

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA

EL FRÍO INVERNAL COMO RECURSO PARA LOS FRUTALES DE HOJA
CADUCA EN EL SUR DEL URUGUAY: CUANTIFICACIÓN PARA EL 2013 Y
EVALUACIÓN DE MODELOS DE ESTIMACIÓN

por

Leandro MARTINELLI ECHENIQUE

TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo

MONTEVIDEO
URUGUAY
2016

Tesis aprobada por:

Director:

Ing. Agr. MSc. Vivian Severino

Ing. Agr. Juan Pablo Chiara

Ing. Agr. Dra. Mercedes Arias

Fecha: 23 de diciembre de 2016

Autor:

Leandro Martinelli Echenique

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a toda mi familia por haberme acompañado de manera incondicional en cada etapa de la carrera y especialmente a mi madre por animarme a desarrollar mi vocación.

A aquellos amigos y compañeros que me dejó la facultad y con los que compartí tantas horas de trabajo y de disfrute.

A Vivian Severino y Juan Pablo Chiara por el constante apoyo y disposición brindados durante la realización de este trabajo.

A todos los docentes, ingenieros, productores y todas aquellas personas con las que he tenido el agrado de trabajar y aprender.

Leandro Martinelli

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	VII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
1.1 OBJETIVO GENERAL.....	2
1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	2
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	3
2.1 DORMICIÓN COMO ESTRATEGIA DE SUPERVIVENCIA Y ADAPTACIÓN.....	3
2.2 CONCEPTO DE DORMICIÓN.....	3
2.2.1 <u>Definición</u>	3
2.2.2 <u>Inducción, mantenimiento y salida de la dormición</u>	5
2.3 DORMICIÓN EN ZONAS DE CLIMA TEMPLADO	6
2.3.1.1 Fotoperíodo.....	6
2.3.1.2 Temperatura.....	6
2.3.1.3 Otros factores ambientales	8
2.3.1.4 Requerimientos de calor para la brotación.....	8
2.3.2 <u>Regulación endógena</u>	9
2.3.2.1 Balance hormonal	9
2.3.2.2 Componentes moleculares en el proceso de dormancia	13
2.3.2.3 Cambios en el estado de agua libre de las yemas.....	15
2.3.2.4 Cambios en la permeabilidad de membranas celulares.....	17
2.4 DIFERENCIAS ENTRE INDUCCIÓN DE DORMICIÓN Y PROCESO DE ACLIMATACIÓN.....	18

2.5 DORMICIÓN EN ZONAS CON INVIERNOS CÁLIDOS	18
2.6 REQUERIMIENTO DE FRÍO	20
2.6.1 <u>Diferencias entre yemas</u>	20
2.6.2 <u>Diferencias genéticas</u>	20
2.7 MANEJO DE LA DORMICIÓN.....	21
2.7.1 <u>Consecuencias de la falta de frío invernal</u>	21
2.7.2 <u>Compensación de frío invernal</u>	22
2.7.2.1 Métodos físicos	22
2.7.2.2 Métodos químicos	23
2.8 METODOLOGÍAS DE ESTUDIO EN ESPECIES LEÑOSAS	
CADUCIFOLIAS.....	24
2.8.1 <u>Elección de la unidad experimental</u>	24
2.8.2 <u>Criterios para definir inicio y fin del receso</u>	25
2.9 MODELOS DE CUANTIFICACIÓN DE FRÍO INVERNAL	26
2.9.1 <u>Modelo de Weinberger - horas de frío</u>	26
2.9.2 <u>Modelo de Utah - unidades de frío</u>	26
2.9.3 <u>Modelo de Carolina del Norte</u>	27
2.9.4 <u>Modelo dinámico</u>	28
2.9.5 <u>Modelo de unidades de frío positivas</u>	30
2.9.6 <u>Modelo para condiciones subtropicales</u>	31
2.9.7 <u>Oferta de frío en Uruguay</u>	31
3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	33
3.1 UBICACIÓN TEMPORAL Y ESPACIAL DEL ENSAYO	33
3.2 CARACTERÍSTICAS DEL MATERIAL VEGETAL.....	33
3.3 VARIABLES EVALUADAS	33
3.3.1 <u>Cuantificación de frío</u>	33
3.3.2 <u>Determinación de inicio y fin de endodormición</u>	34
3.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	35
4. <u>RESULTADOS</u>	36
4.1 PERÍODO DE ACUMULACIÓN DE FRÍO	36

