



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCION DE ENSEÑANZA E INVESTIGACION EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

FRUTICULTURA

ESTIMADORES DE FOTOSÍNTESIS EN SELECCIONES DE ZAPOTE MAMEY (*Pouteria sapota* (Jacq.) H. E. Moore & Stearn)

ALEJANDRO LEDESMA MIRAMONTES

T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

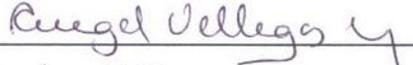
MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MEXICO

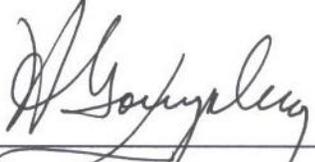
2011

La presente tesis titulada **Estimadores de fotosíntesis en selecciones de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H. E. Moore & Stearn)**, realizada por el alumno: **Alejandro Ledesma Miramontes**, con la dirección del consejo particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para la obtención del grado de:

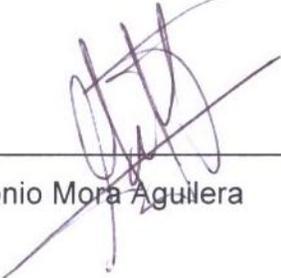
**MAESTRO EN CIENCIAS
RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
FRUTICULTURA**

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO: 
Dr. Ángel Villegas Monter

ASESOR: 
Dr. Víctor A. González Hernández

ASESOR: 
Dra. Lucero del Mar Ruíz Posadas

ASESOR: 
Dr. José Antonio Mora Aguilera

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Febrero 2011

ESTIMADORES DE FOTOSÍNTESIS EN SELECCIONES DE ZAPOTE MAMEY (*Pouteria sapota* (JACQ.) H. E. MOORE & STEARN)

Alejandro Ledesma Miramontes, M.C.

Colegio de Postgraduados, 2011

En frutales, debido a que no es práctico eliminar toda la planta para evaluar fotosíntesis es necesario utilizar estimadores para este proceso. Con el fin de conocer las diferencias que existen en la actividad fotosintética en seis selecciones injertadas de zapote mamey se evaluaron diferentes estimadores. La investigación se llevó a cabo en una huerta comercial en el municipio de Alpoyecá Gro. Se utilizaron árboles de 3 y 4 años. Las variables evaluadas fueron: peso específico de la hoja (PEH), grosor de la hoja, frecuencia y tamaño de estomas, contenido de clorofila, concentración de azúcares y medición del intercambio de gases. El diseño experimental utilizado, fue completamente al azar, con diferente número de repeticiones dependiendo de la variable. Los resultados obtenidos muestran que el mayor PEH en promedio de los tres muestreos lo presentó 'Alfonso 15'. Al relacionar el PEH con el grosor de la hoja se puede decir que 'Dany 66' es la especie que posee menor cantidad de tejido fotosintético por hoja, debido a que presentó menor grosor, mientras que 'El Regalo' presenta el valor más alto. El grosor de la hoja se correlacionó positivamente ($r=0.87^*$) con el tamaño de la hoja. Los estomas de las hojas de zapote mamey son anomosíticos y se localizan en la parte abaxial de la hoja. El principal azúcar de transporte en hojas de zapote mamey fue estaquiosa. En las tasas de intercambio de gases 'Dany 66' presentó los menores valores de fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática, en consecuencia, presenta mayor eficiencia en el uso de agua. En la mayoría de las variables 'El Regalo' presentó los mejores valores, en contraste, 'Dany 66' presentó valores inferiores.

Palabras clave: *Pouteria sapota*, Sapotaceae, grosor de hoja, estomas, azúcares.

**PHOTOSYNTHESIS ESTIMATORS IN SAPOTE SELECTIONS (*Pouteria sapota*
(JACQ.) H. E. MOORE & STEARN)**

Alejandro Ledesma Miramontes, M.C.

Colegio de Postgraduados, 2011

In fruit trees, because it is impractical to remove the entire plant to assess photosynthesis is necessary to use estimators for this process. In order to know the differences in photosynthetic activity from six grafted sapote selections, different estimators were evaluated. The research was developed in a commercial orchard in Alpoyecá, Guerrero, México. Three and four year old trees were used. The evaluated variables were: specific leaf weight (SLW), leaf thickness, stomatal size and frequency, chlorophyll and sugar concentration, and gas exchange measurement. The experimental design was completely random with different number of repetitions based on single variables. The results show that between the three samples, 'Alfonso 15' presented the highest SLW values. By relating SLW and leaf thickness, it can be affirmed that 'Dany 66' is the species with less photosynthetic tissue, because it showed less thickness, while 'El Regalo' had the highest value. The leaf thickness was positively correlated ($r = 0.87^*$) with the leaf size. The leaves stomata are anomostics and are located on the abaxial leaf side. The main transport sugar in sapota leaves was stachyose. In the gas exchange rates 'Dany 66' showed the lowest values of photosynthesis, transpiration and stomatal conductance, therefore, is more efficient in water use. In most of the variables 'El Regalo' had the best values, in contrast 'Dany 66' showed the lowest values.

Keywords: *Pouteria sapota*, Sapotaceae, leaf thickness, stomata, sugars.

AGRADECIMIENTOS

Al Colegio de Postgraduados, por la oportunidad que me brindó para realizar mis estudios de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico otorgado en la realización de mi maestría

A Dios porque me ha permitido llegar a esta etapa de mi vida gracias por guiarme por el buen camino para conseguir este logro.

A mis padres Luís Arturo Ledesma Guerrero y María de la Luz Miramontes González y mis hermanos Adriana, Leonardo y Carolina por todo el cariño y apoyo incondicional brindado para conseguir este logro.

A la “Fundación Villegas” y familia Villegas-Velázquez por su cariño y apoyo moral, simplemente por abrirme las puertas de su casa.

A mi consejero, el Dr. Ángel Villegas Monter, por la dirección de esta tesis, por su valiosa ayuda y consejos en la conducción, análisis, interpretación y comentarios de la presente investigación así como por su gran disposición, colaboración y dedicación durante mi maestría, simplemente por ser más que un consejero.

Al Dr. Víctor A. González Hernández por sus valiosos consejos, confianza, apoyo, dedicación y sugerencias en especial por el tiempo brindado para la realización de esta tesis.

A la Dra. Lucero del Mar Ruiz Posadas por su valiosa asesoría, por la revisión y sugerencias al presente estudios, por la amistad y confianza que me ha obsequiado.

Al Dr. Antonio Mora Aguilera por su valiosa asesoría, por la revisión y sugerencias al presente trabajo.

DEDICATORIA

Especialmente con mucho amor a mis padres: Ma. De la Luz Miramontes González y Luís Arturo Ledesma Guerrero a quienes debo mi existencia y de quienes siempre he recibido todo el amor, cariño y apoyo para alcanzar este sueño.

A mis hermanos: Adriana, Leonardo y Carolina por la motivación y con quienes he compartido los momentos más felices de la vida.

Y a todos mis compañeros y amigos que de alguna manera participaron e hicieron posible este logro obtenido. Gracias por atravesarse en mi camino.

Especialmente para Jesús Solís Ramírez, José Guadalupe Florencio, Claudia Elena Martínez Magaña e Itzel Villegas Velázquez, a todos mis compañeros y amigos que de alguna manera colaboraron en el presente trabajo.

CONTENIDO

	Pág.
LISTA DE CUADROS	iii
LISTA DE FIGURAS	iv
LISTA DE APÉNDICE	vi
I. INTRODUCCIÓN	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA	3
Fotosíntesis.....	4
Factores internos que modifican la fotosíntesis.....	5
Estructura de la hoja.....	5
Edad de la hoja.....	6
Efecto de la demanda en fotosíntesis.....	7
Factores ambientales que modifican la fotosíntesis.....	9
Energía radiante (luz).....	9
Dióxido de carbono (CO ₂).....	10
Temperatura.....	12
Agua.....	13
Evaluación de fotosíntesis.....	14
Peso específico de la hoja.....	14
Grosor de hoja.....	15
Densidad estomática.....	16
Contenido de clorofila.....	17
Carbohidratos.....	18
Proceso de intercambio de gases.....	20
Transpiración.....	21
Conductancia estomática.....	22
III. MATERIALES Y METODOS	24
Localización.....	24
Material vegetal.....	24
Descripción del material vegetal.....	24
'Magaña 1'.....	25

'Magaña 2'.....	25
'Dany 66'.....	25
'El Regalo'.....	25
'Alfonso 17'.....	26
'Nidito de amor'.....	26
'Cid 19'.....	26
'Alfonso 15'.....	27
Variables evaluadas.....	27
Cinética del crecimiento foliar.....	27
Tamaño de hojas de acuerdo con su ubicación en el brote.....	27
Crecimiento de brotes y número de hojas.....	28
Peso específico de la hoja y área foliar.....	28
Grosor de la hoja.....	28
Frecuencia estomática.....	29
Contenido de clorofila.....	29
Cuantificación de azúcares.....	30
Medición del intercambio de gases.....	33
Análisis estadístico.....	34
IV. RESULTADOS Y DISCUSION.....	35
Cinética del crecimiento foliar.....	35
Tamaño de hojas de acuerdo con su ubicación en el brote.....	37
Crecimiento de brotes y número de hojas.....	40
Peso específico de la hoja y área foliar.....	47
Grosor de hoja.....	50
Correlación entre variables morfológicas.....	51
Frecuencia y tamaño estomática.....	52
Contenido de clorofila.....	57
Contenido de azúcares.....	59
Contenido de azúcares totales.....	67
Contenido de azúcares en frutos.....	70
Intercambio de gases en hojas.....	73

Ritmo diurno del intercambio de gases.....	73
Comparación de variedades.....	76
Comparación de edad de la Hoja.....	77
V. CONCLUSIONES	79
VI. LITERATURA CITADA	81
VII. APÉNDICE	93

LISTA DE CUADROS

	PAG.
Cuadro 1. Tamaño de la hoja, de acuerdo a su posición en el brote en arboles de seis selecciones de zapote mamey Alpoyeca, Gro.	39
Cuadro 2. Tamaño de brotes, número de hojas y longitud del brote cubierto con hojas (Lbh) en seis selecciones injertadas de zapote mamey (<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn). Alpoyeca, Gro. Diciembre 2009.	45
Cuadro 3. Comparación de medias para área foliar (AF), peso seco (PS) y peso específico de la hoja (PEH) en hojas maduras de ocho selecciones injertadas de zapote mamey (<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) durante tres fechas de muestreo. Alpoyeca, Gro. 2009.	49
Cuadro 4. Promedios de grosor de hojas (μm) en ocho selecciones injertadas de zapote mamey (<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn). Alpoyeca, Gro. 2009.	51
Cuadro 5. Correlación simple entre variables: tamaño de hoja (TH), grosor de hoja (GH), área foliar (AF) y peso específico de peso (PEH) en ocho selecciones injertadas de zapote mamey (<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn). Alpoyeca, Gro. 2009.	52
Cuadro 6. Promedios de frecuencia y longitud de estomas, en hojas de ocho selecciones injertadas de zapote mamey (<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn). Alpoyeca, Gro. 2009.	56

- Cuadro 7. Promedio del contenido de clorofila total (mg g⁻¹ pf) en hojas de ocho selecciones de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn). Alpoyeca, Gro. 2009. 59
- Cuadro 8. Promedios y desviaciones estándar de las tasas de intercambio de gases a las 13 h, en cinco selecciones injertadas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn). Alpoyeca, Gro. 2009. 77
- Cuadro 9. Promedio y desviaciones estándar de las tasas de intercambio de gases a las 13 h, en hojas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) de diferentes edades en la selección 'Magaña 1', Alpoyeca, Gro. 2009. 78

LISTA DE FIGURAS

	PAG.
Figura 1. Curva de calibración de azúcares solubles.	32
Figura 2. Cinética del crecimiento foliar en zapote mamey (<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) selección 'Nidito de amor', en Alpayeca, Gro. 2009 (n = 20 hojas). Medias con la misma letra en cada punto, no son significativamente diferentes (Tukey 0.05). (x = 80 % del tamaño de la hoja).	36
Figura 3. Cinética del crecimiento foliar en zapote mamey (<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) selección 'Alfonso 15' en Alpayeca, Gro. 2009 (n = 19 hojas). Medias con la misma letra en cada punto, no son significativamente diferentes (Tukey 0.05). (x = 80 % del tamaño de la hoja).	37
Figura 4 A. Crecimiento de brotes vegetativos en árboles injertados de zapote mamey (<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) de tres años. B. Crecimiento de brotes vegetativos en árboles injertados de zapote mamey (<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) de cuatro años. Alpayeca, Gro. 2009.	43
Figura 5. A. Estomas en el envés de las hojas y disposición de células fundamentales en hojas de zapote mamey (<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn); E, estomas; CS, células subsidiarias. B. Superficie adaxial de la hoja sin estomas; VPH, vaina principal del haz.	53
Figura 6. Estoma reniforme, característico de hojas de zapote mamey (<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn); E, estoma; CG, células guarda; O, ostiolo.	53

- Figura 7. Contenido de azúcares solubles en hojas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) en tres fechas de muestreo. Alpoyeca, Gro. 2009. A) 'El Regalo'; B) 'Magaña 2'; C) 'Magaña 1'. 62
- Figura 8. Contenido de azúcares solubles en hojas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) en tres fechas de muestreo. Alpoyeca, Gro. 2009. A) 'Nidito de amor'; B) 'Dany 66'; C) 'Alfonso 15'. 65
- Figura 9. Promedio de azúcares totales en hojas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) en seis selecciones injertadas y tres fechas de muestreo. Alpoyeca, Gro. 2009. 70
- Figura 10. Promedio de azúcares en frutos inmaduros de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) 'Nidito de amor' en Alpoyeca, Gro. 2009. B) Contenido de azúcares en frutos maduros de zapote mamey 'Magaña 1'. Alpoyeca, Gro. 2009. 72
- Figura 11. A. Ritmo de la tasa de fotosíntesis B. conductancia estomática. C. tasa de transpiración en hojas maduras de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) de la selección 'El Regalo' durante el día, Alpoyeca Gro. 2009 (n = 8 hojas por selección). 75

LISTA DE APÉNDICE

	PAG.
Cuadro A-1. Relación largo y ancho de la hoja en seis selecciones de zapote mamey Alpoyeca, Gro. 2009	93
Cuadro A-2. Crecimiento total de brotes en seis selecciones injertadas de zapote mamey en Alpoyeca, Gro. 2009	93
Cuadro A-3. Comparación de medias para contenido de clorofila "a" (mg g^{-1} pf) en hojas de ocho selecciones de zapote mamey en Alpoyeca, Gro. 2009.	94
Cuadro A-4. Comparación de medias para contenido de clorofila "b" (mg g^{-1} pf) en hojas de ocho selecciones de zapote mamey en Alpoyeca, Gro. 2009.	94
Cuadro A-5. Análisis de varianza para cinética de crecimiento foliar en dos selecciones de zapote mamey, Alpoyeca, Gro. 2009.	95
Cuadro A-6. Análisis de varianza para tamaño de hoja según su ubicación en el brote de seis selecciones de zapote mamey, Alpoyeca, Gro. 2009.	95
Cuadro A-7. Análisis de varianza para tamaño de brotes, número de hojas y longitud del brote cubierto con hojas (Lbh) en seis selecciones de zapote mamey, Alpoyeca, Gro. 2009.	95

- Cuadro A-8. Análisis de varianza para área foliar (AF), peso seco (PS) y peso específico de la hoja (PEH) en hojas maduras de ocho selecciones injertadas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H. E. Moore & Stearn) durante tres fechas de muestreo. Alpoyeca, Gro. 2009. 96
- Cuadro A-9. Análisis de varianza para grosor de hojas, Frecuencia de estomas y Longitud de estomas en ocho selecciones injertadas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H. E. Moore & Stearn). Alpoyeca, Gro. 2009. 96
- Cuadro A-10. Análisis de varianza para contenido de clorofila total (mg g^{-1} pf) en hojas de ocho selecciones de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H. E. Moore & Stearn). Alpoyeca, Gro. 2009. 96

I. INTRODUCCIÓN

El zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) es un frutal nativo de México y Centro América que generalmente se cultiva en traspatio o pequeños huertos, con escaso o nulo manejo agronómico, con árboles provenientes de semilla, lo que ocasiona amplia variabilidad genética y los árboles tardan más de 10 años en producir. En México esta especie se distribuye desde Nayarit hasta Chiapas en el pacífico y desde Tamaulipas hasta Yucatán en el Golfo de México, en donde se le puede encontrar en forma silvestre, traspatio o cultivada con otros frutales en huertos de poca extensión. Hasta 2006, solo en Yucatán había huertos de plantas injertadas con materiales seleccionados, donde destacan las variedades 'Magaña 1' y 'Magaña 2' resultantes de un proceso de selección efectuado por más de 30 años. Actualmente, también hay pequeñas plantaciones en Guerrero y Campeche.

La superficie cultivada en México con este frutal no rebasa las 1500 ha, donde la producción está basada principalmente en árboles de pie franco, sin llevar a cabo selección lo que ocasiona falta de producción en los meses de diciembre a marzo. Como solución se propone el establecimiento de nuevos cultivares con diferentes épocas de producción provenientes de material injertado, que permitan utilizar altas densidades, precocidad en la producción, entre otras características deseables.

Para que tenga éxito el proceso tecnificado de producción de genotipos de zapote mamey con diferentes épocas de producción, se requiere de mayor conocimiento de aspectos básicos del funcionamiento de las plantas, como la fotosíntesis. Éste es un proceso complejo que depende de diversas características fisiológicas y anatómicas de la planta, como la estructura y edad de la hoja, el contenido de clorofila, el estado de desarrollo de la planta, distribución de órganos de demanda y la relación fotosíntesis – respiración. Aunado a lo anterior, la disponibilidad de agua, temperatura, concentración del CO₂ y la humedad del aire (déficit de presión de vapor) determinan la apertura estomática, lo cual tiene mayor influencia en el

intercambio de CO₂ y consecuentemente en la fotosíntesis. Además es importante conocer la fenología de la planta y otras características como número de hojas y área foliar, dado que de ellas depende este proceso y en la producción.

La forma más apropiada para determinar la biomasa producida es destruyendo la planta al final de su ciclo. Sin embargo, en frutales esto no es conveniente, ya que implicaría eliminar la fuente productiva; para esto se deben utilizar estimadores de la misma como la medición de intercambio de gases, peso específico de la hoja, concentración foliar de carbohidratos, clorofila, etc. Cada uno de estos indicadores tiene ventajas y desventajas, y con el fin de definir cuál de ellos puede ser utilizado, en esta investigación se estudiaron algunos estimadores con los siguientes objetivos:

- Con el uso de estimadores de fotosíntesis evaluar cuál de las seis selecciones de zapote mamey es más eficiente.
- Analizar e identificar el tipo y concentración de azúcares en hojas y frutos de ocho selecciones de zapote mamey.
- Conocer el perfil fotosintético e intercambio de gases en plantas injertadas de zapote mamey, en Alpoyecá, Gro.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

La familia Sapotaceae incluye cerca de 40 géneros y 800 especies de árboles perennifolios y algunos arbustos (Ayensu, 1972). Entre los frutales más importantes destacan: zapote mamey (*Pouteria sapota*), chicozapote (*Manilkara zapota*), canistel (*P. campechiana*), caimito (*Chrisophyllum cainito*), zapote (*P. fossicola*) y lúcuma (*P. lucuma*). Una característica básica de estas especies es la producción de látex blanco y pegajoso, que en el caso de chicozapote es explotado para la elaboración de chicle.

El zapote mamey es un frutal que se encuentra en forma silvestre en todas las zonas tropicales de México, constituyendo parte de la flora en la selva alta perennifolia o cultivada con otros frutales. Es originario del sur de México y América Central (Granados, 1995). Actualmente, también se encuentra en Estados Unidos de América, Australia, Israel, Filipinas, Vietnam, España, Venezuela, Cuba, Colombia, Ecuador, Jamaica y Brasil (Campbell, 1997).

En México esta especie se distribuye desde el estado de Morelos hasta Chiapas y Yucatán en donde se le puede encontrar en forma silvestre o cultivada con otros frutales, en huertos de poca extensión. En Yucatán, Chiapas, Guerrero y Tabasco se concentra más de 78 % de la producción nacional, y sólo en Yucatán hay plantaciones injertadas con material seleccionado, entre las que destacan las variedades 'Magaña 1' y 'Magaña 2'. En los demás estados, las plantaciones son principalmente de semilla. En México es difícil encontrar plantaciones comerciales de más de 10 ha con plantas injertadas de material seleccionado por su potencial comercial, aspectos que impiden lograr altos rendimientos y fruta de alta calidad, ya que la variabilidad de los árboles que provienen de semilla genera alta heterogeneidad. Otro aspecto que afecta la calidad de la fruta es la carencia de índices de cosecha. Así en ocasiones los frutos son colectados antes de madurez fisiológica y no alcanzan los niveles deseados de calidad organoléptica, defectos que

se incrementan por el manejo deficiente de los frutos durante y después de la cosecha (Villegas *et al.*, 2005).

En plantaciones comerciales de Guatemala con árboles seleccionados se logran dos épocas de fructificación, de noviembre a mayo y de julio a septiembre, por lo que producen fruta casi todo el año. En México se podría tener una situación similar en varias condiciones climáticas si se continúa con la selección de materiales sobresalientes y éstos se propagan vegetativamente. Aspectos como eficiencia fotosintética, susceptibilidad o tolerancia a plagas y enfermedades, al igual que el empleo de portainjertos para reducir el porte de las plantas, también podrían ser considerados para que el potencial de esta especie sea explotado a plenitud (Villegas *et al.*, 2005).

Fotosíntesis

La fotosíntesis es uno de los procesos más importantes que controlan el crecimiento y la producción de la planta, en el que el CO₂ es asimilado por las plantas en presencia de luz y agua para formar carbohidratos simples y el oxígeno es liberado (Taiz y Zeiger, 2006). Además, es uno de los principales procesos relacionados con la absorción y asimilación de nitrógeno en frutales, debido a la clorofila y proteínas enzimáticas involucradas en el proceso fotosintético (Evans, 1989). En este sentido, algunas plantas son más eficientes que otras para producir biomasa a partir del CO₂ del aire y agua. La intensidad fotosintética se mide en unidades de gas carbónico asimilado o producción de materia seca por unidad de superficie foliar. Como la respiración consume parte de los productos de la fotosíntesis, la medida más importante no es la intensidad de la fotosíntesis absoluta, sino la diferencia entre la fotosíntesis y la respiración, llamada tasa de asimilación neta (TAN), que se define como la velocidad de acumulación de biomasa por unidad de superficie y por unidad de tiempo (Taiz y Zeiger, 2006).

Factores internos que modifican la fotosíntesis

Estructura de la hoja. Es el principal órgano adaptado para este proceso, por su morfología laminar, por contener los aparatos fotosintéticos y por la cantidad de clorofila y pigmentos especializados que capturan la energía radiante.

La estructura de la hoja en árboles frutales es la típica de plantas C_3 sin una vaina del haz bien definida para células fotosintéticas, aunque varía con su posición a lo largo de la rama (Salisbury y Ross, 2000). Las hojas de zapote mamey son de forma ovada o lanceolada y se concentran en el ápice de las ramas con ápice obtuso o redondo, a veces apiculado, y base aguda; pueden medir de 10 a más de 30 cm de largo y desde 3 hasta 8 cm de ancho; comúnmente son glabras, aunque en algunos tipos se presenta pubescencia en ambas caras. En el lado adaxial son de color verde oscuro y brillantes; en el abaxial son de color más claro, con nervaduras laterales prominentes y reticuladas perpendiculares a las laterales (Ibarra, 2005).

En el Departamento de Petén, Guatemala, Granados (1995) seleccionó variedades de zapote mamey en las que encontró que la textura foliar varió de áspera a cerosa, pero la predominante fue lisa. En algunas regiones el árbol de zapote mamey elimina todas las hojas en una época del año y en otras las renueva continuamente.

El grosor de la hoja se incrementa desde la base del brote hacia el ápice debido a que el mesófilo en empalizada posee células más elongadas y sus capas son más compactas y bien definidas, y ocupa un alto porcentaje del mesófilo; la frecuencia estomática varía en el mismo gradiente (Faust, 1989). Estudios realizados en diferentes especies de cítricos por Reyes (1997), reportaron que en naranjo 'Valencia' la parte basal de las hojas midieron 291.8 μm de grosor al igual que las evaluadas en la parte media, pero cerca del ápice presentó valores más altos con 309.1 μm ; lo mismo ocurre en lima 'Persa' con valores de 269, 385 y 388 μm , respectivamente.

Garriz *et al.* (1997), indican que el sombreado incrementa el tamaño de la hoja, disminuye el grosor y altera su estructura interna, lo cual afecta significativamente el rendimiento. Además, el desarrollo estacional del follaje es un proceso dinámico influenciado por la distribución de la luz en los árboles, la cual puede afectar la morfología y fisiología de la hoja, y alterar los procesos de fotosíntesis y respiración (Osaki *et al.*, 2001).

Edad de la hoja. En zapote mamey la hoja dura de 7 a 9 meses y en algunas regiones el árbol tiene comportamiento caducifolio. Según lo reportado por Faust (1989) en frutales, durante los dos primeros meses las hojas necesita reservas del árbol, ya que no elabora lo que consume; mientras que en fructificación es la fuente de abastecimiento de azúcares para la fruta en desarrollo.

Se ha reportado que las hojas muy jóvenes (aún en expansión) tienen baja tasa de fotosíntesis, pero luego aumenta progresivamente a medida que la hoja crece, y se estima que alcanza su máximo cuando adquiere 80 % de su tamaño, para luego reducirse o mantenerse hasta que inicia la senescencia, cuando disminuye de nuevo (Whiley, 1990). En la hoja en desarrollo el carbono fijado es incorporado principalmente en pigmentos, proteínas y carbohidratos estructurales; esto es, en compuestos químicos asociados con el rápido desarrollo de la capacidad fotosintética y componentes estructurales de la hoja (Azcón-Bieto y Talón, 2000). En cambio, las hojas maduras fijan más CO₂ y pueden exportar fotoasimilados, principalmente sacarosa, a otras partes de la planta (Salisbury y Ross, 2000).

La edad de la hoja y el estado de desarrollo de la planta son importantes para determinar muchos procesos morfológicos y fisiológicos en las plantas (Chaumont *et al.*, 1994). Por ejemplo, la fotosíntesis neta disminuye a medida que la edad de la planta se incrementa, aun cuando la edad de la hoja sea la misma (Horsley y Gottschalk, 1993). La edad de la hoja en manzano influye en la capacidad fotosintética, ya que a los 20 días, cuando la hoja ha alcanzado 80 % de la expansión máxima, la tasa es de 20 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹, y luego alcanza la máxima a los 100 días

con $25 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, para después disminuir a $12.5 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ a los 140 días (Kennedy y Johnson, 1981). Estudios realizados en cereza dulce 'Bing' mostraron el máximo de fotosíntesis ($38 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) en hojas que tenían 80 % de expansión total (Roper y Kennedy, 1986).

Whiley (1990) encontró que las hojas de aguacate 'Hass' llegan a ser exportadoras de azúcares cuando alcanzan 80 % de tamaño final, después de 40 días. La máxima eficiencia fotosintética se alcanza alrededor de 60 días, después de la emergencia, cuando la caída de frutos se estabilizó; también observó correlación entre el máximo de caída de frutos y la fase de demanda del brote en primavera, lo que sugiere que la disponibilidad de fotoasimilados puede limitarse durante el periodo inicial de amarre de fruto, al menos en climas húmedos subtropicales. La menor fotosíntesis neta de las hojas jóvenes puede deberse a la inmadurez de sus estomas, ya que éstos maduran seis semanas después de la emergencia de la hoja; otra causa pudiera explicarse por el bajo contenido de nitrógeno (Faust, 1989).

