre otros) como externos (temperatura, humedad del aire y del suelo). Además, varios factores (temperatura, radiación y humedad entre otros) pueden afectar directamente los procesos fisiológicos involucrados en la maduración del fruto.

##### 2.1.1 Hipótesis general

Se podrán identificar y cuantificar relaciones entre variables que miden las condiciones en que se desarrolla el fruto (estado fisiológico de la planta y condiciones pedo-climáticas), su patrón de crecimiento y su calidad a la cosecha.

##### 2.1.2 Hipótesis particulares

Se encontrarán relaciones entre el tamaño final del fruto y características precoces de su desarrollo (número de achenios).

Se encontrarán relaciones entre el número de achenios del fruto y las variables que caracterizan las condiciones ecofisiológicas de la planta antes o durante el desarrollo de la flor correspondiente.

El tamaño final del fruto estará relacionado con balance fuente/demanda de la planta y con las condiciones climáticas (temperatura y humedad) durante su fase de maduración.

Las variables de calidad del fruto a la cosecha (contenido de sólidos soluble y acidez) se relacionarán con su crecimiento, el balance fuente demanda de la planta y las condiciones climáticas durante su fase de maduración.

## 2.2 Objetivos

### 2.2.1. *Objetivo general*

Identificar y cuantificar relaciones entre condiciones de crecimiento y calidad de las fresas a la cosecha.

### 2.2.2. *Objetivos particulares*

- 1) Obtener los parámetros de un modelo que describa la curva de crecimiento de frutos desarrollados bajo diferentes condiciones ambientales (balance fuente/demanda de la planta, temperatura, humedad del suelo y de la atmósfera).
- 2) Identificar y cuantificar relaciones entre los parámetros de la curva de crecimiento, las condiciones pedo-climáticas en las que se desarrolle el fruto y estado fisiológico de la planta (superficie foliar, número de frutos).
- 3) Identificar y cuantificar relaciones entre la composición química (azúcares y ácidos) del fruto maduro, su curva de crecimiento, las condiciones pedo-climáticas y el estado fisiológico de la planta (superficie foliar, número de frutos) en las que se desarrolle el fruto.

### CAPITULO III MATERIAL Y MÉTODOS

#### 3.1 Experimentos realizados

La investigación se realizó durante Octubre del 2010 a Junio del 2011 en el Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales (IIAF) ubicado en la Posta Veterinaria de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, situada en el km 9.5 de la carretera Morelia- Zinapécuaro, en el municipio de Tarímbaro, Michoacán.

El trabajo consistió en analizar la variabilidad natural y/o provocada en frutos de fresa cv. Albión y cv Festival con la finalidad de identificar las variables ambientales y comprender los mecanismos mediante los cuales se desarrolla la calidad. Para esto, se diseñó un dispositivo experimental con macetas individuales para poder controlar el riego y las condiciones climáticas en las que crecieron las plantas.

Se realizaron dos experimentos sucesivos. El primer experimento se hizo con la variedad Albión. Se siguió el crecimiento de la planta y de los frutos, así como la calidad final de 40 plantas en las que se aplicaron tratamientos diseñados para alterar el balance fuente demanda o las condiciones hídricas de la planta. Como las plantas de este primer experimento no se desarrollaron satisfactoriamente, por diferentes razones (mala calidad de la planta de vivero, heladas y ataque de chinches), se realizó un segundo experimento, esta vez con la variedad Festival. Al igual que en el experimento anterior, se siguió el crecimiento de la planta y de los frutos, así como la calidad final de estos frutos, en 16 plantas. A diferencia del experimento anterior, no se aplicaron tratamientos y únicamente se explotó la variabilidad natural de los frutos.

##### 3.1.1 Dispositivo experimental

Se compraron plantas de fresa de día neutro cv. Albión en Septiembre del 2010 y cv. Festival en marzo del 2011 en los viveros de la Asociación de Freseros de Zamora Michoacán. A las plantas se les aplicó un tratamiento de frío por 15 días para posteriormente establecerlas en macetas de 6 kg de capacidad. Las plantas fueron colocadas en macetas individuales, llenas de tierra para reproducir propiedades físicas del suelo semejantes a las de una parcela de producción. Las macetas fueron colocadas al aire libre para aprovechar variabilidad climática y diseñadas para poder controlar su riego (macetas colocadas de tal forma que se pudieran pesar y recoger el lixiviado).

Previamente a la plantación se realizaron ensayos preliminares a fin de identificar una combinación de sustrato adecuada para el establecimiento de las plantas. Los sustratos o combinación de éstos fueron: 1) Suelo arcilloso normal del lugar, 2) suelo tepetate, 3) proporción 1:2 suelo arcilloso - suelo tepetate, 4) proporción 1:1 suelo arcilloso - suelo tepetate y 5) proporción 2:1 suelo arcilloso - suelo tepetate. Para cada sustrato o combinación se utilizaron tres plantas, una planta por maceta. En las macetas

con solo suelo arcilloso las plantas se marchitaban a los pocos días, esto debido a que el agua no drenaba y la raíz se asfixiaba, mientras que en macetas con solo tepetate el agua se drenaba muy rápidamente. El mejor crecimiento de las plantas ocurrió en la 5ª. Combinación (proporción 2:1 suelo arcillosos – suelo tepetate), la cual se utilizó para el establecimiento del experimento. En este sustrato se realizó una fertilización de fondo a base de 17-17-17 (N-P-K) y sulfato de hierro. Durante el desarrollo del experimento, las plantas se regaron con una solución a 2 mM de nitrato dos veces a la semana.

### 3.1.2 Tratamientos

En el primer experimento (variedad Albión) se emplearon los tratamientos siguientes:

Control: Se utilizaron 10 plantas que se mantuvieron con riego a capacidad de campo y bajo condiciones ambientales naturales. Este estado se logró aplicando 450 ml de agua por planta cada 2 días.

- 1) Alteración del balance fuente - demanda: A fin de limitar tanto la oferta como la demanda de asimilados, se hizo manipulación de hojas y frutos en 12 plantas de acuerdo al esquema siguiente: a seis plantas se les realizaron deshojes, con la eliminación de un foliolo por hoja (las hojas de fresa son palmeadas, subdivididas en tres foliolos), En las otras seis plantas se eliminó la mitad de las flores de la inflorescencia, dejando la otra mitad para la formación de frutos; esto con el propósito de disminuir la competencia y aumentar la disponibilidad de asimilados para los frutos a desarrollar. Los frutos que se eliminaron en las primeras tres plantas fueron frutos impares en relación al orden de aparición (se quitaron el primer fruto, el tercero, el quinto,..) en la inflorescencia y en las otras tres plantas se cortaron frutos pares en relación al orden de aparición en la inflorescencia (se quitaron el segundo fruto, el cuarto, el sexto,..). De esta manera se evitó un sesgo en el muestreo de los frutos.
- 2) Alteración de las relaciones hídricas: Se utilizaron 18 plantas, las cuales se desarrollaron bajo diferentes condiciones hídricas, alterando ya sea la disponibilidad de agua en el suelo o la demanda transpirativa en la atmósfera. En la comprensión del contenido de agua en el suelo es fundamental tener en cuenta que, el agua además de estar en el suelo se encuentra en planta y atmosfera de esta manera forma un continuo hídrico que es susceptible a alterarse. Las propiedades hídricas del suelo son dinámicas y se clasifican en tres estados: el punto de saturación, que es la máxima cantidad de agua que el suelo puede retener contra la fuerza de gravedad; la capacidad de campo, que es el contenido de agua o humedad que es capaz de retener el suelo luego de saturación o de haber sido mojado abundantemente y después dejado drenar libremente, evitando pérdida por evapotranspiración hasta que el potencial hídrico del suelo se estabilice alrededor de 24 a 48 horas luego de la lluvia

o riego; el punto de marchitez permanente, que es el punto de humedad mínima en el cual una planta no puede seguir extrayendo agua del suelo y no puede recuperarse de la pérdida hídrica aunque la humedad ambiental sea saturada. Para alterar la disponibilidad de agua, se definió un protocolo para mantener el suelo a una humedad correspondiente al 50% +/- 15% del intervalo entre capacidad a campo y punto de marchitez (restricción hídrica moderada). El contenido de agua del suelo en el experimento se determinó indirectamente mediante el pesado de las macetas. El peso de la maceta correspondiente a capacidad a campo se determinó después de regar en exceso por varios días consecutivos y dejar escurrir por 48 horas. Para determinar el peso de la maceta al punto de marchitez, se dejó de regar esta planta y se pesó la maceta de manera periódica hasta que la planta llegó a marchitarse durante el día (después de lo cual la planta se regó y se volvió turgente). Para alterar la demanda evaporativa, se diseñó un dispositivo experimental para aumentar la humedad del aire alrededor de la planta: se construyó un cerco de plástico de 1 m de ancho por 2 m de largo. En el centro de este cerco, se instaló una manta que se humedecía periódicamente gracias a una cinta regante programada para hacer 8 riegos de 15 minutos al día (Fig. 6). Tres tratamientos de condiciones hídricas (con seis plantas por tratamiento) se aplicaron, consistiendo en combinaciones de alteración en el suelo y la atmósfera: Estrés hídrico (riego limitante), humidificación de la atmósfera, y combinación de estrés hídrico y humidificación de la atmósfera.

Tabla 2. Ensayo para determinar el estrés hídrico.

Fecha	Peso maceta 1	Peso maceta 2	Peso maceta 3	Estado del suelo
03/11/2010	3905	4354	4474	Capacidad al campo
07/11/2010	3710	4067	4202	
11/11/2010	3693	3790	3971	
17/11/2010	3490	3644	3811	Estrés hídrico
20/11/2010	3385	3594	3687	
24/11/2010	3209	3530	3503	Estado cercano al punto de marchitez



Figura 5. Fotografía de una planta utilizada en el ensayo de estrés hídrico.



Figura 6. Fotografía del dispositivo utilizado en el experimento de control de la humedad atmosférica.

## 3.2 Monitoreo de los experimentos

### 3.2.1 Seguimiento de los frutos

Se registraron las fechas de estados fenológicos (antesis, inicio de crecimiento y cambios de color, hasta la maduración) y la evolución del tamaño de cada fruto. El orden de aparición de los frutos en la inflorescencia se determinó mediante un estambre de un color particular colocado al fruto (Fig. 7); se identificó la inflorescencia y el orden de aparición del fruto en ésta. Se midieron el diámetro ecuatorial y el diámetro polar tres veces a la semana. A partir de las mediciones de diámetro se calcularon los pesos de materia fresca modelados, ello mediante la fórmula  $PF = K (D_1^\alpha D_2^\beta)$ . Los parámetros alfa y beta de esta relación se determinaron en frutos provenientes de plantas no incluidas en el experimento (Tabla 3). Posteriormente se ajustó un modelo de crecimiento del peso de materia fresca a las curvas de crecimiento. Este modelo representa el crecimiento del fruto como la sucesión de dos fases. En cada fase, el crecimiento es aproximado por una función lineal del tiempo. Los cinco parámetros de este modelo fueron: tres fechas: fecha en que inició el crecimiento del fruto (poco después de la floración), fecha en que se observó una aceleración de la velocidad de crecimiento (en general poco antes de detectar el estado blanco) y fecha de fin de crecimiento, y dos pesos: peso ganado durante la primera fase de crecimiento (división celular), y peso ganado durante la segunda fase (expansión celular). A partir de estos parámetros se pudo calcular la duración de las fases, las velocidades de crecimiento y sus pesos ganados en cada fase. A los frutos cosechados se les determinó el número de

aquenos por medio de fotografías; con la ayuda del programa de imágenes GIMP 2 se coloreó cada aquenio y de esta manera se hizo el conteo de los mismos (Fig. 9).

Tabla 3. Mediciones efectuadas sobre el fruto: estado fenológico, diámetro ecuatorial y polar, y peso fresco estimado por el modelo de crecimiento.

Fecha	Estado Fenológico	Diámetro Ecuatorial (mm)	Diámetro Polar (mm)	Peso Estandarizado (g)	Peso Modelado (g)
12/11/2010	Capullo	0	0	0	0.03218
18/11/2010	Antesis	0	0	0	0.12789
22/11/2010	Desarrollo	5.12	8.48	0.20319	0.29361
24/11/2010	Desarrollo	8.11	13.18	0.62354	0.42227
30/11/2010	Desarrollo	8.91	15.13	0.81447	0.91725
02/12/2010	Desarrollo	10.21	17.19	1.13256	1.06422
08/12/2010	Desarrollo	10.50	18.46	1.25594	1.33892
10/12/2010	Desarrollo	10.91	18.94	1.36687	1.39634
13/12/2010	Desarrollo	11.43	19.32	1.53211	1.49831
15/12/2010	Blanqueado	11.71	20.78	1.65649	1.61273
17/12/2010	Blanqueado	12.34	22.00	1.89237	1.80718
22/12/2010	Blanqueado	14.13	24.02	2.54675	2.81008
24/12/2010	Maduración	16.71	25.85	3.87719	3.29187
27/12/2010	Cosecha	16.81	26.84	3.72220	3.81028



Figura 7. Fotografía de una maceta con una planta monitoreada y sus frutos etiquetados.

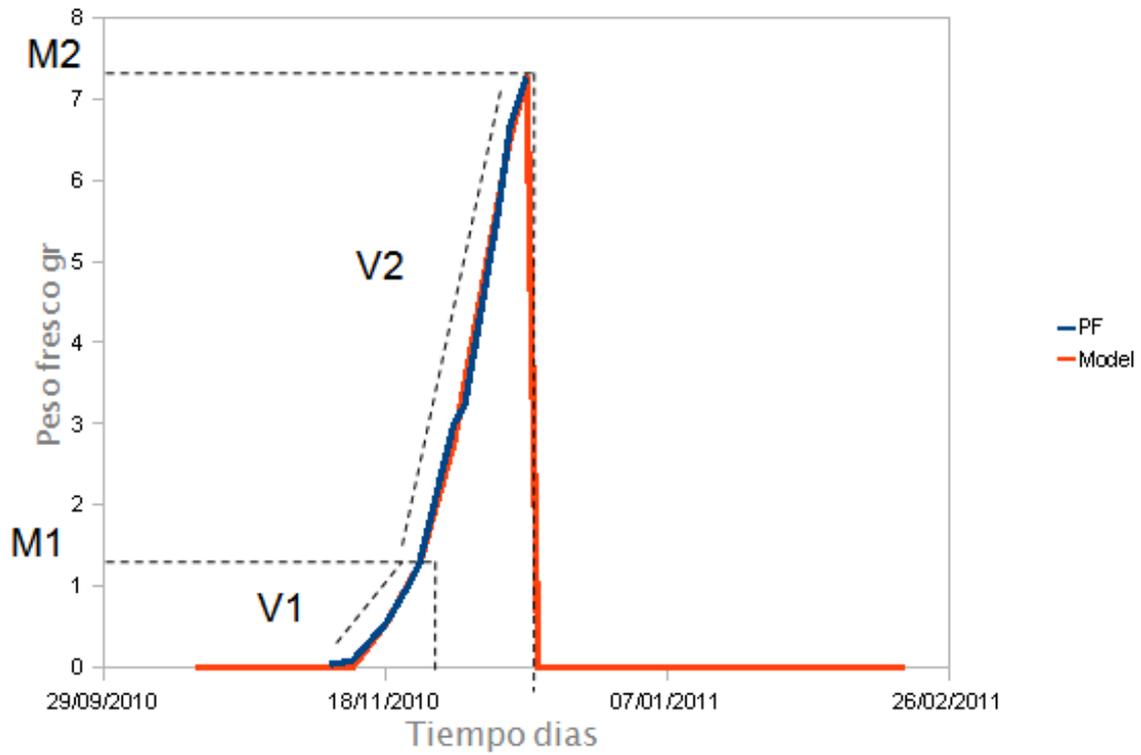


Figura 8. Ejemplo del modelo de crecimiento ajustado a los datos de crecimiento en peso estimado a partir de las mediciones de diámetro (PF = Peso fresco Model = Peso modelado).

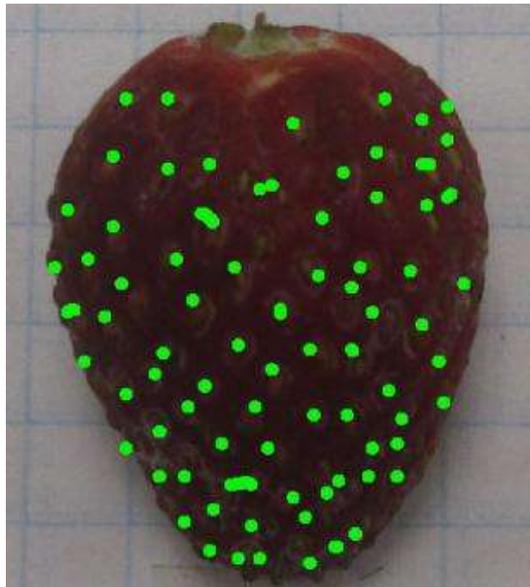


Figura 9. Ejemplo de tratamiento de la imagen del fruto utilizada para contar los aquenios.

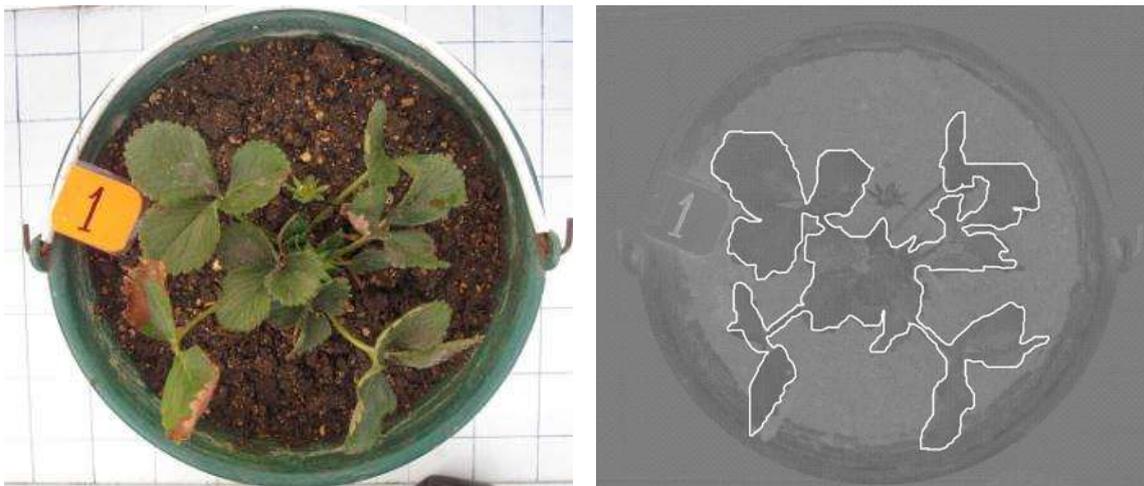


Figura 10. Ejemplo del tratamiento de imagen utilizado para estimar el área foliar de la planta. Izquierda: Fotografía de la maceta. Derecha: Fotografía modificada para medir el área foliar expuesta.

Como observación adicional, se determinó la exposición solar de cada fruto; esto en una escala del 1 al 4, donde los frutos con el número 1 estuvieron totalmente sombreados durante su desarrollo y frutos con el número 4 estuvieron totalmente expuestos al sol.

### 3.2.2 Seguimiento de la superficie foliar

El crecimiento foliar para cada planta se determinó mediante observaciones periódicas con la toma de fotografías del dosel tres veces a la semana (Fig. 10). Con el objetivo de estimar la superficie foliar expuesta, se utilizaron dos programas de análisis de imágenes: GIMP 2 e IMAGE J. El GIMP se usó para identificar el área correspondiente a las hojas de la manera siguiente: se descompuso la imagen en sus componentes de color, LAB, y se aisló la imagen correspondiente al componente A, que mide la intensidad del color verde. A esta imagen se le estableció un umbral para delimitar el área verde correspondiente a las hojas y convertir la imagen a blanco y negro. El valor del área de hojas se midió con IMAGE J, mediante el conteo de los píxeles negros. Se calculó la escala de la fotografía tomando como referencia la distancia correspondiente al diámetro de la maceta. La curva de crecimiento del área foliar se trazó a partir de mediciones durante 5 fechas. Para los análisis de las relaciones fuente – demanda se eligieron 5 periodos a fin de estimar el área foliar, lo cual se hizo al inicio de la floración o anthesis, a mitad de la floración y al final de ésta. Los datos de área foliar sirvieron para cuantificar la oferta total diaria de la planta, para cada fruto,

para cuantificar la demanda de las hojas y para determinar la demanda de crecimiento diaria de las hojas.

### **3.2.3 Seguimiento de las variables climáticas**

Las variables climáticas durante el periodo de experimentación se midieron con una estación meteorológica Davis Vantage Pro (Figura 11), que registra temperatura, radiación solar, humedad relativa, precipitación pluvial y velocidad del viento cada 15 minutos. Se calcularon los valores diarios máximo; mínimo y promedio para cada variable. La información de las variables ambientales obtenidas por las estaciones meteorológicas se descargó y ordenó en una hoja de cálculo. A partir de humedad relativa media y temperatura se calculó el déficit de presión de vapor. El déficit de presión de vapor es la diferencia entre la presión de vapor real (la humedad relativa y es dependiente de la temperatura) y la presión de vapor a saturación y determina la tasa de evaporación. Para obtener valores de estas variables climáticas, para cada fruto se calculó el valor promedio de cada variable durante las dos fases de su crecimiento: de la floración al estado blanco, y del estado blanco a la cosecha.



Figura 11. Vista general del experimento. En el primer plano se observa la estación meteorológica (Davies Vantage Pro) utilizado para el monitoreo climático.

### **3.2.4 Análisis químicos**

Los frutos cosechados se llevaron al laboratorio donde se congelaron en un ultracongelador para análisis de calidad posteriores. En el laboratorio se estimó el peso de materia fresca de cada fruto con una balanza granataría (modelo PR8002 Mettler Toledo).

Los análisis de calidad se realizaron en la pulpa obtenida de la descongelación de los frutos. Para obtener esta pulpa, el fruto congelado fue colocado en una bolsa de látex (cortada de un guante) y una vez descongelado (en promedio después de 5 minutos) se obtuvo la pulpa apretando la bolsa con los dedos hasta que, al tacto la pulpa, pareciera completamente homogénea. Se midió el contenido en sólidos solubles (°Brix) en una gota de la pulpa con un refractómetro manual (Atago®). La medición de pH y acidez titulable se hizo después de recoger la totalidad de pulpa en un vaso de 20 ml y diluirla en un volumen de agua igual al peso fresco del fruto. Se midió el pH de la solución y se tituló con NaOH hasta lograr un pH final de 8.1.

### 3.3 Interpretación de datos

Al final del experimento, se combinaron las diferentes mediciones para caracterizar las condiciones de crecimiento de cada fruto por una serie de indicadores. Estos indicadores fueron: 1) la posición del fruto en la inflorescencia, 2) el área foliar de la planta al momento de la floración, 3) las fechas de los diferentes estados de desarrollo (floración, inicio de crecimiento, estado blanco, estado maduro y fecha de cosecha), 4) los parámetros de su curva de crecimiento (materia fresca agregada y velocidad de crecimiento en las fases verdes y de maduración), 5) el clima (temperaturas y humedad durante cada día entre el mes precedente a la floración y la cosecha, y promedios de temperaturas máxima, mínima y media, de déficit de presión de vapor y de humedad absoluta durante las dos fases de crecimiento: fase verde, de la floración al estado blanco, y fase de maduración, del estado blanco a la cosecha).