4.1.1 <u>Inicio de salida de endodormición</u>	36
4.1.2 <u>Porcentaje de brotación en cámara</u>	36
4.1.3 <u>Tasa de brotación</u>	38
4.2 CUANTIFICACIÓN DE FRÍO.....	39
5. <u>DISCUSIÓN</u>	41
6. <u>CONCLUSIONES</u>	46
7. <u>RESUMEN</u>	47
8. <u>SUMMARY</u>	48
9. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	49

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Esquema resumido de los procesos involucrados en la dormición.....	14
2. Equivalencias modelo Utah.....	27
3. Equivalencias de temperatura (°C) a UF.....	28
4. Estimación de unidades de frío Utah positivas (PCU)	30
5. Porcentaje de brotación en cámara según fecha de extracción en campo.	36
6. Tasa de brotación por cultivar según fecha de extracción	38
7. Requerimiento de frío según metodología de 50% de brotación	39
8. Requerimiento de frío según metodología de tasa de brotación.....	39
9. Comparación de modelos en tres años para Granny Smith	41
10. Comparación de modelos en dos años para Gala según metodología utilizada	42

Figura No.

1. Progreso de la dormición en climas con inviernos fríos y cálidos	19
2. Efecto de diferentes regímenes de temperaturas en la acumulación de producto “intermedio” y porciones de frío de acuerdo al modelo dinámico.	29
3. A) yema apical brotada; B) yema lateral brotada	35
4. Evolución del porcentaje de brotación en cámara. A) Gala; B) Granny Smith; C) Red Chief	37
5. Tipos de fructificación en manzanos.....	44

1. INTRODUCCIÓN

De los frutales de hoja caduca producidos en Uruguay, el manzano es el de mayor importancia en cuanto a superficie plantada y toneladas producidas, con el 49% y 61% del total respectivamente para la zafra 2014/2015 (MGAP. DIEA, 2016).

Según MGAP. DIEA (2016), a pesar de haberse reducido el área cultivada se mantiene el número de plantas debido a que las nuevas plantaciones se siembran a mayor densidad. Además, tanto la creciente exigencia de los consumidores en cuanto a calidad e inocuidad alimentaria como la necesidad de obtener rendimientos cada vez más altos por unidad de superficie, hacen que sea constante la intensificación de las prácticas productivas y por consiguiente, la búsqueda de tecnologías orientadas a la eficiencia del proceso.

Dentro del ciclo anual productivo de los frutales caducifolios, el receso invernal tiene una incidencia directa tanto sobre la calidad de fruta como sobre la producción en curso y de la siguiente temporada (Peereboom y Yuri, 2004). Una insuficiente acumulación de frío afecta el potencial productivo a través de una reducción en el número de yemas florales que abren, reducción del número de hojas (reducción en la relación fuente/fosa), menor tamaño, color y firmeza de la fruta (Shaltout y Unrath, 1983).

En zonas con inviernos benignos como lo es Uruguay, existen prácticas culturales tendientes a contrarrestar los efectos de una inadecuada acumulación de frío. Una práctica muy extendida a nivel mundial y local es el uso de productos químicos compensadores de frío. Si bien para obtener un correcto resultado es necesario ajustar tanto las dosis como el momento de la aplicación, el primer requisito necesario es conocer el estado de avance del proceso de dormición en la temporada. Dostal, citado por Saure (1985) menciona que un mismo tratamiento sin considerar el estado de avance de la dormición de las plantas puede generar resultados muy diferentes y que ese es uno de los motivos por los que la dormición ha sido un fenómeno difícil de estudiar. Dicha limitante puede ser resuelta a través de la utilización de modelos de cuantificación que permiten estimar el grado de avance del receso según la cantidad de frío acumulado en un determinado período de tiempo y los requerimientos anuales de cada especie. Los modelos más utilizados en Uruguay son el de Weinberger (1950), Richardson et al. (1974). Los mismos fueron desarrollados en otros países y si bien son útiles en la actualidad, es necesario trabajar en la comparación con otros modelos que se ajusten en mayor medida a las condiciones climáticas del país.