En vid, Chaumont *et al.* (1994) señalaron que las hojas maduras tienen mayor tasa de fotosíntesis que las jóvenes, y que las hojas jóvenes reducen más la tasa fotosintética al disminuir la intensidad de luz; concluyeron que la baja fotosíntesis al medio día es un aspecto metabólico de la hoja de vid que puede acentuarse en condiciones de estrés.

Efecto de la demanda en fotosíntesis. En general, la presencia de frutos en el árbol incrementa la fotosíntesis neta de las hojas, y facilita la exportación de fotoasimilados desde estos tejidos; los frutos actúan como centros de demanda de carbohidratos y por ello se reduce así la cantidad de azúcares en las hojas (Taiz y Zeiger, 2006).

La eficiencia fotosintética se puede determinar con base en incrementos de peso seco de biomasa por unidad de área foliar y por unidad de tiempo; según Faust (1989), la eficiencia fotosintética máxima está influenciada por la presencia de la

demanda. De acuerdo con Ho (1988), las hojas jóvenes tienen altas tasas metabólicas y de expansión, por tanto son demandas fuertes y compiten por fotoasimilados con otros órganos de la planta.

En cereza dulce, Roper *et al.* (1988) evaluaron el efecto de la fructificación en la fotosíntesis y distribución de carbohidratos en tres estados de desarrollo del fruto. En el estado I la tasa de fotosíntesis neta fue de 6 a 10 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹; en el estado II la tasa se duplicó (9 a 18 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹) y permaneció constante hasta la cosecha. El marcado aumento de fotosíntesis en el estado II coincidió con el incremento de 10 a 18 % en materia seca del fruto y con el rápido crecimiento de brotes.

En naranjo 'Valencia late' Olarte-Ortiz *et al.* (2000) realizaron estudios de fotosíntesis y encontraron que los árboles con frutos en crecimiento presentaron mayor fotosíntesis que árboles sin frutos, lo que sugiere que la presencia de estos órganos estimula la fotosíntesis.

Con el propósito de conocer la fluctuación anual de carbohidratos en hojas y determinar si éstos factores son limitantes para la retención de frutos en aguacate 'Colín V-33', Castillo *et al.* (1996) determinaron durante un año los azúcares totales en hojas colectadas en las partes norte y sur de la copa del árbol. Encontraron que los carbohidratos variaron a lo largo del año en relación con la fenología y edad de las hojas, y que al inicio de la floración de otoño (septiembre) hubo mayor contenido de azúcares totales, y que luego hubo descenso coincidente con la floración de invierno y el crecimiento vegetativo de invierno - primavera, aunque esta disminución no fue significativa como la de abril a julio cuando ocurrió el crecimiento vegetativo de primavera - verano.

Factores ambientales que modifican la fotosíntesis

Los factores que modifican la fotosíntesis son: energía radiante, temperatura, agua y CO₂.

Energía radiante (luz). Para comprender de manera cuantitativa cómo afecta la luz a la tasa fotosintética, es importante conocer la energía que proporciona la radiación solar. En el límite superior de la atmósfera la radiación total es de 1360 W m⁻² (constante solar). Cuando esta radiación atraviesa la atmósfera hasta la superficie terrestre, solamente unos 500 W m⁻² llegan a las plantas. Por encima del nivel de saturación luminosa, el incremento de luz ya no produce aumento en la fotosíntesis. Entre la oscuridad y el nivel de saturación existe un punto en el que la fotosíntesis se encuentra en equilibrio con la respiración (es decir, cuando la asimilación neta de CO₂ es cero), que se conoce como punto de compensación luminosa (Salisbury y Ross, 2000).

La fracción útil de la radiación solar para la fotosíntesis fluctúa entre 400 y 700 W m⁻² y se le llama radiación fotosintéticamente activa (RFA). La absorción y utilización de la RFA es uno de los factores más importantes que limitan la productividad de las plantas. Las que crecen en condiciones de sombra presentan menor tasa fotosintética, pero son más eficientes en asimilar CO₂ a bajos niveles de RFA, que las hojas que crecen expuestas completamente al sol. También el sombreado puede reducir la iniciación de yemas florales, tamaño, calidad y color de fruto, número de brotes nuevos y peso fresco de la planta (Taiz y Zeiger, 2006).

Este factor ambiental es esencial como fuente de energía, pero si es excesiva y con alta temperatura la fotosíntesis puede disminuir. Un mecanismo para evitar estos daños es la orientación de las hojas, como en el caso de mangle que las orienta en forma vertical para mantener su capacidad fotosintética (Marenco *et al.*, 2001).

En manzano, Rom (1990) observó que los brotes sombreados del centro del árbol reciben cerca del 25 % de la luz solar total, son más largos y con menos área foliar / brote. La tasa de fotosíntesis neta en hojas de la base del brote fue la tercera parte ($6 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$), que el de hojas desarrolladas en la periferia de la copa ($21 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$).

Al estudiar el efecto de la sombra en la fotosíntesis neta de durazno, Marini y Sowers (1990) encontraron que las hojas desarrolladas en sombra se fotosaturan con 400 y $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mientras que las desarrolladas en sol entre 600 y $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

En la cinética fotosintética de hojas maduras de zapote mamey medida en Alpoyecá, Gro. a concentración constante de CO_2 (400 ppm) y en respuesta a los cambios de radiación, la tasa fotosintética en fotosaturación fue de $10.28 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ que se alcanzó con $1000 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; mientras que el punto de compensación luminosa fue de $17.15 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a una RFA de $19 \mu\text{mol foton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. La máxima intensidad de luz registrada en Alpoyecá en un día despejado, fue de $1730 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, lo que implica que las hojas de zapote mamey pueden aprovechar casi toda la radiación recibida, aunque con $1000 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ las hojas inician el proceso de fotosaturación (Aguilar, 2008).

Arreola *et al.* (2007), en una huerta en producción de nogal pecanero (*Carya illinoensis*), realizó mediciones de luz dentro de la copa. La máxima tasa fotosintética fue de $9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, y ocurrió en el follaje localizado en el cuarto superior de la copa, sección en la cual se observó la mayor incidencia de RFA ($1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Habermann *et al.* (2003) encontraron que la fotosíntesis neta fue de $9.83 \pm 1.15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de flujo de fotones fotosintéticamente activo (FFFA) en plantas de naranja dulce (*Citrus sinensis* L.).

Dióxido de carbono (CO_2). El CO_2 es uno de los sustratos principales de la fotosíntesis. En las plantas C_3 el incremento en la concentración intercelular de CO_2 (Ci) se traduce en un incremento de la tasa de fotosíntesis neta, porque aumenta la

asimilación de CO₂ y reduce la fotorrespiración. La tasa de fotosíntesis de las plantas C₃ es sensible a variaciones de CO₂ en un margen mayor que en las plantas C₄. La sensibilidad de las plantas C₃ al CO₂ puede ser utilizada para mejorar la productividad vegetal en invernaderos comerciales con control de CO₂, porque se puede aumentar la fotosíntesis mediante una atmósfera con elevado CO₂, lo que eventualmente podría resultar en mayor productividad (Azcón-Bieto y Talón, 2000).

En condiciones de campo la concentración de CO₂ puede ser un factor limitante de la fotosíntesis. La concentración de 0.033% (300 ppm) en la atmósfera está por debajo de la saturación de CO₂ para la mayoría de plantas la obtención de CO₂ suficiente para el crecimiento dependen de la difusión de CO₂ desde la atmósfera al interior de las hojas, y posteriormente a los cloroplastos donde el CO₂ es fijado (Azcón-Bieto y Talón, 2000). Con el enriquecimiento de CO₂ aplicado a árboles de naranjo agrio (*Citrus aurantium*) se aumentó la fotosíntesis neta en más de 200 % a la vez que la respiración decreció, resultados que difieren de los encontrados por otros investigadores en plantas anuales. Una razón puede ser que la conductancia estomática de las hojas, no se afecta con enriquecimiento de CO₂ (Idso y Kimball 1992). En un estudio posterior, Idso y Kimball (1993) corroboraron que plantas que crecieron con un extra de 300 µL L⁻¹ de CO₂ en adición al CO₂ normal presentaron 2.79 veces más crecimiento, la raíz presentó 2.75 veces más raíces finas y el tronco fue 2.9 veces más grueso que en árboles no tratados.

En zapote mamey, Aguilar (2008) observó que la fotosíntesis neta de la planta se anula con 66 ppm (µmol mol⁻¹) de CO₂. Este parámetro es conocido como punto de compensación de CO₂ donde la fijación y emisión de esta molécula son iguales. El aumento de CO₂ interno en el árbol de zapote mamey incrementa la fotosíntesis hasta 18.72 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹, con irradiación de 800 µmol quanta m⁻² s⁻¹, y que la saturación ocurre entre 1012 y 1272 µmol mol⁻¹ de concentración intercelular. Habermann *et al.* (2003) utilizaron plantas de naranja dulce para determinar la curva de asimilación neta / concentración intercelular de CO₂ (A/Ci). Encontraron que esta especie alcanzó una fotosíntesis neta de 12 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹ cuando la

concentración interna de CO₂ en la hoja estuvo a 350 μmol CO₂ mol⁻¹. Cabe indicar que en las plantas C₃ el punto de compensación de CO₂ suele ser de 30 a 70 ppm (Azcón-Bieto y Talón, 2000), rango en el que se ubica el zapote mamey.

Temperatura. La temperatura del aire afecta directamente a varios procesos fisiológicos: fotosíntesis, respiración, transpiración, absorción de agua y nutrientes, permeabilidad de las paredes celulares y reacciones enzimáticas, entre otros procesos, que se reflejan en el desarrollo de las plantas. El aumento de temperatura generalmente promueve la respiración pero reduce la asimilación neta. Es importante indicar que la combinación de alta intensidad de luz y temperatura no es garantía de mayor asimilación neta para la planta ni de mayor productividad. Mientras que la fotosíntesis tiene lugar solamente durante el día, la respiración se realiza durante las 24 horas. Así, las temperaturas diurnas y nocturnas ejercen efectos opuestos en la fotosíntesis neta diaria. La temperatura alta nocturna aumenta las pérdidas por respiración y reduce la fotosíntesis neta (Salisbury y Ross, 2000).

En frutales tropicales y subtropicales los rangos de temperatura óptima para fotosíntesis también varían entre especies. En aguacate 'Hass' está entre 28 a 31°C con 30 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹, y el mínimo de fotosíntesis ocurre con 10°C, a 10.9 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹ (Whiley *et al.*, 1999). En cítricos, en condiciones ambientales húmedas, la condición óptima es similar a la de aguacate, pero arriba de 35°C se limita de manera considerable la acción de ciertas enzimas, con lo cual se reduce la F_n; en ambientes secos la temperatura óptima es de 16 a 22°C (Olarte-Ortiz *et al.*, 2000). Las hojas de mango alcanzan el óptimo de F_n a temperaturas de 20°C en la noche y 30°C durante el día; si la temperatura se reduce a 20 y 15°C respectivamente, la F_n se reduce hasta 60 %. El maracuyá con alta luminosidad, alcanza la mejor F_n entre los 20 a 35°C, mientras que a baja sucede de 25 a 32°C (Whiley *et al.*, 1999).

Vu y Yelenosky (1987), al estudiar varias condiciones de temperatura, encontraron que este factor influyó en las características fotosintéticas de naranjo 'Valencia', después de permanecer 30 días en cámaras de ambiente controlado. La tasa de

intercambio de CO₂, la conductancia estomática, transpiración, clorofila, proteína soluble y prolina fueron 48, 55, 26, 78, 11 y 265 % mayores en el tratamiento de baja temperatura (15.6°C día/4.4 °C noche) en comparación con los árboles que crecieron en temperaturas altas (32.3 °C día/21.1 °C noche).

Por otra parte, la exposición prolongada a temperatura baja puede inhibir la capacidad fotosintética, dado que la exposición por poco tiempo regularmente no es dañina. Pero con temperaturas inferiores a 10 °C el rendimiento disminuye más en plantas C₄ que en C₃ debido a la estabilidad de la membrana, pero con temperaturas más altas el proceso es inverso. Cuando disminuye la temperatura y se incrementa la luminosidad, en especies no adaptadas pueden ocurrir daños fotoquímicos en los pigmentos (Berry y Björkman, 1980).

Agua. En la fotosíntesis el agua es determinante, ya que en condiciones de estrés hídrico la fijación de CO₂ es mínima o no ocurre. Los efectos negativos de la falta de agua son variables, de acuerdo con la edad del tejido y genotipo. A este respecto, Anthor y McCree (1990) mencionaron que no se conoce con exactitud si el estrés afecta directamente el mecanismo fotosintético del mesófilo, ya que si la actividad de este tejido decrece, el estoma se cierra, y viceversa. Cuando existe déficit hídrico se afecta el funcionamiento del estoma, y con esto el intercambio gaseoso ya que reduce la entrada de CO₂, la transpiración y la síntesis de proteínas (Munss y King, 1988).

Vu y Yelenosky (1987), al estudiar la respuesta fotosintética de árboles de cítricos en suelos inundados encontraron que reducen la tasa fotosintética, conductancia estomática, concentración de clorofila y actividad de la Rubisco, en naranjo 'Hamlin' injertado en limón rugoso y naranjo agrio. Después de 24 días de inundación, los árboles mostraron senescencia, marchitamiento y abscisión de hojas. La reducción de la tasa fotosintética en limón rugoso en el día 24 fue de aproximadamente 94 %, en la conductancia estomática de 71 %, en contenido de clorofila 38 % y en Rubisco 62 %, comparada con 22, 5, 18 y 33 %, respectivamente, en naranjo agrio. En ambos

portainjertos la tasa fotosintética y conductancia estomática estuvieron correlacionadas estrechamente.

Evaluación de fotosíntesis

Es complejo evaluar la fotosíntesis total en árboles frutales en campo por varias razones: por su porte, la distribución heterogénea de las hojas en el brote respecto a la exposición a la radiación solar, y a que su tamaño y edad están cambiando constantemente; por lo que la técnica más exacta es destruyendo la planta al final de su ciclo. Sin embargo, esto implicaría eliminar la planta y la fuente productiva que no se puede renovar anualmente por lo que se deben utilizar estimadores de la misma. Los más utilizados se describen a continuación:

Peso específico de la hoja. Una forma de estimar fotosíntesis es mediante el contenido de materia seca foliar entre la superficie foliar; cociente que se denomina peso específico de la hoja (PHE). Este cociente es afectado por la intensidad y duración de la luz (Reyes *et al.*, 2000). Y también por la sombra ya que conforme ésta se incrementa el PEH decrece (Marini y Sowers, 1990).

Marini y Sowers (1990), al estudiar el efecto de la sombra en la Fn de durazno, encontraron que el PEH disminuyó al incrementar el tiempo de exposición y la intensidad de la sombra, y que las hojas jóvenes fueron más afectadas. Este comportamiento ha sido atribuido a las capas escasas de células en empalizada y al reducido tamaño de las células. Puesto que el PEH se modifica rápidamente en respuesta a la RFA, estos cambios pueden deberse a los carbohidratos solubles acumulados más que a los provocados en el grosor de la hoja.

Al estudiar el efecto del portainjerto en las características de la hoja de lima 'Persa', Berdeja-Arbeu *et al.* (2010) encontraron que las plantas injertadas en limón 'Volkameriano' presentaron 12.3 mg cm^{-2} , mientras que en Citrange 'Carrizo' sólo 9.3 mg cm^{-2} . Resultados similares fueron encontrados por Reyes *et al.* (2000) en naranjo

'Valencia' y 'Mars', así como en mandarino 'Dancy', con 12.23, 11.11 y 10.74 mg cm⁻², respectivamente.

Grosor de hoja. Las hojas soleadas son de dos a tres veces más gruesas que las sombreadas. El mayor grosor de las hojas es debido a que forman células en empalizada más largas o con una capa adicional, y con frecuencia, el parénquima esponjoso está más desarrollado. El sombreado incrementa el tamaño de la hoja, disminuye el grosor y altera la estructura interna (Marini y Sowers, 1990). Así mismo, el grosor se incrementa desde la base de la hoja al ápice, las células en empalizadas son más alargadas y las capas más compactas, y ocupan gran porcentaje del mesófilo (Faust, 1989). Además otro factor que afecta esta característica es la especie. En estudios realizados con tres especies de *Citrus*, Reyes *et al.* (2000) encontraron que las hojas de lima 'Persa' fueron más gruesas (347 µm) que las de naranja 'Marrs' (300 µm) y 'Valencia' (297 µm), y también que mandarino 'Dancy' (242 µm).

Ibarra (2005), al estudiar el grosor de la hoja en árboles de zapote mamey sin injertar, encontró que el grosor oscilaba entre 203 y 250 µm; al comparar dos ambientes encontró que en Alpoyecá Gro. las hojas son más gruesas que en Cazones, Ver. Esto coincide con lo señalado por Marini y Sowers (1990), quien indica que a mayor intensidad de luz, las plantas tienen hojas más gruesas, situación que se cumple en Alpoyecá, Gro., donde hay menos días nublados que en Cazones, Ver. De manera general, las hojas de mamey son más delgadas que algunas especies de cítricos (Reyes *et al.*, 2000). El mayor grosor de la hoja podría indicar que es más eficiente desde el punto de vista fotosintético (Garnier, 1999).

Densidad estomática. Los estomas son importantes en la fisiología de las plantas debido a que son responsables del intercambio de gases entre la atmósfera y la hoja, pero también por regular la pérdida de agua (Webb y Baker, 2002). En frutales se ha observado que la injertación modifica el número de estomas, como lo encontraron Ayala *et al.* (2010) en hojas de aguacate, donde el interinjerto 'Hass', 'Fuerte' y 'Colin

V-33' incrementó la densidad de estomas y células epidérmicas, lo que coincide parcialmente con lo encontrado por Parés *et al.* (2004) en hojas de árboles injertados y sin injertar de guanábano (*Annona muricata*), donde esta especie presentó 132 estomas por mm², *A. Montana* 124 estomas por mm² en plantas sin injertar; mientras que cuando estaban injertadas *A. muricata* en *A. montana* 111 y *A. muricata* en *A. muricata* 110 estomas por mm².

También la altitud es un factor que modifica el número de estomas Olmez *et al.* (2006) encontraron que algunas variedades de durazno presentaron más estomas en altitudes menores (731 m) que en mayor altitud (1115 m); además encontraron que existe baja correlación entre el peso del fruto y la frecuencia de estomas, donde a mayor número hay mayor peso del fruto, por lo cual sugieren que esta variable podría ser usada para el mejoramiento en esta especie. Otros factores que modifican el número de estomas son salinidad (Hepaksoy *et al.*, 2002), latitud (Erickson, 1968) y estrés hídrico (Buttery *et al.*, 1993).

La longitud de los estomas es otra característica que es modificada por el portainjerto, como demostraron Berdeja-Arbeu *et al.* (2010) en lima 'Persa' donde en plantas injertadas en citrange 'Carrizo' midieron 25.9 μm , superando a Citrange 'Morton' con 23.2 μm . Según Franks y Farquhar (2007), a mayor frecuencia de estomas las plantas presentan mayor intercambio gaseoso y tasa fotosintética. Sin embargo, la reducción de la densidad de estomas parece ser una respuesta de la planta para evitar la transpiración excesiva, lo cual puede ser de importancia en la adaptación en condiciones de estrés (Parés *et al.*, 2004). Por lo tanto, al considerar que a través de los estomas se realiza el intercambio gaseoso, es de esperarse que ello afecte a la fotosíntesis y a la producción de materia seca y el crecimiento del árbol.

Contenido de clorofila. El pigmento más importante en plantas verdes es la clorofila, la cual participa fundamentalmente en la fotosíntesis al transformar la energía luminosa en química. Su contenido se ha utilizado como un parámetro que se relaciona con fotosíntesis. Algunos investigadores lo consideran como un buen indicador para seleccionar genotipos de alta tasa fotosintética (Buttery y Buzzell, 1977).

En kiwi, De Jong *et al.* (1984) observaron relación directa entre la Fn y la clorofila ya que más del 75 % del nitrógeno orgánico total se localiza en los cloroplastos, principalmente como enzimas, por lo que la deficiencia de N reduce la síntesis de clorofila. En este sentido, Calderón *et al.* (1997) señalaron que el contenido de nitrógeno (N) en la hoja es un factor determinante en la tasa fotosintética por unidad de área foliar. Si el contenido de nitrógeno en las hojas es alto, la tasa fotosintética también lo es. Sin embargo, una correlación entre la Fn y el contenido de clorofila en hojas ha sido difícil establecer porque en condiciones de campo la Fn fluctúa diariamente, mientras que la clorofila permanece prácticamente constante durante el día (Ryugo, 1988). En cítricos, Reyes *et al.* (2000) encontraron que el contenido de clorofila total fue ligeramente superior en naranjo 'Marrs' (1.57 mg g⁻¹) que en 'Valencia' (1.41 mg g⁻¹), lo cual podría explicar en parte el que 'Marrs' haya producido más frutos. En Florida, EE. UU., ubicada entre 25 y 28° LN, Vu y Yelenosky (1993) encontraron que la concentración de clorofila en hojas de naranjo Valencia fue de 3.1 mg g⁻¹, más del doble de lo que encontraron Reyes *et al.* (2000) para esta variedad. Sin embargo, estos altos contenidos en las hojas no se asociaron con alto rendimiento, lo que indica la necesidad de conocer la distribución que la planta hace de la energía generada y la función que tienen dichos pigmentos en los procesos metabólicos y el rendimiento.

Reyes *et al.* (2000), al analizar el comportamiento del contenido de clorofila "a" durante el año en especies de cítricos, observaron que en dos variedades de naranjo ('Valencia' y 'Marrs') el contenido de clorofila se incrementó de enero y febrero a marzo y abril, cuando la planta tiene mayor demanda por la brotación vegetativa y

floral, así como por el desarrollo del fruto. Esto coincidió con lo indicado por Castillo *et al.* (1996), quienes señalaron que con mayor demanda la planta es más eficiente; y confirmó lo indicado por Govindjee (1994), quien señaló la importancia de las moléculas de clorofila “a” en ambos sistemas de pigmentos para la captura de energía luminosa. En mandarino 'Dancy', además de los aumentos de marzo y abril, también los hubo en junio y julio, lo que pone de manifiesto las diferencias entre variedades.

Carbohidratos. Los carbohidratos son compuestos orgánicos formados por carbono, hidrógeno y oxígeno, aunque algunos también contienen nitrógeno, fósforo y azufre. Originalmente, como el nombre lo implica, se consideró que los carbohidratos debían corresponder a la fórmula empírica $C_nH_{2n}O_n$, de donde se tomó la designación de “hidratos de carbono”. En la actualidad se sabe que existen numerosas excepciones a dicha composición, pero que mantienen las propiedades generales de los carbohidratos. Éstos tienen diversas funciones en los seres vivos, y las más importantes son las que se refieren al aporte energético para satisfacer parte importante de las necesidades de calorías, formación de materiales de reserva, constitución de compuestos estructurales y como precursores biológicos de otras sustancias orgánicas, como lípidos y proteínas (Taiz y Zeiger, 2006).

Los azúcares son los compuestos más simples de una clase general de sustancias químicas conocidas como carbohidratos. El término azúcar se utiliza, generalmente, para designar a los carbohidratos clasificados como mono y oligosacáridos, constituidos de una a diez unidades simples de monosacáridos. En forma natural pueden contener distinto número de átomos de carbono, diferentes grupos funcionales o radicales, y pueden ser simples o compuestos (Taiz y Zeiger, 2006).

Las plantas convierten el CO_2 y agua en azúcares mediante el proceso de fotosíntesis. Una parte de ésta ocurre en presencia de luz, donde las moléculas de clorofila absorben energía del sol y la transfieren a ATP (Adenosina trifosfato) y NADPH (Nicotinamida adenina dinucleótido fosfato reducido). La fijación de CO_2

transcurre ya sea por el ciclo de Calvin (C_3) o por vía piruvato-malato (C_4), en donde se utiliza la energía almacenada en ATP y NADPH. No todos los productos de la fotosíntesis son utilizados de inmediato por las células, sino que se almacenan como almidón o sacarosa, este último reportado como el principal azúcar de traslocación para los procesos de biosíntesis y aporte de energía para su mantenimiento (Taiz y Zeiger, 2006).

Si la distribución de fotoasimilados contribuye a la productividad, es pertinente establecer si la biomasa ganada por el órgano cosechado está limitada (fuente limitada) o saturada (demanda limitada) por el suplemento de fotoasimilados (Wolstenholme, 1990).

La distribución de almidón y azúcares solubles está relacionada positivamente con años de alta producción (“on”) o de baja producción (“off”); en este último hay mayor acumulación de almidón en las raíces, lo que indica que en ausencia de frutos la planta acumula reservas en la raíz. En cambio, los azúcares solubles se encontraron en mayor proporción en los frutos en desarrollo, que en hojas y ramas; por ello se indica que el análisis de hojas no siempre es buen indicador del contenido de azúcares en la planta (Goldschmidth y Golomb, 1982). De igual manera, Martínez-Fuentes *et al.* (2004) señalan que en árboles de mandarina Clementina (*Citrus reticulata*), las bajas concentraciones de azúcares se relacionan con la producción del año anterior. Concentraciones de azúcares en hojas y ramas en árboles “off” fue cuatro veces mayor que en árboles “on”, lo que favorece el aumento en la intensidad de floración en la temporada siguiente.

Al trabajar con hojas de cítricos, Reyes (1997) encontró que las hojas de lima ‘Persa’ presentaron mayor contenido de azúcares totales (33.70 mg g^{-1}), que las naranjas ‘Valencia’ y ‘Marrs’ (25.54 y 27.68 mg g^{-1} , respectivamente); mientras que en mandarina ‘Dancy’ fue menor (24.79 mg g^{-1}). Con excepción de lima ‘Persa’, en las demás variedades de cítricos los azúcares totales se redujeron de febrero a julio,

situación que podría estar relacionada con el mayor consumo de energía de las plantas para mantener el crecimiento vegetativo y reproductivo.

Estudios realizados por Syversen *et al.* (2003) en naranjo dulce (*Citrus sinensis*) de 5 años que fueron cosechados totalmente y no cosechados para evaluar la influencia de la carga en la concentración de carbohidratos, se encontró que las hojas de árboles cosechados fueron más grandes, tuvieron mayor concentración de almidón (217 mg g^{-1}) y el PEH fue mayor 171 g m^{-2} , mientras que los arboles sin cosechar presentaron hojas más pequeñas, menor contenido de almidón (164 mg g^{-1}) y su PEH fue inferior (157 g m^{-2}).

King y Ben-Tal (2001) demostraron que la sacarosa tendría efecto en la floración. La reducción en su concentración en ápices meristemáticos, acompañados de la aplicación exógena de ácido giberélico, logró inhibir la floración en plantas híbridas de *Fuchsia* spp.

Proceso de Intercambio de gases

La tasa de fotosíntesis se puede ver afectada por numerosos factores: temperatura, luminosidad, concentración de CO_2 , agua (atmosférica y del suelo), nutrientes, concentración de clorofila, edad de la hoja y acumulación de productos del metabolismo. Por tanto, todas las condiciones deben ser óptimas para permitir la tasa máxima de fotosíntesis (Sánchez *et al.*, 2000). La tasa de fotosíntesis neta corresponde a la asimilación de CO_2 por la hoja, la cual es medida de varias formas, pero el método más común es registrando la cantidad de CO_2 absorbido por unidad de área por tiempo (Ryugo, 1988). Para esto se ha utilizado el sistema portátil medidor de fotosíntesis (IRGA LI-6200®), el cual se basa en la medición del intercambio de CO_2 con un detector de rayos infrarrojos. Ha sido utilizado en nuestro país en condiciones de campo en cultivos anuales (Sánchez *et al.*, 2000), durazno (Calderón, 1997), cítricos (Olarde-Ortiz *et al.*, 2000), y en mamey (Aguilar, 2008).