Se exploraron las posibles relaciones entre factores medidos (predictores) y variables de crecimiento (dependientes) utilizando el algoritmo randomForest, implementado en el programa R (R Development Core Team 2008). Este algoritmo utiliza árboles de regresión para predecir el valor de la variable dependiente (el peso de materia fresca final por aquenio) en función de cada combinación posible de predictores, y funciona de la manera siguiente: Se crea un número arbitrariamente grande de árboles de predicción (de aquí el nombre de "Forest"), y cada árbol se forma a partir de un juego de predictores seleccionados al azar. El algoritmo evalúa la calidad de cada clasificación, y al repetir esta evaluación con todos los árboles en los que interviene una variable, califica la importancia de esta variable como predictor. Esta evaluación se hace a través de dos indicadores: el error cuadrático de predicción, que indica la precisión media de la predicción, y la "pureza del nodo", que indica la frecuencia de los errores de clasificación.

En el algoritmo randomForest, la lista de predictores puede ser arbitrariamente grande, y los predictores pueden ser correlacionados entre sí, ya que el algoritmo estima

la importancia de un predictor por la calidad de predicción de los árboles de clasificación que lo contienen, independientemente del número de variables tomadas en cuenta como predictores. También, randomForest identifica variables importantes en la predicción, aunque la respuesta a estas variables sea no lineal, o condicionada a otra variable. Los predictores tomados en cuenta para cada variable explicada están mencionados en el texto con los resultados correspondientes.

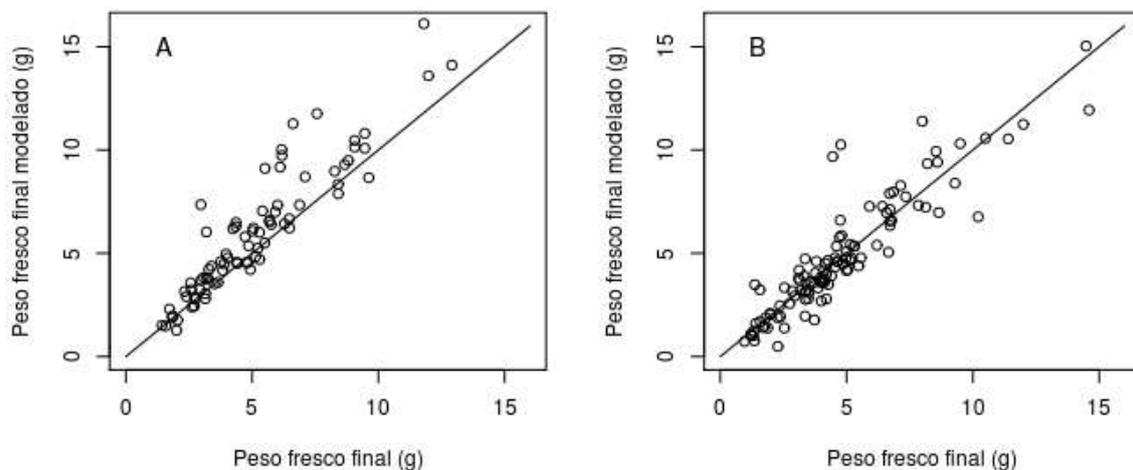
Una vez identificados los factores más importantes que determinan el número de semillas, el crecimiento logrado del fruto y las variables de calidad de éste, se determinaron las relaciones entre estos factores y las variables por explicar. Cuando se encontraron relaciones directas y claras, se establecieron curvas de regresión y se calcularon sus parámetros de regresión.

## CAPITULO IV

### RESULTADOS

#### 4.1 Validación del modelo de crecimiento.

El modelo de crecimiento con el cual se estimó el peso del fruto en la fase de crecimiento II y III a partir de mediciones del diámetro, mostró ser una herramienta útil que indicaba de manera confiable el crecimiento real de los frutos de fresa. En la correlación del peso modelado vs peso fresco real, existió una relación aceptable, lo suficientemente estrecha, es decir, que conforme el crecimiento modelado aumentó, el peso real del fruto también lo hizo (Gráfica 1).



Grafica1. Relación entre peso fresco modelado y peso fresco observado. A: variedad Festival, B: variedad Albión.

Algunos frutos mostraron que la relación no fue tan fuerte. Ello pudo deberse a la presencia de frutos con malformaciones, a la presencia de heladas, o a daños ocasionados por pájaros. Sin embargo, la relación fue bastante buena para ambas variedades.

#### 4.2 Análisis del crecimiento de los frutos

El análisis del crecimiento de los frutos se hizo utilizando un marco teórico clásico de los estudios ecofisiológicos de los frutos. En cualquier momento de su desarrollo, el fruto se puede caracterizar por un potencial de crecimiento (es decir, el

crecimiento que podría lograr en ausencia de limitación a su alimentación en asimilados, agua y minerales). El crecimiento real resulta del producto de este potencial de crecimiento por una serie de factores limitantes que ocurren durante la vida del fruto (estos factores pueden corresponder a su alimentación en asimilados, agua y minerales, o a limitantes climáticas). Las condiciones limitantes para el crecimiento, en una etapa de la vida del fruto, pueden resultar en una disminución temporal del mismo (en este caso, el crecimiento puede recuperarse ulteriormente y el potencial de crecimiento puede cumplirse), o en una reducción del potencial de crecimiento (que corresponde a una reducción irreversible del crecimiento ulterior).

Dentro de este marco, se plantearon las siguientes preguntas:

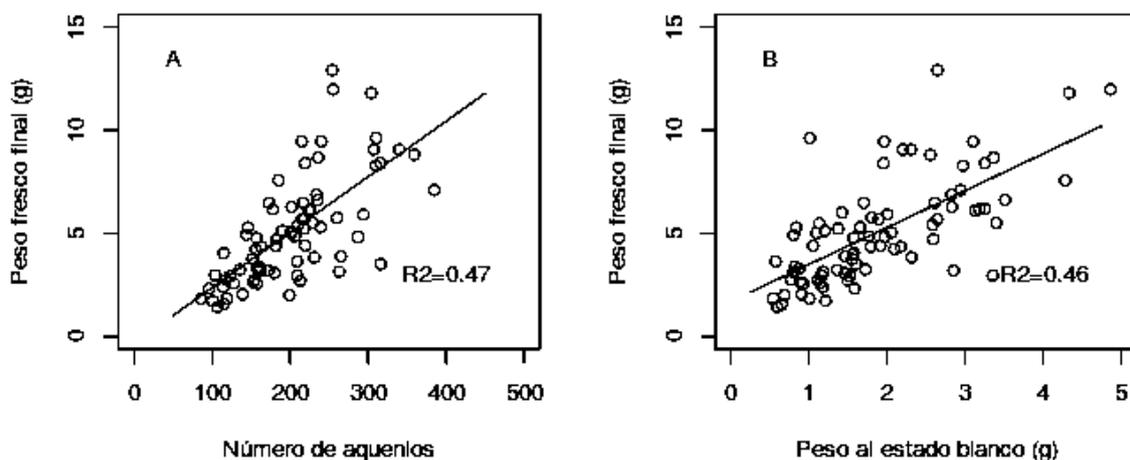
1) ¿Qué variables de crecimiento pueden ser consideradas como indicadores del potencial de crecimiento en las diferentes etapas del desarrollo del fruto?, y ¿En qué etapas del desarrollo del fruto ocurren pérdidas de potencial de crecimiento?

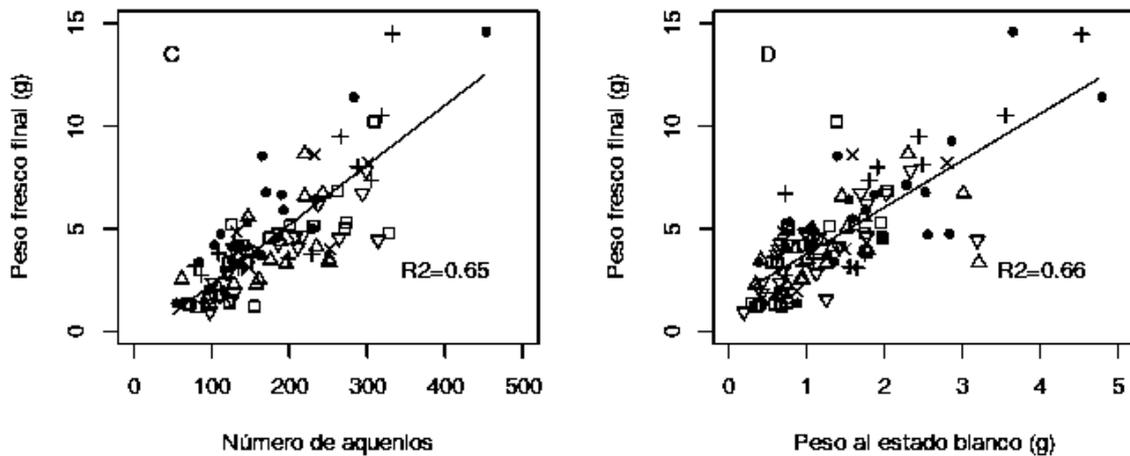
2) ¿Qué factores (ecofisiológicos y climáticos) afectan el crecimiento del fruto durante el periodo entre floración y cosecha?

3) ¿Qué factores (ecofisiológicos y climáticos) anteriores a la floración determinan su potencial de crecimiento inicial?

#### 4.2.1. Relaciones entre parámetros de crecimiento: indicadores de potencial de crecimiento

Se observó una fuerte correlación entre número de achenios y peso fresco a la cosecha en ambos experimentos ( $R^2 = 0.47$  y  $0.65$  para Festival y Albión, respectivamente; Gráfica 2, A y C), así como entre peso fresco al final de la fase verde y peso fresco a la cosecha ( $R^2 = 0.46$  y  $0.66$  para Festival y Albión, respectivamente; Gráfica 2, B y D). Se encontraron también (datos no presentados) correlaciones entre el peso fresco a la cosecha y la velocidad de crecimiento en fase verde expresada en  $\text{g día}^{-1}$  ( $R^2 = 0.57$  y  $0.70$  para Festival y Albión, respectivamente) o en  $\text{g °día}^{-1}$  ( $R^2 = 0.55$  y  $0.60$  para Festival y Albión, respectivamente).



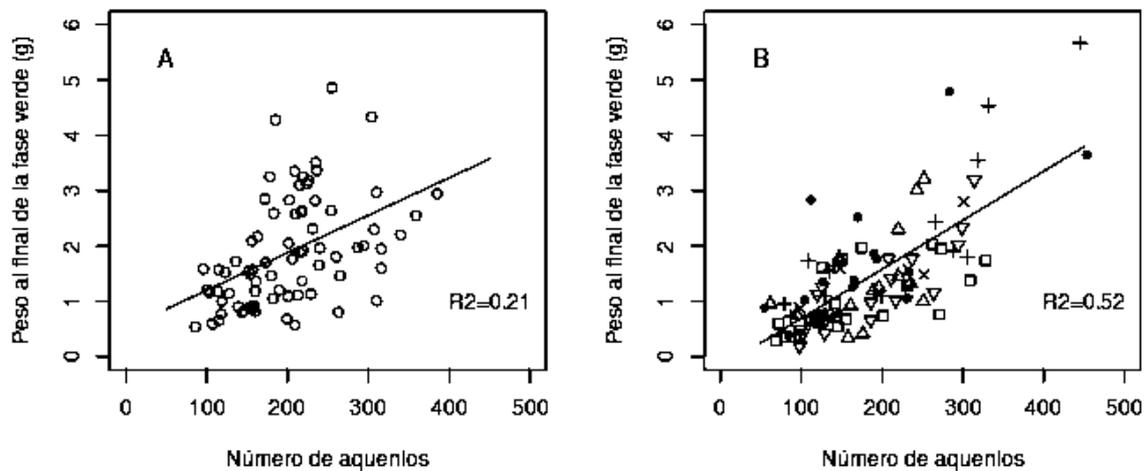


Grafica 2. Relaciones entre numero de achenos y peso al estado blanco vs peso fresco final. A y B: variedad Festival, C y D: variedad Albión.

Estos resultados sugieren que el fruto establece un potencial de crecimiento en las primeras fases de crecimiento, y que este potencial cambia poco durante la fase de maduración. En otras palabras, la mayor parte del peso final del fruto está determinada durante la fase verde, mientras que las condiciones en que se desarrolla el fruto durante la fase de maduración parecen tener poca importancia para determinar el crecimiento del mismo.

#### 4.2.2. Relación entre potencial inicial de crecimiento y crecimiento en fase verde.

Aunque el peso final del fruto está fuertemente correlacionado con el número de achenos (Gráfica 2), no se observa la misma correlación con el peso alcanzado al final de la fase verde (Gráfica 3). Esto se puede interpretar de dos maneras. Una primera interpretación es que existe una compensación entre el crecimiento en la fase de maduración y el crecimiento en fase verde, es decir, que si unos factores limitan el crecimiento durante la primera fase, el fruto ajusta su desarrollo para incrementar el crecimiento en la segunda fase. Otra interpretación es que el inicio de la maduración puede desfasarse con respecto a la curva de crecimiento del fruto, y puede ocurrir más o menos temprano de un fruto a otro.



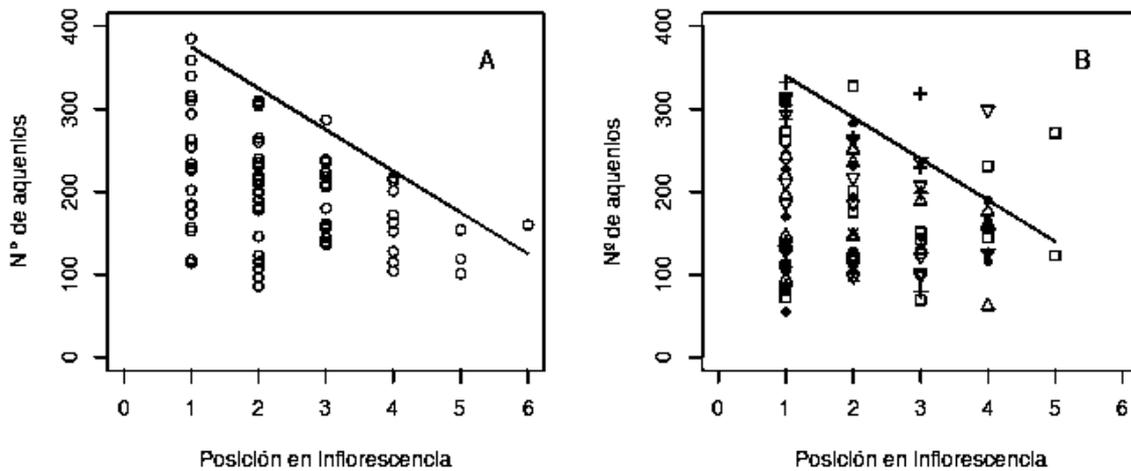
Grafica3. Relación entre el número de achenios y el peso fresco acumulado en fase verde. A: variedad Festival, B: variedad Albión.

### 4.3 Establecimiento del potencial de crecimiento inicial: factores que determinan el número de achenios

Dado que el peso final del fruto se correlaciona principalmente con su número de achenios, resulta importante investigar cuales son los factores que determinan esta variable.

#### 4.3.1. Relación entre número de achenios y posición del fruto en la inflorescencia

Es conocido que dentro de una inflorescencia los primeros frutos en desarrollarse son también los más grandes, mientras los frutos en posición de ramificación secundaria o terciaria de la inflorescencia son más pequeños. Se observó la misma tendencia en cuanto al número de achenios (Gráfica 4), aunque poco significativa ( $R^2= 0.47$  y  $0.42$  para Festival y Albión, respectivamente) debido a la gran variabilidad entre frutos del número de achenios para una misma posición en la inflorescencia.



Grafica 4. Relación entre la posición del fruto en la inflorescencia y el número de achenios. A: variedad Festival, B: variedad Albión.

En cambio, se observa claramente que el número máximo de achenios que un fruto puede tener en determinada posición en la inflorescencia disminuye en función de su rango. En la Gráfica 4, la recta representa una aproximación lineal de esta función. Las ecuaciones que describen el número máximo de achenios en función de la posición en la inflorescencia son las siguientes. Para Festival:  $n^{\circ} \text{ achenios} = 425 - 50 \cdot \text{Posición}$ , y para Albion:  $n^{\circ} \text{ achenios} = 390 - 50 \cdot \text{Posición}$

#### 4.3.2. Identificación de los factores que afectan el número de achenios

Con el objetivo de buscar que otras variables están relacionadas con el número de achenios, se buscaron predictores de la variable derivada “número relativo de achenios”, es decir, la relación entre el número de achenios observados y el número máximo posible en relación a la posición en la inflorescencia (Tablas 1 y 2). Para este objetivo, se utilizó randomForest y se probaron como predictores las variables siguientes: 1) área foliar de la planta al momento de la floración del fruto considerado, 2) número y peso fresco de frutos por  $\text{cm}^2$  de área foliar, 3) temperaturas medias, máximas y mínimas, déficit de presión de vapor y punto de rocío, calculados en diferentes periodos de tiempo antes de la floración (de 1 a 4 días antes, de 5 a 8 días, etc. hasta 28 días antes de la floración), 4) posición del fruto en la inflorescencia y exposición de la flor a la radiación (estimado cualitativamente en una escala de 1 (flor abajo de una hoja) a 4 (flor completamente expuesta al sol) .

Tabla 4. Experimento Festival: clasificación por orden de importancia de las variables que influyen en el número de achenios del fruto (relativo al máximo posible dado por su posición en la inflorescencia).

Orden de importancia	variable	Incremento en error cuadrático	Incremento en pureza de nodo
1	Peso fresco de fruto por área foliar (1 a 4 días antes de la floración.	45.127	2.36E-01

2	Área foliar a la floración	42.456	2.27E-01
3	Numero de frutos por área foliar (1 a 4 días antes de floración)	42.277	2.03E-01
4	Peso fresco de fruto por área foliar (5 a 8 días antes de floración)	38.561	1.70E-01
5	Numero de frutos por área foliar (5 a 8 días antes de floración)	32.537	1.35E-01
6	Temperatura mínima (17 a 20 días antes de floración)	29.708	6.72E-02
7	Temperatura mínima (1 a 4 días antes de la floración)	28.512	7.80E-02
8	Temperatura máxima (21 a 24 días antes de floración)	27.168	6.70E-02
9	Déficit de presión de vapor (13 a 16 días antes de la floración)	22.433	4.18E-02
10	Temperatura máxima (1 a 4 días antes de floración)	21.717	6.14E-02
11	Déficit de presión de vapor (5 a 8 días antes de la floración)	20.724	2.76E-02
12	Temperatura media (9 a 12 días antes de floración)	20.532	3.03E-02
13	Temperatura máxima (9 a 12 días antes de floración)	20.341	2.32E-02
14	Temperatura media (17 a 20 días antes de floración)	20.212	4.32E-02
15	Temperatura máxima (17 a 20 días antes de floración)	20.057	4.32E-02
16	Temperatura media (1 a 4 días antes de floración)	19.422	4.48E-02
17	Temperatura máxima (5 a 8 días antes de floración)	18.783	2.44E-02
18	Temperatura media (5 a 8 días antes de floración)	18.466	2.45E-02
19	Déficit de presión de vapor (21 a 24 días antes de floración)	18.458	4.20E-02
20	Déficit de presión de vapor (9 a 12 días antes de floración)	16.061	2.51 E-02
21	Temperatura máxima (13 a 16 días antes de floración)	15.774	2.36E-02
22	Temperatura media (25 a 28 días antes de floración)	15.324	2.94E-02
23	Temperatura mínima (9 a 12 días antes de floración)	14.982	1.83E-02

24	Déficit de rocío (5 a 8 días antes de floración)	14.145	4.14E-02
25	Temperatura mínima (5 a 8 días antes de floración)	14.052	1.97E-02
26	Temperatura mínima (25 a 28 días antes de floración)	13.793	3.50E-02
27	Otras variables	< 12.5	< 3.00E-02

Tabla 5. Experimento Albión: clasificación por orden de importancia de las variables que influyen en el número de aquenios del fruto (relativo al máximo posible dado por su posición en la inflorescencia)

Orden de importancia	Variable	Incremento en error cuadrático	Incremento en pureza de nodo
1	Posición en la inflorescencia	39.35	6.33E-01
2	Temperatura de rocío (21 a 24 días antes de floración)	26.60	6.72E-01
3	Area foliar a la floración	21.75	1.02E+00
4	Número de frutos por Area foliar (25 a 28 días antes de floración)	17.04	2.47E-01
5	Temperatura de rocío (25 a 28 días antes de floración)	16.89	3.15E-01
6	Temperatura de rocío (17 a 20 días antes de floración)	16.82	2.99E-01
7	Peso fresco de frutos por Area foliar (25 a 28 días antes de floración)	14.72	1.79E-01
8	Número de frutos por Area foliar (25 a 28 días antes de floración)	13.74	2.38E-01
9	Número de frutos por Area foliar (17 a 20 días antes de floración)	12.24	1.66E-01
10	Peso fresco de frutos por Area foliar (25 a 28 días antes de floración)	12.11	2.03E-01
11	Peso fresco de frutos por Area foliar (21 a 24 días antes de floración)	12.07	2.01 E-01
12	Peso fresco de frutos por Area foliar (13 a 16 días antes de floración)	10.94	1.98E-01
13	Peso fresco de frutos por Area foliar (1 a 4 días antes de floración)	10.90	2.32E-01
14	Número de frutos por Area foliar (13 a 16 días antes de floración)	10.49	1.67E-01
15	Número de frutos por Area foliar (9 a 12 días antes de floración)	9.76	2.31 E-01
16	Déficit de presión de vapor (9 a 12 días antes de floración)	9.23	1.08E-01
17	Déficit de presión de vapor (21 a 24 días antes de floración)	8.16	9.09E-02

18	Déficit de presión de vapor (25 a 28 días antes de floración)	7.20	1.40E-01
19	Temperatura máxima (13 a 16 días antes de floración)	6.85	8.42E-02
20	Temperatura máxima (5 a 8 días antes de floración)	6.85	1.56E-01
21	Peso fresco de frutos por Area foliar (17 a 20 días antes de floración)	6.69	1.50E-01
22	Déficit de presión de vapor (13 a 16 días antes de floración)	5.78	6.82E-02
23	Temperatura mínima (25 a 28 días antes de floración)	5.13	2.42E-01
24	Déficit de presión de vapor (1 a 4 días antes de floración)	5.10	7.58E-02
25	Temperatura máxima (25 a 28 días antes de floración)	4.91	8.10E-02
26	Temperatura media (25 a 28 días antes de floración)	4.88	7.57E-02
27	Otras variables	<4.5	<0.13

En la variedad Festival, el número de aquenios estuvo afectado, además de la posición del fruto en la inflorescencia, por el área foliar de la planta en la floración y por la relación frutos/hojas en los ocho días que preceden la floración. También parecieron tener importancia (pero en menor grado) las condiciones climáticas (temperaturas máxima, media y mínima) entre 17 y 20 días antes de la floración. En la variedad Albión, las principales variables que explicaron el número de aquenios fueron, aparte de la posición en la inflorescencia, el área foliar de la planta en la floración, y las condiciones climáticas (en particular las temperaturas y la humedad del aire indicada por la temperatura de rocío) entre 17 y 28 días antes de la floración.