1.1 OBJETIVO GENERAL

- Analizar el frío invernal como recurso para los frutales de hoja caduca en el Sur del Uruguay.

1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Cuantificación de la oferta de frío en 2013 a través de la aplicación de cinco modelos y comparación con la información nacional disponible.
- Determinación y análisis de comienzo y finalización de endodormición según dos metodologías: tasa y porcentaje de brotación.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 LA DORMICIÓN COMO ESTRATEGIA DE SUPERVIVENCIA Y ADAPTACIÓN

El receso invernal, dormición o latencia que experimentan tanto en especies frutales como en otras especies leñosas de hoja caduca provenientes de zonas con clima templado, es una fase del ciclo de desarrollo anual que les permite a las plantas sobrevivir en condiciones de inviernos con fríos extremos (Saure, 1985). La dormición permite a las plantas adaptarse a las condiciones ambientales adversas coordinando el crecimiento y desarrollo con los períodos del año más adecuados (Erez, 2000).

Previo a la estación invernal ocurren cambios y procesos tales como la acumulación de reservas de carbohidratos, caída de órganos sensibles como las hojas, desarrollo de estructuras protectoras de meristemas, etc. Una vez que las yemas alcanzan el estado de dormición, se activa un mecanismo que censa el transcurso del tiempo el cual dictamina cuándo la planta continúa su crecimiento. En este sentido hay dos momentos críticos para la planta: una es la inducción y la otra es la salida de la dormición. En el caso de la inducción, una entrada tardía resultaría en daños de tejidos tiernos mientras que en el caso de una salida temprana se producirían daños por heladas en la nueva brotación. Por otro lado, si la inducción ocurre demasiado temprano o si la salida del receso se produce de manera tardía, la estación de crecimiento se vería reducida al igual que su habilidad de competencia ecológica (Erez, 2000).

2.2 CONCEPTO DE DORMICIÓN

2.2.1 Definición

Diversas definiciones han sido propuestas desde los años 50 acerca del proceso de dormición. Primeramente dado por el hecho de ser un proceso que puede ocurrir en distintos tejidos o estructuras de una planta y por diferentes motivos, por ejemplo dormición de semilla vs yema. Por otro lado ha sido muy difícil conciliar el uso de una terminología universal a nivel de investigación ya que una gran cantidad de autores han trabajado de forma individual y focalizados en áreas distintas generando mucha nomenclatura que podría clasificarse dentro de las definiciones que se consideran adecuadas en la actualidad (Lang et al., 1987).

Lang et al. (1987), definieron la dormición como la “suspensión temporal de crecimiento visible en cualquier estructura de la planta que contenga un

meristema". Esta definición contempla tres consideraciones importantes para el autor:

- 1) El reconocimiento que la actividad metabólica y desarrollo de los tejidos raramente cesan por completo a escala microscópica o bioquímica. Es sabido que importantes procesos de diferenciación suceden en órganos en dormición que permiten el aumento lento pero sostenido de materia seca (Chandler y Tufts, Brown y Kotob, Zeller, Stadler y Strydom, El-Mansy y Walker, Young et al., citados por Saure, 1985).
- 2) La descripción de los tejidos que pueden presentar dormición siendo aquellos que contengan meristemas.
- 3) La implicancia que el crecimiento se puede retomar.

Basado en el factor aparente que estaría controlando el crecimiento en cada fase de la dormición, Lang et al. (1987) propusieron una clasificación en 3 grupos: paradormición, endodormición y ecodormición. Esta clasificación se diferencia de las realizadas previamente en que incluye términos más específicamente descriptivos e incluye meristemas de todas las estructuras, sean semillas, yemas, tubérculos, etc.