A diferencia de los estimadores de fotosíntesis como PEH, densidad estomática, grosor de la hoja, contenido de clorofila y carbohidratos que son indirectos y dependen de la fenología de la planta, el IRGA hace mediciones directas de fotosíntesis en minutos, y además monitorea la intensidad de la luz, la temperatura, la humedad relativa y la concentración de CO₂ en la atmósfera. Además, el IRGA también mide transpiración, conductividad estomática, y resistencia estomática, que en combinación con los estimadores mencionados, pueden ayudar a interpretar la fotosíntesis en plantas que crecen en campo.

Transpiración

Del agua que entra a la raíz y se transporta a la parte aérea de la planta, una mínima parte se utiliza en reacciones químicas o pasa a ser parte de los tejidos, ya que la mayor parte se pierde por transpiración. La pérdida de agua por transpiración en algunos frutales equivale a 500 kg de agua para producir 1 kg de materia seca, y sólo retiene en los tejidos aproximadamente 1 % del agua que absorbe (Salisbury y Ross, 2000).

Uno de los procesos fisiológicos más sensibles al déficit de agua es el crecimiento celular, ya que la sequía reduce la expansión y el área foliar. Cuando el déficit hídrico es severo, se acelera la senescencia de hojas maduras (Hsiao, 1973); además la fotosíntesis y la transpiración se abaten debido a la reducción de la turgencia, al cierre estomático y al bloqueo de la difusión de CO₂ hacia el mesófilo (Kumar *et al.*, 1994).

Estudios realizados en zarzamora 'Cheyenne' en condiciones de riego, la tasa de transpiración foliar se mantuvo alta de las 9 a las 11 horas, con 7 µg H₂O cm⁻² s⁻¹ aproximadamente, para luego decrecer a 6 µg cm⁻² s⁻¹ a las 14 h. En suspensión de riego se observó una cinética transpiratoria paralela, pero a tasa consistentemente inferior en 30 % (4.9 a 4.2 µg H₂O cm⁻² s⁻¹). La baja transpiración y la alta resistencia estomática a la difusión se deben al cierre estomático inducido por el déficit de agua

en el suelo, frecuentemente asociado con una acumulación de ácido abscísico (Quezada *et al.*, 1999).

En árboles sin injertar de zapote mamey de 15 años, Aguilar (2008) encontró que el promedio de la tasa de transpiración, al mediodía fue $7.5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Estas mediciones se hicieron entre las 11 y 13 h, con temperatura de $36.3 \text{ }^{\circ}\text{C}$ y 380 ppm de CO_2 , con humedad relativa de 26.5 % y radiación fotosintéticamente activa de $1472 \text{ } \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Al evaluar la tasa de transpiración en tres especies de cítricos, Reyes (1997) encontró valores de 8.9 a $12.5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en junio y de 20.7 a $29.5 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en julio, estos aumentos se relaciona con la lluvia que se presentó y que también afectó el proceso fotosintético, ya que en condiciones de estrés hídrico la fotosíntesis es parcial o completamente inhibida.

Conductancia estomática

La evaporación del agua en las hojas sucede por aumentos de temperatura y del déficit de presión de vapor en el aire. En el interior de la hoja el vapor se mueve entre los espacios celulares del mesófilo y su salida por el estoma abierto ocurre por la presencia de un gradiente diferencial de concentración entre la hoja y el exterior. La velocidad con que sale el vapor de agua desde los poros estomáticos se puede medir a través de la resistencia del estoma a las difusión de ese vapor y se expresa como conductancia estomática, la cual varía entre especies.

En estudios realizados en árboles sin injertar de zapote mamey, de 15 años, Aguilar (2008) encontró que el promedio de conductancia estomática al mediodía fue de $0.18 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; por su parte Ibarra (2005) encontró que la máxima conductancia estomática para esta especie fue de $0.32 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ entre las 11:00 y 13:00 h.

Lima (2004) realizó mediciones en plantas de ciruela mexicana (*Spondias tuberosa* Arr. Cam.), y reportó que la conductancia estomática afectó la transpiración y fotosíntesis; en la estación de lluvias los valores fueron de 0.72 a $1.17 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante el día, mientras que en la estación seca los valores fueron de 0.02 a 0.16

$\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. En la estación seca el árbol mantiene bajas tasas de transpiración y fotosíntesis durante el día debido a los bajos niveles de la conductancia estomática, mientras que durante la temporada de lluvias la transpiración y la fotosíntesis se incrementan durante la mayor parte del día. Reyes (1997), al evaluar conductancia estomática en diferentes especies de cítricos, encontró valores de 0.83 (lima 'Persa') a $1.38 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (mandarina 'Dancy'), siendo esta última especie la que pierde con mayor facilidad el vapor de agua.

Estudios realizados en manzano han demostrado que la carga frutal podría alterar las relaciones hídricas de las plantas, observándose efecto positivo de la carga en la tasa de fotosíntesis y la conductancia estomática (Wunsche *et al.*, 2000).

III. MATERIALES Y MÉTODOS

Localización

La presente investigación se realizó en un lote comercial, propiedad del Sr. Antonio Ayala, ubicado en Alpoyecá, Gro. a 196 km al oriente de Chilpancingo Gro., en la región montañosa, entre las coordenadas 17°31' y 17°40' de LN y 98°01' y 98°31' de LO, y 1030 m de altitud (INEGI, 2000). Colinda al norte con el municipio de Huamuxtlán; al sur con Tlapa y Tlalixtaquilla; al este con el estado de Oaxaca y al oeste con el Municipio de Tlapa de Comonfort. El clima predominante en el área es cálido subhúmedo, con temperatura media anual de 22 °C. Mayo es el mes más caliente (27.4 °C); la precipitación anual es de 698 mm, con junio como el mes más húmedo con 169 mm y febrero el más seco con 3 mm (SMN, 2000).

Material vegetal

Se utilizaron árboles injertados de zapote mamey de cuatro y cinco años de edad, correspondientes a ocho selecciones llamadas: 'El Regalo', 'Magaña 1', 'Magaña 2', 'Alfonso 17', 'Cid 19', 'Nidito de amor', 'Dany 66' y 'Alfonso 15', los cuales fueron injertados en portainjertos de mamey criollo. De cada selección se escogieron cinco árboles del mismo tamaño y edad. El manejo agronómico que se dio al cultivo consistió en riegos ligeros cada tercer día con aproximadamente 40 L de agua por árbol, fertilización semanal con la fórmula 18N - 46P - 00K o bien con 17N - 17P - 17K. Debido a que los árboles estaban aún en crecimiento, no se les aplicaron podas. Los deshierbes se hicieron en forma manual alrededor del árbol, pero cuando la maleza fue abundante se aplicó herbicida glifosato (Faena[®]) a dosis de 5 mL por L de agua.

Descripción del material vegetal

Las selecciones 'El Regalo', 'Alfonso 15', 'Alfonso 17', 'Cid 19' y 'Nidito de amor', son procedentes de Alpoyecá, Gro. mientras que 'Magaña 1', 'Magaña 2' y 'Dany 66' son de Yucatán. Las características principales de cada una se describen a continuación.

‘Magaña 1’

Es uno de los materiales de mamey más importantes a nivel comercial en México, que pasó por un proceso de selección de más de 30 años en Yucatán (Villegas *et al.*, 2005). Su fruto se caracteriza por las cualidades de pulpa en sabor y color rojo intenso, así como por su alto rendimiento y poca alternancia anual. En Yucatán se cosecha de diciembre a mayo y produce frutos redondeados de 630 g en promedio, que miden de 13 cm de longitud y 9 cm de ancho, con 75 % de pulpa, 20 % de cáscara y 7.5 % de semilla; su cáscara es delgada (1 mm), y el contenido de sólidos solubles totales en la pulpa es de 29.5 °B (Jasso-Argumedo, 2008).

‘Magaña 2’

También es originario de Yucatán, y se caracteriza por ser de maduración temprana -intermedia (enero a junio), con fruto de pulpa color rojo intenso, muy productivo y poco alternante; sus frutos son alargados, de 641 g, 16.6 cm de longitud y 8.36 cm de ancho; la pulpa representa 77 %, la cáscara 17.8 % y la semilla 7.84 % del peso total; la cáscara es delgada (1 mm) y el contenido de sólidos solubles totales es de 24.8 °B (Jasso-Agumedo, 2008).

‘Dany 66’

Seleccionado en Yucatán, se caracteriza por tener frutos pequeños de 350 g en promedio, con forma cónica, pulpa de color rojo intenso y sin fibra, cuya semilla pesa aproximadamente 15 g; se considera productivo y no es alternante; su floración es de diciembre a enero y se cosecha de febrero a abril (Cituk¹, 2010; comunicación personal). En Alpayeca, Gro. esta selección se caracteriza por tener menor crecimiento que ‘Magaña 1’ y ‘Magaña 2’, pues ‘Dany 66’ aún no entra en producción, mientras que los anteriores ya lo hicieron.

‘El Regalo’

Es el árbol emblemático de la región, por ser el más grande y viejo (más de 150 años). Según la información proporcionada por el Sr. Martín Orduña, es proveniente

¹ M.C. Daniel Cituk Chan, Profesor Titular del Área de Recursos Fitogenéticos del Instituto Tecnológico de Conkal, Conkal, Yucatán.

de semilla y fue seleccionado por ser un material altamente productivo, aunque tiene la desventaja de ser alternante. Los frutos pesan en promedio 537.8 g, son de forma alargada (15.3 cm de largo y 8.3 cm de diámetro); y ligeramente asimétrica respecto al eje central del fruto, con ápice redondeado. La pulpa es roja y la semilla es oscura. El fruto contiene 81.4 % de pulpa, 8.5 % de semilla y 10.1 % de cáscara con respecto al peso total, con pocas escamas fácilmente desprendibles. Su época de cosecha es intermedia y ocurre de marzo a abril (Espinosa *et al.*, 2005).

‘Alfonso 17’

Este material es proveniente de semilla y seleccionado en Alpoyecá, Gro. por el Sr. Alfonso Pardo. Presenta frutos de 457.5 g, 13.5 cm de largo y 7.6 cm de diámetro, de forma alargada, ápice redondeado y simétrica respecto al eje central del fruto; su semilla es oscura. El fruto contiene 81.5 %, de pulpa, 8.1 % de semilla y 12.1 % de cáscara, ésta de color café claro con escamas que se desprenden con mediana facilidad. Su maduración es tardía, de mayo a julio, y se califica como productivo y poco alternante (Espinosa *et al.*, 2005).

‘Nidito de amor’

Es un material proveniente de semilla seleccionado en Alpoyecá, Gro. por el Sr. Alfonso Pardo, que se considera altamente productivo. Su característica principal es ser un árbol con ramas inclinadas hacia abajo y con mucho follaje, que produce frutos entre 500 a 600 g, de forma alargada – elipsoide, con pulpa roja de alto contenido de fibra. Su precocidad es intermedia, que se cosecha de marzo a abril. De los materiales establecidos, es el que primero entró en producción y hasta la fecha es el más productivo.

‘Cid 19’

Material proveniente de semilla seleccionado en Alpoyecá, Gro. por el Sr. Germán Cid. Se considera un árbol productivo poco alternante, que produce frutos alargados de 350 a 500 g, con pulpa roja. La época de cosecha es intermedia, de marzo a abril.

‘Alfonso 15’

Material proveniente de semilla seleccionado en Alpoyecá Gro. por el Sr. Alfonso Pardo. Se considera un árbol productivo poco alternante, que forma frutos alargados de 450 a 650 g, con pulpa color naranja a rojo. La época de cosecha es tardía, de mayo a junio.

Variables evaluadas

Para conocer las diferencias entre selecciones de zapote mamey, se evaluaron las siguientes variables:

Cinética del crecimiento foliar

Con la finalidad de conocer el tiempo que tardan las hojas desde que aparecen hasta que alcanzan su máximo crecimiento, en las selecciones ‘Nidito de Amor’ y ‘Alfonso 15’ se marcaron 10 brotes uniformes en tamaño (30 a 40 cm de largo) y dos hojas por brote, 20 hojas por selección. Debido a que las hojas de mamey emergen en grupos a partir del ápice, no fue posible medirlas en los primeros 5 días debido a que se dañarían; por esta razón se eligieron hojas que ya tenían de 5 a 6 días de haber emergido. Con la ayuda de una regla graduada, las hojas fueron medidas semanalmente en largo y ancho, en cm. Aunque las hojas de mamey son más anchas en su parte apical, el ancho se midió en su parte media. Estas mediciones se hicieron en enero del 2009 para la selección ‘Alfonso 15’ y en febrero para la selección ‘Nidito de Amor’. Con los datos colectados se graficó la cinética del crecimiento de la hoja, hasta alcanzar su máximo tamaño.

Tamaño de hojas de acuerdo con su ubicación

Con la finalidad de conocer el tamaño de la hoja y observar las diferencias que existen entre selecciones y partes del brote, se marcaron siete brotes uniformes en tamaño (30 a 40 cm de largo) y se midieron tres hojas completamente desarrolladas, sanas y maduras de cada brote, una en la parte media, otra basal y otra apical. Con la ayuda de una regla graduada, se midieron las hojas en largo y ancho, en cm. Además, para tratar de conocer la relación de la forma y el tamaño de la hoja se

calculó la relación de largo/ancho de la hoja. Estas mediciones se hicieron en marzo 2009, en seis selecciones ('El Regalo', 'Alfonso 15', 'Nidito de amor', 'Magaña 1', 'Magaña 2' y 'Dany 66').

Crecimiento de brotes y número de hojas

Se midió mensualmente desde diciembre de 2008 hasta diciembre de 2009, en nueve brotes (40 a 60 cm) distribuidos en la periferia del dosel de cuatro árboles por cada selección. Los brotes se marcaron con listones para ser identificados fácilmente. Con un flexómetro se midió la longitud del brote (en cm), desde la base del brote hasta el ápice. Además, al final del crecimiento de brotes se contó el número de hojas y la zona del brote cubierto de hojas, ya que una característica que se ha observado en árboles de zapote mamey es que cuando los árboles van a comenzar su etapa reproductiva tienden a concentrar las hojas en la parte apical del brote.

Peso específico de la hoja

Esta variable, que mide la biomasa foliar por unidad de área, se ha utilizado como un índice de la tasa fotosintética (Reyes *et al.*, 2000). Se midió en los meses de junio, agosto y octubre (2009), en 12 hojas completamente desarrolladas, sanas y maduras provenientes de cuatro árboles (tres por árbol), de cada selección evaluada. Para el área foliar se colectaron 12 hojas en cada muestreo, cuya área se midió con un integrador LICOR-3100® (LICOR, Inc. Lincoln, NE, USA), y el peso seco se evaluó después de secar por 48 h a 80 °C. Con los datos de área foliar y peso seco, el PEH se calculó con la ecuación: $PEH = \text{peso seco (mg)}/\text{área foliar (cm}^2\text{)}$.

Grosor de la hoja

Se midió en 10 hojas completamente desarrolladas y maduras, en cada una de las selecciones evaluadas. Después de ser lavadas con agua destilada, a las hojas se les extrajo un corte en la parte media, de aproximadamente 1 cm². Cada muestra se colocó en un micrótopo de congelación, se le agregó agua y se le aplicó CO₂ para solidificar la muestra. Posteriormente, el material se cortó con un micrótopo rotatorio

de congelación (Spencer, Mod 820® American Optical Company; Massachusetts, USA). En cada hoja se hicieron seis cortes, los cuales se colocaron en agua, se extendieron y se pusieron en portaobjetos; las mediciones se hicieron en su parte media, con un microscopio óptico (Carl Zeiss® SMT, Inc., New York, USA) con objetivo de 10X provisto con un micrómetro ocular. Para calcular el grosor, se utilizó la siguiente fórmula:

Grosor de la hoja = unidad ocular X 7.5 μm

En donde:

Unidad ocular = valor observado en campo de 10X

7.5 μm = factor para hacer los cálculos en campo de 10X.

Frecuencia estomática

Esta variable se evaluó en 10 hojas completamente desarrolladas y maduras (de siete semanas de edad), en cada selección. De las hojas colectadas se obtuvieron impresiones de la parte media de la superficie abaxial mediante la metodología descrita por Hsiao y Fisher (1975), que consiste en colocar esmalte transparente de uñas (Revlon®), esperar de 5 a 10 min para que se seque la película de esmalte y se pudiera desprender fácilmente para ser colocada en un portaobjeto. Se hicieron tres impresiones por hoja. El conteo de estomas se hizo en un microscopio óptico (Carl Zeiss® SMT, Inc., New York, USA), con objetivo de 40X. Con un micrómetro en platina graduado en mm se midió el diámetro de campo observado y su área se calculó con la fórmula del círculo: $A = \pi \cdot r^2$; los resultados se reportaron como número de estomas por mm^2 .

Contenido de clorofila

La clorofila es el pigmento que participa fundamentalmente en la captura de la energía luminosa y su transformación inicial a energía química, y ha sido un indicador de la tasa fotosintética (Buttery y Buzzell, 1977).

Se evaluó en junio, agosto y octubre (2009), con el método descrito por Barnes *et al.* (1992), el cual consiste en coleccionar con un sacabocados muestras foliares de 0.2 g de peso fresco (hoja), a las que se le agregaron 3 mL de DMSO (Dimetil sulfóxido) 100 %, para luego ser incubadas a 80 °C y dejadas en reposo 12 h para la extracción de clorofila. Los extractos fueron filtrados y aforados a 10 mL con DMSO, para luego medir la absorbancia a 649 y 665 nm en un espectrofotómetro (Spectronic 20® Milton Roy, Ivyland, PA, USA). Como referencia se utilizó DMSO 100 %. Para obtener el contenido de clorofila 'a', 'b' y total, se utilizaron las siguientes fórmulas (Wellburn, 1994):

$$\text{Clorofila } a \text{ (mg L}^{-1} \text{ de solvente)} = 12.19 (A665) - 3.45 (A649)$$

$$\text{Clorofila } b \text{ (mg L}^{-1} \text{ de solvente)} = 21.99 (A649) - 5.32 (A665)$$

Para calcular la clorofila, en mg g⁻¹ de hoja:

$$\text{Concentración de clorofila (mg g}^{-1}\text{)} = \frac{\text{Conc.}}{1000} \times \frac{\text{Vol.}}{\text{peso}}$$

Donde:

Conc. = Concentración de clorofila 'a', 'b' o total.

Vol. = Volumen total.

Peso = Peso de la muestra.

Cuantificación de azúcares

Se coleccionaron cuatro hojas sanas y maduras del dosel de cuatro árboles (16 hojas/selección). La colecta se hizo en tres fechas de muestreo (junio, septiembre y noviembre del 2009). Además se coleccionaron frutos inmaduros (5 meses) y en madurez de consumo, para estimar el contenido de azúcares en frutos. Las muestras fueron congeladas inmediatamente en N líquido y posteriormente se almacenaron - 20 °C hasta ser procesadas.

Para la extracción de azúcares se utilizó la metodología descrita por Darnell *et al.* (1994). De cada selección se tomaron 32 g de tejido foliar las cuales se maceraron en un mortero con N líquido y después se extrajeron 0.5 g de la muestra y se

depositaron en un vaso de precipitado de 50 mL, luego se agregó 10 mL de etanol 80 % y se dejó hervir hasta evaporar la mitad del volumen. Después se agregó 100 μ L de manitol como estándar y el contenido se transfirió a tubos (graduados) de centrifugación de 15 mL. Los tubos se centrifugaron a 3000 rpm a temperatura ambiente durante 10 min. Después se colectó el sobrenadante y se colocó en un segundo tubo de centrifugado y el residuo del primer tubo se re-extrajo dos veces, agregando cada vez 1 mL de etanol 80 %. Se registró el volumen total del sobrenadante y se tomó una alícuota de 5 mL a la que se le agregó 3 mL de cloroformo y se agitó manualmente para después centrifugar a 2000 rpm durante 3 min. Posteriormente se rescató la fase acuosa (capa superior), se le agregó 75 mg de polivinilpolipirrolidona (PVPP, Sigma®). Después se agitó manualmente y se centrifugó a 3000 rpm a temperatura ambiente durante 10 min. Al final se le agregaron 3 mL de agua desionizada para facilitar la congelación de las muestras. Los sobrenadantes se decantaron en viales y se conservaron a -20 °C. Se procedió entonces a liofilizar las muestras por 24 h y luego se re-suspendieron con 3 mL de agua desionizada. En puntas de 5 mL se depositó resina Dowex 50® en la parte inferior y resina Dowex 1® en la superior, y la muestra se filtró a través de estas resinas; el filtrado se colectó en viales que luego se transfirió a jeringas a través de microfiltros de 0.45 μ m. Cada muestra se guardó en tubos eppendorf y posteriormente se inyectaron en el cromatógrafo de líquidos de alta presión.

Los contenidos de estaquiosa, glucosa, sacarosa y fructosa en hojas y frutos de zapote mamey se cuantificaron con un cromatógrafo de líquidos de alta presión (HPLC, HP 1100® Hewlett Packard CA, USA), provisto con una columna Supelcogel CA® (Sigma), en las siguientes condiciones de medición: flujo 0.5 mL min⁻¹, temperatura de la columna 80 °C, temperatura de la celda de detección 45 °C, y como fase móvil se usó agua desionizada, filtrada y desgasificada. El volumen de inyección fue de 20 μ L y el tiempo de análisis de la muestra fue de 23 min. La concentración de azúcares solubles se determinó de acuerdo con las curvas patrón que se prepararon con soluciones estándar de 1, 2 y 4 mg mL⁻¹ de estaquiosa, sacarosa, glucosa, fructuosa y manitol (Figura 1).

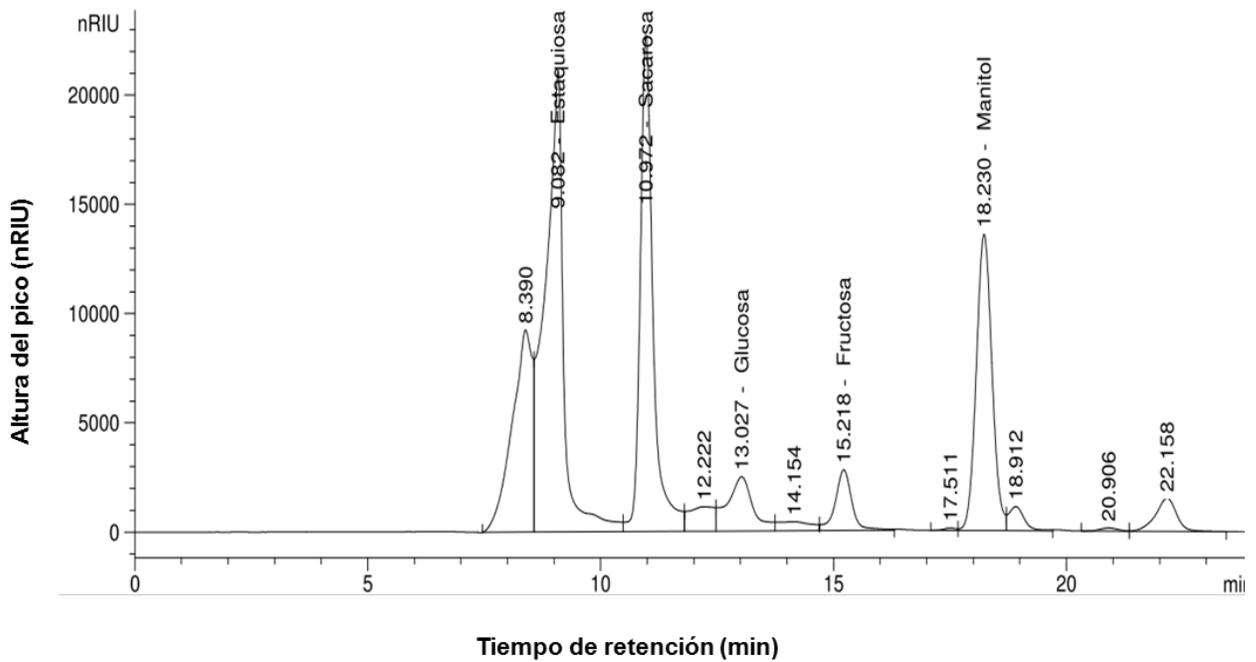


Figura 1. Curva de calibración de azúcares solubles

La concentración de cada azúcar (mg g^{-1}) se hizo con las siguientes ecuaciones:

$$\% \text{ de recuperación} = \frac{\text{Concentración de manitol (mg)} \times \text{Volumen total (mL)}}{10 \text{ mg de manitol}}$$

$$\text{Azúcar} = \frac{\text{Concentración del azúcar (mg)} \times \text{Volumen total (mL)}}{\% \text{ de recuperación} \times \text{materia fresca}}$$

Medición del intercambio de gases

Con el objetivo de obtener el perfil de intercambio de gases y de comparar el comportamiento de las plantas establecidas en campo, se midieron las siguientes variables: tasa de fotosíntesis aparente ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), conductancia estomática ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y tasa de transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Con los datos de fotosíntesis y transpiración se calculó la eficiencia en el uso de agua ($\mu\text{mol CO}_2 / \text{mol H}_2\text{O}$) de las hojas. Estas variables se midieron con un sistema portátil de fotosíntesis LI-6400® (Licor, Inc.; Lincoln, NE, USA), que para la medición del intercambio de CO_2 utiliza rayos infrarrojos.

El estudio se dividió en tres fases: 1) Ritmo diurno del intercambio de gases en la selección 'El Regalo', el cual se cuantificó en cuatro árboles y dos hojas (completamente sanas y maduras) por árbol. Las mediciones se hicieron cada 2 h, de 9:00 a las 17:00 h. Con los datos de fotosíntesis, conductancia estomática y transpiración se hicieron las gráficas del ritmo diurno del intercambio de gases. 2) Comparación de las tasas máximas del intercambio de gases en cinco selecciones ('El Regalo', 'Magaña 2', 'Magaña 1', 'Alfonso 17' y 'Dany 66'), cuyas mediciones se hicieron entre las 13 y 14 h, en cuatro árboles por selección y en una hoja por árbol. Las tasas máximas del intercambio de gases se efectuaron con una radiación fotosintéticamente activa promedio de $1318 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO_2 , 22 % de humedad relativa y temperatura de 32 °C. 3) Tasa máxima del intercambio de gases en diferentes edades de la hoja en la selección 'Magaña 1', mediciones que se hicieron en hojas completamente sanas de cinco árboles y tres hojas por árbol; las hojas se marcaron con etiquetas desde el inicio de la brotación, y al momento de la medición las hojas tenían: 4, 5 y 6 meses de edad. Las tasas máximas del intercambio de gases se hicieron con una radiación fotosintéticamente activa de $1391 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $374 \mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO_2 , 32.8 % de humedad relativa y 32.5 °C de temperatura. Cabe mencionar que todas las mediciones se hicieron en una sola orientación (oriente).

Análisis estadístico

A los datos de cada variable se les aplicó análisis de varianza simple con base en un diseño completamente al azar, con diferente número de repeticiones según la variable, como se indicó antes. Como unidad experimental se escogieron árboles homogéneos en tamaño, estado fisiológico y vigor. La comparación de medias se hizo con la prueba de Tukey al nivel de significancia de $\alpha \leq 0.05$. Los análisis se hicieron con el paquete estadístico SAS (Statistical Analysis System) versión 9.0 (SAS Institute, 2002).

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La fotosíntesis es importante porque como resultado de este proceso las plantas producen follaje, frutos y demás órganos que demandan azúcares. La forma convencional para determinar la biomasa producida es destruir la planta al final de su ciclo. Sin embargo, en frutales esto no es conveniente, por lo que se deben utilizar estimadores de la misma, como las tasas de intercambio de gases con IRGA, peso específico de la hoja, concentración foliar de carbohidratos, contenidos de clorofila, proteína, etc. Cada uno de estos indicadores tiene ventajas y desventajas, de ahí que en este trabajo se analizaron seis estimadores de fotosíntesis. Además es importante conocer la fenología de la planta y otras características como número de hojas y área foliar, dado que de ellas depende la fotosíntesis y en consecuencia la producción.