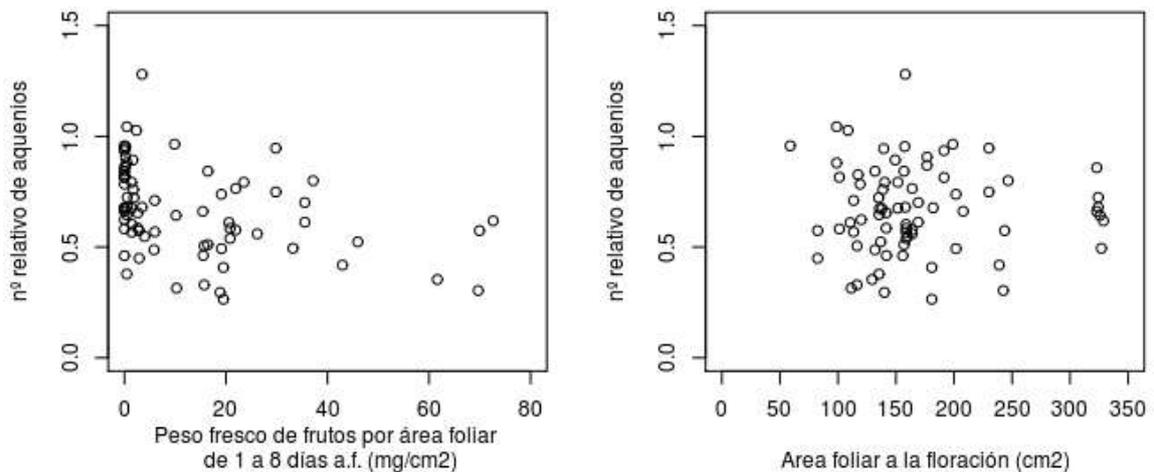
#### ***4.3.3. Relaciones entre condiciones ecofisiológicas y climáticas y número de aquenios***

Después de haber identificado, gracias a randomForest, las variables susceptibles de afectar el número relativo de aquenios (calificadas con mayor importancia en randomForest), se graficaron las relaciones correspondientes.

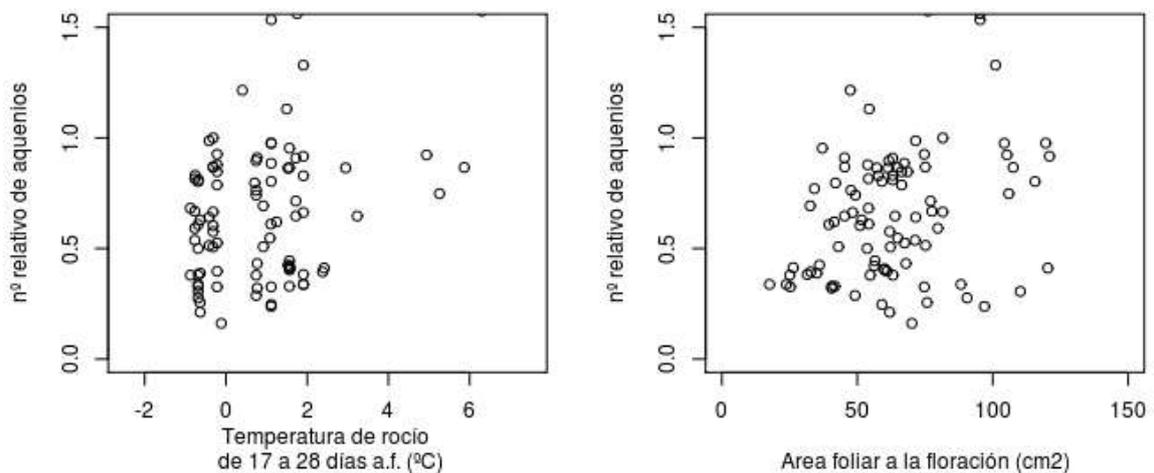
En el caso de Festival, se observó una relación negativa entre el peso fresco de frutos por cm<sup>2</sup> de área foliar, promediado para los 8 días anteriores a la floración, y el número relativo de aquenios (Gráfica 5 A). La gráfica 5 B sugiere, para las plantas con poca área foliar (inferior a 200 cm<sup>2</sup>) una relación positiva entre área foliar y número relativo de aquenios.

En el caso de Albión, no se observa una relación entre el número o peso fresco de frutos por cm<sup>2</sup> de área foliar (aunque esta variable fue identificada como importante

por randomForest). Sin embargo, aparece una relación positiva entre el área foliar de la planta al momento de la floración y el número relativo de achenios (gráfica 6. B). La gráfica 6. A también sugiere una correlación positiva entre humedad atmosférica (temperatura de rocío) de 17 a 28 días antes de la floración y el número relativo de achenios.



Gráfica 5. Relaciones entre las variables de principal importancia detectadas por randomForest y el número relativo de achenios en la variedad Festival.



Gráfica 6. Relaciones entre las variables de principal importancia detectadas por randomForest y el número relativo de achenios en la variedad Albión.

#### 4.4 Efecto de los factores ambientales y ecofisiológicos sobre el crecimiento del fruto.

El crecimiento potencial se establece durante las fases tempranas en la vida del fruto, como son la iniciación floral y la fase de división celular o fase verde, por lo que el crecimiento del fruto de fresa está parcialmente determinado por su número de achenios. Sin embargo, existen otras condiciones que afectan el crecimiento del fruto, en particular la competencia por los asimilados durante el desarrollo de éste y las condiciones climáticas. En esta parte, identificamos cuales fueron las variables ambientales y ecofisiológicas que afectan el crecimiento del fruto y describimos las relaciones entre estas variables y el crecimiento.

#### 4.4.1. Identificación de los factores que afectan el crecimiento del fruto

Como variable indicadora del crecimiento del fruto, se calculó el peso fresco por achenio del fruto (es decir, la relación entre el peso fresco del fruto a la cosecha y su número de achenio). Las variables explicativas consideradas fueron variables climáticas y ecofisiológicas. Dado que tanto las variables climáticas como ecofisiológicas varían cada día durante el desarrollo del fruto, se calcularon, para cada fruto sus promedios durante las dos fases consideradas: fase verde (periodo entre la floración y estado blanco) y la fase de maduración (periodo estado blanco y cosecha). Las variables explicativas seleccionadas para el análisis con randomForest fueron, en fase verde y en fase de maduración respectivamente: área foliar de la planta al momento de la floración, número y peso fresco de frutos en competencia por planta (excluyendo el fruto estudiado), temperaturas máxima, media y mínima, amplitud térmica, temperatura al punto de rocío y déficit de presión de vapor, exposición del fruto al sol (variable cualitativa, con una clasificación de 1 - cubierto por las hojas) a 5 - completamente expuesto).

Tabla 6. Clasificación por orden de importancia de las variables que afectan el crecimiento, cuantificado como el peso fresco por achenio del fruto maduro, en la variedad Festival.

Orden de importancia	Variable	Incremento en error cuadrático	Incremento en pureza de nodo
1	Peso fresco de frutos por área foliar (fase verde)	83.95	6.70E-04
2	Numero de frutos por área foliar (fase verde)	75.83	6.87E-04
3	Temperatura mínima (fase verde)	60.48	6.19E-04
4	Temperatura media (fase verde)	58.13	5.87E-04
5	Temperatura máxima (fase verde)	52.81	2.42E-04
6	Amplitud térmica (fase verde)	44.59	2.94E-04
7	Temperatura mínima (fase maduración)	43.91	2.41 E-04
8	Temperatura de rocío (fase verde)	39.77	3.86E-04
9	Temperatura máxima (fase maduración)	30.72	2.14E-04
10	Déficit de presión de vapor (fase maduración)	27.94	1.31 E-04
11	Amplitud térmica (fase maduración)	27.80	2.32E-04

12	Otras variables	<27.5	< 1.5E-04
----	-----------------	-------	-----------

Tabla 7. Clasificación por orden de importancia de las variables que afectan el crecimiento, cuantificado como el peso fresco por aquenio del fruto maduro, en la variedad Albión.

Orden de importancia	Variable	Incremento en error cuadrático	Incremento en pureza de nodo
1	Tratamiento	63.03	7.58E-04
2	Numero de frutos por área foliar (fase verde)	45.04	7.10E-04
3	Numero de frutos por área foliar (fase maduración)	43.44	5.47E-04
4	Peso fresco de frutos por área foliar (fase maduración)	37.95	4.79E-04
5	Temperatura máxima (fase verde)	23.45	3.37E-04
6	Déficit de presión de vapor (fase verde)	20.77	2.54E-04
7	Peso fresco de frutos por área foliar (fase verde)	20.73	4.69E-04
8	Temperatura mínima (fase maduración)	20.65	3.02E-04
9	Temperatura de rocío (fase verde)	17.76	2.69E-04
10	Amplitud térmica (fase verde)	14.39	2.70E-04
11	Otras variables	< 10	<2.7E-04

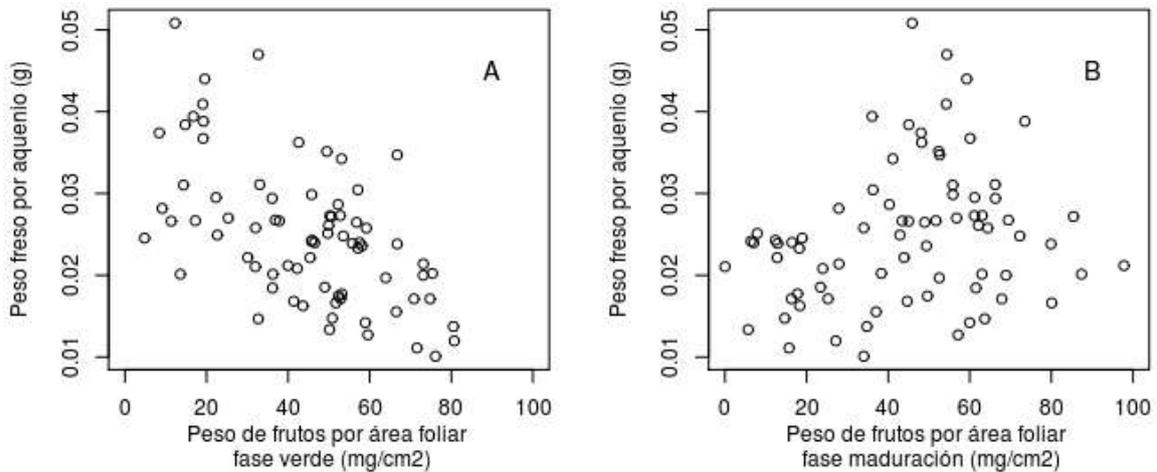
De las variables derivadas del análisis, se identificó que los principales factores que determinan el peso fresco final del fruto son la competencia entre éstos (peso fresco o número de frutos por área foliar) y las temperaturas (máxima, mínima y media). Para Festival, fue esencialmente durante la fase verde que estos factores intervinieron, mientras que en la fase de maduración sólo participaron (y en menor medida) las variables de temperatura y déficit de presión de vapor. Para Albión intervino además el tratamiento, mientras que las variables de competencia entre frutos (número y peso fresco de frutos por área foliar) intervinieron no sólo durante la fase verde sino también durante la fase de maduración.

#### 4.4.2. Relaciones entre condiciones ecofisiológicas y climáticas y crecimiento

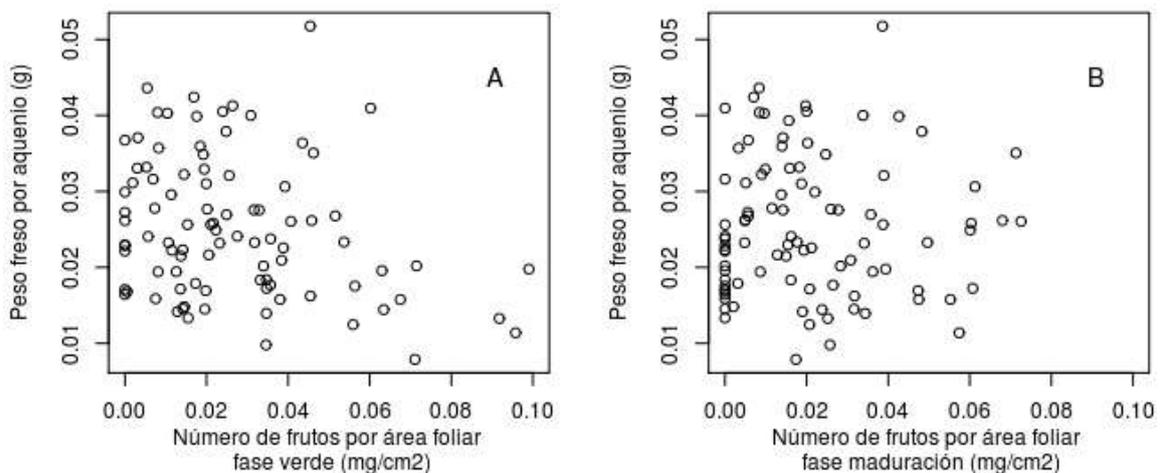
El algoritmo randomForest indica la importancia de las variables explicativas, pero no da ninguna información sobre el tipo de relación que llevan con la variable explicada (esta relación puede ser lineal, no lineal pero monótona, presentar un máximo y mínimo local, o incluso depender del rango de otras variables). Para obtener información sobre la naturaleza de estas relaciones, se graficaron las relaciones entre las variables explicativas identificadas por randomForest y el número de aquenios.

Como identificado por randomForest, se encontró una fuerte correlación entre el crecimiento del fruto (expresado en peso fresco por aquenio) y la disponibilidad de

asimilado, estimada por el número o peso fresco de frutos en competencia por área foliar mostró, tanto en Festival como en Albión (Gráficas 7 y 8). Para festival, existió una relación claramente negativa y aproximadamente lineal entre relación frutos/hojas durante la fase verde (peso fresco de frutos en competencia por área foliar) y el peso fresco por aquenio a la cosecha (Gráfica 7A). En cambio, no se encontró una relación entre estas mismas variables durante la fase de maduración (Gráfica 7B). Para Albión, aunque la relación fruto/hoja aparece claramente determinante para el crecimiento de la pulpa, la relación fue más dispersa, tanto en fase verde como en fase de maduración (Gráfica 8A y 8B, respectivamente).



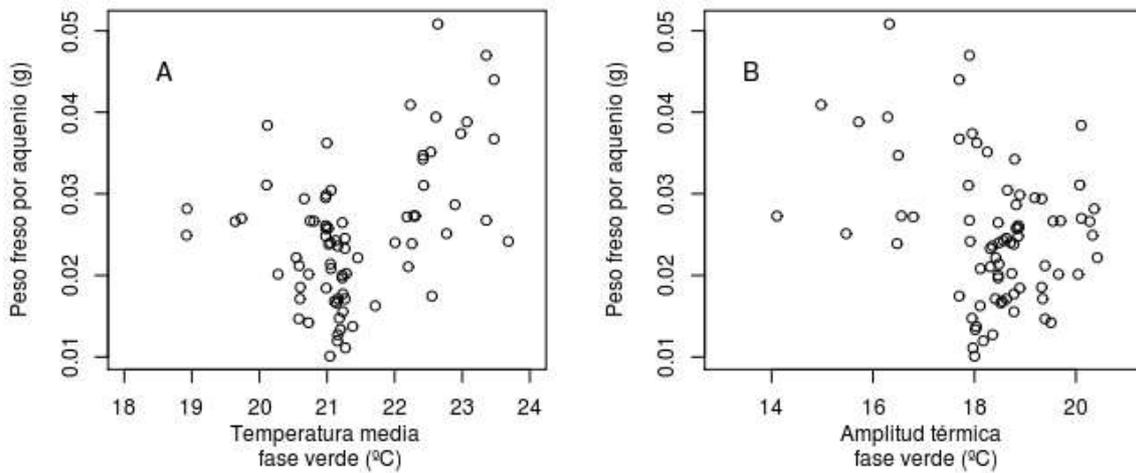
Gráfica 7. Relación entre competencia entre frutos y crecimiento en la variedad Festival: A. Relación entre el peso fresco de frutos por área foliar durante la fase verde y crecimiento del fruto (peso fresco por aquenio). B. Misma relación pero durante la fase de maduración.



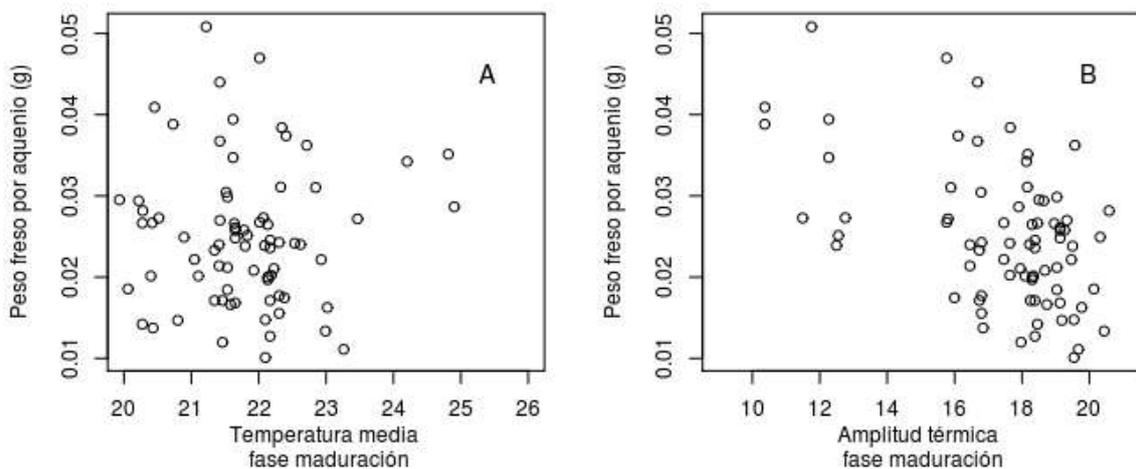
Gráfica 8. Relación entre competencia entre frutos y crecimiento: A. Relación entre el número de frutos por área foliar durante la fase verde y crecimiento del fruto (peso fresco por aquenio). B. Misma relación pero durante la fase de maduración en la variedad Albión.

El efecto de las temperaturas aparece menos claro. Para Festival, se observó una relación positiva entre las temperaturas durante la fase verde (temperatura media,

máxima, mínima y amplitud térmica) y peso fresco por akenio (Gráfica 9A). Las temperaturas durante la fase de maduración tuvieron un efecto similar, pero menos significativo (Gráfica 10 A). El peso fresco por akenio también parece disminuir en caso de fuerte amplitud térmica (diferencia entre Tmax y Tmin), en particular durante la fase de maduración (Gráfica 10 B).



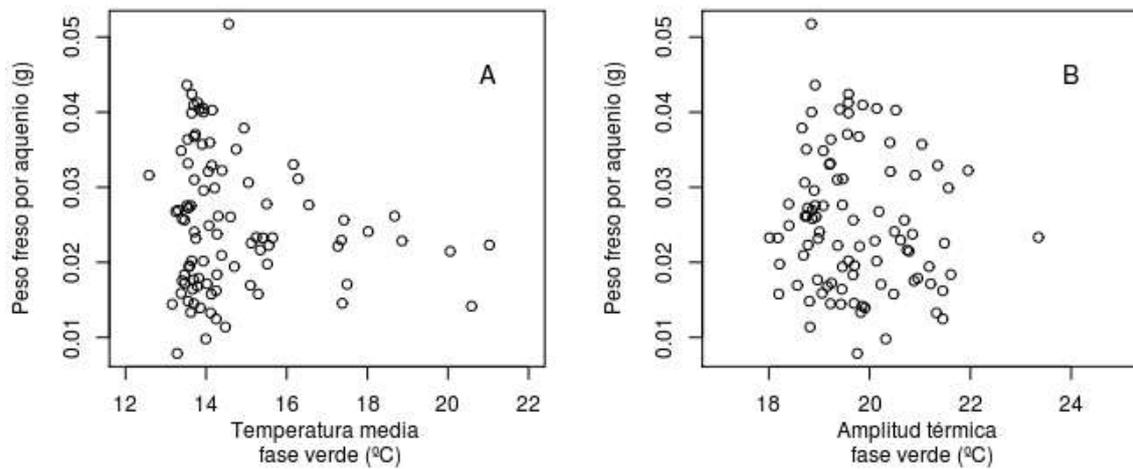
Gráfica 9. Relación entre temperaturas y crecimiento durante la fase verde en la Variedad Festival. A. Relación entre la temperatura media crecimiento del fruto (peso fresco por akenio). B. Relación entre la amplitud térmica y el crecimiento del fruto (peso fresco por akenio).



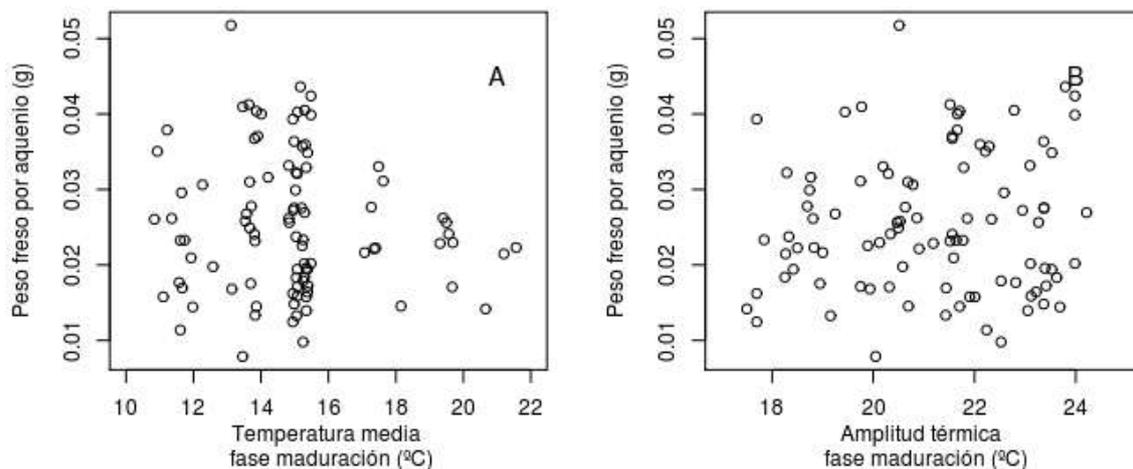
Gráfica 10. Relación entre temperaturas y crecimiento durante la fase de maduración en la Variedad Festival. A. Relación entre la temperatura media y crecimiento del fruto (peso fresco por akenio). B. relación entre la amplitud térmica y el crecimiento del fruto (peso fresco por akenio).

Para Albión, se observa que interviene, pero con menor importancia, la temperatura media diaria (Gráfica 12 A), pero mucho menos en fase de maduración

(Gráfica 12 A). En contraste con Festival, la amplitud térmica no parece estar correlacionada con el peso fresco por aquenio en Albión.



Grafica 11. Relación entre temperaturas y crecimiento durante la fase verde en la Variedad Albión. A. Relación entre la temperatura media y crecimiento del fruto (peso fresco por aquenio). B. relación entre la amplitud térmica y el crecimiento del fruto (peso fresco por aquenio).



Grafica 12. Relación temperaturas y crecimiento durante la fase de maduración en la Variedad Albión. A. Relación entre la temperatura media y crecimiento del fruto (peso fresco por aquenio). B. relación entre la amplitud térmica y el crecimiento del fruto (peso fresco por aquenio).