La paradormición o inhibición correlativa hace referencia a que la señal bioquímica específica que gobierna la dormición de una estructura específica es originada en otra estructura diferente a la afectada. En este caso el factor desencadenante de esa señal bioquímica puede ser o no ambiental. Un ejemplo claro de este fenómeno es la inhibición del crecimiento de yemas laterales provocada por parte de las yemas apicales, conocido como dominancia apical.

El término endodormición es utilizado cuando la inhibición del crecimiento es provocado por una señal originada en el interior de la estructura misma o por una percepción específica del ambiente. Según Faust et al. (1997), esta etapa se puede dividir en otras dos: un período de dormición profunda (d-endodormancy) caracterizado por la imposibilidad de inducir brotación en las yemas bajo condiciones ambientales favorables y otro período de dormición superficial (s-endodormancy) en el cual la restante cantidad de frío necesaria para levantar el receso puede ser suplida por tratamientos artificiales.

La ecodormición incluye aquellos casos de dormición impuestos por uno o más factores ambientales desfavorables que no regulan específicamente la actividad meristemática sino que son inespecíficos en el metabolismo general de las plantas. Ejemplos de esto son deficiencias nutricionales, hídricas o temperaturas extremas.

De todas formas tanto Doorembos, citado por Saure (1985), Saure (1985) como Faust et al. (1997) aclaran que la dormición no es un estado uniforme sino que las etapas mencionadas se superponen en el tiempo. Ésto se debe a que: por un lado no todas las yemas están en la misma fase del proceso en un momento dado y por otro a la naturaleza cuantitativa de la respuesta.

2.2.2 Inducción, mantenimiento y salida de la dormición

A pesar de existir diferentes visiones acerca de la inducción y que Samish, citado por Erez (2000), Frías (2006) respectivamente, sostienen que la misma se puede lograr bajo condiciones óptimas de crecimiento -días largos y temperaturas cálidas-, y tan temprano como 5-7 semanas luego de la brotación primaveral, existe cierto consenso que postula el acortamiento de los días y la disminución de las temperaturas como factores aceleradores de la entrada en dormición (Nitsch, Lavarenne et al., Crabbé y Faust, citados por Erez, 2000). Por este motivo el paso de la inducción es más rápido en zonas con climas templados donde los cambios ambientales (régimen térmico) son más concentrados que en zonas subtropicales y tropicales.

Generalmente en especies que responden al fotoperíodo corto, luego de formada la yema apical hay un período de tiempo en el cual se puede forzar la brotación a través del manejo del riego (inducción de estrés por sequía y luego riego), fertilización nitrogenada, temperaturas altas (Powell, 1987), remoción de escamas de yema Schneider, Swartz et al., Spiers, citados por Dennis Jr. (1994) o la defoliación total, Fuchigami et al., Latimer y Robitaille, Lloyd y Couvillion, citados por Powell (1987). Durante este período las yemas laterales o axilares no pueden ser forzadas ya que están bajo la influencia de la yema terminal (dominancia apical) a menos que se remueva la misma lo cual permite la brotación de alguna de las tres yemas más cercanas al ápice.

Luego durante la caída de hojas natural, el receso invernal comienza a desarrollarse a la vez que las yemas entran en dormición en sentido acrópeto, es decir primero las basales de los brotes de la temporada y luego las restantes. A su vez las yemas reproductivas al formarse antes que las vegetativas entran antes en dormición (Frias, 2006). En este momento por más que se remuevan yemas del ápice, no se puede inducir brotación de las axilares (Powell, 1987). Fuchigami et al., Walser et al., citados por Powell (1987) mencionan que el momento de mayor intensidad del receso se da entre una semana y un mes después de la caída de hojas, mientras que Peereboom y Yuri (2004) lo asocian al 50% de caída de hojas. A partir de esta etapa es el frío el que promueve la salida del receso, es decir los frutales deben acumular frío para levantar la dormición. La cantidad de frío necesaria varía con la especie y

cultivar; una vez satisfecho ese requerimiento de frío, el crecimiento puede continuar (Powell, 1987).