Cinética del crecimiento foliar

Todas las hojas se originan del meristemo apical de los brotes, a partir de divisiones celulares periclinales (paralelas a la superficie) de la tercera y cuarta capa más externa, seguidas por divisiones anticlinales (perpendiculares a la superficie) que originan una protuberancia que se diferencia hacia una condición vegetativa; este tejido recién formado se le conoce como primordio foliar (Marini y Sowers, 1990). La edad de la hoja y el estado de desarrollo son importantes para determinar muchos procesos morfológicos y fisiológicos en las plantas (Chaumont *et al.*, 1994).

En Alpayeca, Gro. las hojas de zapote mamey alcanzan su máximo tamaño entre los 35 y 42 días después de la emergencia para largo y ancho. En 'Nidito de amor', a los 7 días las hojas ya tenían 48 % de su tamaño final y a los 28 días alcanzaron 93 % (Figura 2). Es decir, lograron el tamaño máximo en 5 a 6 semanas y a partir de ese momento no hubo diferencias ($P \leq 0.05$). En promedio, las hojas evaluadas tenían 15.4 cm de largo y 3.9 cm de ancho. Las ecuaciones polinómicas de tercer orden que relacionan el largo y ancho foliar con la edad de la hoja, presentaron un alto valor de bondad de ajuste (R^2 0.99 para largo y 0.97 para ancho).

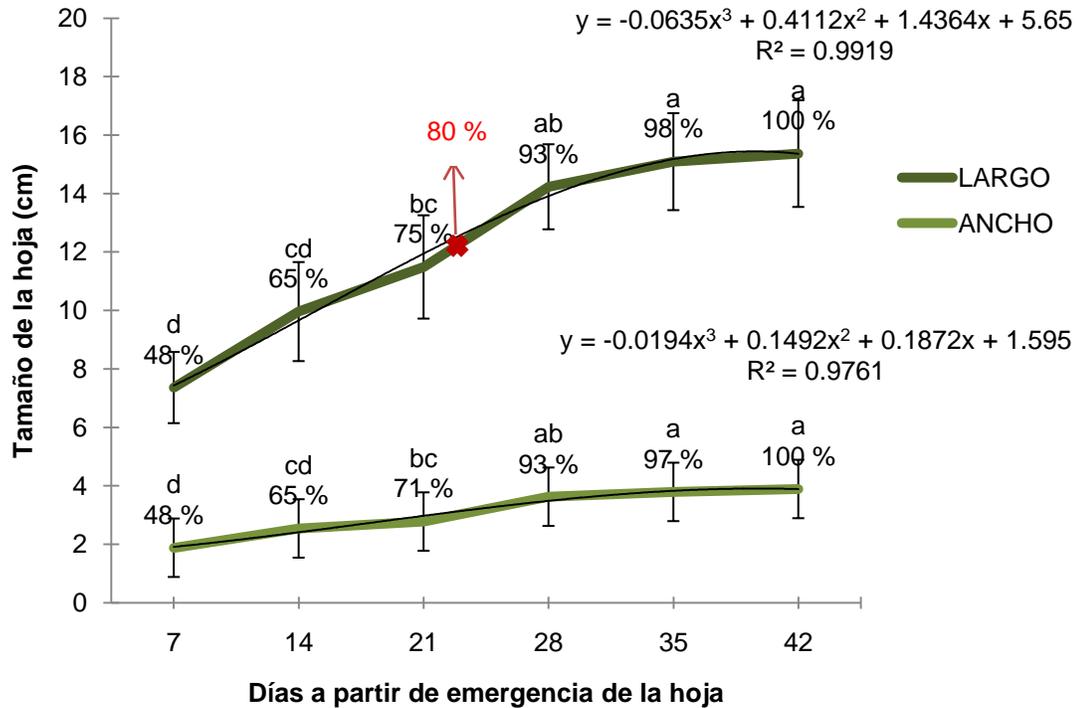


Figura 2. Cinética del crecimiento foliar en zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) selección 'Nidito de amor', en Alpoyecá, Gro. 2009 (n = 20 hojas). Medias con la misma letra en cada punto, no son significativamente diferentes entre fechas (Tukey 0.05). (x=80 % del tamaño de la hoja).

En 'Alfonso 15' las hojas de zapote mamey alcanzaron su máximo tamaño entre los 42 y 49 días después de la emergencia, tanto en largo como en ancho. En esta selección, a los 7 días las hojas ya tenían 43 % del tamaño final y a los 28 días alcanzaron 88 % (Figura 3); a partir de este momento no hubo diferencias entre fechas ($P \leq 0.01$). En promedio, las hojas tenían 19.53 cm de largo y 5.52 cm de ancho. Las ecuaciones polinómicas de tercer orden que relacionan el largo y ancho foliar con la edad de la hoja presentaron alto valor de bondad de ajuste (R^2 0.99 para largo y ancho).

El tamaño final de las hojas en 'Alfonso 15' fue mayor que las de 'Nidito de amor'. Tomando en cuenta que ambas selecciones se desarrollan en las mismas condiciones, el tamaño de la hoja podría ser empleado para diferenciarlas.

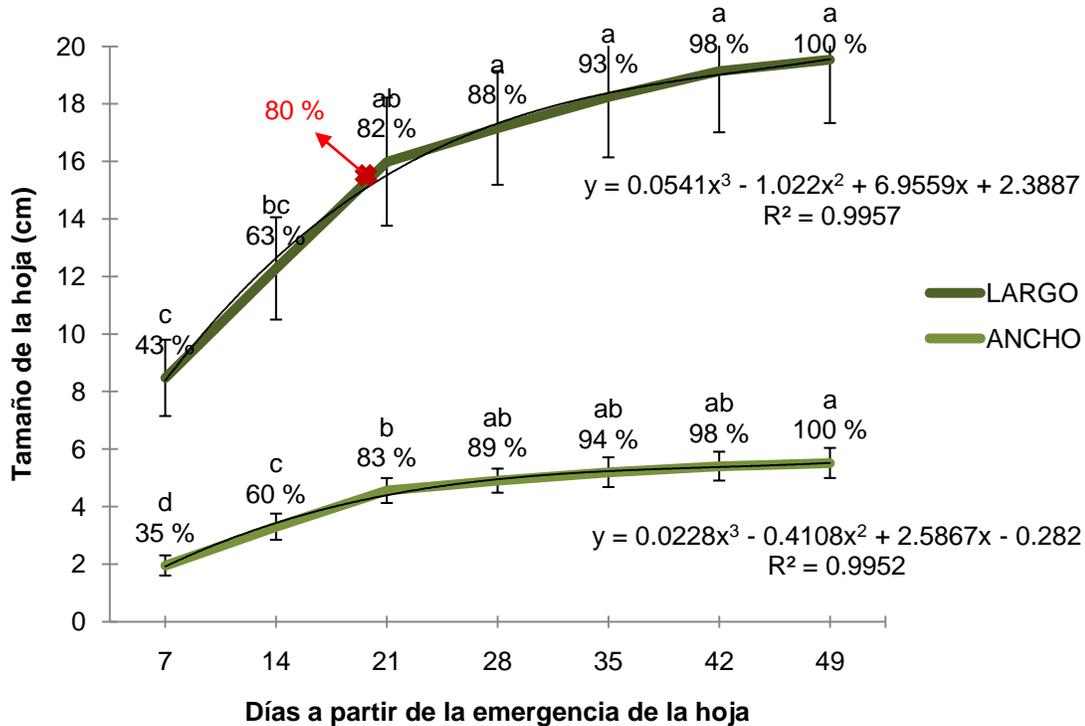


Figura 3. Cinética del crecimiento foliar en zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) selección 'Alfonso 15'. Alpoyecá, Gro. 2009 (n = 19 hojas). Medias con la misma letra en cada punto, no son significativamente diferentes entre fechas (Tukey 0.05). (x=80 % del tamaño de la hoja).

Según lo indicado por Kennedy y Johnson (1981) para manzano (*Malus sylvestris* Mill), se esperaría que las hojas de zapote mamey en 'Nidito de amor' sean autosuficientes fotosintéticamente a los 23 días, mientras que para 'Alfonso 15' ocurre a los 20. Roper y Kennedy (1986) reportaron que en cerezo dulce 'Bing' donde las hojas que tenían 80 % de expansión total presentaban el máximo de fotosíntesis (38 mg CO₂ dm²) y en aguacate las hojas son exportadoras cuando alcanzan 80 % del tamaño final a los 40 días después de emerger (Whiley, 1990).

Tamaño de hojas de acuerdo con su ubicación en el brote

El ambiente y la ubicación de las hojas en la rama influyen en las funciones de las mismas y en el desarrollo de su estructura (Salisbury y Ross, 2000). Además de lo anterior, es necesario conocer diversas características de las mismas con el fin de poder entender su fisiología y respuesta a prácticas de manejo.

Al comparar el tamaño de la hoja entre selecciones (Cuadro 1) se observaron diferencias ($P \leq 0.05$). En el largo de las hojas basales 'El Regalo' fue superior a las demás selecciones ($P \leq 0.05$), mientras que en las de la parte media y apical sólo fue superior a 'Magaña 2' e igual a las demás selecciones ($P \leq 0.05$). En el ancho de la hoja, en las basales 'El Regalo' y 'Magaña' fueron iguales entre sí, pero diferentes a las demás selecciones ($P \leq 0.05$), mientras que en la parte media y apical 'Magaña 2' fue significativamente inferior que las demás selecciones ($P \leq 0.05$).

Al analizar la longitud de las hojas con relación a su posición en el brote se observó que las hojas que se desarrollan en la parte media del brote son más largas que aquellas que se ubican en la base y ápice del brote. Solamente en 'El Regalo' las hojas basales y media son iguales entre sí y superiores a las apicales ($P \leq 0.05$).

Con respecto al ancho de la hoja en relación con la ubicación en el brote, se observó que en 'El Regalo', 'Alfonso 15', 'Nidito de amor' y 'Magaña 1' las hojas de la parte media del brote superaron ($P \leq 0.05$) a las basales y apicales, y éstas últimas fueron iguales entre sí, mientras que en 'Magaña 2' las hojas basales y medias fueron iguales ($P \leq 0.05$) y superiores a las apicales. En 'Dany 66' las hojas de la parte media fueron más grandes y superaron ($P \leq 0.01$) a las basales y apicales (Cuadro 1). Los resultados obtenidos demuestran que las hojas de mayor tamaño no siempre se ubican en la base y que ésta característica puede servir para seleccionar y diferenciar selecciones, además del tamaño del fruto, color de pulpa, época de cosecha etc. La diferencia en tamaño de las hojas con relación a su ubicación en el brote puede ser una característica de la variedad, posiblemente asociada con la capacidad para captar mayor cantidad de luz conforme aparecen las hojas, y así reducir el sombreo entre ellas.

Al comparar las selecciones por la longitud de las hojas, intermedias (las más grandes), el orden es el siguiente: ‘El Regalo’ = ‘Nidito de amor’ ≥ ‘Alfonso 15’ = ‘Magaña 1’ = ‘Dany 66’ ≥ ‘Magaña 2’. En el ancho de la hoja el orden fue ‘Dany 66’ = ‘Magaña 1’ = ‘El Regalo’ ≥ ‘Alfonso 15’ = ‘Nidito de amor’ ≥ ‘Magaña 2’. Las variedades con hojas más largas tienden a ser más angostas, que las selecciones con hojas más cortas (pero más anchas), como efecto compensatorio, excepto en ‘Magaña 2’, que posee las hojas más pequeñas en largo y ancho (Cuadro 1).

Por su tamaño las hojas de las selecciones se ubicaron en el rango mencionado por León (2000), quien reportó que las hojas miden entre 10 y 30 cm de largo, pero difieren de los datos observados por Ibarra (2005) en árboles sin injertar donde encontró que la longitud varía de 22.8 cm hasta 44.5 cm. Estas diferencias con otros autores pudieron deberse a que en esta investigación se evaluaron selecciones diferentes y son árboles injertados, lo que puede modificar las características anatómicas de la hoja, como lo reportaron Ayala *et al.* (2010) en aguacate (*Persea americana* Mill.) donde el interinjerto modificó algunas características anatómicas de la hoja. De manera similar, Berdeja-Arbeu *et al.* (2010) encontraron que el número de células epidérmicas, área foliar y PEH en lima ‘Persa’ fueron modificadas.

Cuadro 1. Tamaño de la hoja de acuerdo con la posición en el brote, en árboles injertados de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn). Alpoyecá, Gro. 2009.

Selección	Posición de la hoja en el brote					
	Largo de hoja (cm)			Ancho de hoja (cm)		
	Base	Media	Ápice	Base	Media	Ápice
‘El Regalo’	22.1 a, A	24.6 a, A	19.6 a, B	5.6 a, B	6.9 a, A	5.2 ab, B
‘Alfonso 15’	15.9 b, B	23.4 ab, A	18.1 ab, B	4.3 bcd, B	6.3 ab, A	5.0 ab, B
‘Nidito de Amor’	15.6 bc, B	24.6 a, A	18.3 ab, B	4.1 cd, B	6.0 ab, A	4.4 ab, B
‘Magaña 1’	14.9 bc, B	22.9 ab, A	17.3 ab, B	5.0 ab, B	7.1 a, A	5.1 ab, B
‘Magaña 2’	14.1 bc, B	19.9 b, A	14.9 b, B	4.6 bc, AB	5.5 b, A	4.1 b, B
‘Dany 66’	12.0 c, C	21.4 ab, A	17.3 ab, B	3.6 d, C	7.3 a, A	5.4 a, B
Promedio	15.8 **	22.8 *	17.6 *	4.5 **	6.5 *	4.9 *
CV (%)	15.1	12.6	12.4	10.8	12.8	14.2
DMS	3.8	4.6	3.5	0.8	1.3	1.1

Letras minúsculas iguales en cada columna, no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05).

Letras mayúsculas iguales en cada hilera, no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05).

(n = 21). ** Efecto significativo $P \leq 0.01$; * Efecto significativo $P \leq 0.05$.

La determinación del área foliar es fundamental en estudios de nutrición y crecimiento vegetal, ya que con ésta se puede determinar la acumulación de materia seca, el metabolismo de carbohidratos, el rendimiento y calidad de la cosecha, además de ser una medida necesaria para evaluar la intensidad de asimilación de las plantas (Bugarin *et al.*, 2002). Diversos investigadores han mencionado el producto de largo x ancho como un estimador del área foliar, pero ninguno de ellos menciona el cociente de largo/ancho. Aún cuando no está establecida en otras referencias, aquí se consideró para conocer la relación entre la forma y el tamaño de la hoja. En el Apéndice 1 se muestra que la relación entre el largo y el ancho en hojas de diferentes estratos del brote, y que en 'El Regalo', 'Magaña 1', 'Nidito de amor' y 'Alfonso 15' no hubo diferencias ($P > 0.05$), mientras que en 'Magaña 2' las hojas basales presentaron el menor valor y fueron superiores a las medias y apicales ($P \leq 0.05$), y que en 'Dany 66' las hojas basales fueron iguales a las apicales pero inferiores a las de la parte media. Considerando que en este trabajo se utilizaron plantas de diferentes selecciones y edades, a pesar que las hojas son más grandes que otras, la relación largo y ancho se mantiene por lo que el índice foliar puede ser utilizado para determinar que las hojas con relación a su ubicación en el brote son iguales.

Crecimiento de brotes y número de hojas

El crecimiento de brotes y hojas depende de la condición fisiológica y ontogénica de la planta, así como de las condiciones ambientales como: temperatura, luminosidad, fotoperiodo y del manejo del cultivo. Generalmente hay una etapa de crecimiento acelerado que posteriormente decae y finalmente cesa, por fenómenos correlativos tales como competencias e inhibiciones relacionadas con hojas, engrosamiento de tallo, brotes, tejidos de ramas, crecimiento de raíces y frutos, o por condiciones ambientales desfavorables y acortamiento de los días (Forshey *et al.*, 1987).

El zapote mamey presenta crecimiento vegetativo principalmente en la parte terminal del brote, lugar donde se ubican las hojas, las cuales caen al final de cada periodo. Por lo anterior, esta especie pueden considerarse como caducifolia en Alpoyecá,

Gro. En la Figura 4 se muestra que el crecimiento de brotes en árboles jóvenes de zapote mamey de 3 años fue constante durante el año. 'Magaña 1' destacó como la selección con mayor crecimiento (72.0 cm), seguido de 'Magaña 2' (65.0 cm) y finalmente de 'El Regalo' (62.9 cm). Los meses con crecimiento acelerado fueron de junio a septiembre en los tres materiales, periodo que coincide con la época de lluvias y con incrementos de temperatura.

Debido a que esta variable no había sido evaluada en esta especie, se consideraron otros frutales para la discusión. En mango, Avilan *et al.* (2000) observaron que el crecimiento de brotes es rítmico, con tres o cuatro flujos vegetativos anuales de 30 a 40 días de duración cada uno; pero esta característica puede ser modificada por la poda, ya que los árboles podados desarrollaron hasta cuatro flujos de crecimiento en nueve meses, mientras que los árboles sin poda presentaron de uno a dos flujos. En aguacate, el crecimiento ocurre en forma de flujos, y según las condiciones climáticas así como de la carga de fruto en el árbol, pueden presentarse varios flujos al año. En Uruapan, Mich. la variedad 'Hass' presentó dos flujos vegetativos, uno en primavera y otro en otoño (Sánchez-Pérez *et al.*, 2001), mientras que en Nayarit presentó cuatro flujos, uno intenso en invierno (febrero) y tres de intensidad baja en verano (julio a agosto) (Salazar-García *et al.*, 2006). Al igual que en las especies anteriores, en zapote mamey el crecimiento de brotes ocurre en dos flujos de crecimiento al año; uno en junio y el otro de diciembre a febrero (Torralba, 1988). Sin embargo, Ibarra (2005) reportó que en Alpoyecá, Gro. El crecimiento de brotes ocurre de enero a mayo una vez, que el árbol ya renovó sus hojas. En esta investigación se determinó que dependiendo de la edad y etapa en que se encuentre podemos tener uno o dos flujos si la planta se encuentra en periodo juvenil o en etapa reproductiva respectivamente.

El conocimiento de la fenología de un cultivo es muy importante para la práctica de manejo, ya que podemos predecir posibles brotes de plagas o enfermedades, la necesidad de fertilización específica, y control de malezas entre otros. Además el

determinar cuándo inicia los flujos de crecimiento, nos permitirá conocer la época adecuada para realizar la poda de los árboles.

Las selecciones injertadas de zapote mamey de 4 años tuvieron un comportamiento diferente. 'Nidito de Amor' fue la que creció más (44.1 cm), seguida de 'Alfonso 15' (43.1 cm) y 'Dany 66' (40.72 cm). Estas selecciones detuvieron su crecimiento entre enero y marzo; posteriormente, exhibieron crecimiento constante hasta diciembre (Figura 4). Esto puede deberse a que el crecimiento de los brotes es afectado por los frutos que demandan carbohidratos, como los competidores más fuertes, al reducir el crecimiento vegetativo, tal como lo observaron Sanz *et al.* (1987) en hojas viejas de naranja 'Navel' en las que los elementos minerales y carbohidratos, disminuyen durante el flujo de crecimiento de primavera; cabe hacer notar que en cítricos, durante la primavera ocurre floración y crecimiento vegetativo en forma simultánea, mientras que en zapote mamey durante la primavera sólo ocurre crecimiento vegetativo, periodo que Davenport y O'Neal (2001), llaman de inactividad floral y se presenta durante los meses de abril a junio.

También pudo observarse que los árboles de tres años presentaron mayor crecimiento durante el año al alcanzar hasta 130.3 cm de longitud, en comparación con los brotes de árboles en producción que alcanzaron 102.4 cm. Por su parte Ibarra (2005), al evaluar el crecimiento de árboles de zapote mamey de 12 a 20 años en Alpoyecá, Gro., encontró que el mayor crecimiento de brotes ocurre de enero a mayo, en dos formas, en unos casos ocurre gradualmente mientras avanza la defoliación, y en otros inicia hasta que la rama está completamente defoliada; la longitud de brotes que observó fue de 3 cm hasta 22 cm durante seis meses de evaluación.

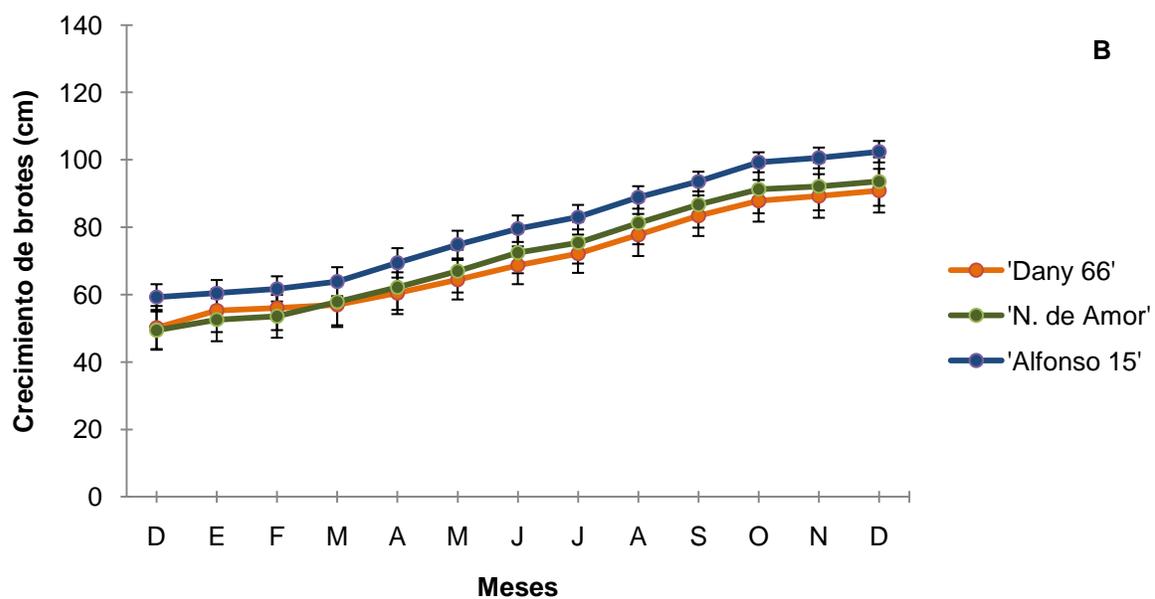
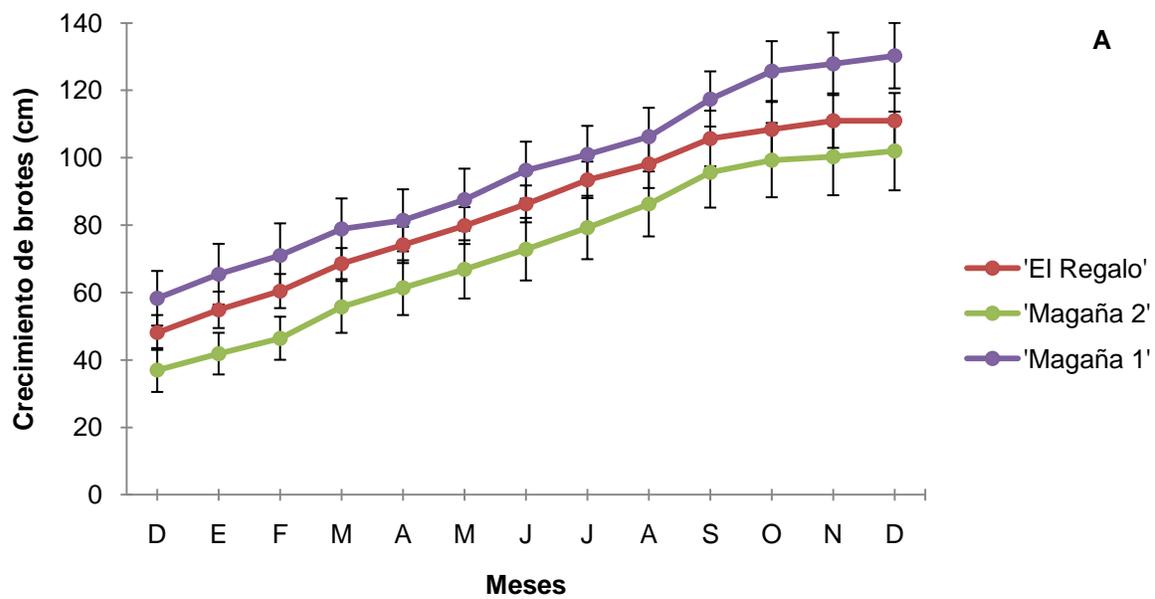


Figura 4(A-B). A. Crecimiento de brotes vegetativos en árboles injertados de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) de tres años. B. Crecimiento de brotes vegetativos en árboles injertados de zapote mamey de cuatro años. Alpoyecá, Gro. 2009.

Al evaluar el crecimiento promedio de siete brotes en las seis selecciones, 'Magaña 1' fue igual ($P \leq 0.01$) que 'Magaña 2' y 'El Regalo' y estos tres superaron al resto de selecciones (Cuadro 2). Cabe indicar que Ibarra (2005), al evaluar durante seis meses el crecimiento de brotes en árboles de zapote mamey mayores a 12 años en dos ambientes (Alpoyeca, Gro. y Cazonas, Ver.), observó que el crecimiento de los brotes en Alpoyeca fluctuó de 9.8 a 12.6 cm, mientras en Cazonas fue de 7.3 a 12.4 cm, mientras que en Guatemala, Granados (1995) registró longitudes de brotes entre 14 y 31.6 cm en diferentes selecciones de la misma especie; esta variación puede deberse a que las condiciones climáticas de Guatemala son más favorables para su crecimiento por ser uno de los sitios de origen del zapote mamey, que en Alpoyeca, Gro. Sitio ubicado a mayor latitud y altitud.

El número de hojas al final de la medición de crecimiento de brotes varió de 43 ('Dany 66') hasta 55 ('Magaña 1') con diferencias ($P > 0.05$) entre selecciones. En trabajos previos Ibarra (2005) observó diferencias entre selecciones desarrolladas en Alpoyeca, Gro. (1050 m de altitud) y Cazonas, Ver. (17 m de altitud) y el número de hojas fue de 23 a 38 para Alpoyeca, Gro., y que superaron ($P \leq 0.01$) a las de Cazonas, Ver. que tenían de 17 a 20 hojas, lo que muestra claramente las diferencias entre ambos sitios, aún cuando las plantas son provenientes de semilla es clara la influencia del ambiente y altitud.

Dado que las hojas son el principal órgano adaptado para la fotosíntesis el conocer el número de hojas, permite determinar que la planta con más hojas podría realizar más fotosíntesis.

En cuanto a la longitud del brote cubierto con hojas, 'Magaña 2' fue superior ($P \leq 0.05$) que 'Nidito de amor' y 'Dany 66', pero igual al resto de las selecciones (Cuadro 2). También se observó que las selecciones de 3 años ('El Regalo', 'Magaña 1' y 'Magaña 2') distribuyen sus hojas a lo largo del brote, mientras que las de 4 años ('Dany 66', 'Alfonso 15' y 'Nidito de amor') las producen en los primeros centímetros del brote. Es decir, la ubicación de las hojas en los brotes está relacionada con la

edad de los árboles. Así, las hojas en los árboles jóvenes de zapote mamey se distribuyen uniformemente desde la base hasta el ápice, como característica juvenil, pero cuando están por iniciar la etapa reproductiva se concentran hacia el ápice del brote, como fue observado por Ibarra (2005) y Domínguez (2009) en árboles de zapote mamey en plena producción (mayores de 15 años).

Cuadro 2. Tamaño de brotes, número de hojas y longitud del brote cubierto con hojas (Lbh) en seis selecciones injertadas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn). Alpoyecá, Gro. Diciembre 2009.