Los resultados anteriores confirman que los eventos que ocurren en la fase verde tienen la mayor influencia sobre el crecimiento. Los eventos posteriores a la fase verde no muestran un efecto claro ni de los factores climáticos ni de la competencia entre frutos sobre el crecimiento.

Esto sugiere que la expansión del fruto durante la fase de maduración está controlada por el número de células logradas en la fase verde, y que aunque el crecimiento pueda ser más o menos rápido en función de la competencia entre frutos y de las condiciones climáticas, el fruto termina logrando el tamaño correspondiente a su potencial de crecimiento.

## **4.5 Relaciones entre variables de crecimiento y calidad**

El tamaño, el contenido en sólidos solubles (°Brix), el pH y la acidez titulable son algunas de las variables que permiten caracterizar la calidad de un fruto carnoso. En particular, tamaño y °Brix son con frecuencia utilizados como criterios que definen el precio del fruto en el mercado (Guichar et al 1992). Por otro lado, la relación entre °Brix y acidez titulable determina, en gran parte, la percepción del sabor dulce del fruto (Robertson *et al.*, 1988). La sacarosa, glucosa, fructosa y sorbitol son los principales azúcares encontrados en los frutos de la mayoría de las plantas pertenecientes al grupo de las rosáceas (Genard y Souty, 1996). En durazno (*Prunus pérsica* L. Batsch), la sacarosa es el azúcar dominante seguido por los azúcares reducidos (glucosa y fructosa). En relación a los ácidos, los más abundantes son el ácido málico y cítrico, mientras que el contenido de sorbitol es siempre bajo al igual que los azúcares unidos a alcoholes que son demasiado escasos para influir en el sabor del fruto (Genard *et al.*, 1999., Rhodas 1980).

En un primer tiempo, se evaluaron las relaciones entre parámetros de calidad siguiente: °Brix, acidez titulable y pH para detectar si existen asociaciones entre ellos. En un segundo tiempo, se evaluó si estas variables se relacionan con algunas características de la curva de crecimiento del fruto. Dado que el crecimiento del fruto está determinado por su potencial de crecimiento y la disponibilidad de asimilados, el análisis de las relaciones entre contenido en azúcares solubles y/o acidez y crecimiento identifican cómo estos factores intervienen en la elaboración de la calidad.

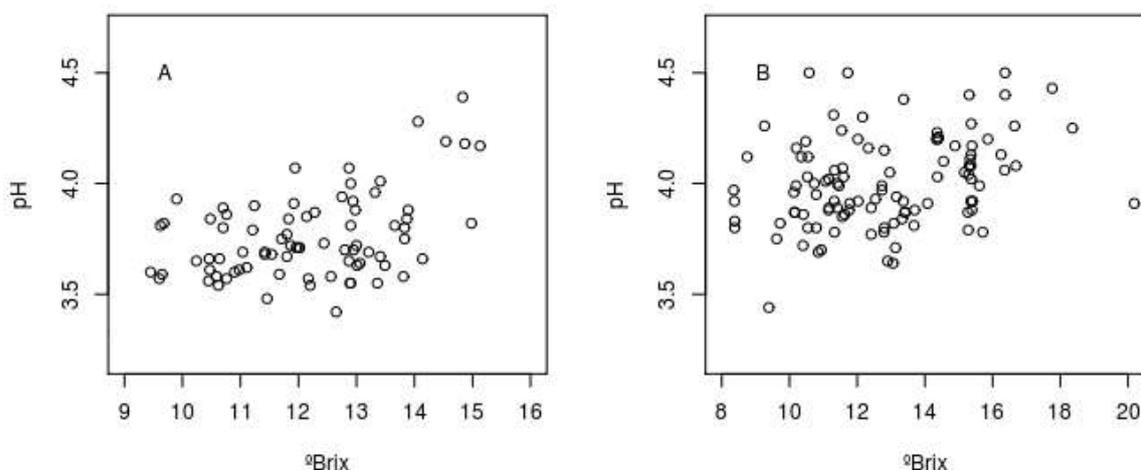
### **4.5.1 Relaciones entre variables de calidad.**

Tanto en Festival como Albión, se observó una relación, entre el contenido en azúcar del fruto y su acidez.

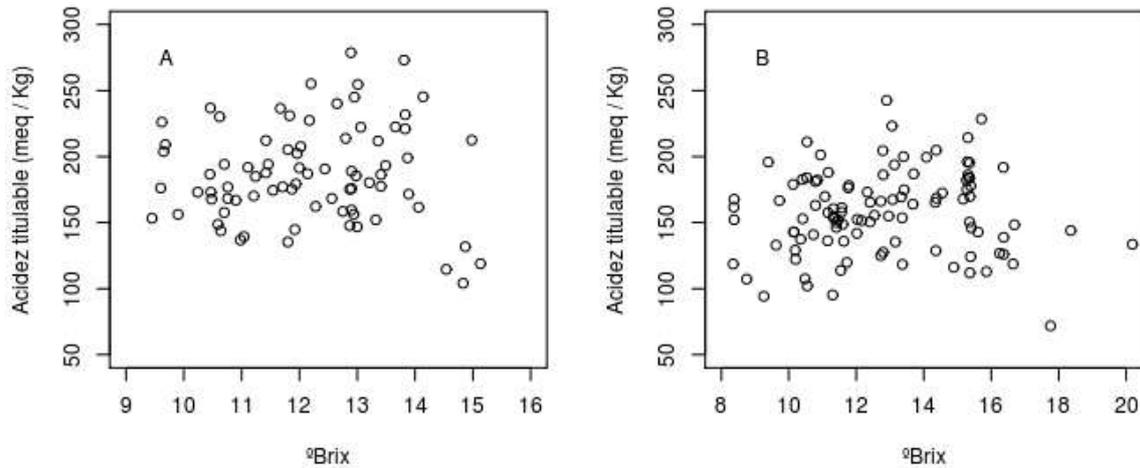
El pH presentó una correlación positiva con el contenido en sólidos solubles en las dos variedades evaluadas (Gráfica 13). Cabe notar que esta relación parece más marcada para los frutos con un contenido en azúcar alto (con un contenido en sólidos solubles superior a 12 °Brix), mientras que en los frutos de bajo contenido en azúcar (con un contenido en sólidos solubles entre 8 y 12 °Brix), no parece existir relación entre contenido en sólidos solubles y pH.

Por su parte, la acidez titulable, a primera vista, no parece presentar una relación clara con el contenido en sólidos solubles (Gráfica 14). Sin embargo, esta ausencia de tendencia parece deberse al hecho de que muchos frutos con un contenido en azúcar muy alto (superior a 13 °Brix para Festival, y a 14 °Brix para Albión) tuvieron una maduración anormal, es decir que se deshidrataron en la planta, antes de la cosecha. Estos frutos siempre presentaron una acidez titulable baja. Al no tomar en cuenta estos frutos, se observó una correlación positiva entre la acidez titulable y el contenido en sólidos solubles ( $R^2 = 0.39$  y  $R^2 = 0.52$  para Festival y Albión, respectivamente).

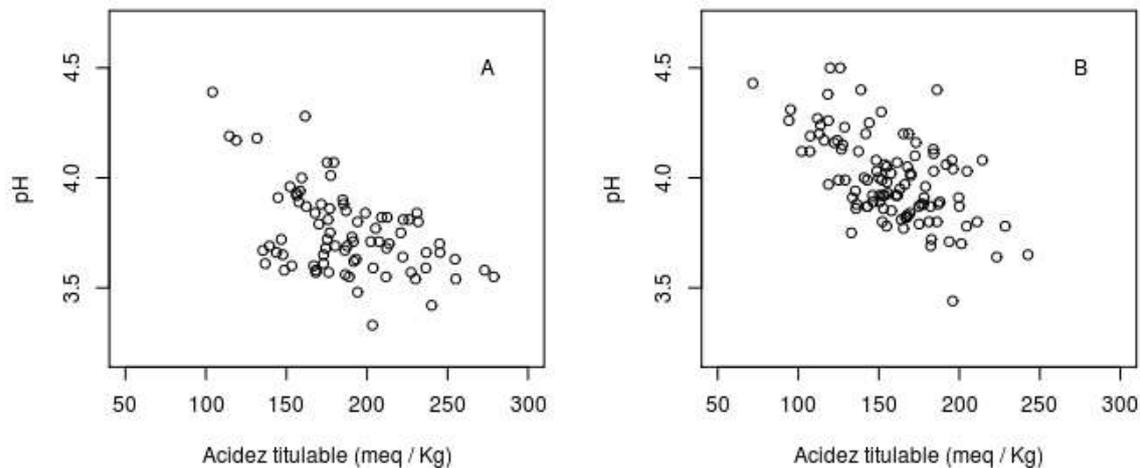
Es interesante notar que el contenido de sólidos solubles presentó una correlación positiva tanto con el pH como, en menor medida, con la acidez titulable. Esto parece en contradicción con lo esperado a partir del funcionamiento de las reacciones ácido-básicas: un aumento de acidez titulable corresponde a una mayor producción de ácidos orgánicos en el fruto, lo que, a una concentración de cationes constante, resultaría en un aumento de la relación entre formas protonadas y disociadas de los ácidos y a una disminución del pH. Esta relación se presenta en la Gráfica 15, donde se observa una clara relación negativa entre acidez titulable y pH. Por lo anterior, el hecho que el pH y la acidez titulable aumentan de manera paralela con el contenido de azúcar del fruto sugiere que, además de la concentración de ácidos orgánicos, la concentración de cationes (es decir, de las bases conyugadas de los ácidos) aumenta más rápidamente que la de los ácidos orgánicos.



Gráfica 13. Relación entre contenido en sólidos solubles (°Brix) y pH. A: variedad Festival, B: variedad Albión.



Gráfica 14. Relación entre contenido en sólidos solubles (°Brix) y acidez titulable. A: variedad Festival, B: variedad Albión.

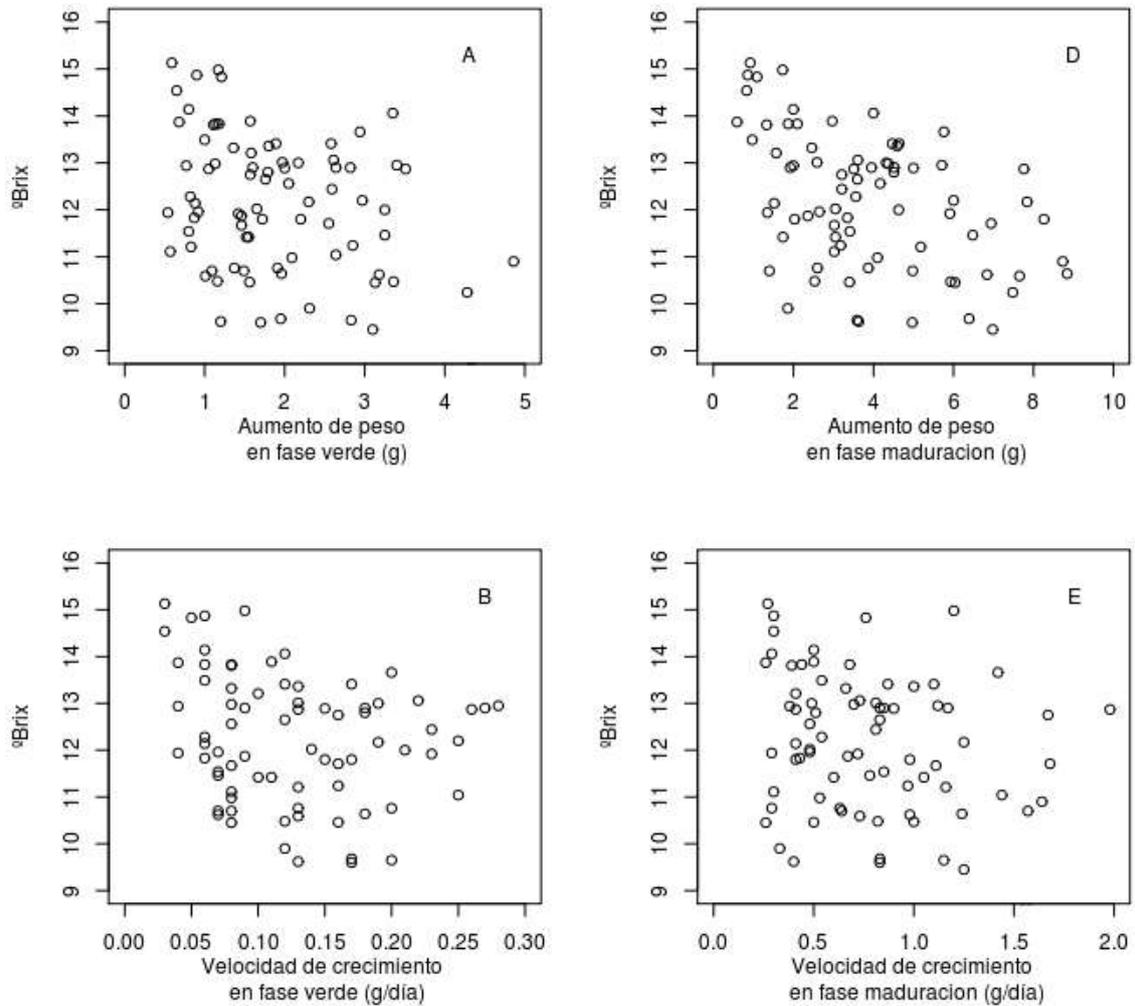


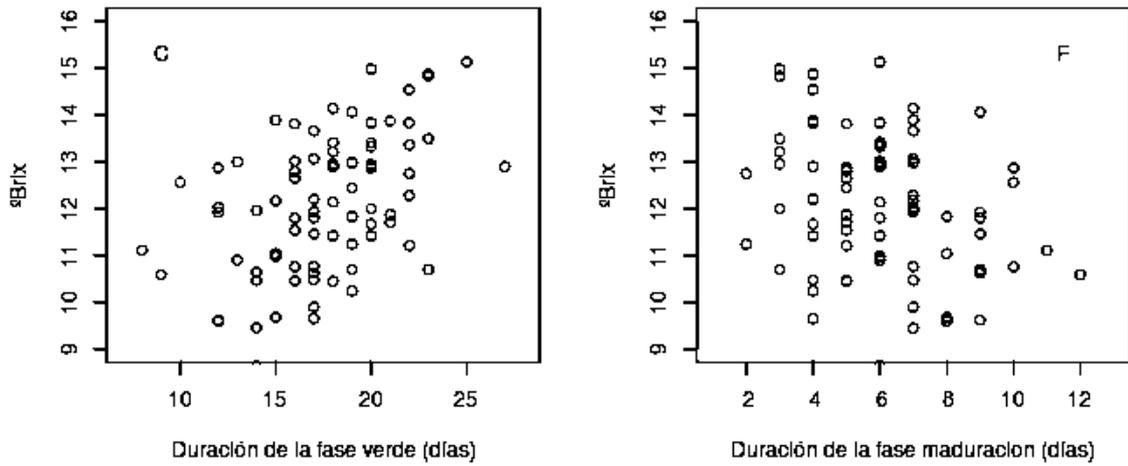
Gráfica 15. Relación entre acidez titulable y pH. A: variedad Festival, B: variedad Albión.

#### 4.5.2 Relaciones entre parámetros del modelo de crecimiento y calidad.

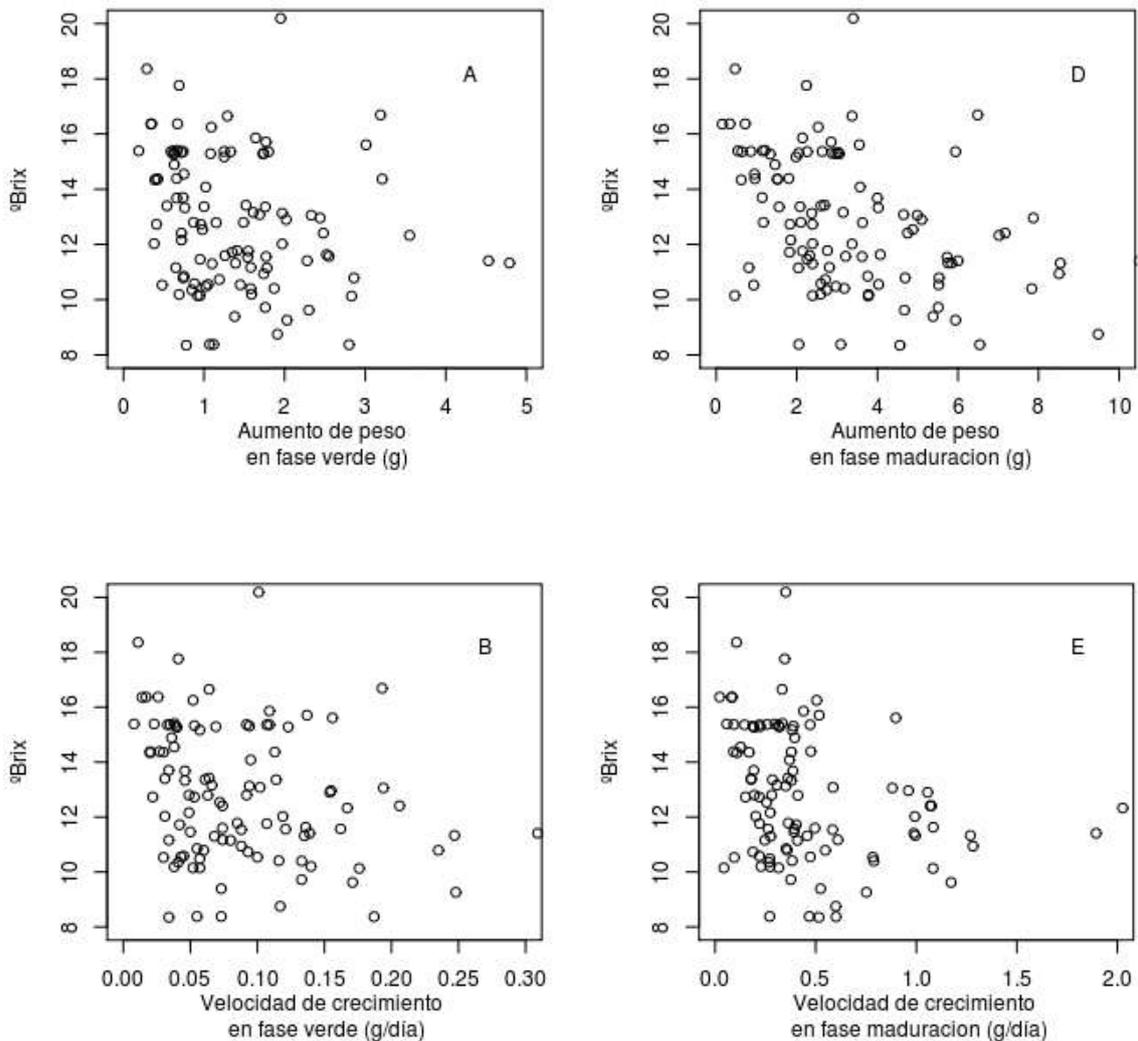
En ambos experimentos, el contenido en sólidos solubles a la cosecha se correlacionó negativamente con el crecimiento del fruto (Gráficas 16 y 17), sea en término de aumento de peso (parámetros P1 y P2 para la fase verde y maduración, respectivamente) o en velocidad de crecimiento (parámetros V1 y V2 para la fase verde y maduración, respectivamente). En el caso de Festival, el contenido en sólidos solubles se correlacionó de manera más estrecha con los parámetros de crecimiento de la fase verde (Gráfica 16 A, B y C) que con los de la fase de maduración (Gráfica 16 D, E y F). El caso contrario se observó para Albión, donde la correlación fue más estrecha con los parámetros de crecimiento de la fase de maduración que con los de la fase verde (Gráficas 17 A, B, C y D).

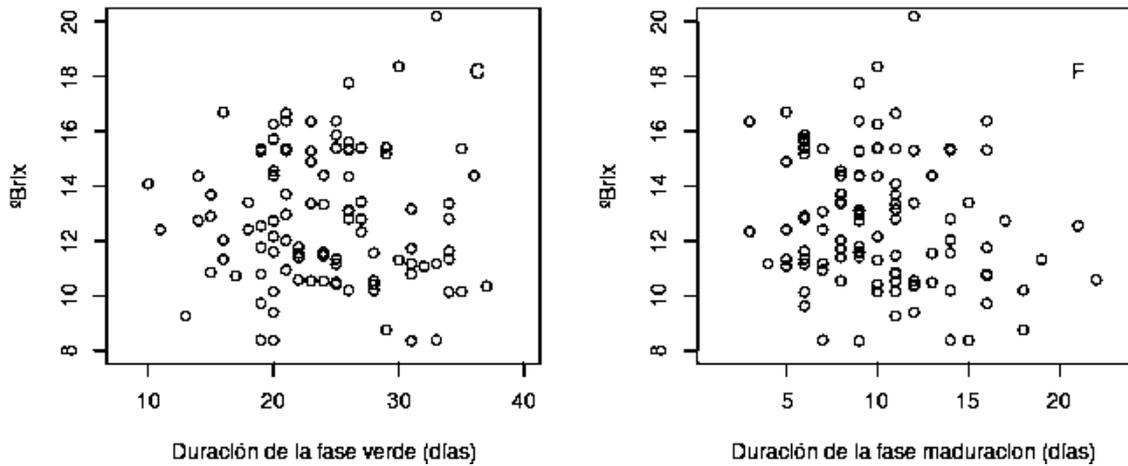
Un parámetro que parece fuertemente correlacionado con el contenido en sólidos solubles es la duración de las dos fases de crecimiento. Para Festival, existió una correlación positiva bastante estrecha entre la duración de la fase verde y el contenido de sólidos solubles y una correlación negativa en la duración de la fase de maduración y el contenido de sólidos solubles. Para Albión, esta correlación no fue evidente.