De todas maneras aunque la necesidad de acumulación de frío es satisfecha durante el invierno cuando las temperaturas aún son muy bajas, una dormición impuesta por el ambiente continúa hasta que las mismas comienzan a aumentar permitiendo la acumulación de una determinada cantidad de calor y por consiguiente de la brotación y crecimiento. Una planta con un requerimiento de frío no satisfecho luego manifiesta un requerimiento de calor mayor para brotar y viceversa (Powell, 1987).

2.3 DORMICIÓN EN ZONAS DE CLIMA TEMPLADO

2.3.1 Regulación ambiental

2.3.1.1 Fotoperíodo

Varios autores coinciden en que el cese de crecimiento (primer evento visible del proceso de dormición), el desarrollo de yemas y del receso invernal de varias especies leñosas caducifolias está basado en primer lugar en la percepción del largo del día por parte de las hojas, siendo el fotoperíodo corto el inductor de dichos cambios (Erez 2000, Garner y Allard, Nitsch, citados por Rohde et al. 2000, Wareing, citado por Olsen 2006). Según Rohde et al. (2000), las especies que presentan mayor respuesta al fotoperíodo son aquellas cuyo crecimiento es del tipo indeterminado (por ej. *Populus*). El fotoperíodo es percibido por los fitocromos (fotoreceptores) ubicados en las hojas, los cuales estimulan la producción de inhibidores de crecimiento y desencadenan la resistencia al frío (Fuchigami y Nee, 1987).

Por otro lado, Dumbroff et al., Nitsch y Wareing, citados por Powell (1987), Heide y Prestrud (2005), Frias (2006), Garner y Allard, Wareing, Nitsch, citados por Olsen (2006) plantean que tanto el manzano, el peral como otras especies pertenecientes a la familia Rosaceae son insensibles al fotoperíodo. Heide y Prestrud (2005) establecen que tanto la inducción como el levantamiento de la dormición están controlados por temperaturas bajas (<12°C) al igual que los eventos sucesivos del síndrome de otoño: cese del crecimiento, formación de escamas de yema, formación de yema invernal, y senescencia y abscisión de hojas.

2.3.1.2 Temperatura

La temperatura constituye el elemento climático más importante que afecta la dormición de las yemas (Erez, 1995). La brotación es afectada por dos

procesos dependientes de la temperatura, primero, la acumulación de frío para la satisfacción de la endodormición; y en segundo lugar, la acumulación de calor requerido por las yemas, para el desarrollo de la floración y foliación, posterior a la acumulación de frío (Hauagge y Cummins 1991, Couvillon 1995, Ramina et al. 1995, Couvillon y Erez, citados por Naor et al. 2003).

A pesar que en un principio las temperaturas bajas son inductoras de la dormición, conforme avanza el proceso hacia la endodormición profunda, se transforman en el mayor factor controlador del desarrollo de las yemas dormidas y requisito para levantar el receso (Ben Ismail, Hatch y Walker, Kobayashi et al., Lavarene et al., Walser et al., citados por Dennis Jr. 1994, Erez 2000). La exposición de árboles caducifolios al frío invernal tiene influencia en: el nivel, momento, velocidad, vigor y uniformidad de brotación. Una adecuada acumulación de frío resulta en un mayor nivel de brotación, más rápido, vigoroso y uniforme (Bennett, Eady y Eaton, Farmer, Hoyle, Nienstaedt, Thompson et al., citados por Fuchigami y Nee 1987, Erez 1995).

Más allá de las diferencias que puedan existir entre especies y tipos de yemas, varios estudios han demostrado que durante el período de dormición más profunda (d-endodormancy) el efecto de las temperaturas es óptimo en el rango de 6°- 8°C dependiendo de la ubicación de la yema (Richardson et al. 1974, Erez 1995, Erez y Lavee, citados por Erez 2000). Temperaturas más bajas o más altas son progresivamente menos efectivas hasta llegar a un umbral de 14°C demostrado por Erez y Couvillon (1987) por encima del cual se pierde frío efectivo siempre que la exposición a dichas temperaturas ocurra dentro de los primeros dos tercios del período de acumulación de frío (Anderson et al. 1986, Erez y Couvillon, citados por Young 1992). Luego en la última porción del período de acumulación, el rango de temperaturas óptimas para la acumulación de frío aumenta a 10-15°C (Young, 1992). Por otro lado, temperaturas menores a 0°C tendrían un efecto muy limitado en la satisfacción de los requerimientos de frío en cualquiera de las fases del receso invernal (Erez, 2000).