Selección	Tamaño de brote (cm)	Número de hojas	Lbh (cm)
‘Magaña 1’	72.0 ^z a	55 ^y a	43.6 ^z ab
‘Magaña 2’	65.0 a	54 a	51.3 a
‘El Regalo’	62.9 a	54 a	40.6 ab
‘Nidito de Amor’	44.1 b	46 a	24.7 b
‘Alfonso 15’	43.1 b	51 a	35.7 ab
‘Dany 66’	40.7 b	43 a	28.6 b
Promedio	54.6 **	47.7 ns	37.40 *
CV %	20.7	19.2	32.3
DMS	18.2	14.7	19.4

Medias con la misma letra en cada columna, no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05).

^z Media de 7 brotes para cada selección. ** Efecto significativo $P \leq 0.01$; * Efecto significativo $P \leq 0.05$; ns: No significativo.

Respecto al crecimiento de los brotes en el transcurso del año (Cuadro 2), ‘Magaña 1’ fue la selección con mayor crecimiento (72.0 cm), seguido por ‘Magaña 2’ (65.0 cm) y ‘El Regalo’ (62.9 cm); ‘Dany 66’ fue la que creció menos (40.7 cm). Este resultado probablemente se deba a que las primeras tres selecciones tenían tres años, y al ser juveniles utilizan toda su energía para crecer vegetativamente, mientras que el resto de las selecciones (cuatro años) ya empezaban a mostrar características reproductivas, por lo que el crecimiento de cada brote fue menor. Otro aspecto importante es que las plantas de tres años no detuvieron su crecimiento en el transcurso del año, mientras que las adultas sí lo hicieron durante los primeros meses del año; además, en la etapa de floración y fructificación el crecimiento se redujo. En el Apéndice 2 se muestra el crecimiento total de siete brotes en seis selecciones injertadas de zapote mamey.

El mayor crecimiento vegetativo ocurrió en el periodo comprendido de marzo a agosto en las plantas juveniles, mientras que en las de 4 años el crecimiento máximo fue de abril a agosto.

Estos resultados difieren a los encontrados por Ibarra (2005), quien al evaluar árboles de más de 15 años sin injertar, encontró que el desarrollo semestral promedio de 10 brotes/árbol fue de 12.6 cm, y agregó que existe amplia variabilidad en el crecimiento y que el periodo de mayor desarrollo fue de enero a mayo. Este resultado revela que las diferencias notables son atribuibles al genotipo, y a las condiciones de manejo del cultivo. Granados (1995), en el departamento del Petén, en Guatemala, seleccionó nuevas variedades de zapote mamey y determinó que durante marzo los brotes nuevos se empezaron a desarrollar y en mayo alcanzaron entre 14 y 31.6 cm de longitud.

Otros factores a los cuales se puede atribuir las diferencias en resultados, son las diferencias en las reservas de la planta, agua y nuevos fotoasimilados, además de las variables ambientales, temperatura, luz y fotoperiodo. El tamaño del brote puede ser afectado por las etapas fenológicas y los órganos demandantes de fotoasimilados, como floración y fructificación. Tal como observaron Sanz *et al.* (1987) en cítricos, donde señalaron que los carbohidratos disponibles afectan el tamaño del brote, porque son utilizados por diferentes órganos de la planta: cambium, raíz y frutos, siendo estos últimos posiblemente, los competidores más fuertes.

En estudio sobre el comportamiento fenológico de guayabo y el crecimiento de sus órganos vegetativos-reproductivos, Damián-Nava *et al.* (2004) detectaron tres puntos importantes de brotación vegetativa en el año: dos en verano, y el mayor en invierno; las tasas más altas de alargamiento de brotes las registraron en septiembre (0.32 cm d⁻¹) y de diciembre a febrero (0.28 cm d⁻¹).

Peso específico de la hoja y área foliar

Una forma de medir fotosíntesis en plantas leñosas es mediante la cantidad de materia seca producida por unidad de área foliar, la cual se puede estimar por medio del PEH. Este índice también estima la cantidad relativa de tejido fotosintético, la cual es afectado por la intensidad y duración de la luz (Reyes *et al.*, 2000).

El AF 'El Regalo' fue superior a las demás selecciones ($P \leq 0.01$), en contraste con 'Dany 66' que presentó la menor AF con 120.4 cm^2 , y ésta fue igual ($P \leq 0.01$) que 'Magaña 2', 'Cid 19', 'Nidito de amor' y 'Alfonso 15'. El AF es una variable que puede ser modificada por el portainjerto como lo observaron Arrieta *et al.* (2010) en naranjo 'Valencia' injertado en 'Volkameriano' en el que el área foliar se incrementó en 20.3 y 16.9 % en comparación con los injertados en 'Cleopatra' y 'Amblicarpa', respectivamente. Berdeja-Arbeu *et al.* (2010) también encontraron que el AF modificó por efecto del portainjerto en lima 'Persa', pues injertada en citrange 'C32' las hojas fueron más grandes (44.3 cm^2) que cuando fue injertada en 'Flying dragon' (31.2 cm^2). Si se considera que 'El Regalo' presentó la mayor cantidad de aérea foliar, es de esperarse que presente mayor capacidad fotosintética por árbol.

En el peso seco (PS) foliar de junio, 'Magaña 1' superó ($P \leq 0.05$) a 'Dany 66', pero fue igual ($P \leq 0.05$) que las demás selecciones. Para septiembre 'Alfonso 17' y 'El Regalo' fueron iguales entre sí ($P \leq 0.01$), y superiores a las demás selecciones; en (PS) nuevamente 'Dany 66' mostró el menor valor (1.4 g). En noviembre 'El Regalo' superó en peso foliar (2.5 g) a las demás selecciones ($P \leq 0.01$).

Se notó que la mayoría de las selecciones (5) incrementaron el PS foliar para el segundo muestreo y la disminuyeron (6) para el tercero, probablemente debido a que las selecciones se encontraban en etapas fenológicas diferentes lo cual hace variar la acumulación de materia seca, ya que mientras unas plantas se encontraban en crecimiento vegetativo otras se encontraban en floración o fructificación.

Al comparar el PEH entre las selecciones, se observó que en junio 'Magaña 1' y 'Magaña 2' superaron ($P \leq 0.05$) a 'El Regalo', pero fueron iguales ($P \leq 0.05$) que las demás selecciones. Para septiembre 'Magaña 2', 'Alfonso 17' y 'Cid 19' fueron superiores ($P \leq 0.05$) a 'Dany 66' pero iguales ($P \leq 0.05$) al resto de selecciones. En noviembre no hubo diferencias ($P > 0.05$) entre selecciones (Cuadro 3).

Al comparar las fechas de muestreo 'El Regalo' presentó el valor más alto de PEH en noviembre, y septiembre, y el menor en junio ($P \leq 0.05$), mientras que 'Alfonso 17' presentó el mayor valor en septiembre. En las demás selecciones no hubo diferencias ($P > 0.05$) entre fechas de muestreo (Cuadro 3).

Numéricamente la mayoría de las selecciones (5) incrementaron el PEH del primero al segundo muestreo, y luego la disminuyeron (4) en el tercero, de igual manera que ocurrió en PS. Esto pone en evidencia la importancia de la fenología en la evaluación de esta variable. Por ello aquí se recomienda que sea un mínimo tres veces al año (en diferentes etapas fenológicas) para que sea representativa de las variaciones anuales.

Estos resultados difieren de los obtenidos por Ibarra (2005), al evaluar el PEH en diferentes arboles sin injertar, encontró que el PEH varía de 5.6 a 10.8 mg cm², valores inferiores a los presentados en esta investigación. Aunque es importante señalar que Ibarra (2005) no menciona la época en que realizó las evaluaciones. Esta diferencia entre autores acerca del PEH de zapote mamey en un mismo sitio, podrían deberse a que los arboles con menor PEH son los que cuentan con mayor AF (Reyes *et al.*, 2000). En cambio, en aguacate no se encontraron diferencias a lo largo del año cuando se midió PEH (Castillo *et al.*, 1996). Por ello es conveniente relacionar el comportamiento del PEH con las etapas fenológicas de la especie, y así en el futuro se harían los muestreos en épocas más apropiadas.

Reyes *et al.* (2000) Al evaluar dos variedades de naranjo ('Valencia' y 'Mars'), encontraron que ambas presentaron variación anual similar en el PEH, y que el

mayor PEH ocurrió en los meses de octubre a febrero, época en la cual la planta debió acumular mayor cantidad de carbohidratos de reserva para utilizarlos en la diferenciación floral, crecimiento vegetativo inicial y fructificación, como lo sugirieron Reyes *et al.* (2000) en cítricos, Marini y Sowers (1990) en manzano (*Malus pumila* Mill) y Castillo *et al.* (1996) en aguacate (*Persea americana*). En los meses de marzo julio disminuyó el PEH, lo cual se atribuye al crecimiento vegetativo y floral que ocurre en ese periodo, además del amarre y desarrollo de frutos. El PEH aumentó nuevamente en octubre para alcanzar el máximo en enero, lo que se relaciona con la maduración de las hojas y acumulación de fotoasimilados (Castillo *et al.*, 1996). Como la selección ‘Alfonso 15’ presentó el mayor PEH en promedio de los tres muestreos, sería de esperarse que tuviera la mayor capacidad fotosintética (Cuadro 3).

Cuadro 3. Comparación de medias para área foliar (AF), peso seco (PS) y peso específico de la hoja (PEH) en hojas maduras de ocho selecciones injertadas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) durante tres fechas de muestreo. Alpoeyca, Gro. 2009.

Selección	Junio			Septiembre		Noviembre	
	AF ^z (cm ²)	PS ^y (g)	PEH ^y (mg cm ⁻²)	PS (g)	PEH (mg cm ²)	PS (g)	PEH (mg cm ²)
‘El Regalo’	170.8 a	1.9 ab	12.0 b, B	2.5 a	13.8 ab, A	2.5 a	14.2 a, A
‘Alfonso 17’	148.5 b	1.9 ab	12.8 ab, B	2.6 a	14.5 a, A	1.9 b	13.9 a, AB
‘Magaña 1’	143.5 bc	2.0 a	14.0 a, A	2.0 b	13.3 ab, A	1.9 b	13.6 a, A
‘Alfonso 15’	137.6 cd	1.9 ab	13.7 ab, A	1.8 bc	13.0 ab, A	1.7 b	13.1 a, A
‘Nidito de amor’	134.3 cd	1.7 ab	12.8 ab, A	1.8 bc	12.8 ab, A	1.7 b	12.8 a, A
‘Cid 19’	127.1 d	1.7 ab	13.1 ab, A	2.0 b	14.3 a, A	1.5 b	12.9 a, A
‘Magaña 2’	126.2 d	1.8 ab	13.9 a, A	1.8 bc	14.8 a, A	1.7 b	14.0 a, A
‘Dany 66’	120.4 d	1.5 b	12.6 ab, A	1.4 c	11.8 b, A	1.6 b	12.8 a, A
Promedio	138.5**	1.8 *	13.1 *	2.0 **	13.5 *	1.8 **	13.4 ns
CV (%)	15.8	22.3	11.0	19.9	12.8	18.5	12.4
DMS	15.8	0.5	1.8	0.5	2.2	0.4	2.1

Letras minúsculas iguales en cada columna, no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05).

Letras mayúsculas iguales en cada hilera para la variable PEH, no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05). ^z (n = 36); ^y (n = 12). ** Efecto significativo P ≤ 0.01; * Efecto significativo P ≤ 0.05; ns: No significativo.

Grosor de hoja

Faust (1989) señaló que las hojas más gruesas tienen mayor capacidad fotosintética en cítricos. Por esa razón se midió esta variable en zapote mamey para considerarla como estimador de en esta especie.

Se detectaron diferencias en el grosor de la hoja, ya que 'El Regalo' fue igual que a 'Magaña 2', 'Magaña 1', y 'Cid 19', y superiores ($p \leq 0.01$) a las demás selecciones (Cuadro 4.).

En plantas de zapote mamey sin injertar, Ibarra (2005) encontró que el grosor de las hojas oscilaba entre 203.9 y 250.3 μm . En este estudio el grosor fue mayor (249.6 a 291.6 μm) diferencia que puede ser atribuida a la edad de las plantas y al manejo agronómico, ya que los materiales utilizados en esta investigación fueron regados dos veces por semana y fertilizados con mayor frecuencia, que los utilizados por Ibarra (2005) se regaban cada 15 días y no eran fertilizados. Otro factor que puede modificar las características anatómicas de la hoja, es la injertación, como observaron Ayala *et al.* (2010) al estudiar la relación injerto-interinjerto en aguacate, pues encontraron que el grosor de la epidermis y el parénquima en empalizada se incrementaron con el uso de portainjertos e interinjertos.

Si se considera que el PEH puede relacionarse con el grosor de la hoja, debido al número de capas de células en empalizada y tamaño de estas (Marini y Sowers, 1990), entonces se puede decir que 'Dany 66' tiene menor cantidad de tejido fotosintético por hoja, porque su hoja es de menor grosor, y en consecuencia debería tener menor tasa fotosintética. Al respecto Garnier (1999), indica que el mayor grosor podría indicar más eficiencia fotosintéticamente. Si bien 'El Regalo' presentó el valor más alto de PEH, es necesario evaluar cómo se comportarían estos materiales injertados en la etapa de producción, ya que 'El Regalo' se considera un árbol muy productivo. Por su parte, la selección 'Dany 66' ha tenido un lento crecimiento. También sería importante conocer el área foliar/planta, lo que permitiría estimar la capacidad fotosintética de la planta completa.

En evaluaciones realizadas con sistema portátil medidor de fotosíntesis LI-6400[®], y que se discutirán más adelante en esta tesis, se observó que ‘Dany 66’ es la selección que presenta menor tasa fotosintética con 30.17 $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^2\text{ s}^{-1}$, lo cual corrobora lo antes mencionado.

Cuadro 4. Promedios de grosor de hojas (μm) en ocho selecciones injertadas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn). Alpoyecá, Gro. 2009.

Selección	Grosor de Hojas (μm)
‘El Regalo’	291.6 a ^Y
‘Magaña 2’	289.5 ab
‘Magaña 1’	288.1 ab
‘Cid 19’	287.6 ab
‘Alfonso 17’	278.5 b
‘Nidito de amor’	255.6 c
‘Alfonso 15’	255.0 c
‘Dany 66’	249.6 c
Promedio	274.5 **
CV (%)	8.6
DMS	13.1

Medias con la misma letra en cada columna, no son significativamente diferentes, (Tukey, 0.05).

^Y (n = 60 observaciones por selección). ** Efecto significativo $P \leq 0.01$.

Correlación entre variables morfológicas

La correlación simple entre variables de las características morfológicas de la hoja de zapote mamey resultaron positivas, pero sólo la relación entre grosor y tamaño de hoja ($r=0.87^*$) fue significativa (Cuadro 6), lo que nos sugiere que conforme una aumenta, la otra la hará proporcionalmente.

Este comportamiento se observa en la selección ‘El Regalo’ que fue la selección que presentó mayor grosor (291.6 μm) y mayor tamaño de hoja (24.6 cm). Estas características de grosor y tamaño de la hoja pueden estimar la cantidad relativa de tejido fotosintético porque reflejan la cantidad de área foliar y la capacidad fotosintética (Garnier, 1999). El hecho de que estas variables se correlacionen, permite señalar que en futuras investigaciones sólo bastaría evaluar el tamaño de la hoja para estimar su grosor, o viceversa.

Cuadro 5. Correlación simple entre variables: tamaño de hoja (TH), grosor de hoja (GH), área foliar (AF) y peso específico de peso (PEH) en ocho selecciones injertadas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn). Alpayeca, Gro. 2009.

	TH	GH	AF	PEH
TH	1			
GH	0.8741*	1		
AF	0.6873	0.5586	1	
PEH	0.6234	0.7765	0.109	1

* Efecto significativo $P \leq 0.05$ (Probabilidad de que $r=0$).

Frecuencia y tamaño de estomas

Los estomas regulan la entrada de CO_2 y la salida de vapor de agua y oxígeno. Su estructura, posición y distribución varía entre especies (Salisbury y Ross, 2000). Además, facilitan la penetración e infección por fitopatógenos (Hernández *et al.*, 2006). Caracterizar los estomas es importante porque éstos confieren resistencia a condiciones ambientales adversas, y contribuyen a la absorción de gases para la fotosíntesis y respiración, además brindan protección al cerrarlos cuando existe exceso de calor o sequía para evitar la pérdida de agua.

En zapote mamey son del tipo hipoestomático porque sólo contienen estomas en la parte abaxial de la hoja, mismos que pueden ser del tipo anomosíticos (sin células subsidiarias aparentes), característica frecuente en dicotiledóneas (Figura 5A). En sección transversal los estomas se observaron al mismo nivel que las células epidérmicas fundamentales. Las células oclusivas son típicamente reniformes, con una forma oval a oblonga (Figura 6). La parte adaxial de la hoja contiene ceras que impiden el exceso de transpiración cuticular y no presentan estomas (Ruiz-Posadas² 2010; comunicación personal). No se observaron estomas en la epidermis que recubre las nervaduras (Figura 5B).

² Dra. Lucero del Mar Ruiz Posadas, Profesor Titular del Instituto de Botánica, Colegio de Posgraduados, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

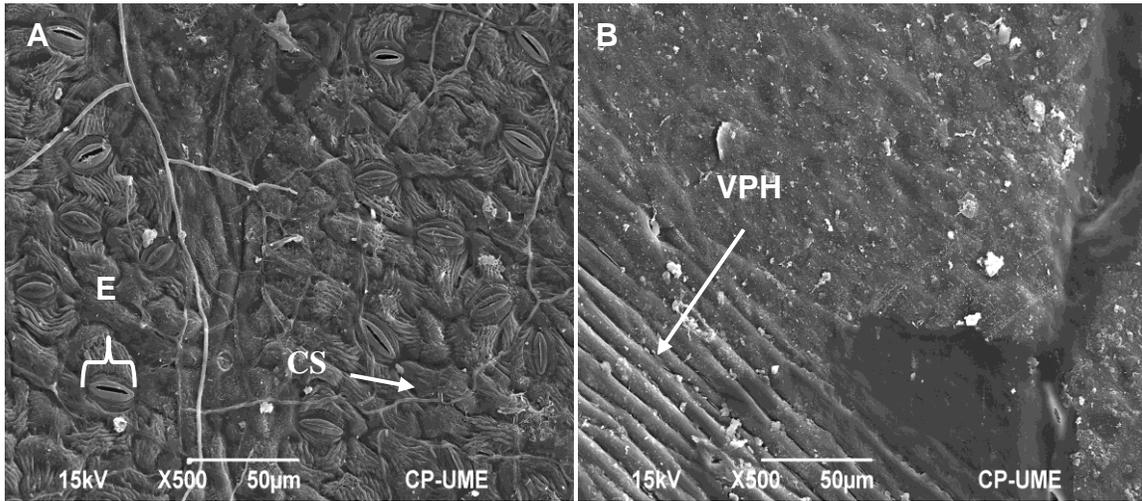


Figura 5. (A-B). A. Estomas en el envés de las hojas y disposición de células fundamentales en hojas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H. E. Moore & Stearn); E, estomas; CS, células subsidiarias. B. Superficie adaxial de la hoja sin estomas; VPH, vaina principal del haz.

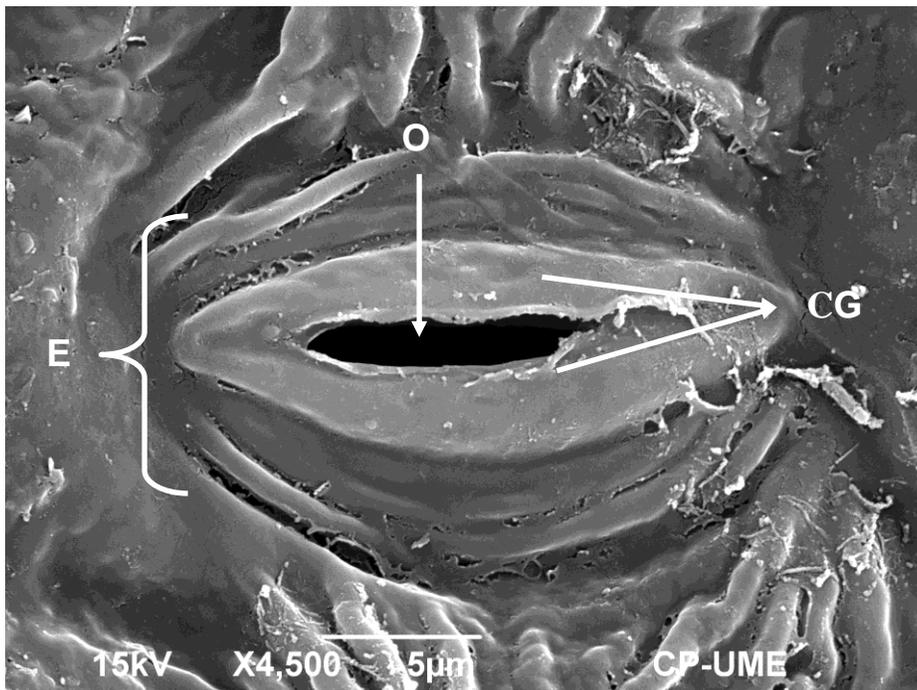


Figura 6. Estoma reniforme, característico de hojas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H. E. Moore & Stearn); E, estoma; CG, células guarda; O, ostiolo.

El número de estomas mostró diferencias ($P \leq 0.01$) entre selecciones. 'El Regalo' presentó mayor número de estomas/mm² y superó a las demás selecciones, mientras que 'Nidito de amor', 'Cid 19', 'Alfonso 15', 'Magaña 1' y 'Alfonso 17' fueron las de menor densidad. El número de estomas varió de 293 a 373 estomas mm² (Cuadro 6). En trabajo previo, Ibarra (2005) encontró de 246 a 384 estomas/mm² en selecciones de zapote mamey sin injertar. Aun cuando es necesario realizar más trabajos en esta especie para conocer el efecto del portainjerto y otros factores, los resultados obtenidos permiten señalar que el número observado de estomas está en el señalado por otro autor (Ibarra, 2005) en esta especie.

En diversos frutales se ha observado que la injertación modifica el número de estomas, como lo reportaron Ayala *et al.* (2010) en hojas de aguacate, donde la presencia de los interinjertos 'Hass', 'Fuerte' y 'Colin V-33' aumentó la densidad de estomas y células epidérmicas, lo que coincide en parte con lo encontrado por Parés *et al.* (2004) en hojas de guanábano (*Annona muricata* L.) injertados y sin injertar, donde *A. muricata* presentó 132 estomas por mm², *A. Montana* 124 estomas por mm² en plantas sin injertar; mientras que cuando estaban injertadas *A. muricata* en portainjertos de *A. montana* presentó 111 y *A. muricata* en patrones de *A. muricata* exhibió 110 estomas por mm². En cambio Berdeja-Arbeu *et al.* (2010), al estudiar la interacción de lima 'Persa' injertada en diferentes portainjertos, encontraron que el número de estomas varió de 297 a 331 estomas por mm² y la longitud de 23.2 a 25.9 μm .

El número de estomas también es afectado por la intensidad de luz; en hojas de naranjo 'Shamouti' que crecieron en sombra la frecuencia de estomas fue de 412, y bajo sol de 531 estomas por mm² (Erickson, 1968). La altitud es otro factor que modifica el número de estomas, pues Olmez *et al.* (2006) reportaron que algunas variedades de durazno presentaron mayor contenido de estomas cuando se desarrollaron en altitudes menores (731 m) que a mayor altitud (1115 m); estos autores encontraron correlación positiva entre el peso del fruto y la densidad de estomas, por lo cual sugieren que el contenido de estomas podría ser usada como

criterio de selección para el mejoramiento de nuevas variedades. Otros factores que modifican el número de estomas son: la salinidad (Hepaksoy *et al.*, 2002) y el estrés hídrico (Buttery *et al.*, 1993).

Es posible que las plantas que presenten mayor densidad de estomas realicen mayor transpiración y mayor penetración de bióxido de carbono a la hoja y con ello logren mayor crecimiento y eficiencia en rendimiento, ya que a través de los estomas se regula el intercambio gaseoso y fotosíntesis (Franks y Farquhar, 2007). Sin embargo, sí las hojas con mayor frecuencia de estomas presentan también mayor transpiración, es probable que sean menos eficientes en el uso del agua.

‘El Regalo’ presentó los estomas más grandes de 25.6 μm (Cuadro 7), mientras que ‘Nidito de Amor’ presentó los de menor tamaño con 22.1 μm ($P \leq 0.01$). Dado que no hay reportes del tamaño de los estomas en zapote mamey, no se pudo saber si el portainjerto afectó positiva o negativamente, por lo que es recomendable hacer investigación al respecto. La longitud de los estomas es otra característica modificada por el portainjerto, como lo demostraron Berdeja-Arbeu *et al.* (2010), al estudiar el efecto del portainjerto en las características estomáticas de lima ‘Persa’; encontraron que injertada en citrange ‘Carrizo’ los estomas midieron 25.9 μm , y en citrange ‘Morton’ 23.2 μm . Con base en esta característica, Franks y Farquhar (2007) señalaron que los estomas más grandes presentan mayor intercambio gaseoso y tasa fotosintética.

‘El Regalo’ presentó mayor tamaño y cantidad de estomas mm^2 , mientras que ‘Nidito de amor’ fue la selección con menor frecuencia y tamaño. Sin embargo, ‘Nidito de amor’ es la selección que mayor número de frutos produjo en 2010 (datos no mostrados), mientras que ‘El Regalo’ conservó su condición juvenil durante este estudio y no produjo fruto. Con base en lo anterior, aun cuando por los estomas se realiza el proceso de intercambio de gases (Salisbury y Ross, 2000), no se conoce la eficiencia de ambos genotipos para producir y utilizar la energía generada, por lo que la producción de materia seca es una mejor forma de evaluar fotosíntesis.

Las diferencias aquí registradas en número de estomas permiten postular una causa de porqué se modifica el vigor y el rendimiento con el uso de portainjertos (Quijano *et al.*, 2002), ya que al modificar la frecuencia y tamaño de estomas también se modifica el intercambio gaseoso y la fotosíntesis (Franks y Farquhar, 2007). Según lo indicado por estos autores, se debería de esperar que ‘El Regalo’ presentara mayor tasa de fotosíntesis. Este aspecto se discutirá en las secciones siguientes. Es necesario también considerar que una mayor densidad de estomas puede determinar un mejor desarrollo de la planta, ya que a través de estas estructuras no sólo se lleva a cabo la absorción de CO₂ y la fotosíntesis, sino también la pérdida de agua por transpiración, proceso esencial en la absorción de nutrimentos por las raíces. El cierre de estomas reduce la transpiración y el intercambio de CO₂ (Wang *et al.*, 2007). Reducir la densidad de estomas puede ser una respuesta de la planta para aumentar su resistencia estomática y evitar la transpiración excesiva, sería importante para adaptarse a condiciones de estrés (Parés *et al.* 2004). Estos resultados observados en zapote mamey indican que sería importante conocer el número de estomas de cada selección sin injertar, y de esta forma saber si el efecto del portainjerto fue positivo o negativo para esta variable.

Cuadro 6. Promedios de frecuencia y longitud de estomas, en hojas de ocho selecciones injertadas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn). Alpoyeca, Gro. 2009.

Selecciones	Frecuencia de estomas (número de estomas/mm²)	Longitud de estomas (µm)
‘Regalo’	373 ^z a	25.6 ^y a
‘Dany 66’	345 b	22.1 c
‘Magaña 2’	343 b	23.6 bc
‘Cid 19’	327 bc	23.7 bc
‘Alfonso 15’	320 c	23.9 b
‘Magaña 1’	318 c	23.1 bc
‘Alfonso 17’	313 c	23.8 b
‘Nidito de amor’	293 c	22.1 c
Promedio	329**	23.5**
CV (%)	9.6	6.4
DMS	18.5	1.5

Medias con la misma letra en cada columna, no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05).

^z (n = 54 observaciones); ^y(n = 18 estomas). ** Efecto significativo P ≤ 0.01.