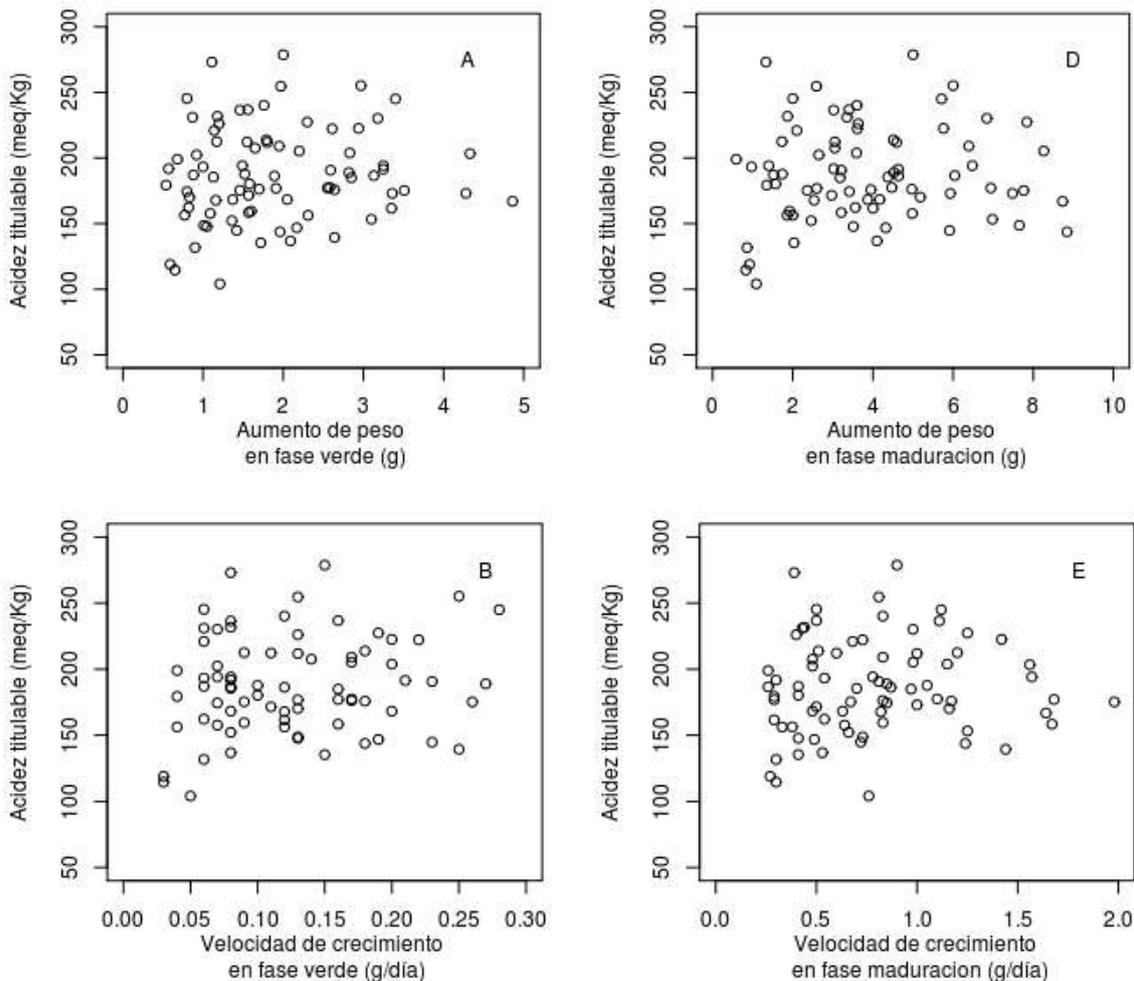


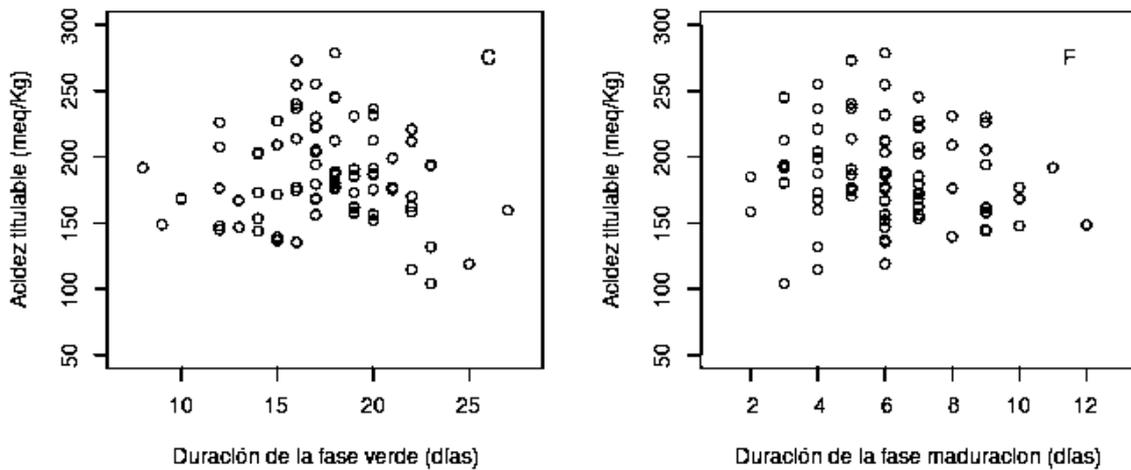
Gráfica 16. Relaciones entre parámetros del modelo de crecimiento y contenido en sólidos solubles ( $^{\circ}$ Brix) del fruto a la cosecha en la variedad Festival. Columna izquierda: parámetros correspondientes a la primera fase de crecimiento (verde): A: parámetro P1, B: parámetro V1 y C: duración de la base verde (Tblanco – Tflor). Columna derecha: parámetros correspondientes a la segunda fase de crecimiento (maduración): D: parámetro P2, E: parámetro V2 y F: duración de la base verde (Tcosecha – Tblanco).



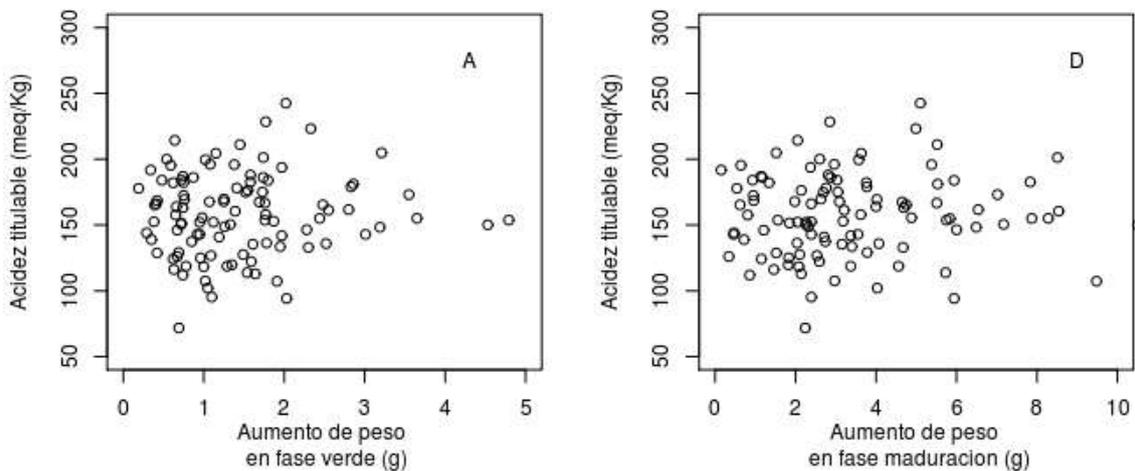


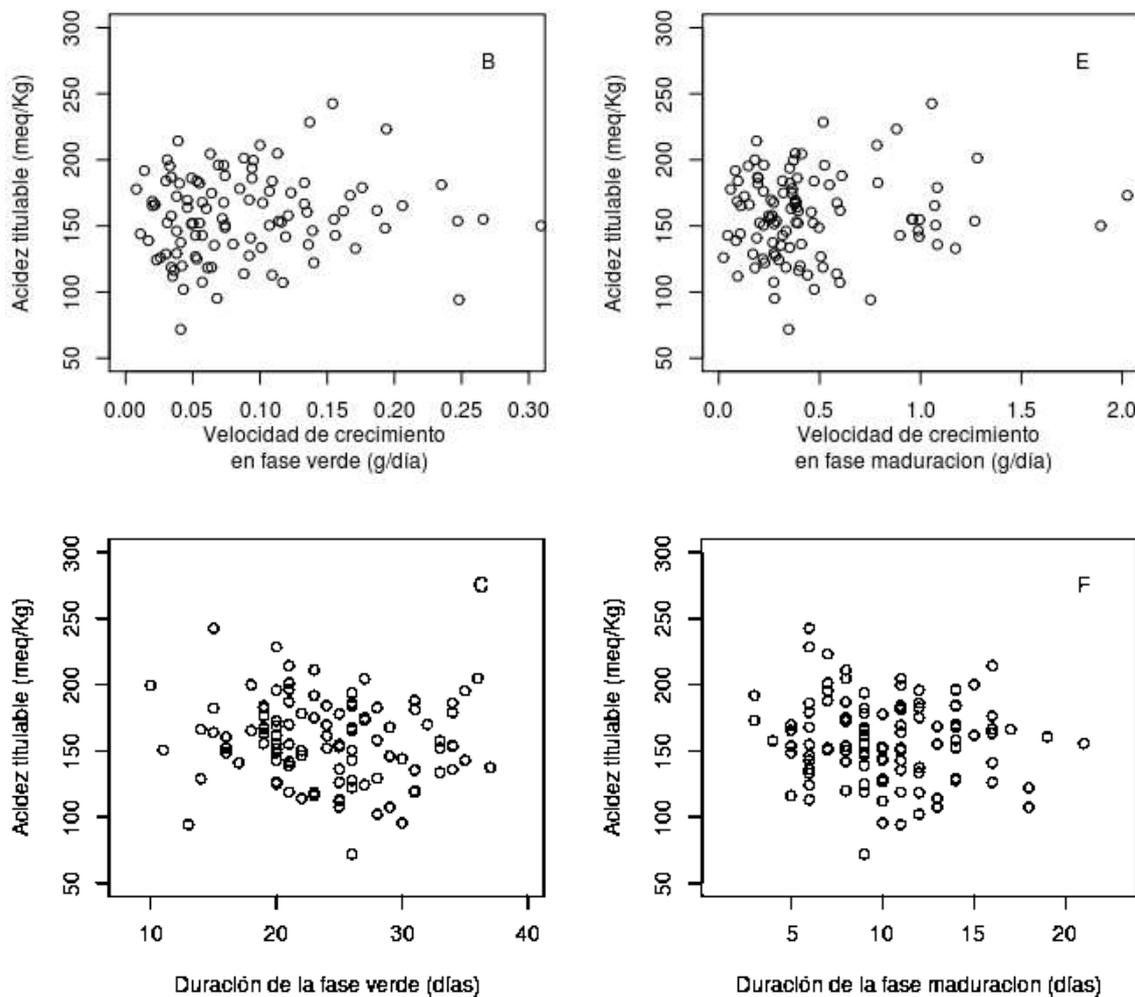
Gráfica 17. Relaciones entre parámetros del modelo de crecimiento y contenido en sólidos solubles (°Brix) del fruto a la cosecha en la variedad Albión. Columna izquierda: parámetros correspondientes a la primera fase de crecimiento (verde): A: parámetro P1, B: parámetro V1 y C: duración de la base verde (Tblanco – Tflor). Columna derecha: parámetros correspondientes a la segunda fase de crecimiento (maduración): D: parámetro P2, E: parámetro V2 y F: duración de la base verde (Tcosecha – Tblanco).





Gráfica 18. Relaciones entre parámetros del modelo de crecimiento y acidez titulable del fruto a la cosecha en la variedad Festival. Columna izquierda: parámetros correspondientes a la primera fase de crecimiento (verde): A: parámetro P1, B: parámetro V1 y C: duración de la base verde (Tblanco – Tflor). Columna derecha: parámetros correspondientes a la segunda fase de crecimiento (maduración): D: parámetro P2, E: parámetro V2 y F: duración de la base verde (Tcosecha – Tblanco)





Gráfica 19. Relaciones entre parámetros del modelo de crecimiento y acidez titulable del fruto a la cosecha en la variedad Albión. Columna izquierda: parámetros correspondientes a la primera fase de crecimiento (verde): A: parámetro P1, B: parámetro V1 y C: duración de la base verde (Tblanco – Tflor). Columna derecha: parámetros correspondientes a la segunda fase de crecimiento (maduración): D: parámetro P2, E: parámetro V2 y F: duración de la base verde (Tcosecha – Tblanco).

#### 4.6 Efecto de los factores ambientales y ecofisiológicos sobre la calidad.

En esta parte, se buscó identificar relaciones directas entre las condiciones ecofisiológicas (balance frutos/hojas) y climáticas (temperaturas y humedad) en las que crece el fruto y su calidad, medida en términos de contenido en sólidos solubles ( $^{\circ}$ Brix), acidez titulable y pH.

En los párrafos anteriores, se examinaron, por un lado las relaciones entre estos factores y al crecimiento, y por otro lado las relaciones entre crecimiento y calidad. En

esta parte, se intentó detectar si las relaciones identificadas anteriormente se traducían en relaciones entre condiciones ecofisiológicas y climáticas y calidad.

#### 4.6.1 Contenido en azúcares.

Para ambos experimentos, el factor más importante que determinó el contenido de azúcares fue el peso de materia fresca por aquenio (Tablas 5 y 6). Esta relación se puede interpretar como un efecto de dilución. Si el contenido en materia seca del fruto es determinado por su potencial de crecimiento (número de aquenios), mientras que su volumen es proporcional a la materia fresca, el contenido en materia seca será inversamente proporcional a la relación materia fresca por aquenio.

Las variables indicadoras de la competencia entre frutos (relación frutos/hojas) también aparecen importantes en la elaboración del contenido en azúcares. Para Festival, aparecen como predictores importantes el peso de materia fresca por cm<sup>2</sup> de área foliar (sea en fase verde o en fase de maduración). Para Albión, también aparecen el número y peso de materia fresca de frutos por área foliar, pero únicamente durante la fase verde (no aparece entre las variables importantes ninguna variable indicadora de la relación frutos/hojas durante la fase de maduración).

Las variables climáticas aparecieron entre los predictores del contenido en sólidos solubles, pero con menor importancia. Para Festival, durante la fase verde importaron la temperatura máxima y (pero con menos importancia) las temperaturas mínimas y medias y la amplitud térmica. Durante la fase de maduración, fueron importantes la amplitud térmica y el déficit de presión de vapor. Para Albión, durante la fase verde aparecieron como variables importantes la temperatura de rocío y (con menor importancia) el déficit de presión de vapor. Durante la fase de maduración, las variables importantes fueron el déficit de presión de vapor en fase de maduración y la temperatura de rocío en fase de maduración, así como (con menor importancia) las temperaturas mínima y media.

Tabla 8. Importancia de los factores ecofisiológicos y climáticas para el contenido de sólido solubles en la variedad Festival

Orden de importancia	Variable	Incremento en error quadratico	Incremento en pureza de nodo
1	Peso fresco por aquenio	61.95	23.43
2	Peso fresco de frutos por Area foliar (fase verde)	52.52	15.13
3	Peso fresco de frutos por Area foliar (fase maduración)	51.83	17.54
4	Amplitud térmica (fase maduración)	43.00	10.58
5	Temperatura máxima (fase verde)	40.67	8.46
6	Amplitud térmica (fase verde)	35.60	7.75
7	Temperatura mimina (fase verde)	34.99	9.20
8	Déficit de presión de vapor (fase maduración)	30.83	6.00

9	Número de frutos por Area foliar (fase verde)	27.83	9.28
10	Temperatura media (fase verde)	27.31	7.55
11	Otras variables	<25	<7.5

Tabla 9. Importancia de los factores ecofisiológicos y climáticas para el contenido de sólido solubles en la variedad Albión.

Orden de importancia	Variable	Incremento en error cuadrático	Incremento en pureza de nodo
1	Peso fresco por aquenio	107.46	110.18
2	Déficit de presión de vapor (fase maduración)	27.88	23.46
3	Número de frutos por Area foliar (fase verde)	27.67	26.38
4	Peso fresco de frutos por Area foliar (fase verde)	23.75	28.34
5	Temperatura de rocío (fase verde)	22.69	16.79
6	Exposición al sol	22.30	16.11
7	Déficit de presión de vapor (fase verde)	21.65	19.99
8	Tratamiento	20.87	18.83
9	Temperatura mínima (fase maduración)	20.59	17.23
10	Temperatura media (fase maduración)	20.11	19.33
11	Temperatura de rocío (fase maduración)	18.18	22.31
12	Otras variables	< 18	<40

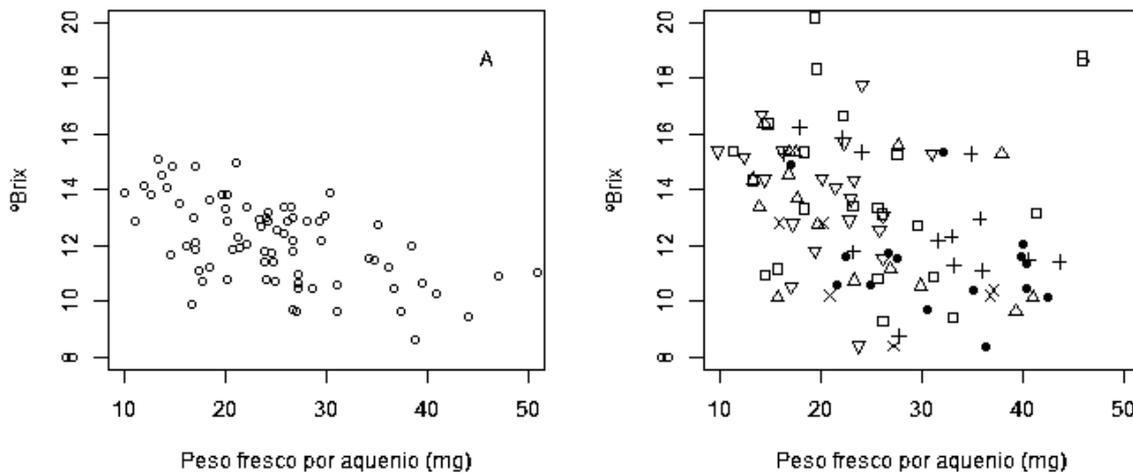
Se graficaron las relaciones entre predictores identificados por randomForest y el contenido de sólidos solubles.

Una relación negativa entre peso fresco por aquenio y contenido en sólidos solubles se observó claramente, tanto para Festival como para Albion (Gráfica 20 A y B). Esta relación se puede interpretar como un efecto de dilución.

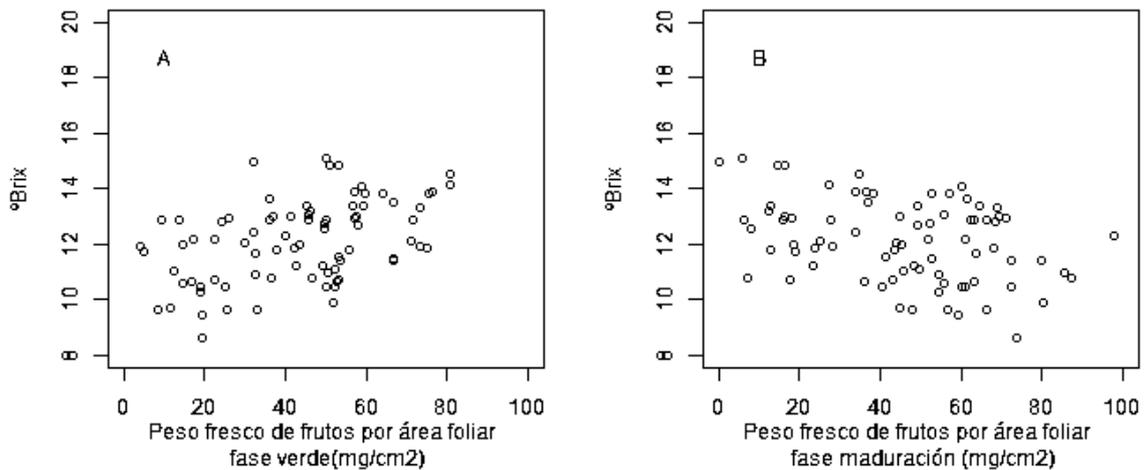
La Gráfica 21 muestra las relaciones observadas entre el balance frutos/hojas (caracterizado por el peso fresco de frutos en competencia por  $\text{cm}^2$  de área foliar). En los dos experimentos, se encontró una relación positiva entre el balance frutos/hojas durante la fase verde y el contenido en sólidos solubles (Gráfica 21 A y C), y una relación negativa entre el balance frutos/hojas durante la maduración y el contenido en sólidos solubles (Gráfica 21 B y D). La correlación negativa entre el balance frutos/hojas durante la maduración y el contenido de sólidos solubles del fruto cosechado se explica por el hecho que la competencia entre frutos limita la disponibilidad de asimilados y por lo tanto, la capacidad del fruto para almacenar azúcares. Es más sorprendente la correlación positiva entre el balance frutos/hojas durante la fase verde y el contenido de sólidos solubles del fruto: significa que un fruto que sufre una disponibilidad limitada de asimilados durante su fase verde tiende a acumular más sólidos solubles durante su maduración. Una explicación posible de esto es que un fruto que sufre una limitación de disponibilidad de asimilados durante la fase

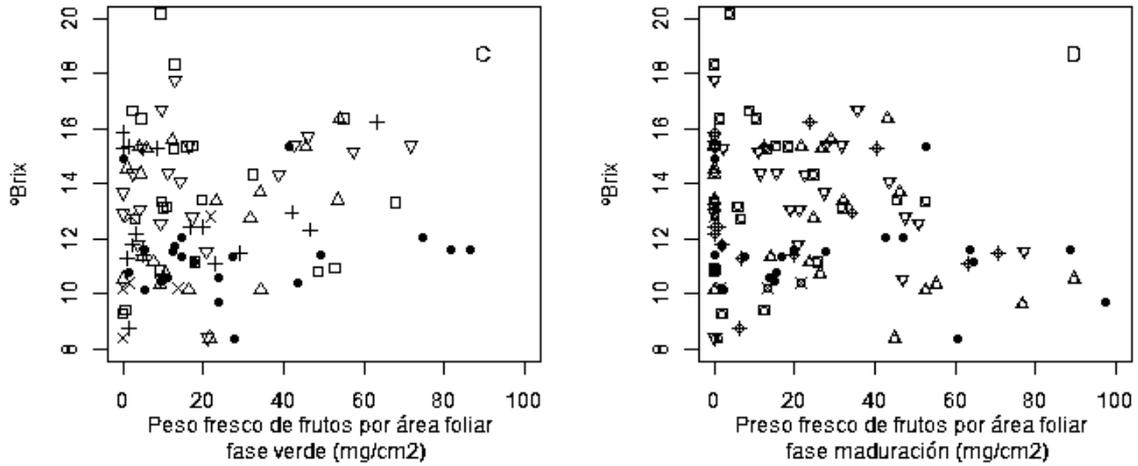
verde adquiere un potencial de crecimiento menor, pero lo cumple en mayor proporción durante la maduración.

En contraste con las variables anteriores, las variables climáticas (temperatura y humedad) tuvieron efectos poco claros sobre el contenido en sólidos solubles (Gráficas 22, 23 y 24). No se detectaron relaciones visibles entre temperaturas, amplitudes térmicas o humedad del aire y contenido en sólidos solubles. Esto significa probablemente que si estos factores intervienen, lo hacen mediante interacciones complejas con la disponibilidad de asimilados.

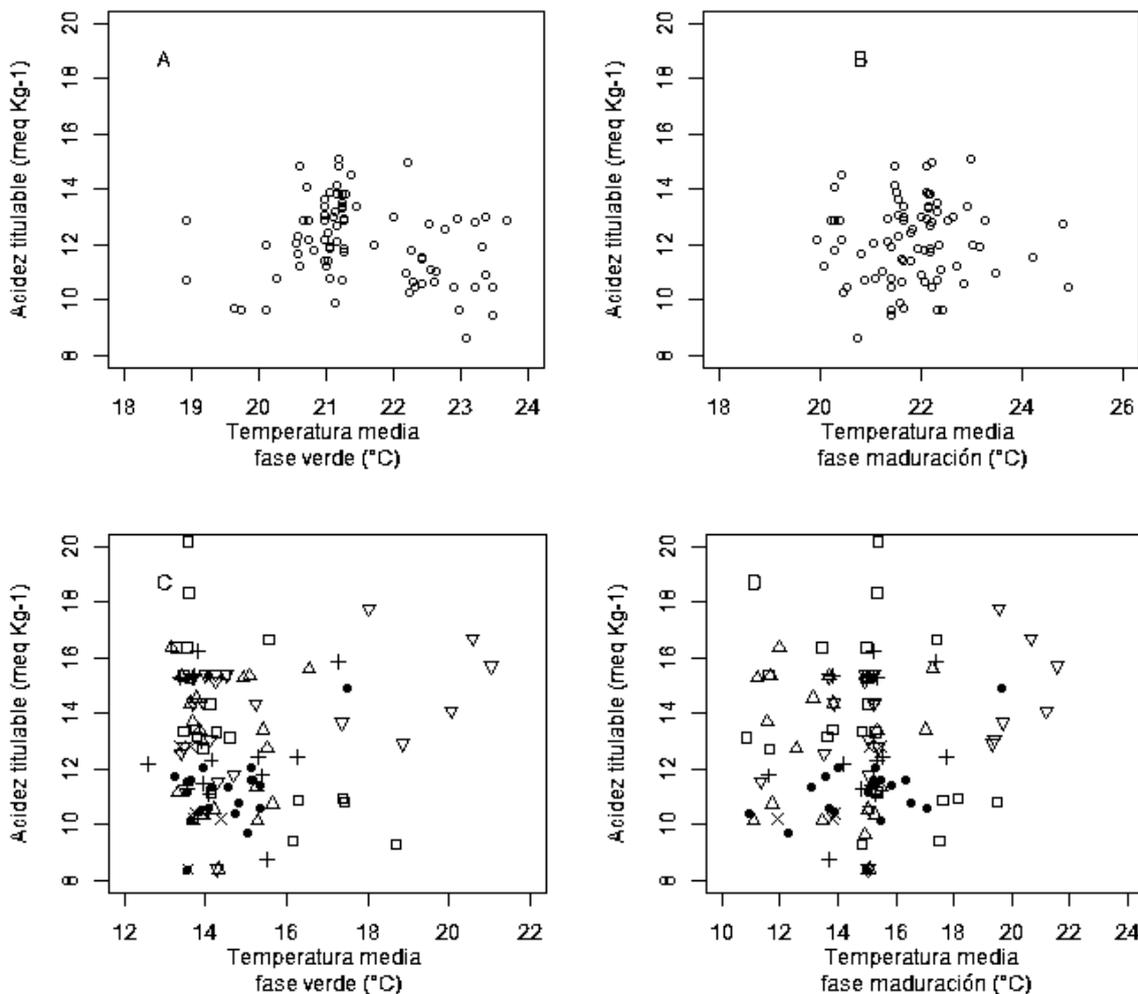


Gráfica 20. Relación entre crecimiento (peso fresco final por achenio) y contenido en sólidos solubles. A: variedad Festival, B: variedad Albión.

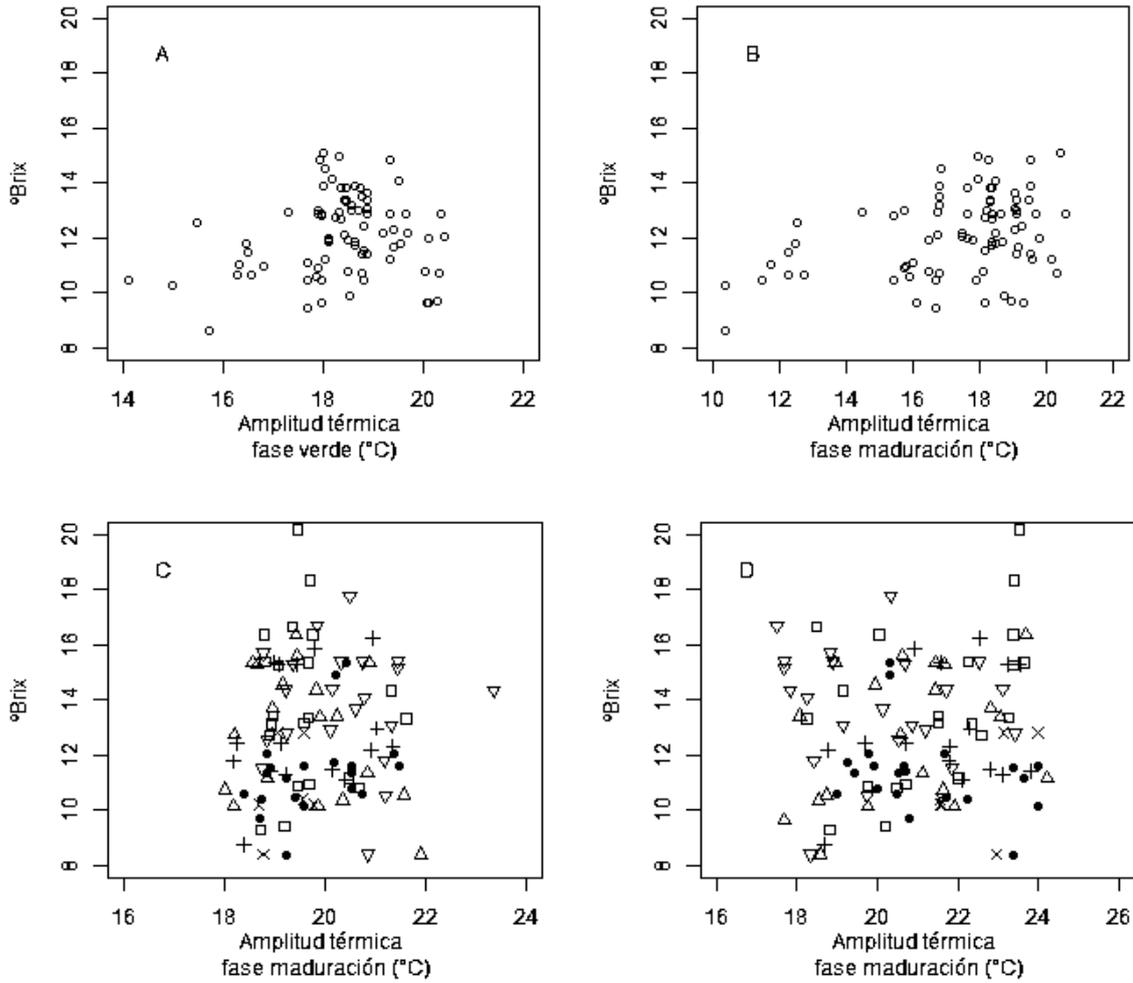




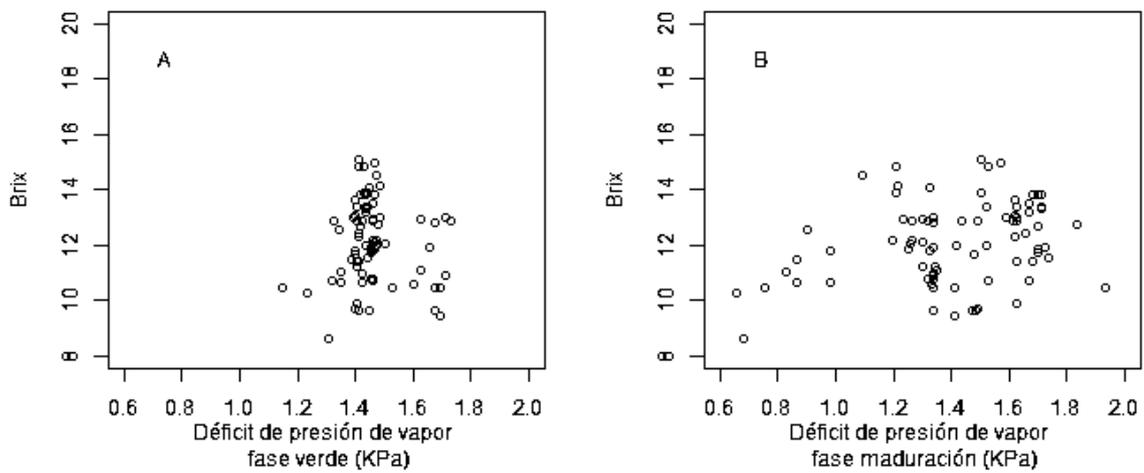
Gráfica 21. Relación entre peso fresco por área foliar de frutos en competencia y contenido en sólidos solubles. A: Festival, fase verde, B: Festival, fase de maduración, C: Albión, fase verde, D: Albión, fase de maduración.

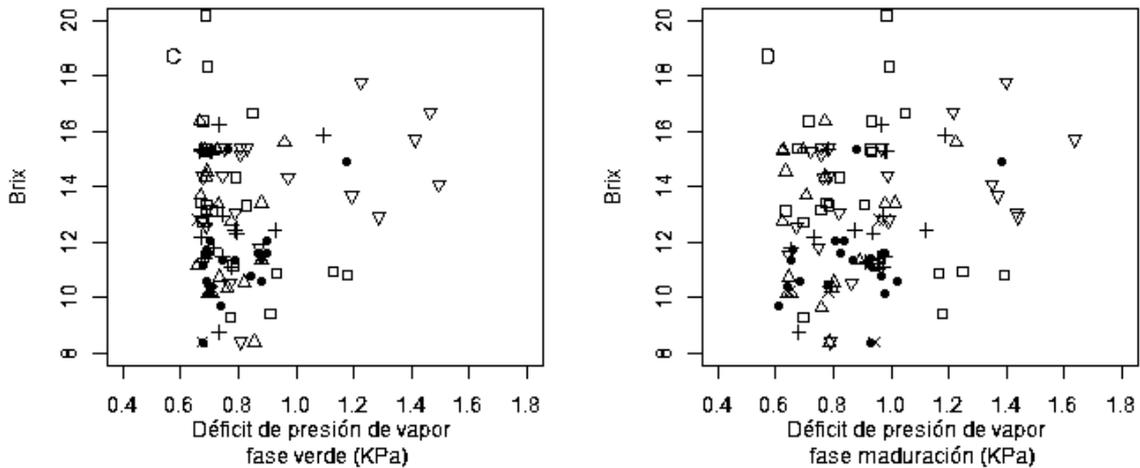


Gráfica 22. Relación entre temperatura media y contenido en sólidos solubles. A: Festival, fase verde, B: Festival, fase de maduración, C: Albión, fase verde, D: Albión, fase de maduración.



Gráfica 23. Relación entre amplitud térmica y contenido en sólidos solubles. A: Festival, fase verde, B: Festival, fase de maduración, C: Albión, fase verde, D: Albión, fase de maduración.





Gráfica 24. Relación entre déficit de presión de vapor y contenido en sólidos solubles. A: Festival, fase verde, B: Festival, fase de maduración, C: Albión, fase verde, D: Albión, fase de maduración.

#### 4.6.2 Acidez titulable.

En ambos experimentos la temperatura se encuentra entre los factores de principal importancia para explicar la acidez titulable. Para Festival, las variables de mayor importancia en la predicción de la acidez titulable son la amplitud térmica y las temperaturas media y mínima durante la fase verde; también interviene, con menor importancia, la amplitud térmica durante la fase de maduración (Tabla 7). Para Albión, las variables de mayor importancia son la amplitud térmica y las temperaturas media y máxima en la fase verde; también intervienen, con menor importancia, las temperaturas máxima, media y mínima en fase de maduración.

Otro factor que aparece como importante en ambos experimentos es la humedad del aire (la temperatura de rocío o el déficit de presión de vapor). Para Festival, la temperatura de rocío durante la fase verde se ubica entre las variables más importantes, y también aparecen como importantes el déficit de presión de vapor (tanto en fase verde como en fase de maduración). Para Albión, están entre las variables más importantes el déficit de presión de vapor y la temperatura de rocío durante la fase verde, y también interviene la temperatura de rocío durante la fase de maduración.

Finalmente, la disponibilidad de asimilados, evaluada a través de la relación frutos/hojas o del área foliar de la planta, parece tener cierta importancia en la acidez titulable. Para Festival, se encuentra entre las variables más importantes el número de frutos por área foliar durante la fase de maduración y (con menor importancia) déficit de presión de vapor. Para Albión, es importante el área a la floración y, con menor importancia, al número de frutos por área foliar.

Tabla 10. Importancia de los factores ecofisiológicos y climáticas para la acidez titulable en la variedad Festival

Orden de importancia	Variable	Incremento en error cuadrático	Incremento en pureza de nodo
1	Amplitud térmica (fase verde)	53.62	8296
2	Temperatura mínima (fase verde)	44.29	6630
3	Temperatura media (fase verde)	42.29	5498
4	Temperatura de rocío (fase verde)	31.97	5341
5	Numero de frutos por Area foliar (fase maduración)	29.10	5753
6	Déficit de presión de vapor (fase maduración)	28.93	4329
7	Déficit de presión de vapor (fase verde)	25.75	3552
8	Amplitud térmica (fase maduración)	24.03	3737
9	Numero de frutos por Area foliar (fase verde)	22.38	4783
10	Area foliar de la planta	20.09	4882
11	Otras variables	< 16	< 5000

Tabla 11. Importancia de los factores ecofisiológicos y climáticas para la acidez titulable en la variedad Albión.

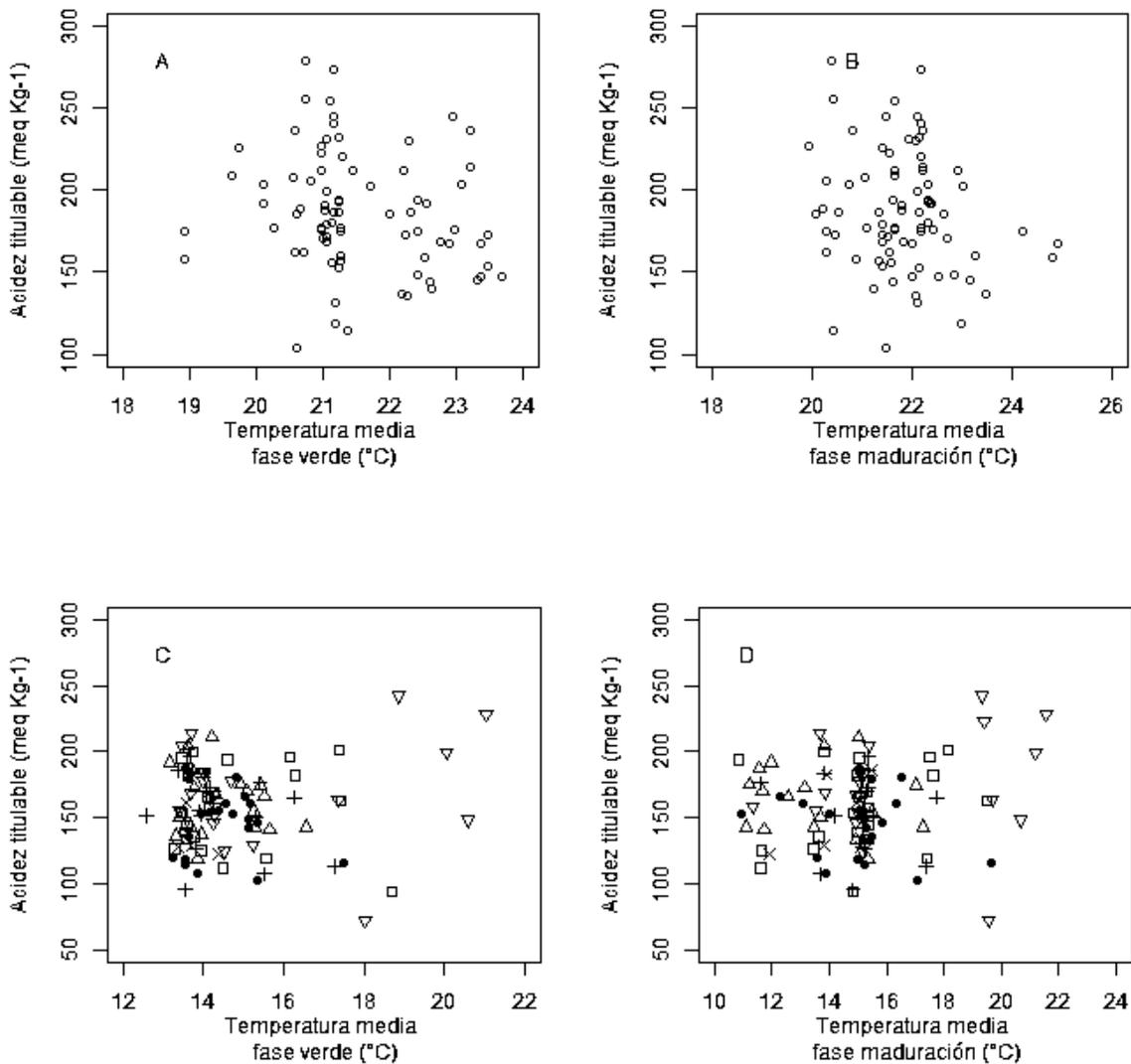
Orden de importancia	Variable	Incremento en error cuadrático	Incremento en pureza de nodo
1	Déficit de presión de vapor (fase verde)	15.04	4944.71
2	Area foliar a la floración	15.00	6387.90
3	Temperatura de rocío (fase verde)	12.45	3451.35
4	Amplitud térmica (fase verde)	11.53	3073.88
5	Temperatura media (fase verde)	7.96	6226.81
6	Temperatura máxima (fase verde)	7.59	4816.47
7	Temperatura máxima (fase maduración)	7.50	3203.70
8	Temperatura media (fase maduración)	6.67	3502.75
9	Numero de frutos por Area foliar (fase verde)	5.46	4198.07
10	Temperatura mínima (fase maduración)	5.35	3056.70
11	Temperatura de rocío (fase maduración)	5.11	7815.84
12	Otras variables	< 4	<6000

Al graficar las relaciones entre las variables identificadas como importantes por randomForest, no se encontró ninguna relación clara entre estas variables y la acidez titulable (Gráficas 25, 26 27 y 28).

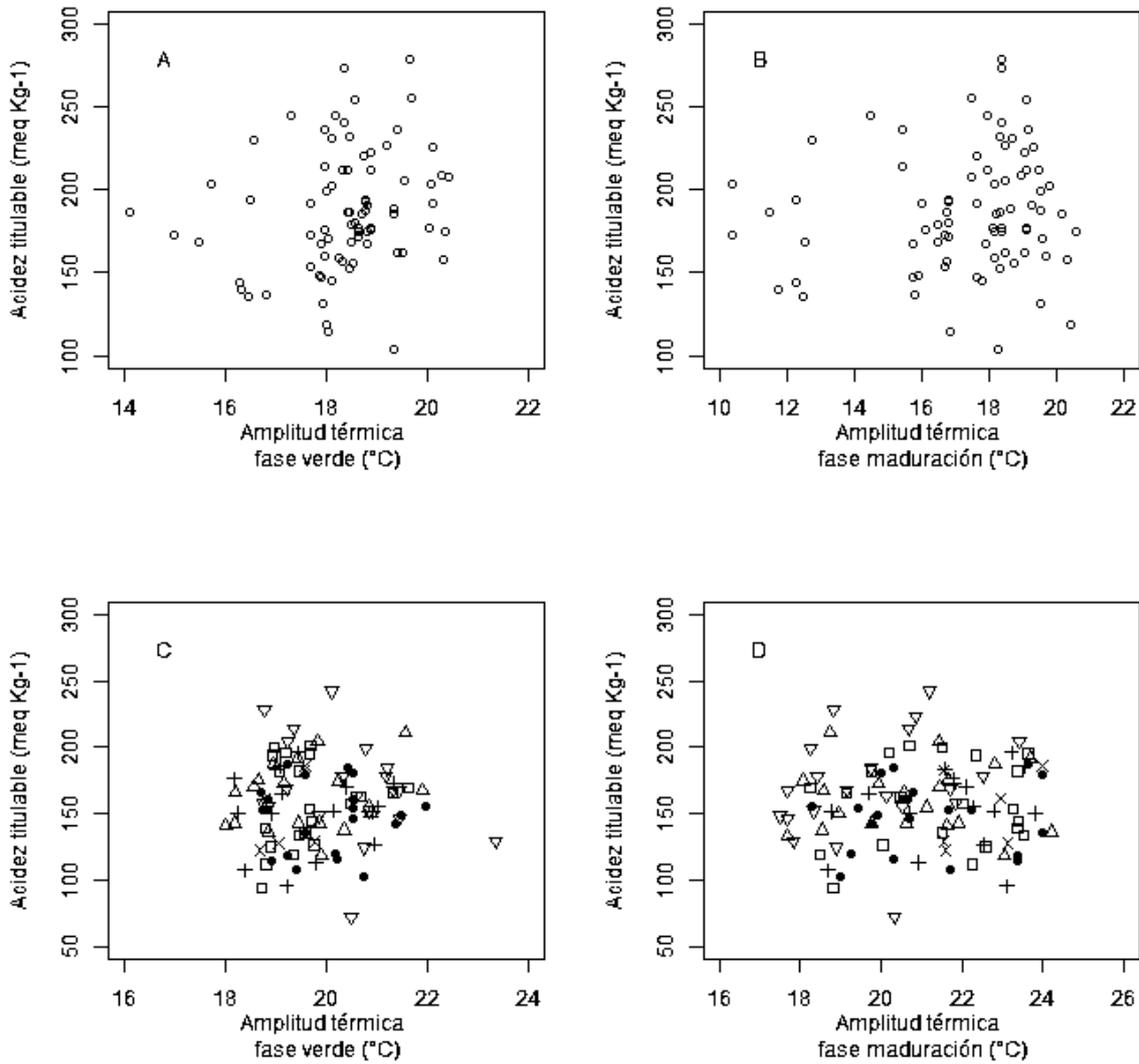
La única tendencia que se alcanza a identificar es de una ligera relación positiva entre el balance frutos/hojas durante la fase de maduración y la acidez titulable (Gráfica 28 B y D), que sugiere que frutos que sufren mayor competencia durante la maduración aumentan su acidez.

La dificultad en identificar relaciones claras entre variables ecofisiológicas y acidez titulable se debe probablemente a que la elaboración de la acidez titulable es un

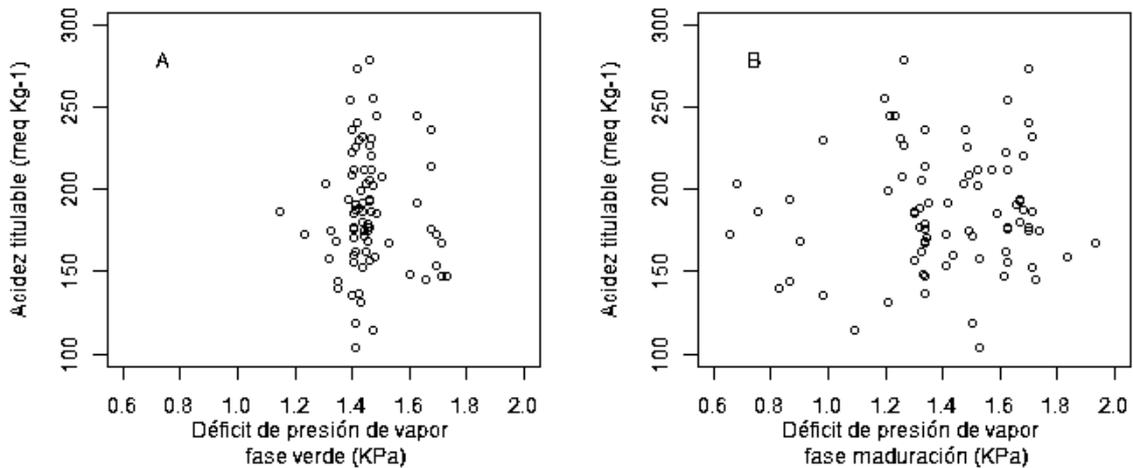
proceso complejo. Dado que la acidez titulable resulta de la diferencia entre la concentración total de ácidos orgánicos y la de los cationes minerales del fruto (esencialmente potasio), varios mecanismos pueden intervenir en la elaboración de la misma: un aporte de ácidos por las savias o una síntesis de ácidos en el fruto tiende a aumentar la acidez titulable, mientras que un aporte de cationes por la savia tiende a disminuir la acidez. Finalmente, la acidez titulable también responde al mecanismo de concentración/dilución cuando varía el contenido de agua del fruto. Todas interacciones hacen muy difícil identificar una relación estable entre condiciones de desarrollo del fruto y acidez.