Contenido de clorofila

En las plantas la luz destinada a impulsar el proceso de fotosíntesis es absorbida por dos tipos de pigmentos; las clorofilas y carotenoides. La clorofila “a” el pigmento más importante porque participa fundamentalmente en la transformación de energía luminosa a energía química y ha sido utilizada como parámetro a relacionar con la tasa fotosintética (Salisbury y Ross, 2000).

Al comparar las selecciones (Cuadro 7) se observó que en junio ‘Magaña 1’ fue superior ($P \leq 0.01$) a las demás selecciones, pero en septiembre ‘Dany 66’ tuvo los valores más altos que el resto de selecciones ($P \leq 0.01$) y en noviembre ‘El Regalo’ y ‘Alfonso 15’ fueron iguales entre sí y superaron ($P \leq 0.01$) a las demás selecciones. En el promedio de las tres fechas de muestreo, ‘El Regalo’, ‘Dany 66’ y ‘Magaña 1’ obtuvieron la mayor concentración (1.88, 1.87 y 1.84 mg g⁻¹ pf, respectivamente), mientras que ‘Cid 19’ y ‘Alfonso 17’ presentaron la menor (1.52 mg g⁻¹ pf).

Entre fechas de muestreo se observó que ‘Magaña 1’, ‘Alfonso 17’, ‘Cid 19’ y ‘Nidito de amor’ presentaron la concentración máxima en el mes de junio, mientras que ‘Dany 66’ y ‘Alfonso 15’ la obtuvieron en septiembre, y solamente ‘Magaña 2’ la presentó en noviembre. El hecho de que no exista una tendencia definida, permite suponer que la clorofila varía a lo largo del año de forma diferente entre variedades, por lo que sería conveniente analizarla por etapas fenológicas. Es importante mencionar que no existen trabajos publicados sobre clorofila en esta especie, a pesar de ser fundamental debido a la variabilidad que se presenta entre las selecciones de zapote mamey.

Salisbury y Ross (2000) afirman que la mayoría de las moléculas de clorofila “a”, en ambos sistemas de pigmentos, sirven para la captura de energía luminosa; su función es absorber y transformar la energía radiante a energía de excitación la cual es capturada por un centro reactivo, que es una molécula especial de clorofila “a” conocida como P680 y en el Fotosistema II y como P700 en el Fotosistema I. Es

decir, en estas moléculas se inicia la conversión de energía luminosa en energía química.

Con base en lo anterior, se analizó el contenido de clorofila “a” en hojas de ocho selecciones de zapote mamey. Se encontró que su comportamiento es el mismo que los de clorofila tota (Apéndice 3).

La clorofila “b” es un pigmento accesorio presente en vegetales y otras células fotosintéticas complejas; absorbe luz de una longitud de onda diferente y transfiere la energía a la clorofila “a”, que se encarga de transformarla en energía de excitación (Salisbury y Ross, 2000). En el Apéndice 4 se muestran los análisis realizados en clorofila “b”.

De Jong *et al.* (1984) encontraron relación entre la fotosíntesis neta y el contenido de clorofila. Aunque Reyes *et al.* (2000) señalaron que altos contenidos de clorofila en hojas no se asocian con el rendimiento, porque es necesario conocer la distribución que la planta hace de la energía generada y la función que tienen dichos pigmentos en los procesos metabólicos y el rendimiento.

Además el contenido de clorofila se modifica con la luz, tal como lo detectó Reyes (1997) al evaluarlos en hojas de diferentes especies de cítricos; en naranja ‘Valencia’ las hojas desarrolladas en sombra tuvieron 1.76 mg g⁻¹ pf mientras que las desarrolladas en luz tenían 1.41 mg g⁻¹ pf. Las hojas de Lima ‘Persa’ tuvieron 1.58 mg g⁻¹ pf en sombra y 1.12 mg g⁻¹ pf en luz, lo que coincide con lo reportado por Acosta (1993), quien observó que las plantas propagadas *in vitro* tienen un comportamiento similar a las plantas desarrolladas en sombra. También se debe considerar las latitudes donde se desarrollan las plantas, ya que según Vu y Yelenosky (1993), a latitudes superiores las plantas acumulan más clorofila que las desarrolladas a menor latitud.

Cuadro 7. Promedio del contenido de clorofila total (mg g^{-1} pf) en hojas de ocho selecciones de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn). Alpoyecá, Gro. 2009.

Selección	Clorofila total (mg g^{-1} pf)		
	Junio	Septiembre	Noviembre
‘Magaña 1’	2.19 ^z a, A	1.37 cde, C	1.97 b, B
‘Nidito de amor’	1.91 bc, A	1.20 e, B	1.97 b, A
‘Alfonso 17’	1.90 bc, A	1.33 de, B	1.33 f, B
‘El Regalo’	1.67 bc, C	1.93 b, B	2.06 a, A
‘Cid 19’	1.62 c, A	1.51 c, B	1.45 e, C
‘Dany 66’	1.58 cd, C	2.26 a, A	1.79 d, B
‘Magaña 2’	1.48 cd, B	1.46 cd, B	1.86 c, A
‘Alfonso 15’	1.33 d, B	1.91 b, A	2.01 ab, A
Promedio	1.71**	1.62**	1.81 **
CV (%)	5.24	3.88	1.22
DMS	0.25	0.18	0.06

Letras minúsculas iguales en cada columna, no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05).

Letras mayúsculas iguales en cada hilera, no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05).

^z(n = 9 mediciones por selección). ** Efecto significativo $P \leq 0.01$.

Contenido de azúcares

Los azúcares son la principal fuente de energía química para el crecimiento y desarrollo de las plantas, de ahí que sea una variable indicadora para estimar fotosíntesis. En la mayoría de los estudios se ha evaluado sacarosa y fructosa debido a que son los azúcares más comunes en las plantas, y no se encontraron estudios que reporten la concentración de otros azúcares como estaquiosa y fructosa.

En hojas maduras de zapote mamey en Alpoyecá, Gro. se encontraron cuatro azúcares solubles: estaquiosa, sacarosa, glucosa y fructosa. Los dos primeros son azúcares no reductores y estables, aptos para transporte vía floema, y los dos restantes son reductores (no aptos para transporte), pero esenciales en el metabolismo vegetal de azúcares (Taiz y Zeiger, 2006).

En las seis selecciones predominó la estaquiosa con 46.2 % a 69.4 %, excepto en 'Nidito de amor' que en dos de tres muestreos obtuvo 39.5 % y 56 % respectivamente en relación con el total de azúcares que fue de 41.6 y 84.1 mg·g⁻¹. Mientras que sacarosa representó del 5.1 % al 42.8 % en relación al total de azúcares que varió de 8.9 a 48 mg·g⁻¹. Con base en lo observado es posible postular entonces que estaquiosa es el principal azúcar de exportación vía transporte floemático en zapote mamey.

Glucosa y fructosa representaron de 3.1 a 18.8 % y 2.2 a 19 % respectivamente del total, como es común en tejidos vegetales. Sacarosa, glucosa y fructosa han sido considerados como los principales azúcares en frutos de importancia económica (Wrolstad y Shallenberger, 1981).

En 'El Regalo' el azúcar principal fue estaquiosa, seguido de sacarosa, glucosa y fructosa en los tres muestreos. En esta selección el contenido de estaquiosa fue superior al de sacarosa en 30 a 55 %, (Figura 7A). Considerando que estaquiosa es un azúcar de transporte y que 'El Regalo' es un genotipo juvenil que se mantuvo durante el año en crecimiento vegetativo, hace suponer que los azúcares que produce los consumen otros órganos para mantener el constante desarrollo.

También en 'Magaña 2', el azúcar principal fue estaquiosa con 59.4 mg g⁻¹ pf en junio; para agosto la concentración disminuyó a 26.6 mg g⁻¹ pf y para noviembre se incrementó ligeramente, lo que significa que la cantidad de azúcares es afectada por la época de muestreo. Lo mismo fue observado por Castillo *et al.* (1996) y en cítricos por Reyes (1997). Después de estaquiosa estuvieron sacarosa, glucosa y fructosa (Figura 7B), en ese orden. Destaca que para el segundo muestreo los azúcares disminuyeron, lo que coincide con la etapa de mayor crecimiento de brotes; es posible entonces que la energía que produce sea consumida para mantener el constante crecimiento vegetativo. Finalmente, en el tercer muestreo la estaquiosa y sacarosa aumentaron ligeramente, mientras glucosa y fructosa prácticamente permanecieron constantes.

En 'Magaña 1' la menor concentración de azúcares ocurrió en el primer muestreo, con $36.6 \text{ mg g}^{-1} \text{ pf}$; para el segundo muestreo se incrementaron, principalmente estaquiosa y sacarosa con 44.4 y $18.3 \text{ mg g}^{-1} \text{ pf}$ respectivamente, mientras glucosa y sacarosa permanecieron constantes. En el último muestreo, estaquiosa disminuyó a $35.4 \text{ mg g}^{-1} \text{ pf}$ y sacarosa aumentó a $25.3 \text{ mg g}^{-1} \text{ pf}$, mientras que glucosa y fructosa permanecen prácticamente constantes (Figura 7C). Al respecto, Pimienta-Barrios *et al.* (2004) consideran que el crecimiento vegetativo está asociado con la disponibilidad de azúcares.

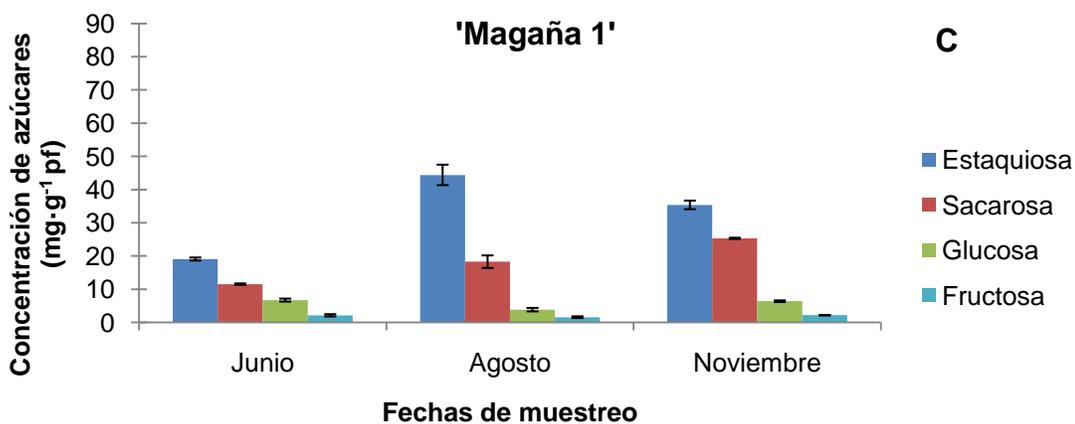
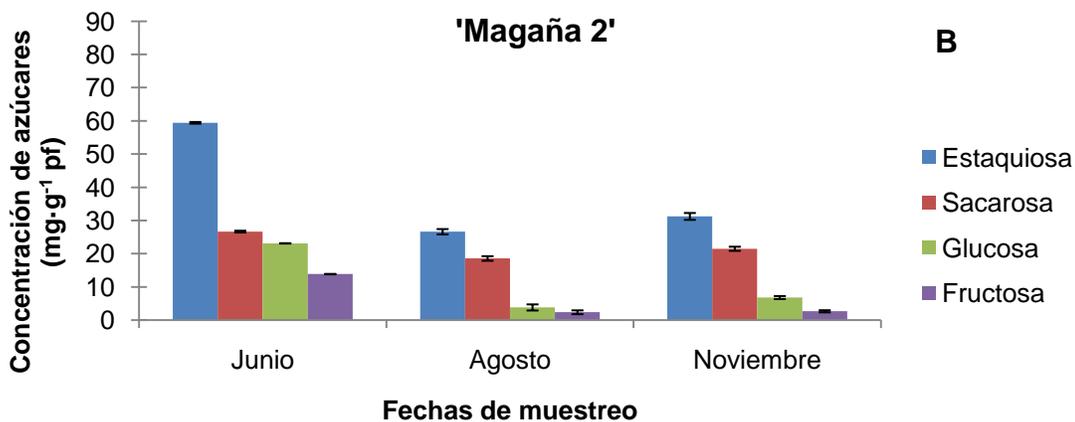
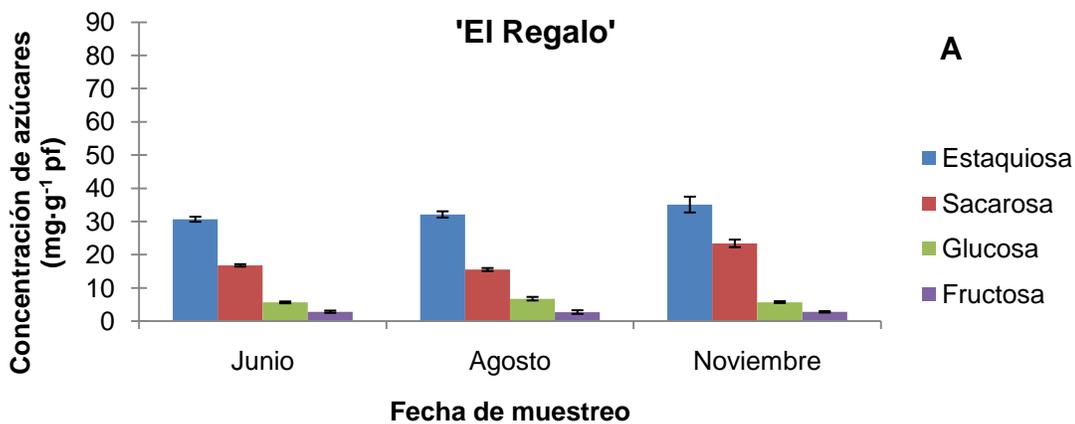


Figura 7(A-B-C). Contenido de azúcares solubles en hojas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) en tres fechas de muestreo. Alpoyecá, Gro. 2009. A) 'El Regalo'; B) 'Magaña 2'; C) 'Magaña 1'.

El contenido de azúcares en 'Nidito de amor' prácticamente permaneció constante durante los dos primeros muestreos (39.5 y 41.6 mg g⁻¹ pf, respectivamente), pero en el tercer muestreo estaquiosa y sacarosa se incrementaron (Figura 8A). Este comportamiento probablemente se debe a la presencia de flores y frutos, ya que esta selección fue la que más frutos tuvo durante el estudio (datos no mostrados). Estos resultados coinciden con los de Syversen *et al.* (2003) en naranjo dulce (*Citrus sinensis*) de 5 años cosechados totalmente y sin cosechar, al evaluar la influencia de la carga en la concentración de carbohidratos; las hojas de árboles cosechados fueron más grandes, tuvieron mayor concentración de almidón (217 mg g⁻¹ pf), mientras que los árboles sin cosechar presentaron hojas pequeñas y menor contenido de almidón (164 mg g⁻¹ pf). En general, la presencia de frutos en el árbol incrementa la fotosíntesis neta de las hojas, además de que acelera la traslocación de fotoasimilados desde estos tejidos hacia otros. Al respecto, los frutos actúan como centros de demanda de fotoasimilados por lo que se reduce su cantidad en las hojas (Taiz y Zeiger, 2006).

En 'Dany 66' se observó la mayor concentración de estaquiosa en los tres muestreos, que fue el principal azúcar registrado, con 70.8, 54.7 y 70.6 mg g⁻¹ pf, respectivamente (Figura 8B). Este comportamiento posiblemente sea debido a que durante el ciclo evaluado fue la selección que tuvo menor crecimiento y por tanto tenía menor demanda de azúcares que las demás selecciones. Respecto a los demás azúcares, se observa que la sacarosa se incrementó en el segundo muestreo y que para el tercero disminuyó nuevamente (10.7 y 7.7 mg g⁻¹ pf, respectivamente). En cuanto al contenido de glucosa y fructosa, prácticamente permanecieron constantes en los tres muestreos.

En 'Alfonso 15' la estaquiosa también fue el azúcar de mayor proporción, pero con pocas diferencias con sacarosa. La estaquiosa se incrementó ligeramente durante los tres muestreos (18.8 mg g⁻¹ pf, 21.8 mg g⁻¹ pf y 22.6 mg g⁻¹ pf, respectivamente), mientras que sacarosa se incrementó para el segundo muestreo y en el tercero permaneció constante (19.6 mg g⁻¹ pf y 19.7 mg g⁻¹ pf, respectivamente). Un

comportamiento similar se observó para glucosa y fructosa (Figura 8C). Es importante destacar que si bien el contenido de azúcares en cada muestreo se presentó prácticamente constante, esta selección registró los valores inferiores de azúcares totales, lo cual posiblemente se deba a que este genotipo se mantuvo en crecimiento vegetativo durante el estudio, lo que hace suponer que los azúcares que producía los consumía para mantener el crecimiento constante, lo cual no le permitía acumularlos.

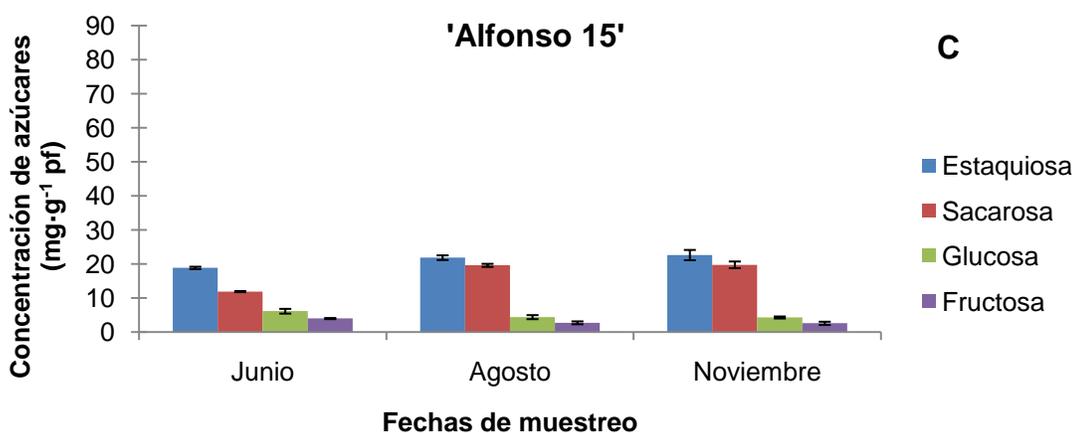
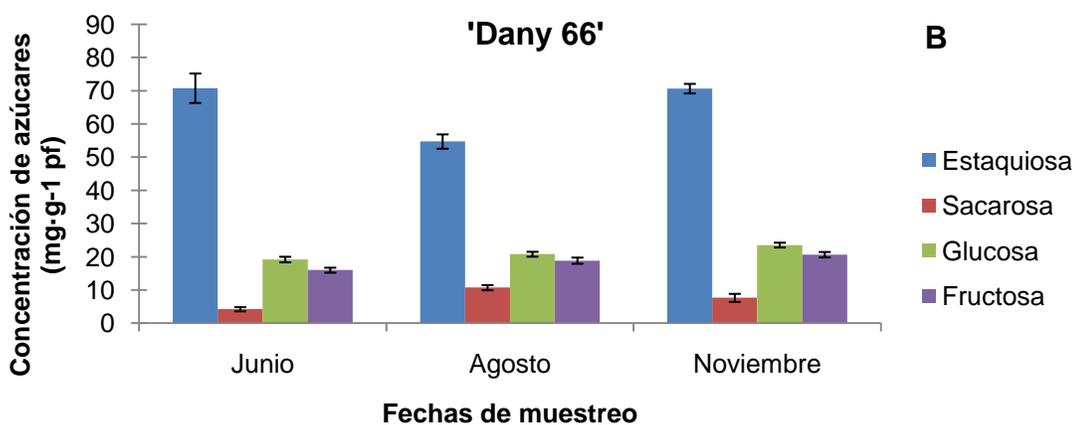
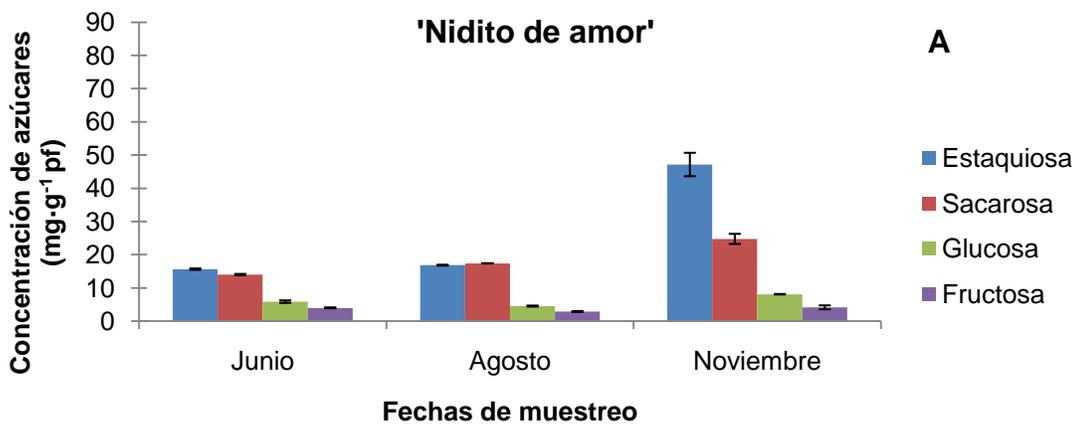


Figura 8(A-B-C). Contenido de azúcares solubles en hojas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) en tres fechas de muestreo. Alpayeca, Gro. 2009. A) 'Nidito de amor', B) 'Dany 66' C) 'Alfonso 15'.

Las plantas usan varios azúcares no reductores como la sacarosa, sorbitol u oligosacáridos, para el transporte de fotoasimilados entre los órganos de la planta. En la familia Rosaceae el sorbitol es un importante azúcar de transporte (Bianco *et al.*, 2000). En manzano, la fruta se suministra con el carbono asimilado del sorbitol y sacarosa, ambos productos de la fotosíntesis. Estas fuentes de carbono entran en el metabolismo del fruto y se acumulan principalmente como fructosa, sacarosa, ácido málico y almidón (Berüter *et al.*, 1997).

La unión de fructosa con glucosa forma al disacárido sacarosa, el cual se localiza casi universalmente en todo el reino vegetal en hojas, semillas, frutos, flores y raíces (Salisbury y Ross, 2000). La sacarosa es uno de los azúcares de transporte que han sido localizados en el floema y que se mueve entre células a través de plasmodesmos; puede ser metabolizada en el citosol y la vacuola, antes de ser almacenadas o entrar en las vías metabólicas asociadas con el crecimiento del tejido; la sacarosa es hidrolizada en glucosa y fructosa. La sacarosa dentro de las células acompañantes también es usada para sintetizar rafinosa y estaquiosa (Taiz y Zeiger, 2006).

Según Salisbury y Ross (2000), tanto la estaquiosa como la sacarosa son azúcares de transporte por el floema de las plantas superiores, y la sacarosa ha sido reportada hasta ahora como el azúcar de transporte más abundante. Sin embargo, como se constató en este estudio, esta afirmación no es válida para zapote mamey. Ambos azúcares se caracterizan por ser no reductores y por tanto estables, es decir poco reactivos y poco susceptibles a la acción enzimática en los elementos cribosos.

Contenido de azúcares totales

Al comparar las selecciones de zapote mamey por su contenido de azúcares totales, en el muestreo de junio 'Magaña 2' presentó mayor concentración con $123.1 \text{ mg g}^{-1} \text{ pf}$, seguida de 'Dany 66' con $110.1 \text{ mg g}^{-1} \text{ pf}$ y finalmente 'Nidito de amor' con $39.5 \text{ mg g}^{-1} \text{ pf}$. Para agosto 'Dany 66' presentó la mayor concentración de azúcares totales ($105.1 \text{ mg g}^{-1} \text{ pf}$) y para septiembre de nuevo 'Dany 66' presentó la mayor cantidad de azúcares totales con $122.5 \text{ mg g}^{-1} \text{ pf}$ (Figura 9).

El hecho de que para el tercer muestreo (noviembre) había mayor contenido de azúcares en las hojas, se atribuye a que en esta época las plantas habían detenido su crecimiento (Figura 4) y se preparaban para la etapa de floración y fructificación, por lo que existía menos demanda activa de azúcares. En aguacate, Castillo *et al.* (1996) encontraron que los carbohidratos fluctuaron a lo largo del año con relación a la fenología y edad de las hojas, y que septiembre fue el mes con mayor contenido de azúcares totales, mientras que las concentraciones bajas coincidieron con la floración de invierno. Una situación similar fue encontrada en cítricos por Reyes (1997), al observar mayor concentración de carbohidratos antes de la floración. Lo anterior permite indicar que la concentración de carbohidratos está en función de la fenología y la especie, situación que es fundamental en mamey debido a la variabilidad fenológica que existe entre selecciones. El segundo muestreo (agosto) tuvo la menor cantidad de azúcares totales ($374.7 \text{ mg g}^{-1} \text{ pf}$), posiblemente porque en esta época algunas selecciones seguían en crecimiento vegetativo, y los carbohidratos seguían siendo utilizados para este fin.

En cambio, Goldschmidt y Golomb (1982) consideran que el análisis de hojas no siempre es un buen indicador del contenido de azúcares en la planta, dado que depende de la época en que se realicen, como se constató en este estudio.

Al considerar el promedio de las tres fechas de muestreo, se encontró que las hojas de 'Dany 66' presentaron el mayor contenido de azúcares totales ($112.6 \text{ mg g}^{-1} \text{ pf}$), seguido de 'Magaña 2' y 'El Regalo' (79 y $60 \text{ mg g}^{-1} \text{ pf}$, respectivamente), y que la menor acumulación ocurrió en 'Alfonso 15' ($46 \text{ mg g}^{-1} \text{ pf}$). Con base en lo anterior, se esperaría que 'Dany 66' sea la selección de menor crecimiento global y que 'Alfonso 15' fuera la de mayor crecimiento sin embargo, el análisis aquí efectuado no permite conocer el uso que se dé a la energía (azúcares) cuantificada en las hojas; además, es importante señalar que 'Dany 66' es un genotipo que está entrando en producción.

Los valores promedio obtenidos en este trabajo son superiores a los reportados por Ibarra (2005), quien encontró que el contenido de azúcares totales en árboles de mamey (> 10 años) sin injertar varió de 4.6 a $9.0 \text{ mg g}^{-1} \text{ pf}$. En los naranjos 'Valencia' y 'Amber sweet' Vu y Yelenosky (1993) encontraron 62.8 y $55.4 \text{ mg g}^{-1} \text{ pf}$ para 'Valencia' y 'Amber sweet' respectivamente. Al trabajar con hojas de cítricos, Reyes (1997) encontró que las hojas de lima 'Persa' presentaron mayor contenido de azúcares totales ($33.7 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$), seguido de las naranjas 'Valencia' y 'Marrs' con 25.5 y $27.7 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ respectivamente y la menor acumulación, se dio en mandarina 'Dancy' con $24.8 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$; también se reportó que los azúcares totales se redujeron de febrero a julio, situación que podría relacionarse con el mayor consumo de energía por parte de las plantas para mantener el crecimiento vegetativo y reproductivo. Estas diferencias también pudieran deberse a que en esta investigación se utilizó una metodología más precisa con ayuda de un cromatógrafo líquido de alta presión (HPLC), mientras que las anteriores fueron determinadas por el método colorimétrico de la antrona.

Si la distribución de fotoasimilados contribuye a la productividad, es pertinente establecer si la biomasa ganada por el órgano cosechado está limitada o saturada por el suplemento de fotoasimilados (Wolstenholme, 1990). Se ha observado que la distribución de almidón y azúcares solubles está relacionada positivamente con el año de alta producción ("on") o de baja producción ("off"), pues en este último hay

mayor acumulación de almidón en raíces, lo que indica que en ausencia de frutos la planta acumula reservas; en cambio que los azúcares solubles se encontraron en mayor proporción en frutos en desarrollo, que en hojas y ramas, por lo que apoya la observación de que el análisis de hojas no siempre es buen indicador del contenido de azúcares en la planta (Goldschmidth y Golomb, 1982). De igual manera, Martínez-Fuentes *et al.* (2004) señalaron que en árboles de mandarina clementina (*Citrus reticulata*) las bajas concentraciones de azúcares se relacionaron con la producción del año anterior; así las concentraciones de azúcares en hojas y ramas en árboles “off” era cuatro veces mayor que en árboles “on”, y ello favoreció el aumento de intensidad de floración en la temporada siguiente.