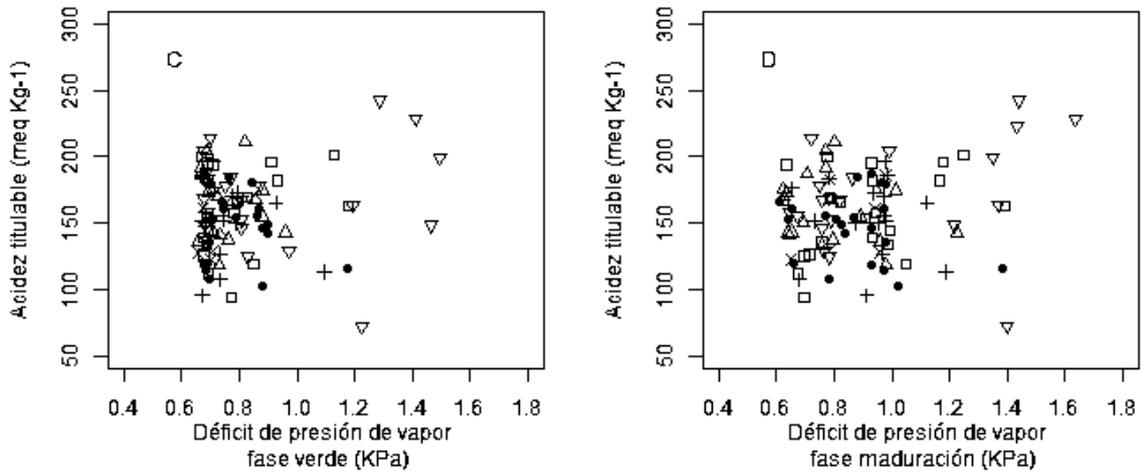


Gráfica 25. Relación entre temperatura media y acidez titulable. A: Festival, fase verde, B: Festival, fase maduración, C: Albión, fase verde, D: Albión, fase maduración.

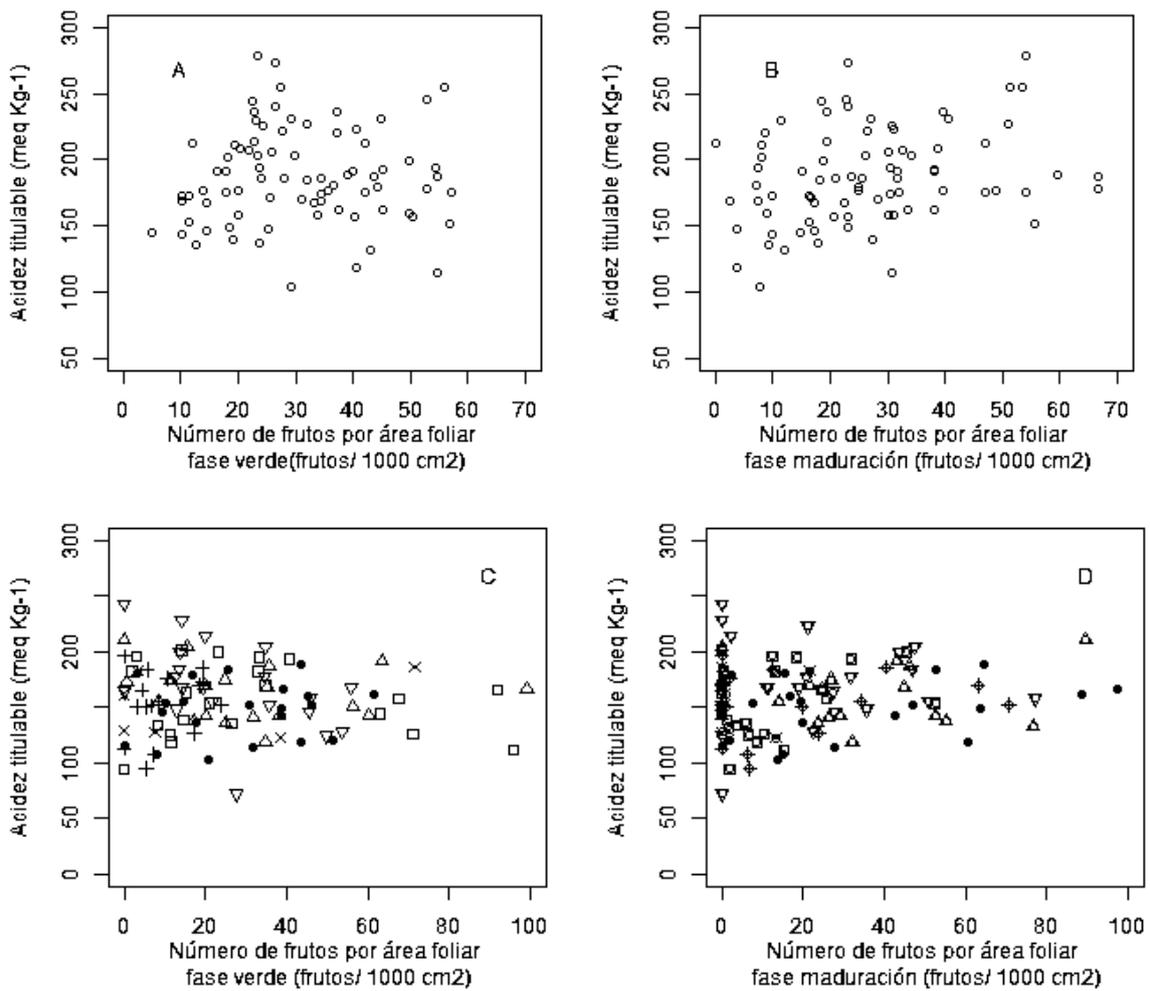


Grafica 26. Relación entre amplitud térmica y acidez titulable. A: Festival, fase verde, B: Festival, fase maduración, C: Albión, fase verde, D: Albión, fase maduración.





Grafica 27. Relación entre déficit de presión de vapor y acidez titulable. A: Festival, fase verde, B: Festival, fase maduración, C: Albión, fase verde, D: Albión, fase maduración.



Grafica 28. Relación entre el balance frutos/hojas (número de frutos por área foliar) y acidez

titulable. A: Festival, fase verde, B: Festival, fase maduración, C: Albión, fase verde, D: Albión, fase maduración.

#### 4.6.3 pH.

Al igual que con la acidez titulable, la temperatura se encuentra entre los factores más importantes que determinan el pH (Tablas 9 y 10). Para Festival, la temperatura mínima en fase verde y la amplitud térmica (tanto en fase verde como en fase de maduración) aparecen entre las variables más importantes, así como (con menor importancia) la temperatura media en fase verde. Para Albión, las temperaturas media y máxima, tanto en la fase verde como de maduración, aparecen importantes. También importa (pero en menor grado) la amplitud térmica, tanto en fase verde como de maduración.

Las variables relacionadas con la disponibilidad de asimilados tienen un efecto importante sobre el pH en Festival, pero no en Albión. Para Festival, el área foliar y el número de frutos por área foliar durante la fase verde aparecen entre las variables de mayor importancia, así como el peso fresco de frutos por área foliar, tanto en fase verde como de maduración.

Finalmente, las variables de humedad del aire aparecen como variables importantes (pero de menor grado) para el pH. En Festival, las variables que aparecen en la lista son el déficit de presión de vapor en fase de maduración y temperatura de rocío en fase verde. Para Albión, son el déficit de presión de vapor en fase verde y la temperatura de rocío en fase verde y de maduración.

Tabla 12. Importancia de los factores ecofisiológicos y climáticas para el pH en la variedad Festival.

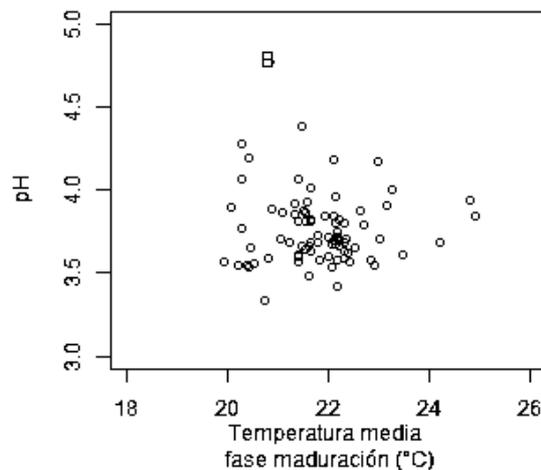
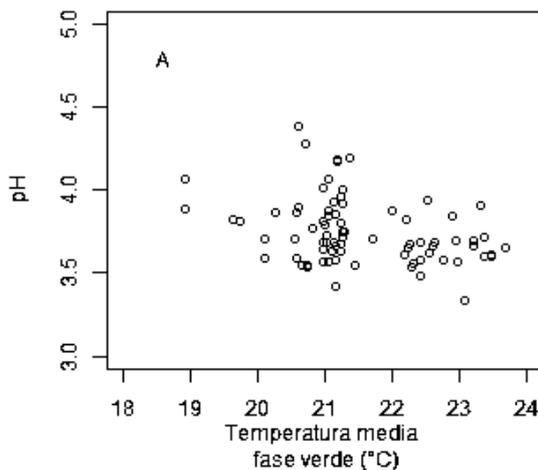
Orden de importancia	Variable	Incremento en error cuadrático	Incremento en pureza de nodo
1	Numero de frutos por área foliar (fase verde)	59.05	0.31
2	Amplitud térmica (fase verde)	38.80	0.18
3	Amplitud térmica (fase maduración)	33.98	0.20
4	área foliar de la planta	31.53	0.14
5	Temperatura mínima (fase verde)	30.72	0.13
6	Peso fresco de frutos por área foliar (fase verde)	30.41	0.15
7	Peso fresco de frutos por área foliar (fase maduración)	27.34	0.18
8	Déficit de presión de vapor (fase maduración)	27.02	0.11
9	Temperatura de rocío (fase verde)	26.11	0.13
10	Temperatura media (fase verde)	25.58	0.10
11	Otras variables	<25	<0.30

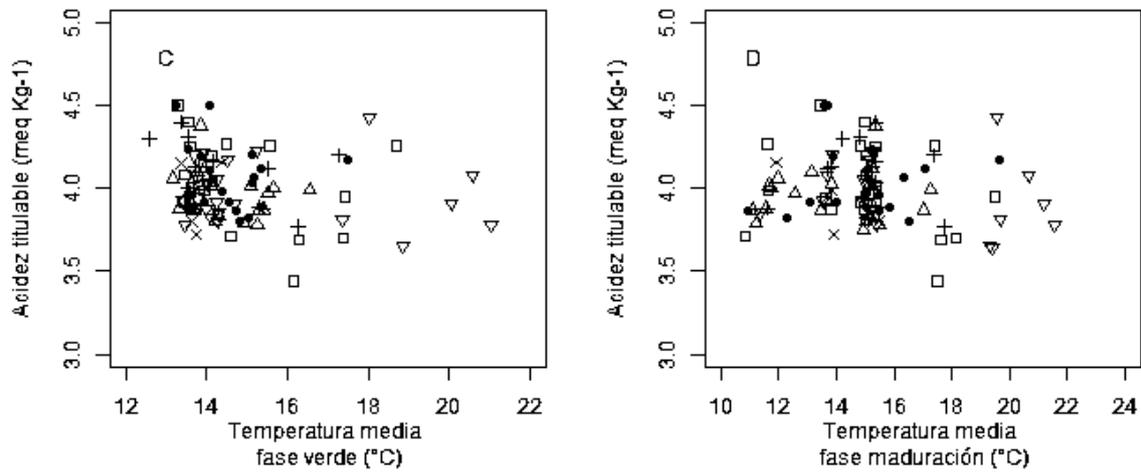
Tabla13. Importancia de los factores ecofisiológicos y climáticas para el pH en la variedad Albión

Orden de importancia	Variable	Incremento en error cuadrático	Incremento en pureza de nodo
1	Temperatura media (fase verde)	29.75	0.30
2	Temperatura media (fase maduración)	23.19	0.20
3	Temperatura mínima (fase maduración)	23.14	0.17
4	Temperatura máxima (fase verde)	23.09	0.23
5	Temperatura máxima (fase maduración)	19.61	0.20
6	Amplitud térmica (fase verde)	18.78	0.15
7	Temperatura de rocío (fase verde)	17.03	0.14
8	Déficit de presión de vapor (fase verde)	12.01	0.17
9	Peso fresco por aquenio	8.66	0.23
10	Amplitud térmica (fase maduración)	7.52	0.13
11	Temperatura de rocío (fase maduración)	5.94	0.18
12	Otras variables	<5.8	< 0.19

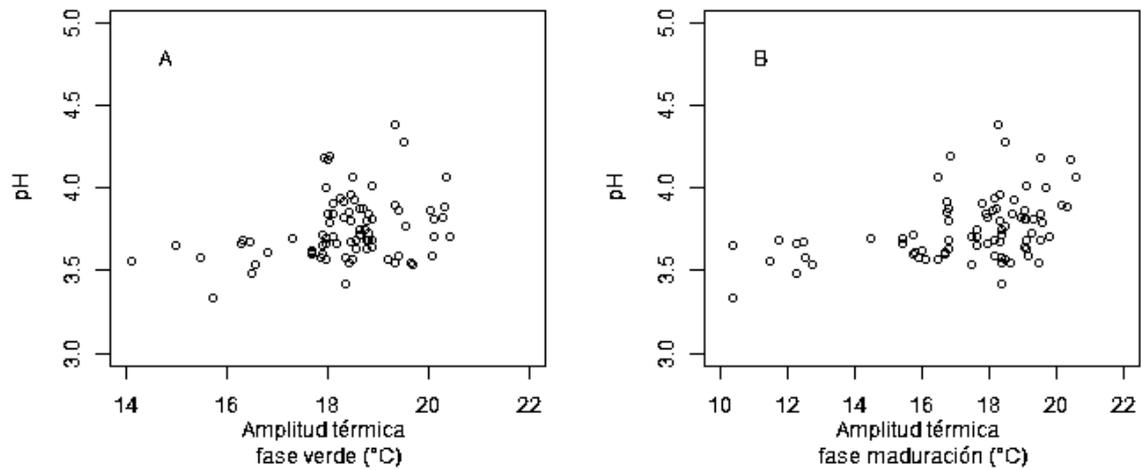
Como en el caso de la acidez titulable, no se logran identificar relaciones claras entre las variables identificadas como importantes por randomForest y el pH (Gráficas 29 a 31). En cuanto a los efectos de la temperatura, las gráficas sugieren, en Festival como en Albión, una tendencia hacia una reducción del pH cuando aumenta la temperatura media en fase verde, mientras que en Festival, habría un ligero aumento del pH cuando aumenta la amplitud térmica (tanto en fase verde como de maduración). En cuanto a los efectos de la disponibilidad de asimilados, se observa (en las dos variedades) una ligera disminución del pH cuando aumenta la relación frutos/hojas en fase de maduración.

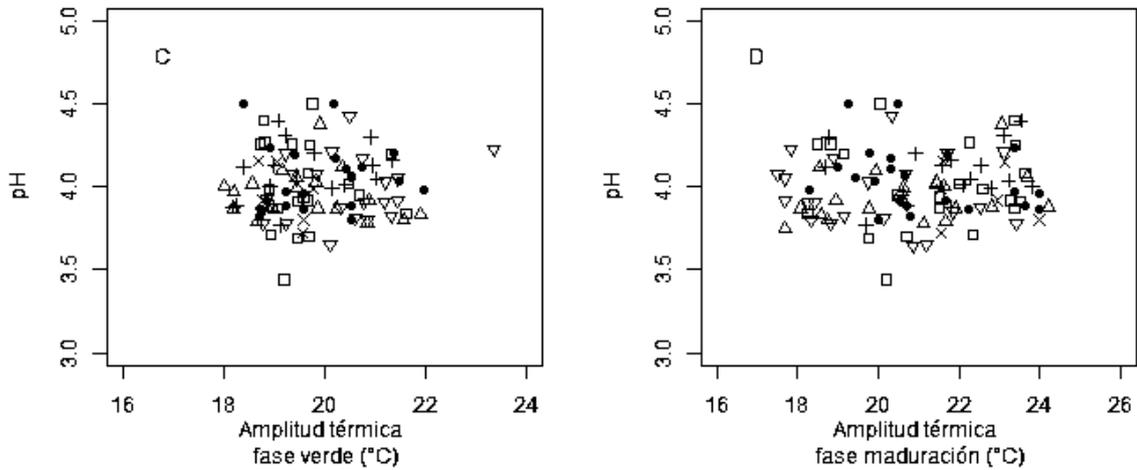
El pH depende del equilibrio entre las concentraciones de las formas protonadas (ácidas) y disociadas (básicas) de los ácidos orgánicos. También varía con la concentración de cationes en el fruto (pero no por un efecto de dilución). Los mecanismos y factores susceptibles de afectar el pH del fruto son difíciles de identificar, por las mismas razones que para la acidez titulable.



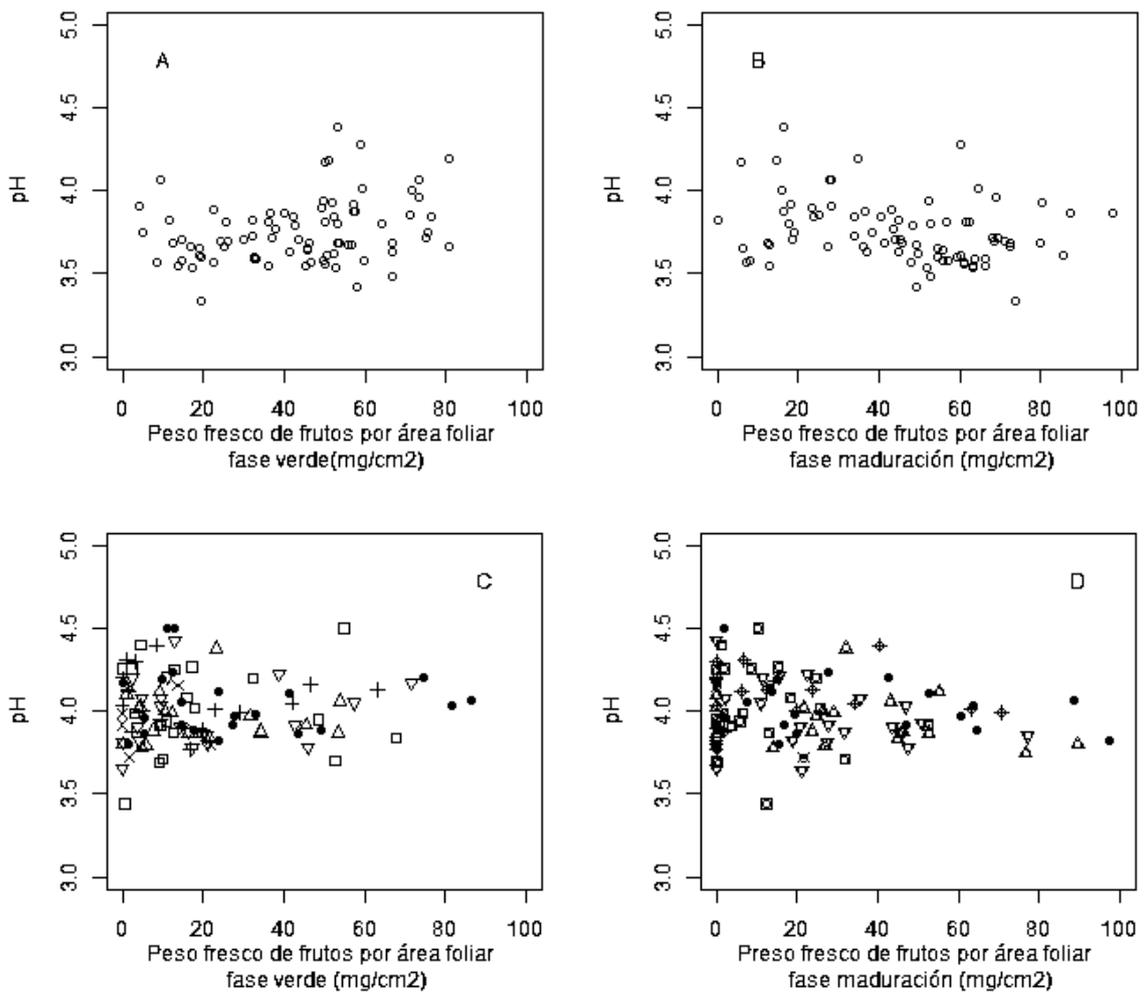


Gráfica 29. Relación temperatura media y pH. A: Festival, fase verde, B: Festival, fase maduración, C: Albión, fase verde, D: Albión, fase maduración.





Gráfica 30. Relación entre amplitud térmica y pH. A: Festival, fase verde, B: Festival, fase maduración, C: Albión, fase verde, D: Albión, fase maduración.



Gráfica 31. Relación entre frutos/hojas y pH. A: Festival, fase verde, B: Festival, fase maduración, C: Albión, fase verde, D: Albión, fase maduración.

## CAPITULO V

### DISCUSIÓN GENERAL

El crecimiento de un fruto carnosos y la elaboración de la calidad de éste es un proceso complejo, que abarca desde la iniciación floral hasta la madurez. En este trabajo, examinamos sucesivamente los aspectos de crecimiento a través de dos procesos: la determinación del número de achenios al momento de la floración y la dinámica de crecimiento del fruto (duración, velocidad y crecimiento del fruto durante las fases sucesivas verde y de maduración).

Un concepto que permite analizar en qué periodos y por qué razones se determina el crecimiento del fruto es el de potencial de crecimiento. Bajo este concepto, el proceso de crecimiento del fruto se puede dividir entre dos componentes: la formación del potencial de crecimiento y el cumplimiento de dicho potencial. El potencial de crecimiento se define como el crecimiento obtenido cuando un órgano crece bajo condiciones ambientales óptimas en presencia de un abastecimiento ilimitado de asimilados y fuentes minerales (Ho *et al*, 1989), y corresponde a la capacidad máxima de ese órgano para acumular asimilados. El potencial de crecimiento se establece en las primeras fases de crecimiento, en particular durante la fase de divisiones celulares, que suele completarse dentro de las primeras semanas después de la floración (Denne, 1960). Ulteriormente, el fruto puede cumplir este potencial de crecimiento o no. En el primer caso, el peso final del fruto corresponde al que hubiera tenido en ausencia de limitaciones, aunque en condiciones limitantes el crecimiento puede ser más lento. En el segundo caso, las limitaciones al crecimiento del fruto se traducen en una disminución progresiva de su potencial de crecimiento, y limita el peso final.

En nuestros experimentos, las etapas críticas para el crecimiento de los frutos de fresas fueron los primeros periodos que corresponden a la iniciación floral, a la fase de división celular, y al crecimiento del fruto verde. Se encontró que el peso final del fruto fue fuertemente correlacionado con su número de achenios, y en menor medida con los diferentes indicadores de crecimiento en la fase verde (peso final obtenido al final de la fase verde y velocidad de crecimiento en fase verde). Se esperaba lo opuesto, es decir que el peso final del fruto se hubiera correlacionado mejor con el peso medido más tarde durante su desarrollo que con indicadores más tempranos. Esto sugiere que el principal indicador del potencial de crecimiento del fruto fue el número de achenios, determinado desde antes de la floración.