King y Ben-Tal (2001) demostraron que la sacarosa tiene efecto en la floración, pues la a reducción en su concentración en ápices meristemáticos, acompañados de la aplicación exógena de ácido giberélico, logró inhibir la floración en plantas híbridas de *Fuchsia*.

Es importante señalar que el flujo de carbono dentro de las diferentes vías bioquímicas se modifica durante el desarrollo de las hojas y, en consecuencia de la planta, y que la traslocación de fotoasimilados en una porción madura de la lámina no comienza hasta que todos los requerimientos de carbono de esa parte hayan sido satisfechos y están disponibles para ser exportados (Dickson, 1991). Es decir, los valores aquí encontrados en cada muestreo y difícilmente podrían ser utilizados por sí solos como estimadores de fotosíntesis, pero permiten señalar la actividad metabólica de la planta en las diferentes épocas del año. Estudios en aguacate ‘Colín V-33’, realizados por Castillo *et al.* (1996), mostraron que el contenido más alto de azúcares totales en hojas se presentó en septiembre; luego, el descenso posterior coincidió con la floración de invierno y el crecimiento vegetativo de invierno-primavera. Estos autores postulan que la fuerza de demanda del brote de aguacate ‘Colín V-33’ es mayor a la de las flores en las inflorescencias indeterminadas, lo que puede ser un factor limitante del amarre de fruto; en tanto que la demanda de las

flores de inflorescencias de otoño (determinadas) e invierno (indeterminadas) son similares entre sí.

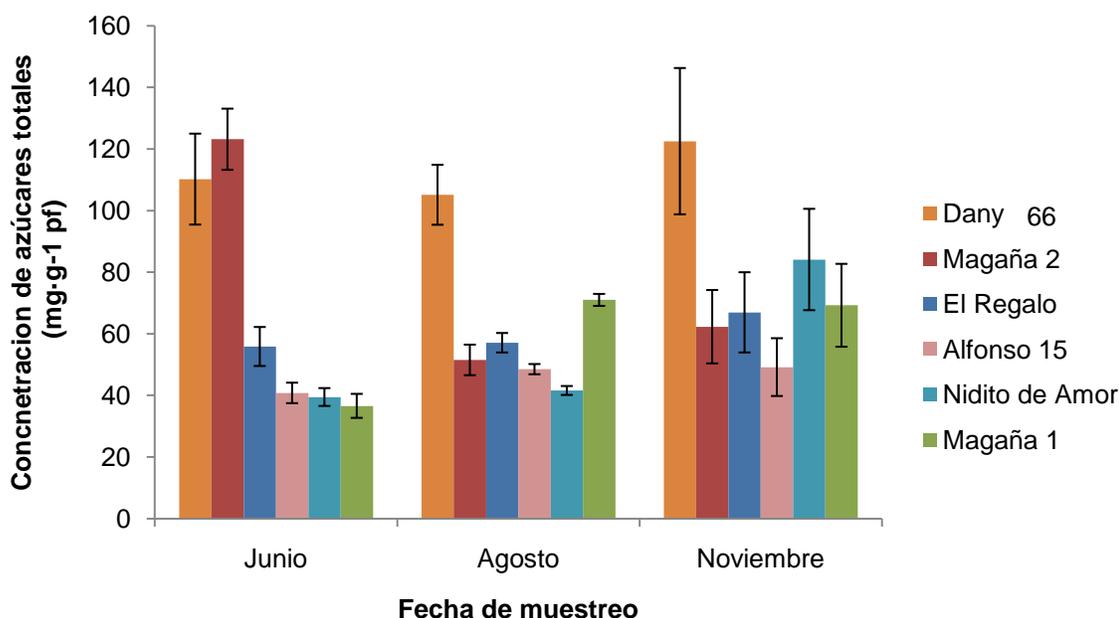


Figura 9. Promedio de azúcares totales en hojas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) en seis selecciones injertadas y tres fechas de muestreo. Alpoeyca, Gro. 2009.

Contenido de azúcares en frutos

En cuanto al contenido de azúcares en frutos inmaduros, éstos presentaron mayor concentración de glucosa y estaquiosa con 23.4 y 22.5 mg g⁻¹pf respectivamente, mientras que fructuosa y sacarosa se encontraron en menor concentración con 12.8 y 9.1 mg g⁻¹pf respectivamente (Figura 10A).

La estaquiosa y sacarosa son azúcares de transporte desde las hojas donde son producidas hasta otros órganos en crecimiento como los frutos inmaduros. Si bien en los estudios publicados la sacarosa ha sido mencionada como el principal azúcar de traslocación, en esta investigación se encontró que estaquiosa es el más abundante sobre todo en hojas y en frutos inmaduros lo que permite postular que en zapote mamey la estaquiosa constituye la principal fuente de energía hacia los tejidos en desarrollo, además de que también puede ser un importante fuente de reserva.

A diferencia de lo observado en frutos inmaduros, en frutos maduros (Figura 10B) se observó que sacarosa y glucosa fueron los azúcares que se encuentran en mayor concentración, con 141.9 y 79.0 mg g⁻¹ pf respectivamente, mientras que fructuosa y estaquiosa se presentaron los valores más bajos con 56.94 y 23.49 mg g⁻¹ pf. Esto se atribuye a que la sacarosa es el principal azúcar de reserva en frutos maduros, de modo que la estaquiosa recibida vía floema debe ser metabolizada en el fruto para producir sacarosa. Así, el aumento de sacarosa en frutos maduros tiene dos posibles fuentes: 1) La sacarosa transportada desde las hojas y, 2) La sacarosa hidrolizada a partir de estaquiosa. Según Taiz y Zeiger (2006), una vez que los frutos comienzan a desarrollar, la dirección del transporte de fotoasimilados cambia en favor del crecimiento del fruto. Otros azúcares que se han encontrado en frutos de otros frutales sorbitol, un azúcar alcohol, que es importante en frutos como pera (*Pyrus communis* L.), cereza (*Prunus avium* L.) y ciruelo (*Prunus domestica* L.) (Wrolstad y Shallenberger, 1981). Ya que es la primera vez que se realiza este tipo de análisis en frutos de zapote mamey, se debería considerar en estudios posteriores para determinar cuál es el azúcar principal de transporte floemático mediante análisis directo en savia del floema, así como indagar la existencia en fruto de enzimas clave en la síntesis de sacarosa y de hidrólisis de estaquiosa

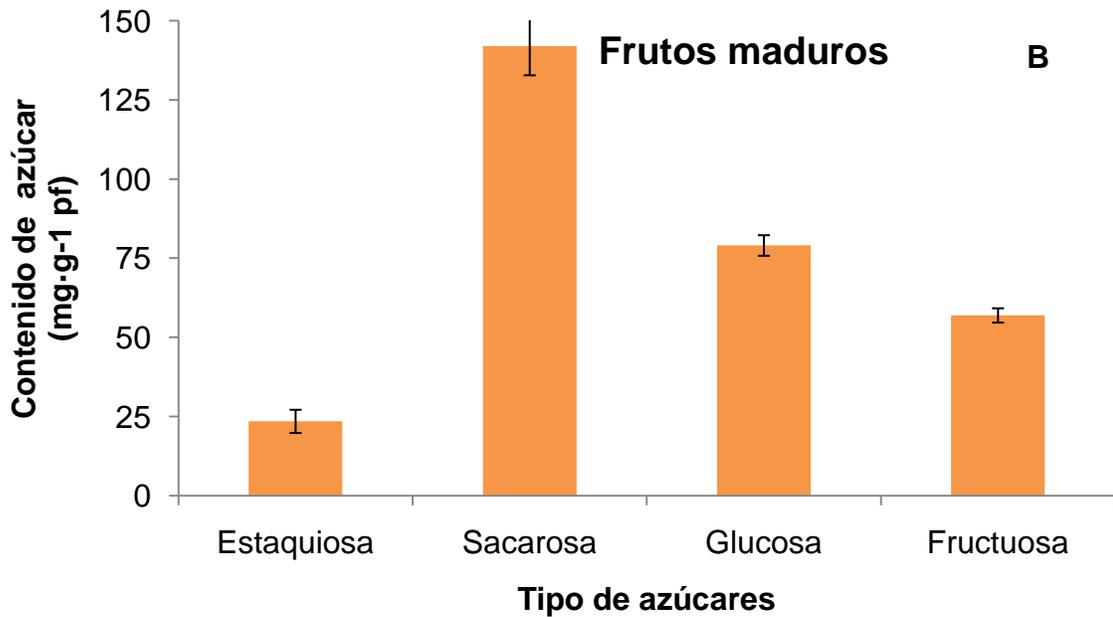
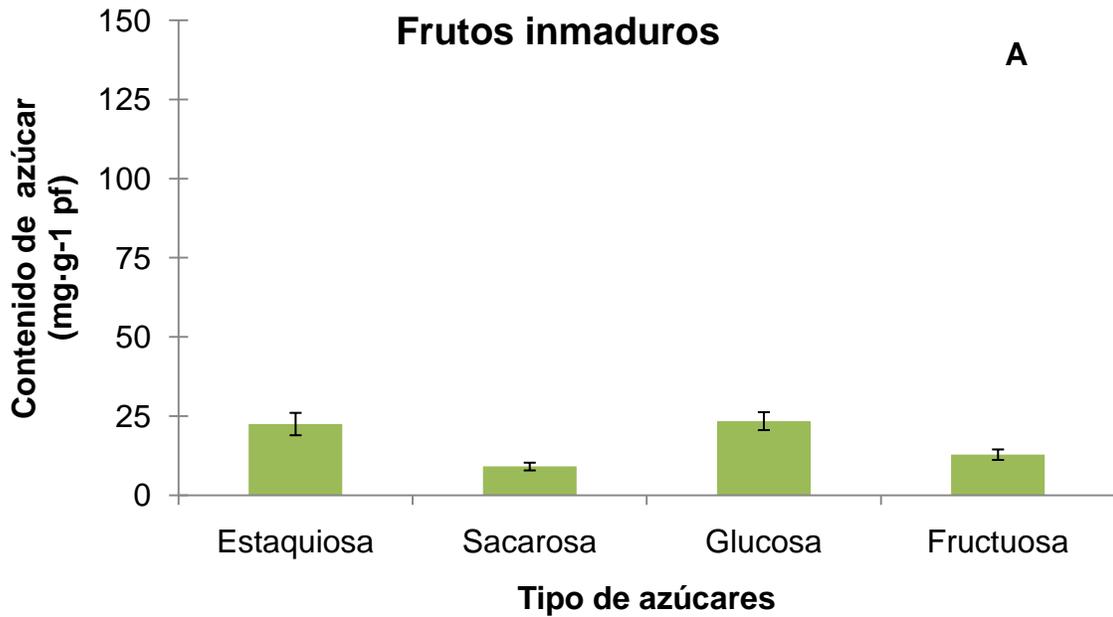


Figura 10(A-B). A) Contenido de azúcares en frutos inmaduros de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) 'Nidito de amor' en Alpoyecá, Gro. 2009. B) Contenido de azúcares en frutos maduros de zapote mamey 'Magaña 1'. Alpoyecá, Gro. 2009.

Intercambio de gases en hojas

El IRGA (Infra Red Gas Analyzer) es el sensor que permite medir la concentración de gases heteroatómico como al CO_2 , con base en la absorción de rayos infrarrojos, y que ha sido utilizado en diversas especies frutales como: durazno (Calderón *et al.*, 1997), café (Mosquera *et al.*, 1999), cítricos (Reyes *et al.*, 2000), fresa (Carrillo *et al.*, 2005) y zapote mamey (Aguilar, 2008) entre otros, para medir su respuesta fotosintética. Este sensor es parte del aparato portátil de fotosíntesis LI-6400® (Licor, Inc.; Lincoln, NE, USA) que se usó en esta investigación.

Ritmo diurno del intercambio de gases

Para conocer la variación diurna de intercambio de gases se efectuaron mediciones cada 2 h (9:00 a 17:00 h) de las tasas de fotosíntesis y transpiración, así como de la conductancia estomática, en la parte media de la copa del árbol. Al amanecer se determinó que el zapote mamey comienza su actividad fotosintética a las 06:45 h con una tasa de cero, que luego aumenta durante la mañana hasta alcanzar su valor máximo a las 13:00 h con $37.3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; posteriormente decrece hasta ser mínima a las 19.55 h (Figura 11A).

Llama la atención que a 2 h después del amanecer, la fotosíntesis ya es alta, de $19.95 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. El resto del día (11:00 – 17:00) las tasas se incrementan de 28.67 hasta $36.31 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ respectivamente. Según lo informado para durazno (Calderón *et al.*, 1997), café (Mosquera *et al.*, 1999), cítricos (Reyes *et al.*, 2000), se puede considerar que el zapote mamey tiene muy altas tasas de fotosíntesis; en trabajos previos en esta especie (Ibarra, 2005; Aguilar, 2008) se reportaron valores que van desde 22 hasta $28.4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, que también son elevados para árboles frutales.

Es notorio que de las 11 a las 17 h casi no hubo cambios en la tasa fotosintética, posiblemente debido a que la época en que se midió (junio) los días son más largos del año, pues a las 17 h la radiación fotosintéticamente activa aún era elevada (870

$\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), si bien es posible que el equipo no haya estado calibrado adecuadamente las tasas aquí registradas están dentro de lo reportado por Monteith (1978), para plantas C_3 , que es de 15 a 45 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Es necesario aclarar que la fotosíntesis de las 6:45 y 19:55 h no fueron medidas directamente, si no se supusieron de ese valor por ser las horas del amanecer y anochecer respectivamente, para este lugar.

En conductancia estomática el valor inicial al amanecer fue de 0.17 $\text{mmol H}_2\text{O m}^2 \text{ s}^{-1}$, que al avanzar el día fue subiendo para alcanzar su máximo a las 11:00 h (0.26 $\text{mmol H}_2\text{O m}^2 \text{ s}^{-1}$), luego decrece hasta una mínima a las 19:45 h (Figura 11B). Llama la atención que la máxima conductancia estomática haya ocurrido a las 11:00 h, mientras que la fotosíntesis y transpiración llegaron al máximo a las 13 h; tal discrepancia de horarios se atribuye a que la demanda de transpiración por un lado y la demanda asimilatoria de CO_2 son más elevadas a las 13 h que a las 11 h. Según Idso y Kimball (1992), la conductancia estomática de las hojas no se afecta con los cambios naturales de CO_2 en el aire. Al igual que en fotosíntesis, los valores de conductancia al amanecer y al anochecer no fueron medidos directamente, si no estimado como valores ligeramente superiores a cero por que los estomas no cierran por completo su capacidad difusiva de vapor de agua.

La tasa de transpiración a las 9:00 h fue de 1.07 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y luego subió para lograr su valor máximo a las 13:00 h (5.19 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); después decreció para alcanzar su mínimo a las 19:55 h (Figura 11C). En este caso tampoco la transpiración fue medida a las 19:55 h, si no estimada con un valor ligeramente arriba de cero.

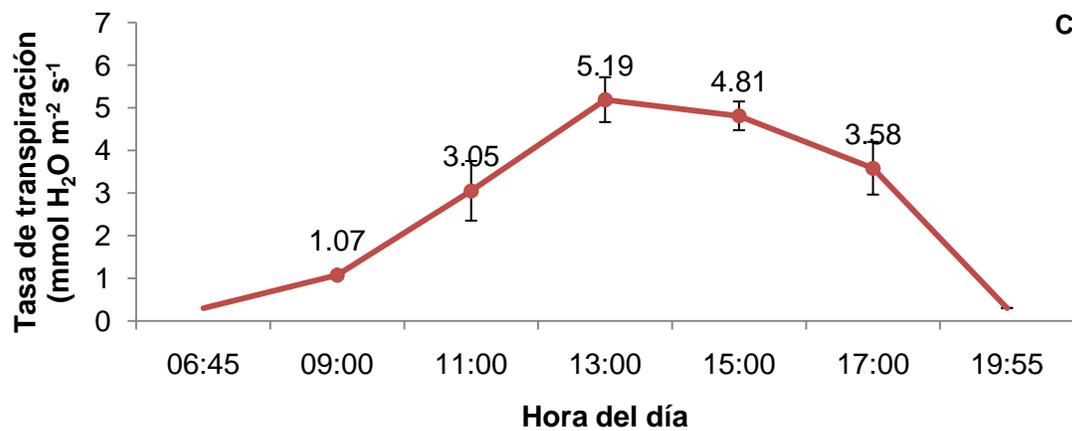
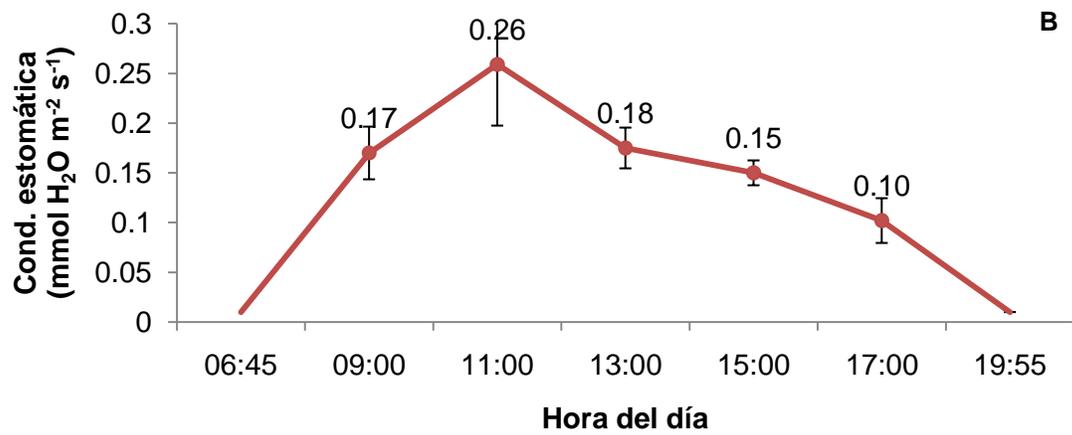
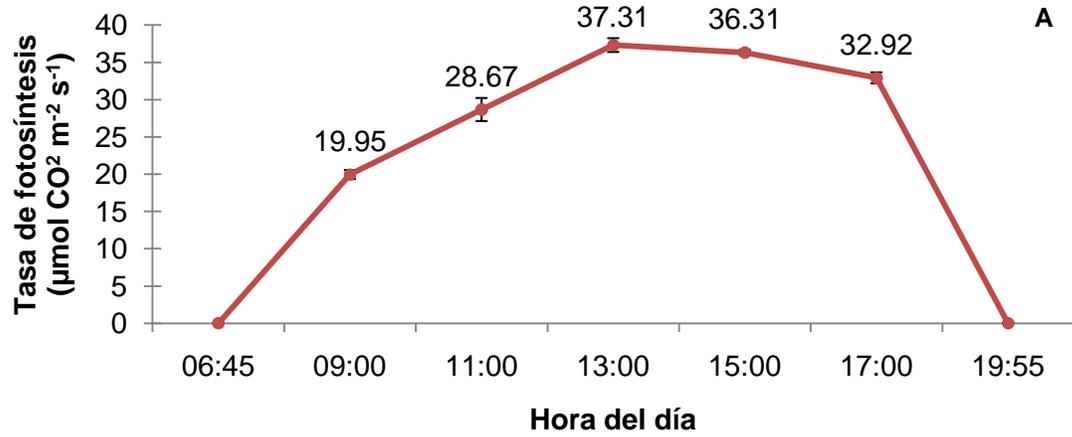


Figura 11(A-B-C). A. Ritmo de la tasa de fotosíntesis B. conductancia estomática. C. tasa de transpiración en hojas maduras de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) de la selección 'El Regalo' durante el día, Alpoyecá Gro. 2009 (n = 8 hojas por selección).

Lo anterior permite señalar que las tasas máximas de fotosíntesis se logran entre las 13:00 y 15:00 h, en que las condiciones ambientales fueron óptimas para la fijación neta de CO₂. Incluso hasta las 17 h la fotosíntesis continua alta.

Estos resultados difieren de los encontrados por Aguilar (2008) en árboles de zapote mamey sin injertar de 15 años, pues el reporto que la tasa máxima de fotosíntesis se presenta entre las 11 y 13 h con 28.4 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mientras que en este estudio la tasa máxima en árboles injertados fue de 37 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Estas diferencias pueden ser atribuidas a la edad de las plantas, al igual que a manejo ya que en esta investigación los árboles eran jóvenes, injertados, fueron regados dos veces por semana y fertilizados con mayor frecuencia. Ibarra (2005) también encontró que las tasas máximas de fotosíntesis ocurren entre las 11:00 y 13:00 h, con rangos de 22 a 27 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Cabe señalar que las evaluaciones de Ibarra (2005) fueron en mayo, mientras que las de aquí fueron en julio. Además los valores de fotosíntesis más bajos reportados por Ibarra (2005) quizá debidos a que los árboles evaluados eran muy grandes (> 10 m) con mayor área foliar y más autosombreados que en la presente investigación en los árboles eran injertados jóvenes y con sus hojas más expuestas al sol.

Comparación de variedades

Se encontró que 'Dany 66' presentó la menor eficiencia con 30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en fotosíntesis y 3.1 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en transpiración, inferior a 'Magaña 1' que presentó 36 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y 5.1 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente. Si bien 'Magaña 1' fue más eficiente en fotosíntesis 'Dany 66' demostró ser más eficiente en el uso del agua ya que produjo 9.8 $\mu\text{mol CO}_2$ por $\text{mmol de H}_2\text{O}$ transpirada (Cuadro 8). Estas mediciones se hicieron entre las 12 y 13 horas, con temperatura promedio de 32.1°C y 380 ppm de CO₂, con humedad relativa de 22.1 % y RFA de 1326 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Cuadro 8. Promedios y desviaciones estándar de las tasas de intercambio de gases a las 13 h, en cinco selecciones injertadas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn). Alpoeyca, Gro. 2009.

Selección	Fotosíntesis ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Efic. en uso de agua ($\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$)	Cond. estomática ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ S}^{-1}$)
'Alfonso 17'	36.5 ± 2.0	5.2 ± 1.2	7.0	0.20 ± 0.07
'Magaña 1'	36.1 ± 3.1	5.1 ± 1.5	7.1	0.22 ± 0.06
'El Regalo'	35.8 ± 2.4	4.8 ± 1.0	7.5	0.19 ± 0.04
'Magaña 2'	34.9 ± 2.3	4.6 ± 1.2	7.7	0.19 ± 0.07
'Dany 66'	31.2 ± 2.7	3.1 ± 0.5	9.8	0.13 ± 0.02

Estos resultados difieren de los encontrados por Aguilar (2008) quien en árboles adultos sin injertar encontró que el promedio de las tasas de intercambio de gases fueron de $28.4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para fotosíntesis neta y una eficiencia en el uso de agua de $3.8 \mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$. Las diferencias pueden ser debidas a que se emplearon diferentes selecciones, aun cuando las mediciones fueron realizadas en condiciones ambientales similares (temperatura de $32 \text{ }^\circ\text{C}$ y 380 ppm de CO_2 , humedad relativa de 26.5% y radiación fotosintéticamente activa de $1472 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), además de la edad de las plantas, manejo de los materiales que en esta investigación fueron regados dos veces por semana y fertilizados con mayor frecuencia, mientras que los utilizados por Aguilar se regaban cada 15 días y no fueron fertilizados.

Comparación de edad de la hoja

Según Ibarra (2005), la vida de la hoja de zapote mamey es de 11 a 12 meses por ser un árbol de comportamiento caducifolio. En esta investigación se encontró que las hojas de árboles injertados de mamey duran en el árbol de 7 a 9 meses. De acuerdo con lo indicado por Faust (1989), durante las primeras cuatro semanas las hojas de árboles de clima templado necesitan reservas del árbol, ya que no elaboran lo que consumen, mientras que en fructificación las hojas son la fuente de abastecimiento de la fruta en desarrollo. El desarrollo del área foliar total del árbol está en función del número, tamaño y edad de las hojas y a medida que éstas se desarrollan durante la primavera, la intercepción de luz por el árbol se incrementa.

En el cuadro 9, se muestra que hubo poca variación fotosintética entre diferentes edades de las hojas, así como en transpiración, eficiencia en el uso del agua y conductividad estomática. Es decir en intercambio de gases las hojas de cuatro meses son tan eficientes como las de seis meses, las cuales aún no empezaban su senescencia. Tener en cuenta que según la cinética de crecimiento de la hoja mostrada anteriormente se puede decir que desde los 45 días de edad y hasta los 6 meses, su comportamiento en fotosíntesis es el mismo.

Cuadro 9. Promedios y desviaciones estándar de las tasas de intercambio de gases a las 13 h, en hojas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) de diferentes edades en la selección 'Magaña 1', Alpayeca, Gro. 2009.

Edad hoja (Meses)	Fotosíntesis ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Efic. en uso de agua ($\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$)	Cond. Estomatica ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
4	32.1 \pm 3.6	1.7 \pm 1.6	18.9	0.09 \pm 0.08
5	32.9 \pm 2.3	1.7 \pm 0.9	19.0	0.09 \pm 0.09
6	32.8 \pm 1.8	2.0 \pm 0.6	16.2	0.08 \pm 0.02

Las hojas maduras fijan dióxido de carbono y exportan fotoasimilados a otras partes de las plantas, (Salisbury y Ross, 2000). En mamey el principal azúcar de transporte es estaquiosa, lo que significa que las especies puedan diferir en azúcares de transporte y que deban ser estudiados en cada una. Para complementar esta información sería conveniente estudiar el intercambio de gases de la hoja conforme la hoja avanza en edad, para así determinar en qué edad es necesario realizar estudios sobre la dinámica de intercambio de gases de la hoja con respecto a la edad de la misma para así, conocer en qué edad la hoja alcanza su fotosíntesis máxima y cuando comienza su senescencia.

Por los resultados, el IRGA es el método más preciso para estimar la fotosíntesis instantánea, además de que aporta información sobre transpiración y conductancia estomática. Sin embargo los estimadores como PEH, producen estimadores de la fotosíntesis acumulada.

V. CONCLUSIONES

Las hojas de mamey alcanzan el máximo desarrollo entre los 28 y 35 días, y se estima que desde los 19 días para 'Alfonso 15' y 23 días para 'Nidito de amor' pueden ser autosuficientes fotosintéticamente ya que alcanzan 80 % del desarrollo final y su longevidad en el árbol es de 7 a 9 meses.

Las hojas desarrolladas en la parte media de los brotes son las más grandes que las basales y apicales, lo que es una característica distintiva de la especie.

Los brotes con características juveniles tienen mayor crecimiento vegetativo de marzo a agosto mismo que se da en flujo continuo, mientras que en plantas en producción se presenta en dos flujos de crecimiento, siendo el mayor de abril a agosto.

El PEH es una variable que se modifica con la época del año, por lo que se debe evaluar varias veces.

El grosor de la hoja se correlacionó positivamente ($r=0.87^*$) con el tamaño de la hoja.

Los estomas de las hojas de zapote mamey son anomosíticos y se localizan en la parte abaxial de la hoja.

En el promedio de tres fechas de muestreo el contenido de clorofila de la selección 'El Regalo' fue mayor que las demás selecciones evaluadas.

'El Regalo' resultó también la selección con valores más altos en casi todas las variables anatómicas. Por el contrario, la selección 'Dany 66' presentó valores inferiores.

Los azúcares de transporte encontrados en hojas de zapote mamey fueron estaquiosa y sacarosa, con una clara predominancia de la estaquiosa que por tal motivo puede considerarse el principal azúcar de transporte de esta especie.

Los mayores valores de fotosíntesis y transpiración se alcanzaron a las 13:00 h, con tasas de $37.3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en fotosíntesis y $5.19 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en transpiración.

La selección 'Dany 66' presentó los menores valores de fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática, pero también presentó la mayor eficiencia en el uso de agua.

VI. LITERATURA CITADA

- Acosta R., M. C. 1993. Efecto del NH_4NO_3 en la micropropagación de fresa y su relación en la aclimatización con base en su capacidad fotosintética. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. 78 p.
- Aguilar, C. C. 2008. Fenología reproductiva del zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn)) y efecto de reguladores del crecimiento. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. 66 p.
- Author, J. S. and K. J. McCree.1990. Carbon balance of stressed plants: A conceptual model for integrating research results. *Plant Biology* 12: 1-16.
- Arreola A., J. G., M. A. Hernández M., R. Trejo C., y A. Flores H. 2007. Condiciones de luz y actividad fotosintética en árboles en producción de nogal pecanero (*Carya illinoensis* (Wangenh) K. Koch). *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas* 6: 219-222.
- Arrieta-Ramos, B. G., A. Villegas-Monter, A., Hernández-Bautisa, M., Ma. N. Rodríguez-Mendoza, L. M. Ruiz-Posadas, y E. García-Villanueva. 2010. Estomas y vigor e naranjo 'Valencia' injertado en portainjertos tolerantes al virus de la tristeza de los cítricos. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33: 257-263.
- Avilan, L., C. R. Marín, M. Rodríguez, y J. Ruíz 2000. Comportamiento de los brotes de mango en plantas tratadas con diferentes intensidades de poda, paclobutrazol y nitrato de potasio. *Agronomía Tropical* 50: 347-360.

- Ayala-Arreola J., A. F. Barrientos-Priego, M. T. Colinas-León, J. Sahagún-Castellanos, y J. C. Reyes-Alemán. 2010. Relaciones injerto-interinjerto y características anatómicas y fisiológicas de la hoja de cuatro genotipos de aguacate. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 16: 147-154.
- Ayensu, S. E. 1972. Morphology and anatomy of *Synsepalum dulcificum* (Sapotáceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 65: 179-187.
- Azcón-Bieto, J. y M. Talón. 2000. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. McGraw-Hill-Interamericana de España. 581 p.
- Barnes, J. D., L. Balaguer, E. Manrique, S. Elvira, and A. W. Davison. 1992. A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of Chlorophyll *a* and *b* in lichens and higher plants. *Environmental and Experimental Botany* 32: 85-100.
- Berdeja-Arbeu, R., A. Villegas-Monter, L. M. Ruiz-Posadas, J. Sahagún-Castellanos, y M. T. Colinas-León. 2010. Interacción lima 'Persa'-portainjertos, Efecto en características estomáticas de hoja y vigor de árboles. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 16: 91-97.
- Berry, J. A. and O. Björkman. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 31: 491-543.
- Berüter, J., M. E. Studer, and P. Ruedi. 1997 Sorbitol and sucrose partitioning in the growing apple fruit. *Journal of Plant Physiology* 151: 269-276.
- Bianco R., L., M. Rieger, and S. Sung. 2000. Effect of drought on sorbitol and sucrose metabolism in sinks and sources of peach. *Physiologia Plantarum* 108: 71-78.

- Bugarin, M. R., A. G. Spínola, P. S. García, y D. G. Paredes. 2002. Acumulación diaria de materia seca y de potasio en la biomasa aérea total de tomate. *Terra* 20: 401-409.
- Buttery, B. R. and R. I. Buzzell. 1977. The relation between chlorophyll content and rate of photosynthesis in soybeans. *Canadian Journal of Plant Science* 57: 1-5.
- Buttery, B. R., C. S. Tan, R. I. Buzzell, J. D. Gaynor, and D. C. MacTavish. 1993. Stomatal number of soybeans and response to water stress. *Plant and Soil* 149: 283-288.
- Calderón Z., G., J. Rodríguez A., A. E. Becerril R., M. Livera M., y M. T. Colinas L. 1997. Fertilización foliar nitrogenada en la fotosíntesis y el desarrollo de durazno en producción forzada. *Agrociencia* 31: 291-296.
- Campbell, R. J. 1997. New mamey sapote cultivars from Tropical America. *Interamerican Society for Tropical Horticulture* 41: 219-222.
- Carrillo M., O., J. Rodríguez A., R. Cano M., A. López J. 2005. Aplicación foliar de urea y sacarosa y su efecto en el acondicionamiento de planta de vivero y producción de fresa (*Fragaria x Ananassa* duch.) 'CP 99-3a'. *Agrociencia* 39: 195-204.
- Castillo G., A. M., Colinas L., M. T., Ortega D., M. L. y Martínez G., A. 1996. Fluctuación anual de carbohidratos en aguacate (*Persea americana*) cv. Colín V-33. En: Memorias Fundación Sánchez Colín. CICTAMEX S. C. pp.45-57.
- Chaumont, M., J.F. Morot-Gaudry, and C. H. Foyer. 1994. Seasonal and diurnal changes in photosynthesis and carbon partitioning in *Vitis vinifera* leaves in vines whit and without fruit. *Experimental Botany* 278: 1235-1243.

- Damián-Nava, A., V. A. González-Hernández, P. Sánchez-García, C. B. Peña Valdivia, M. Livera-Muñoz, M., y T. Brito-Guadarrama. 2004. Crecimiento y fenología del guayabo (*Psidium guajava* L.) cv. 'Media China' en Iguala, Gro. Revista Fitotecnia Mexicana 27: 349-358.
- Darnell, L. R. Cano-Medrano, E.K. Koch, and L. M. Avery. 1994. Differences in sucrose metabolism relative to accumulation of bird-deterrent sucrose levels in fruits of wild and domestic *Vaccinium* species. Physiologia Plantarum 92: 336-342.
- Davenport, T. L. and J. O'Neal. 2001. Flowering and fruit development patterns of five mamey sapote cultivars in South Florida. Interamerican Society Tropical Horticulture 44: 56-59.
- De Jong, T. M., A. Tombesi, and K. Ryugo. 1984. Photosynthetic efficiency of kiwi (*Actidinia chinensis*, Planch.) in response to nitrogen deficiency. Photosynthetica 18: 139-145.
- Dickson, R. E. 1991. Assimilate distribution and storage. Physiology of Trees. In: A. S. Raghavendra (ed.). John Wiley & Sons. New York. pp: 51-85.
- Domínguez O., L. 2008. Fenología de la floración y fructificación en zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) de Alpoyecá Gro. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo. México. 163 p.
- Erickson, L. C. 1968. The general physiology of citrus. In: The Citrus Industry. Vol. II. Reuther, W. L. D. Batchelor, H. J. Webber (eds.). Ed. University of California. California, U.S.A. pp: 86-126.

- Espinosa, Z. S., C. Saucedo V., A. Villegas M., M. E. Ibarra E. 2005. Caracterización de frutos de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H. E. Moore & Stearn) en Guerrero, México. *Interamerican Society for Tropical Horticulture* 48: 135-138.
- Evans, J. R. 1989. Partitioning of nitrogen between and within leaves grown under different irradiances. *Australian Journal of Plant Physiology* 16: 533-548.
- Faust, M. 1989. *Physiology of Temperate Zone Fruit Trees*. John Wiley & Sons, Ed. U.S.A. 338 p.
- Forshey, C. G., R. W. Weires, and J. R. VanKir. 1987. Seasonal development of the leaf canopy of 'Macspur McIntosh' apple trees. *Horticultural Science* 20: 881-883.
- Franks, P. J. and G. D. Farquhar. 2007. The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control. *Plant Physiology* 143: 78-87.
- Garnier E, J. L. Salager, G. Laurent, and L. Sonié. 1999. Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression. *New Phytologist* 143: 119–129.
- Garriz, P. I., H. L. Álvarez, and A. J. Álvarez. 1997. Influence of altered irradiance on fruits and leaves of mature pear trees. *Plant Biology* 39: 229-234.
- Goldschmidt, E. E. and A. Golomb. 1982. The carbohydrate balance of alternate-bearing citrus trees and the significance of reserves for flowering and fruiting. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 107: 206-208.
- Govindjee, J.F. 1994. Función de la clorofila "a" en la fotosíntesis. *In: Fisiología Vegetal*. F. B. Salisbury, C. W. Ross (eds.). Grupo Ed. Interamérica. pp: 246-248.

- Granados, J. C. 1995. Algunas selecciones nuevas de zapote (*Pouteria sapota*) en Guatemala. *Interamerican Society for Tropical Horticulture* 39: 115-118.
- Habermann, G., C. Machado, D. Rodrigues, and L. Medina. 2003. CO₂ assimilation, photosynthetic light response curves, and water relations of 'Pêra' sweet orange plants infected with *Xylella fastidiosa*. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 15: 79–87.
- Hepaksoy, S., B. Ozer, H. Z. Can, M. A. Ui, and D. Anac. 2002. Influence of rootstocks on physiological response of Satsuma mandarin to salinity. *Acta Horticulturae* 573: 247-253.
- Hernández, Y., F. Portillo, M. Portillo, C. Navarro, M. Rodríguez, y J. Velasco. 2006. Densidad estomática en materiales de plátano (*Musa* AAB, AAAB y ABB) susceptibles y resistentes a Sigatoka Negra (*Mycosphaerella fijiensis*, Morelet). *Revista de la Facultad de Agronomía, LUZ* 23: 294-300.
- Ho, L. C. 1988. Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 39: 355-378.
- Horsley, S.B. and K. W. Gottschalk. 1993. Leaf area and net photosynthesis during development of *Prunus serotina* seedlings. *Tree Physiology* 12: 55-69.
- Hsiao, T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review Plant Physiology* 24: 519-570.
- Hsiao, T. C. and R. A. Fischer. 1975. Microscopy measurements. (eds.). Measurements of stomatal aperture and diffusion resistance. *In*: Kanemasu, E. T. Washington State University Bulletin 809: 28-31.

- Ibarra E., M. E. 2005. Morfología de hojas y fenología en selecciones de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn) de Alpayeca Gro., y Cazonas Ver. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo. México. 60 p.
- Idso, S. B. and B. A. Kimball. 1992. Effects of atmospheric CO₂ enrichment on photosynthesis, respiration and growth of source orange trees. *Plant Physiology* 99: 341-343.
- Idso, S. B. and B. A. Kimball. 1993. Effects of atmospheric CO₂ enrichment on net photosynthesis, and dark respiration rates of three Australian tree species. *Plant Physiology* 141: 166-171.
- INEGI. 2000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Gobierno del Estado de Guerrero, Anuario Estadístico del estado de Guerrero año 2000, Aguascalientes, Ags. Manual "Los municipios de Guerrero" editado por CEDEMUN.
- Jasso-Argumedo, J. 2008. Caracterización de 11 materiales criollos de mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) en el estado de Yucatán. In: 3^{era} Reunión Nacional de Innovación Agrícola y Forestal. Merida, Yucatán 2008.
- Kennedy, R. A. and D. Johnson. 1981. Changes in photosynthetic characteristics during leaf development in apple. *Photosynthesis Research* 2: 213-223.
- King, R. and J. Ben-Tal. 2001. A florigenic effect of sucrose in fuchsia hybrid is blocked by gibberellin-induced assimilate competition. *Plant Physiology* 125: 488-496.

- Kumar, A., D.P. Singh, y P. Singh. 1994. Influence of water stress on photosynthesis, transpiration, water use efficiency and yield of *Brassica juncea* L. Field Crop Research 37: 95-101.
- León, J. 2000. Botánica de los cultivos tropicales. 3^{ra} ed. Editorial IICA. Costa Rica. 522 p.
- Lima, F. J. 2004. Gas exchange of the umbu tree under semi-arid conditions. Revista Brasileña de Fruticultura 26: 206-208.
- Marenco, R. A., J. F. C. Goncalves and G. Vieira. 2001. Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. Tree Physiology 21: 1311-1318.
- Marini, R. P. and D. L. Sowers. 1990. Net photosynthesis, specific leaf weight and flowering of peach as influenced by shade. Horticultural Science 25: 331-334.
- Martínez-Fuentes, A., C. Mesejo, M. Juan, M. Almela and M. Agustí. 2004. Restrictions on the exogenous control of flowering in citrus. Acta Horticulturae 632: 91-98.
- Monteith, J. L. 1978. Reassessment of maximum growth rates for C₃ and C₄ crops. Experimental Agriculture 14: 1-15.
- Mosquera L. P. S., N. M. Riaño, J. P. Arcila, and C. A. Ponce. 1999. Fotosíntesis, respiración y fotorrespiración en hojas de café *Coffea* sp. Cenicafé 50: 215-221.
- Munns, R. and R. W. King. 1988. Abscisic acid is not the only stomatal inhibitor in the transpiration stream of wheat plants. Plant Physiology 88: 703-708.

- Olarte-Ortiz, O., G. Almaguer-Vargas, y J. R. Espinoza-Espinoza. 2000. Efecto de la fertilización foliar en el estado nutrimental, la fotosíntesis, la concentración de carbohidratos y el rendimiento en naranjo 'Valencia Late'. *Terra Latinoamericana* 18: 339-347.
- Olmez, H. A., R. Gulcan, and B. E. Ak. 2006. The relationship between stomata density and fruit quality of some apricot varieties growing in different altitudes in Malatya Province. *Acta Horticulturae* 701: 163-166.
- Osaki, M., T. Shinano, T. Kaneda, S. Yamada, and T. Nakamura. 2001. Ontogenic changes of photosynthetic and dark respiration rates in relation to nitrogen content in individual leaves of field crops. *Photosynthetica* 39: 205-213.
- Parés, M., J., M. Arizaleta, M., E. Sanabria, y L. Brito. 2004. Características de los estomas, densidad e índice estomático y su variación en función a la injertación en *A. muricata* L. y *A. Montana*. *Bioagro* 16: 213-218.
- Pimienta-Barrios, E., S. Mena-Munguía, y C. Robles-Munguía. 2004. Relaciones entre carbohidratos de reserva, azúcares reductores, crecimiento y fenología del pitayo de Querétaro (*Stenocereus queretaroensis* Weber). *Revista Fitotecnia Mexicana* 27: 101-106.
- Quezada R., A. P., J. L. Ontiveros R., y V. A. Hernández G. 1999. Transpiración, potencial hídrico y prolina en zarzamora bajo déficit hídrico. *Terra* 17: 125-130.
- Quijano, O., O. Jiménez, y M. Matheus, E. Monteverde. 2002. Evaluación de limero 'Tahití' sobre 10 portainjertos en la planicie de Maracaibo. *Revista Facultad de Agronomía, LUZ* 19: 173-184.

- Reyes S., M. I. 1997. Evaluación de diferentes estimadores de fotosíntesis en tres especies de cítricos. Tesis de Maestría en Ciencias. Fruticultura. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México. 111 p.
- Reyes S., M. I., A. Villegas-Monter, M. T. Colinas-León, y G. Calderón-Zavala. 2000. Peso específico, contenido de proteína y de clorofila en hojas de naranjo y tangerino. *Agrociencia* 34: 49-55.
- Rom, C. R. 1990. Light distribution and photosynthesis of apple tree canopies. *Acta Horticulturae* 279: 283-290.
- Roper, T. R. and R. A. Kennedy. 1986. Photosynthetic characteristics during leaf development in 'Bing' sweet cherry. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 111: 938-941.
- Roper, T. R., J. D. Keller, W. H. Loescher and C. R. Rom. 1988. Photosynthesis and carbohydrate partitioning in sweet cherry: fruiting effects. *Plant Physiology* 72: 42-47.
- Salazar-García, S., L. E. Cossío, C. J. Lovatt, J. L. González, and M. H. Pérez. 2006. Crop load affects vegetative growth flushes and shoot age influences irreversible commitment to flowering of 'Hass' avocado. *Horticultural Science* 41: 1541-1546.
- Salisbury, F. B. y C. W. Ross. 2000. *Fisiología Vegetal*. 4ta. ed. Grupo Ed. Interamericana-McGraw Hill. México. 275 pp.
- Sánchez, E. P., A. Larqué S., T. Nava S., y C. Trejo. 2000. Respuestas de plantas de maíz y frijol al enriquecimiento de dióxido de carbono. *Agrociencia* 34: 311-320.

- Sánchez-Perez, J., De La L., J. J. Alcántar, V. M. Coria A., C. J. Anguiano, F. I. Vidales, L. M. Tapia, J. L. Aguilera, R. G. Hernández, y F. J. Vidales. 2001. Tecnología para Producir Aguacate en México. SAGARPA-INIFAP. Campo Experimental Uruapan. Libro técnico No. 1. Michoacán, México. 208 p.
- Sanz, A., C. Monerri, J. González-Ferrer and J. L. Guardiola. 1987. Changes in carbohydrates and mineral elements in *Citrus* leaves during flowering and fruit set. *Plant Physiology* 69: 93-98.
- SAS, Institute Inc. 2002. SAS software release 9.0 SAS Institute Inc. Cary, NC. USA.
- Syvertsen, J. P., C. Goñi, C., and A. Otero. 2003. Fruit load and canopy shading affect leaf characteristics and net gas exchange of 'Spring' navel orange trees. *Tree Physiology* 23: 899-906.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 2006. *Plant Physiology*. Fourth ed. Sinauer Associates, Inc., Publishers. Sunderland, MA 705 p.
- Toral, J., J. O. 1988. El Cultivo de Mamey (*Calocarpum sapota*) Escuela Nacional de Fruticultura. Xalapa, Veracruz, México. 40 p.
- Villegas-Monter, A., M. E. Ibarra-Estrada, y S. Espinosa-Zaragoza, 2005. Expectativas de las sapotáceas en México. XVIII Curso de Actualización Frutícola. Del 5-7 de Octubre de 2005. Coatepec de Harinas, México.
- Vu, J. C. V. and G. Yelenosky. 1987. Photosynthetic characteristics in leaves of 'Valencia' orange (*Citrus sinensis*) grown under high and low temperature regimens. *Environmental and Experimental Botany* 7: 279-287.
- Wang, Y., X. Chen, and C. Xiang. (2007). Stomatal density and bio-water saving. *Journal of Integrative Plant Biology* 49: 1435-1444.

Weeb, A. A. R. and A. J. Baker. 2002. Stomatal biology: New techniques, new challenges. *New Phytologist* 153: 365-370.

Wellburn A. R. 1994. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b* as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology* 144:307-313.

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

Whiley, A. W., C. Searle, B. Schaffer, and B. Wolstenholme. 1999. Cool orchard temperatures or growing trees in containers can inhibit leaf gas exchange of avocado and mango. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 124: 46-51.

Wolstenholme, B. N. 1990. Resource allocation and vegetative-reproductive competition: opportunities for manipulation in evergreen fruit trees. *Acta Horticulturae* 275: 451-459.

Wrolstad, R.E. and R.S. Shallenberger. 1981. Free sugars and sorbitol in fruits. A compilation from the literature. *Journal Association Official Analytical Chemists* 64: 91-103.

Wünsche, J., J. Palmer, and D. Greer. 2000. Effects of crop load on fruiting and gas-exchange characteristics of "Braeburn"/M26 apple trees at full canopy. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 125: 93-99.

<http://smn.cna.gob.mx/productos/normales/estacion/gro/NORMAL12048.TXT>

APÉNDICE

Apéndice 1. Relación largo y ancho de la hoja en seis selecciones de zapote mamey Alpoyeca, Gro. 2009

	'El Regalo'	'Magaña 2'	'Magaña 1'	'N. Amor'	'Dany 66'	'Alfonso 15'
Hoja Basal	3.93 ^z a	3.10 b	2.97 a	3.76 a	3.3 a	3.7 a
Hoja Media	3.60 a	3.62 a	3.22 a	4.15 a	2.93 b	3.74 a
Hoja Apical	3.80 a	3.63 a	3.37 a	4.22 a	3.17 ab	3.65 a
Promedio	3.78 ns	3.45*	3.19 ns	4.04 ns	3.14*	3.69 ns
CV (%)	11.41	9.96	11.1	12.64	8.42	8.37
DMS	0.58	0.46	0.48	0.69	0.36	0.42

Medias con la misma letra en cada columna, no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05). ^z(n = 21 hojas por selección).

Apéndice 2. Crecimiento total de brotes en seis selecciones injertadas de zapote mamey en Alpoyeca, Gro. 2009

Brote	Crecimiento de brotes en un año (cm)					
	'El Regalo'	'Magaña 2'	'Magaña 1'	'N. de amor'	'Dany 66'	'Alfonso 15'
1	60 ^z	95	76	43	37	47
2	91	69	79	45	39	44
3	52	82	55	38	40	45
4	53	50	73	39	49	27
5	76	59	63	53	45	44
6	54	41	78	45	42	44
7	54	59	80	46	33	51
Promedio	62.86	65.00	72.00	44.14	40.71	43.14

^z(n = 7 brotes para cada selección).

Apéndice 3. Comparación de medias para contenido de clorofila “a” (mg g⁻¹ pf) en hojas de ocho selecciones de zapote mamey en Alpoyecá, Gro. 2009.

Selección	Clorofila “a” (mg g ⁻¹ pf)		
	Junio 2009	Septiembre 2009	Noviembre 2009
‘Magaña 1’	1.55 ^z a	0.99 e	1.37 c
‘Alfonso 17’	1.33 b	0.96 e	0.98 f
‘Nidito de amor’	1.31 b	0.89 e	1.43 b
‘El Regalo’	1.21bc	1.44 b	1.49 a
‘Cid 19’	1.16 bcd	1.11 d	1.08 e
‘Magaña 2’	1.08 cd	0.98 e	1.31 d
‘Dany 66’	1.00 d	1.59 a	1.29 d
‘Alfonso 15’	0.96 d	1.28 c	1.46 ab
PROMEDIO	1.20 **	1.15 **	1.30 **
CV (%)	6.00	3.11	1.03
DMS	0.20	0.10	0.04

Medias con la misma letra en cada columna, no son significativamente diferentes, Tukey ($\alpha \leq 0.05$). ^zMedia de 3 mediciones por selección. ** Efecto significativo $P \leq 0.01$.

Apéndice 4. Comparación de medias para contenido de clorofila “b” (mg g⁻¹ pf) en hojas de ocho selecciones de zapote mamey en Alpoyecá, Gro. 2009.

Selección	Clorofila “b” (mg g ⁻¹ pf)		
	Junio 2009	Septiembre 2009	Noviembre 2009
‘Magaña 1’	0.635 ^z a	0.380 c	0.603 a
‘Nidito de amor’	0.607 a	0.310 c	0.538 ab
‘Dany 66’	0.581 ab	0.667 ab	0.509 b
‘Alfonso 17’	0.559 ab	0.368 c	0.346 c
‘Regalo’	0.464bc	0.492bc	0.575 ab
‘Cid 19’	0.461bc	0.406 c	0.375 c
‘Magaña 2’	0.400 c	0.479bc	0.548 ab
‘Alfonso 15’	0.376 c	0.691 a	0.548 ab
PROMEDIO	0.510**	0.474**	0.505**
CV (%)	9.835	14.105	4.953
DMS	0.142	0.189	0.071

Medias con la misma letra en cada columna, no son significativamente diferentes, Tukey ($\alpha \geq 0.05$). ^zMedia de 3 mediciones por selección. ** Efecto significativo $P \leq 0.01$.

Apéndice 5. Análisis de varianza para cinética de crecimiento foliar en dos selecciones de zapote mamey, Alpayeca, Gro. 2009.

Selección	Variable	FV	GL	CME	R²	CV %	Valor de F	Pr > F
'N. amor'	Largo hoja	TRAT	5	10.45	0.46	26.39	19.67	<0.0001**
	Ancho hoja	TRAT	5	0.91	0.38	31.04	14.32	<0.0001**
'Alfonso 15'	Largo hoja	TRAT	6	15.76	0.48	25.07	19.89	<0.0001**
	Ancho hoja	TRAT	6	0.84	0.64	20.91	38.66	<0.0001**

** Efecto significativo $P \leq 0.01$.

Apéndice 6. Análisis de varianza para tamaño de hoja según su ubicación en el brote de seis selecciones de zapote mamey, Alpayeca, Gro. 2009.

Ubicación en el brote	Variable	FV	GL	CME	R²	CV %	Valor de F	Pr > F
Base	Largo hoja	TRAT	5	5.64	0.66	15.07	14.48	<0.0001**
	Ancho hoja	TRAT	5	0.24	0.66	10.81	14.20	<0.0001**
Media	Largo hoja	TRAT	5	8.18	0.29	12.55	2.95	>0.0250*
	Ancho hoja	TRAT	5	0.69	0.39	12.80	4.79	>0.0019*
Ápice	Largo hoja	TRAT	5	4.76	0.33	12.42	3.63	>0.0092*
	Ancho hoja	TRAT	5	0.47	0.34	14.16	3.84	>0.0068*

** Efecto significativo $P \leq 0.01$; * Efecto significativo $P \leq 0.05$.

Apéndice 7. Análisis de varianza para tamaño de brotes, número de hojas y longitud del brote cubierto con hojas (Lbh) en seis selecciones de zapote mamey. Alpayeca, Gro. 2009.

Variable	FV	GL	CME	R²	CV %	Valor de F	Pr > F
Tamaño de brote	TRAT	5	128.22	0.58	20.72	9.96	<0.0001**
Número de hojas	TRAT	5	78.25	0.22	17.47	2.03	>0.0975 ^{ns}
Lbh	TRAT	5	145.59	0.39	32.25	4.64	>0.0023*

** Efecto significativo $P \leq 0.01$; * Efecto significativo $P \leq 0.05$; ns: No significativo.

Apéndice 8. Análisis de varianza para área foliar (AF), peso seco (PS) y peso específico de la hoja (PEH) en hojas maduras de ocho selecciones injertadas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H. E. Moore & Stearn) durante tres fechas de muestreo. Alpoyeca, Gro. 2009.

Fecha muestreo	Variable	FV	GL	CME	R ²	CV %	Valor de F	Pr > F
Junio	AF	TRAT	7	481.83	0.33	15.84	20.38	<0.0001**
	PS	TRAT	7	0.15	0.16	22.27	2.40	>0.0271*
	PEH	TRAT	7	0.000002	0.19	11.01	3.09	>0.0580 ^{ns}
Septiembre	PS	TRAT	7	13.55	0.47	19.85	11.27	<0.0001**
	PEH	TRAT	7	0.000003	0.23	12.79	3.78	>0.0012*
Noviembre	PS	TRAT	7	0.11	0.44	18.51	10.09	<0.0001**
	PEH	TRAT	7	0.000002	0.10	12.46	1.44	>0.1997 ^{ns}

** Efecto significativo $P \leq 0.01$; * Efecto significativo $P \leq 0.05$; ns: No significativo.

Apéndice 9. Análisis de varianza para grosor de hojas, Frecuencia de estomas y Longitud de estomas en ocho selecciones injertadas de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H. E. Moore & Stearn). Alpoyeca, Gro. 2009.

Variable	FV	GL	CME	R ²	CV %	Valor de F	Pr > F
Grosor de hojas	TRAT	7	555.20	0.34	8.58	34.75	<0.0001**
Frecuencia de estomas	TRAT	7	994.54	0.34	9.58	32.28	<0.0001**
Longitud de estomas	TRAT	7	2.22	0.34	6.35	10.08	<0.0001**

** Efecto significativo $P \leq 0.01$.

Apéndice 10. Análisis de varianza para contenido de clorofila total (mg g^{-1} pf) en hojas de ocho selecciones de zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H. E. Moore & Stearn). Alpoyeca, Gro. 2009.

Fecha muestreo	FV	GL	CME	R ²	CV %	Valor de F	Pr > F
Junio	TRAT	7	0.0080	0.92	5.24	28.06	<0.0001**
Septiembre	TRAT	7	0.0039	0.97	3.88	103.10	<0.0001**
Noviembre	TRAT	7	0.0004	0.99	1.54	455.38	<0.0001**

** Efecto significativo $P \leq 0.01$.