La posición del fruto en la inflorescencia y el balance frutos/hojas (en otras palabras, la relación disponibilidad de asimilados), fueron los factores de mayor importancia en la determinación del número de achenios. Los frutos con mayor número

de aquenios, y los que lograron el mayor peso fresco final, fueron los primeros frutos de cada inflorescencia, y el tamaño del fruto disminuyó con su posición en la inflorescencia. Además del efecto de la posición en la inflorescencia, hubo un efecto de la relación frutos/hojas en los días anteriores a la floración sobre el número de aquenios. La disminución del tamaño del fruto con su posición en la inflorescencia es un fenómeno que ha sido reportado por varios autores. Por ejemplo, en la inflorescencia de tomate, los frutos en ser inducidos primeramente son los más grandes dentro de la misma inflorescencia (Bangerth y Ho, 1984). Unas explicaciones a esta disminución pueden ser, ya sea una competencia por los asimilados entre frutos de la misma inflorescencia, o una dominancia de los primeros frutos. Esta dominancia puede hacerse a través de la producción de reguladores de crecimiento por el fruto en desarrollo, o a través de una inhibición del transporte de las auxinas hacia los otros frutos de la inflorescencia (Bangerth, 1989). En frutos de pepino (*Cucúrbita pepo*) las semillas del primer fruto pueden afectar el crecimiento del segundo fruto. En variedades de frutos de pimiento (*Capsicum annuum* L.), el establecimiento de frutos posteriores no está totalmente regulado por la competencia por los asimilados, y es probable que la inhibición de un fruto secundario esté controlada por una combinación de competencia por asimilados y la dominancia debido a la producción de reguladores de crecimiento en las primeras etapas del desarrollo de frutos primarios (Marcelis y Hofman, 1997).

Una vez establecido el potencial de crecimiento a la floración, las condiciones de desarrollo durante la fase verde influyeron sobre el cumplimiento del mismo, o contribuyeron a reducirlo. En particular, se encontró una relación negativa entre el balance frutos/hojas durante la fase verde y el peso fresco por aquenio del fruto maduro. En contraste con este resultado, no se encontraron relaciones claras entre las condiciones durante la fase de maduración y el peso por aquenio final del fruto. Incluso, en el experimento con Festival, aparece una ligera relación positiva entre la relación frutos/hojas y el peso fresco final del fruto. Esto se podría explicar por una posible recuperación del atraso de crecimiento ocurrido en fase verde en frutos que crecen con baja disponibilidad de asimilados: es decir, un fruto que realizara su fase verde con una disponibilidad de asimilados limitantes obtendría un crecimiento limitado en fase verde, y compensaría este atraso por un crecimiento prolongado en fase de maduración.

Los resultados anteriores sugieren que el potencial de crecimiento se define desde la floración, y puede ser estimado por el número de aquenios del fruto. Los principales factores en la determinación del potencial de crecimiento parecen ser la posición en la inflorescencia y la competencia con los demás frutos de la planta. Durante la fase verde, el hecho que se encuentre una relación entre el número de frutos en competencia y el peso final por aquenio del fruto sugiere que el potencial de crecimiento puede ser disminuido por condiciones desfavorables en esta fase. Por otro lado, durante la maduración, parece que las condiciones ambientales no afectan el potencial de crecimiento, sino que frutos en condiciones limitantes de competencia por asimilados crecen más lentamente pero logran el peso final definido por su potencial de crecimiento.

Los resultados sobre la calidad final del fruto fueron menos claros que los de crecimiento. La variable en que se obtuvieron resultados más fáciles de interpretar fue el contenido en sólidos solubles ( $^{\circ}$ Brix).

El principal mecanismo que parece determinar el contenido en sólidos solubles parece ser el de dilución. Tanto en Festival como en Albión, los frutos que presentaron el mayor peso fresco por akenio fueron también los que tuvieron el menor contenido en sólidos solubles. Este resultado corresponde a una situación en que el peso fresco responde a la acumulación de agua en el fruto, sin que el aporte de azúcares aumente en proporción. Esta situación se observa en muchos frutos en que el xilema sigue intacto durante la maduración, y el flujo de agua corresponde esencialmente a un flujo de savia xilémica, tal como ocurre en durazno (Morandi *et al.*, 2007). El caso contrario se presenta en frutos donde el xilema deja de ser funcional durante la maduración, por ejemplo: en manzana y kiwi, donde las contribuciones del floema y xilema varían. En manzana las contribuciones del xilema al crecimiento decrecen con el desarrollo del fruto, coincidiendo con la pérdida total del xilema cerca de la cosecha (Drazeta *et al.*, 2001). En frutos de kiwi el xilema deja de ser funcional al comienzo de la etapa de expansión del fruto (Dichio *et al.*, 2003), lo que implica que el flujo de savia se haga por la savia floémica, acompañado por un aporte de azúcares. El efecto de dilución observado coloca a la fresa en el primer caso, es decir, de un xilema funcional.

La disponibilidad de asimilados también tuvo un efecto sobre la concentración de sólidos solubles, ya que éste muestra una correlación negativa entre la relación frutos/hojas en fase de maduración, pero positiva con esta misma en fase verde. Una interpretación de este resultado podría ser que el contenido en sólidos solubles depende de la fracción del potencial de crecimiento que se cumple durante la fase de maduración: los frutos con un mayor cumplimiento de su potencial de crecimiento podrían acumular más azúcares y sólidos solubles. Una mayor competencia entre frutos en fase de maduración se traduciría por una menor disponibilidad de asimilados, un cumplimiento menor del potencial de crecimiento, y una menor acumulación de azúcares en el fruto. Al contrario, una mayor competencia entre frutos en la fase verde causaría una reducción del potencial de crecimiento y haría que a pesar de una oferta de asimilados limitada, este potencial se pudiera cumplir en mayor proporción durante la fase de maduración, con una mejor acumulación de azúcares.

Los resultados sobre la formación de la acidez del fruto fueron más complejos y difíciles de analizar. Esto se debe, entre otras cosas, a la complejidad de los mecanismos implicados en la acumulación de los ácidos (Etienne *et al.*, 2013). Los ácidos del fruto provienen de dos orígenes: uno es la síntesis en el fruto mismo, y otro el aporte de aniones orgánicos por las savias. En el primer caso, la forma en que son sintetizados los ácidos es la forma ácida, mientras que en el segundo, dado que el pH de las savias es neutro o muy poco ácido, el aporte se hace bajo la forma de aniones neutralizados por cationes minerales, es decir, las savias aportan al fruto las bases conjugadas de los

ácidos. La acidez titulable, que corresponde a la cantidad de iones hidrógeno que pueden ser liberados por los ácidos del fruto (y no a las formas disociadas de los ácidos), resulta únicamente de las síntesis de ácidos en el fruto, mientras que los aportes de aniones orgánicos por las savias no intervienen en su elaboración. Al contrario, el pH resulta del balance entre formas ácidas y aniónicas de los ácidos orgánicos, es decir (ya que las formas aniónicas está neutralizadas por cationes minerales), del balance entre ácidos orgánicos y cationes. En resumen, los factores que determinan la acidez titulable y el pH son diferentes: La acidez titulable es directamente proporcional a la síntesis de ácidos en el fruto; el pH, al contrario, depende del balance entre síntesis y acumulación de cationes minerales (en particular potasio): el pH disminuye si la síntesis es superior al aporte de cationes, y viceversa.

Los resultados obtenidos en ambos experimentos indican que el principal factor que determinó la acidez titulable fue la temperatura (tanto temperaturas máximas como mínimas y medias) durante la fase verde. Sin embargo, cuando se graficaron las relaciones entre temperaturas y acidez titulable, las respuestas fueron poco claras, y diferentes entre los dos experimentos. Con Albión, los frutos fueron producidos en un periodo de temperaturas relativamente bajas y la acidez aumentó cuando la temperatura aumentó de 10 a 22 °C. Con Festival, la producción de frutos se dio en un periodo de mayor temperatura, y la acidez titulable disminuyó cuando la temperatura aumentó entre 20 y 24 °C. Esto sugiere que la temperatura con mayor producción de ácidos orgánicos en el fruto es alrededor de 20 °C. También se observó una relación positiva entre la relación frutos/hojas durante la maduración y la acidez titulable. En otras palabras, los frutos que sufrieren una mayor competencia por los asimilados acumularon una concentración mayor de ácidos orgánicos. Es difícil determinar en qué medida esto corresponde a un efecto de concentración en frutos que crecieron menos por limitaciones de asimilados: por un lado, no se observaron correlaciones entre el peso fresco por aquenio y la acidez titulable, lo que parece descartar un efecto de concentración. Por otro lado, se observó una ligera correlación positiva entre sólidos solubles y acidez titulable, coherente con un efecto de concentración. En ambos experimentos, el pH se correlacionó negativamente con la acidez titulable. El pH respondió a los mismos factores que la acidez titulable, y en el mismo sentido, a mayor acidez titulable, menor pH. Sin embargo, cuando se graficaron las relaciones entre estos factores y el pH, las correlaciones que se encontraron fueron muy laxas.

En resumen, los resultados anteriores confirman que no se pudieron identificar claramente los factores que determinaron la acidez de los frutos. Varios factores pudieron interferir, a través de los mecanismos siguientes: 1) un efecto de concentración/dilución, resultando del crecimiento del fruto y que responde tanto a la disponibilidad de asimilados (balance frutos/hojas) como a las condiciones ambientales que puede afectar los aportes o pérdidas de agua al fruto, 2) una alteración del metabolismo de los ácidos orgánicos en respuesta a la disponibilidad de asimilados y al crecimiento del fruto, 3) una alteración de los flujos de potasio, respondiendo a la competencia entre frutos y a las condiciones climáticas.

### **CONCLUSIONES**

Las etapas críticas para el crecimiento de los frutos de fresas fueron los primeros periodos que corresponden a la iniciación floral, a la fase de división celular, y al crecimiento del fruto verde. El balance frutos/hojas, o en otras palabras, la relación fuente/demanda fue el factor de mayor importancia en la determinación del peso fresco del fruto. En cambio, las condiciones ecofisiológicas durante la fase de maduración del fruto no parecieron tener mucho impacto sobre el crecimiento de éste.

El principal factor que determinó la calidad del fruto, en términos de contenido en azúcares solubles, fue un efecto de dilución. La relación frutos/hojas durante la fase de maduración fue otro factor que afectó el contenido de sólidos solubles del fruto, lo que traduce el hecho que una limitación de la oferta de asimilados impidió la acumulación de azúcares. En cuanto a la acidez del fruto, en ambos experimentos se encontraron interacciones complejas entre diferentes factores, las condiciones de temperatura y de competencia entre frutos los de mayor importancia.

El resultado más novedoso de este estudio fue que tanto el crecimiento como la calidad del fruto fueron afectados más por las condiciones durante la fase verde que durante la maduración. Esto no era un resultado esperado, ya que durante la fase de maduración el fruto acumula más de la mitad de su peso fresco; se esperaba que esta fase fuera determinante para el crecimiento y la elaboración de la calidad. Por otro lado, debido a la complejidad de los procesos implicados, no se pudo identificar de qué manera las condiciones afectaron la acidez del fruto. Para esto, habría que llevar a cabo experimentos en los que se analizaran los diferentes componentes de la acidez: en particular, el contenido en los diferentes aniones orgánicos y en cationes minerales.

**REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

Araki T, Kitano M, Eguchi H. (1997). Respiration, sap flux, water balance and expansive growth in tomato fruit. *Biotronic* 26:95-102

Al-Keblawy A, Lovett-Doust J. (1998). Persistent, non-seed-size maternal effects on life-history traits in the progeny generation in squash, *Cucurbita pepo*. *New Phytologist* 140:655.

Bangerth F. (1989). Dominance among fruits/sinks and the search for a correlative signal. *Physiologia Plantarum* 76:608-614.

Bangerth F, Ho LC. (1984). Fruit position and fruit sequence in a truss as factors determining final fruit size of tomato fruits. *Annals of Botany* 53:315-319.

Barritt BH, Rem CR, Guelich KR, Drake SR., Dilley MA. (1987). Canopy position and light effects on spur, leaf, and fruit characteristics of 'Delicious' apple. *HortScience* 22:402-405

Ben Mimoun M. (1997). Vers la maîtrise de la variabilité au sein de l'arbre : étude et modélisation de la croissance des pêches (*Prunus persica*) à l'échelle du rameau. Thèse de doctorat, INA-PG, 98 pp.

Bertin N. (1995). Competition for assimilates and fruit position affect fruit set in indeterminate greenhouse tomato. *Annals of Botany* 75: 55– 65

Bertin N, Gary C, Tchamitchian M, Vaissiere L. (1998). Influence of cultivar, fruit position and seed content on tomato fruit weight during a crop cycle under low and high competition for assimilates. *Journal of Horticultural Science*. 7:541-548.

Bianchi PC. (1986). Guía completa del cultivo de fresa. 2<sup>a</sup>ed. Editorial De Vecchi. España, 94 p.

Bonet G. (2010). Desarrollo y caracterización de herramientas genómicas en *Fragaria* diploide para la mejora del cultivo de fresa. Barcelona España: 2010. 231p. Memoria de investigación presentada al Departamento de Bioquímica y Biología Molecular; para obtención del grado de Doctor en Biotecnología.

Brazanti EC. (1985). La fresa. Ed. Mundi Prensa. Madrid España. 386 pp.

Brazanti EC. (1989). Cultivo protegido. En: la fresa. Editorial Mundi-Prensa. pp. 205-234.

Morandi B, Mark R., Lucas CG. (2007). Vascular flows and transpiration affect peach (*Prunus persica* Batch.) fruit daily growth. *Journal of Experimental Botany*. 58:3941-3947.

Zabetakis I, Holden MA. (1997). Strawberry flavour: Analysis and biosynthesis. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 74:421-434.

Cordenunsi BR, Nascimento JRO, Lajolo FM. (2003). Physico-chemical changes related to quality of five strawberry fruit cultivars during cool-storage. *Food Chemistry* 83:167–173.

Denne MP. (1961). Observations on cell size and number in relation to fruit size in apples. *East Malling Research Station Annual Report 1960*:120-122.

Dennis FG. (1984). Fruit development, p. 265-289. In: Tesar MB (ed.) *Physiology basis of crop growth and development*. 1<sup>st</sup>. Ed. American Society for Agronomy Crops. Madison, Wis. 341 p.

Dichio B, Xiloyannis C, Angelopolus K, Nuzzo V, Bufo SA, Celano G. (2003). Drought induced variations of water relations parameters in *Olea europaea*. *Plant and Soil* 257:381–389.

Drazeta L, Lang A, Morgan L, Volz R, Jameson PE. (2001). Bitter pit and vascular function in apples. *Acta Horticulturae* 564: 387–392.

Estrada NC. (2011). Caracterización fisiológica y productiva de dos variedades mexicanas de fresa (*Fragaria x ananassa*) para el subtropico. *Texcoco México 2011*. 103 p. Presentada en el Instituto de Enseñanza e Investigación Agrícola; para obtención del grado de Maestro en ciencias.

Etienne A, Gerard MP, Lobit P, Mbéguié A, Mbéguié D, Bugaud C. (2013). What controls fleshy fruit acidity? A review of malate and citrate accumulation in fruit cells. *Journal of Experimental Botany* (accepted).

Fischer G. (2000). Efecto de las condiciones en precosecha sobre la calidad poscosecha de los frutos. *Revista Comafil* 27(1-2):39-50.

Galbraith DW, Harkins KR, Knapp S. (1991). Systemic endopolyploidy in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology* 96:985–989.

Guichard S, Bertin N, Leonardi C, Gary C. (2001). Tomato fruit quality in relation to water and carbon fluxes. *Agronomie*. 21: 385-39

Goldschmidt EE. (1999). Carbohydrate supply as a critical factor for citrus fruit development and productivity. *Horticultural Science* 34:1020–1024.

Génard M. (1992). Influence du nombre de feuilles et de la répartition des fruits sur la production et la qualité des pêches. *Canadian Journal of Plant Science* 72:517-525

Genard M, Souty M. (1996). Modeling the peach sugar contents in relation to fruit growth. **Journal of the American Society for Horticultural Science**. 121: 1122-1131.

Genard M, Reich M, Lobit P, Besset J. (1999). Correlation between sugar and acid content on peach growth. *Journal of Horticultural and Biotechnology* 74:772-776.

Gibert C, Lescourret F, Génard M, Vercambre G, Pérez Pastor A. (2005). Modelling the effect of fruit growth on surface conductance to water vapour diffusion. *Annals of Botany* 95:673–683.

Gillaspy G, Ben-David H, Gruissem W. (1993). Fruits: A developmental perspective. *The Plant Cell* 5:1439-1451.

Goffinet M, Robinson TL, Lakso AN. (1995). A comparison of “Empire” apple fruit size and anatomy in unthinned and hand-thinned trees. *Journal of Horticultural Science* 70:375-387.

Guttridge CG. (1985). *Fragaria x ananassa*. In: *CRC Handbook of Flowering*. (Halevy, A., Ed.). Volume III. CRC Press Inc., Boca Raton, FL, USA. 16–33

Gil-Albert (1989). *Tratado de arboricultura frutal vol. II. La ecología del árbol frutal*. Ed. Mundi – Prensa. Madrid.

Hannum SA. (2004). Potential impact of strawberries on human health: A review of science. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition* 44: 1-7.

Ho LC, Grange RI, Shaw AF. (1989). Source-sink regulation. In: Baker Milburn JA. Eds. *Transport of photoassimilates*. Harlow, Essex: Longman, 306-43.

Hancock JF. (1999). *Strawberry*. CABI Publishing. Wallingford, United Kingdom. 237 p.

Huia F. (2007). Study on the growth regularity of roots and leaves under different culture conditions during banana tissue culture; *Guangdong Agricultural Sciences*. 257:381–389.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2011). *Perspectiva estadística de Michoacán de Ocampo* [ fecha de consulta 5 de septiembre del 2011] Disponible en: <http://www.inegi.org.mx/est/contenidos/espanol/.../perspectiva-mic.pdf>

Issarakraisil M, Considine JA. (1994). Effect of temperature on microsporogenesis and pollen viability in mango cv. Kensington. *Annals of Botany* 73: 23-234.

Kader AA, Kasmire RF, Mitchel GF, Reid MS, Sommer NF, Thompson JF. (1985). *Postharvest Technology of Horticultural Crops*. University of California. U.S.A. pp. 75–82.

Kliewer WM. (1977). Influence of temperature, solar radiation, and nitrogen on coloration and composition of ‘Emperor’ grapes. *American Journal of Enology and Viticulture* 28:96–103.

**Lelievre JM, Latche A, Jones B, Bouzayen M, Pech JC.** (1997). Ethylene and fruit ripening. *Physiologia Plantarum*. 101:727–739.

Lemaire G. (1993). Ecophysiological approaches to intercropping. In: Sinoquet H. and Cruz P. eds. *Ecophysiology of Tropical Intercropping*, INRA Edition, Paris, pp 9-25.

Li SH, Génard M, Bussi C, Huguet JG, Habib R, Besset J, Laurent R. (2001). Fruit quality and leaf photosynthesis around individual fruit by covering the fruit with plastic in nectarine and peach trees.. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 76:61-69.

López-Aranda JM. (2008). El cultivo de la fresa en Huelva. En: La fresa de Huelva. Ed: Junta de Andalucía Consejería de Agricultura y Pesca. 264p.

Macgarry R, Ozga JA, Reinecke DM. (1998). Patterns of saskatoon (*Amelanchier alnifolia* Nutt.) fruit and seed growth. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 123:26-29.

Marcelis LFM, Baan Hofman-Eijer LR. (1997). Effects of seed number on competition and dominance among fruits in. *Capsicum aauum* L. *Annals of Botany* 79:687-693.

Medina JJ. (2008). Origen del cultivo: Un pionero. En: Junta de Andalucía (Ed). La fresa de Huelva. pp. 17-22.

Miller ER, Apple LI, Risby TH. (1998). Effect of dietary patterns on measures of lipid peroxidation. Results from a randomized clinical trial. *Journal of the American Heart Association. Circulation* 98: 699-710.

Morandi B, Rieger M, Grappadelli LC. (2007). Vascular flows and transpiration affect (*Prunus persica* Batsch.) fruit daily growth. *Journal of Experimental Botany* 58:3941-3947.

Morandi B, Manfrini L, Losciale P, Zibordi C, Corelli L. (2010). Changes in vascular and transpiration flows affect the seasonal and daily growth of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) berry. *Annals of Botany* 105:913-923.

Mills TM, Behboudian MH. (1996). Water relations, growth, and the composition of 'Braeburn' apple fruit under deficit irrigation. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 121:286-291.

Navarro C, Muñoz-Garmendia (falta inicial del nombre del autor). (2005). Flora Ibérica. Plantas vasculares de la península Iberica e islas Baleares, Vol 6. Real jardín botánico. Consejo Superior de Investigacion Cientificas, CISC. Madrid, España. pp. 88-93.

Parra-Quesada RA, Rodriguez-Ontiveros JL, Gonzales-Hernández VA. 1999. Transpiración, potencial hídrico y prolina en zarzamora bajo déficit hídrico. *Terra Latinoamericana* 17:125-130.

R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Rhodas MJ. (1980) The maturation and ripening fruits. In: Thiman KV. (Ed.) Senescence in plants. Boca Raton, FL: CRC Press; pp. 157-205.

Robertson JA, Meredith F, Scorza R. (1988). Characteristics of fruit from high and low quality peach cultivar. *HortScience* 23:1032-1034.

Staudt G. (1989). The specie of *Fragaria*, their taxonomy and geographical distribution. *Acta Horticulture* 256:23-33.

Staudt G. (1999). Systematics and geographic distribution of the American strawberry species: Taxonomic studies in the genus *Fragaria* (Rosaceae: Potentilleae). *Publications in Botany* 81. University of California Press, Berkeley, California, USA.

Staudt G. (2008). Strawberry biogeography, genetics and systematics. In: Book of abstracts for the VI International Strawberry Symposium, 35. March 2008, International Society for Horticultural Science. Huelva, Spain.

Stephenson AG. (1981). Flower and fruit abortion: causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecological System* 12:253-279.

Southwick SM, Weinbaum SA, Muraoka TT, Krueger WR, Shackel KA, Yeager JT. (1990). Leaf attributes as indices of fruit quality in prune tree canopies. *HortScience* 25:751-754.

Taiz L. Zeiger E. (2002). Plant physiology. 3rd edn. *Annals of Botany* 91: 750-751, 2003.

Tuner NC, Jones MM. (1980). Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. *Adaptation of plants to water an high tempetature stress* 87-130 Wiley Inter Science, New York. pp 87-130.

Vega DR. (2007). Historia del cultivo de la fresa al valle de Zamora, Michoacan (1938-2006). Segunda edición. Fundación Produce Michoacan. México. 149 p

Wang SY, Camp MJ. (2000). Temperatures after bloom affect plant growth and fruit quality of strawberry. *Scientia Horticulturae* 85: 183-189.

Weberling F. (1989). *Morfology of flowers and inflorescences* Cambrige University Press. New York. USA. 345 p.