Sin embargo, el efecto de la temperatura es más complejo debido a que existe una interacción cuando se alternan ciclos de temperaturas altas y bajas. Bannett, Overcash y Campbell, citados por Saure (1985), Erez et al., Erez y Couvillon, citados por Erez (2000) demostraron que en ciclos diarios de temperaturas bajas y altas, ocurre un efecto de negación de frío cuando se exceden los 19°C. Este efecto negativo depende de la temperatura alcanzada y la duración del ciclo diario, es decir, cuanto mayor es la temperatura y la duración de la exposición, mayor es la desacumulación de frío. Erez et al., citados por Erez (2000) observaron que si los ciclos en vez de ser diarios son de 3 o más días, el efecto negativo desaparecía; ésto evidenció la existencia de

un efecto de fijación del frío que ocurre luego de un período de tiempo de exposición calculado en 30h a 6°C.

Por otra parte, existe un fuerte efecto sinérgico de temperaturas moderadas (13°C a 15°C) cuando son aplicadas junto con temperaturas bajas. Este efecto fue demostrado por Erez et al., citados por Saure (1985), Couvillon (1995), Naor et al. (2003), al encontrar que ciclos diarios de 8h a 15°C y 16h a 6°C incrementan la eficiencia del frío acumulado respecto a una temperatura continua de 6°C. De todas maneras, tanto en el inicio de la dormición como al final, el alargamiento del fotoperíodo puede extender el rango de temperaturas en las cuales la brotación puede ocurrir (Vegis, citado por Saure, 1985).

2.3.1.3 Otros factores ambientales

Si bien Coville, citado por Saure (1985), establece que la exposición de plantas de arándano a diferentes cantidades de radiación no tiene efecto en la estimulación de crecimiento, observaciones de campo en áreas donde las plantas experimentan una dormición prolongada sugieren que la sombra o la presencia frecuente de niebla durante el invierno pueden promover la brotación, especialmente en aquellas con requerimientos de frío más altos. Además de la sombra y la niebla, el transcurso de días nublados y/o lluvia, estarían afectando la dormición pero de manera indirecta por su influencia en la temperatura (Naor et al. 2003, Peereboom y Yuri 2004). En el caso de la lluvia, también podría haber un efecto de lavado de sustancias inhibitorias en las yemas aunque no existe consenso entre autores (Westwood y Bjornstad, Freeman y Martin, Erez et al., citados por Saure, 1985).

2.3.1.4 Requerimientos de calor para la brotación

Una vez que las yemas salen de la endodormición, es necesaria la acumulación de calor para alcanzar la brotación y continuar con el desarrollo fenológico (Citadin et al., 2001). Las unidades térmicas suelen calcularse a través de la utilización del modelo asimétrico curvilíneo desarrollado en 1982 por Richardson et al., citados por Anderson et al. (1986) que representa la velocidad de desarrollo de especies vegetales en función de la temperatura y llevan el nombre de Grados Hora (G°H). Los GH. se calculan a partir de la temperatura horaria promedio (T_h), en función de una curva determinada por una temperatura base (T_b), temperatura óptima (T_o) y una temperatura crítica (T_c) (Luedeling et al., 2009). Según Anderson et al. (1986), es posible generalizar las temperaturas cardinales para una gran mayoría de especies de árboles frutales en: $T_b=4^\circ\text{C}$, $T_o=25^\circ\text{C}$, $T_c=36^\circ\text{C}$.

El número de GH. requerido para la brotación depende en parte en la cantidad de frío recibida; cuanto mayor es el frío acumulado menor es el requerimiento de calor (Campbell et al., Couvillon y Hendershott, Couvillon y Erez, Sparks, Spiegel-Roy y Alston, Swartz y Powell, citados por Couvillon 1995, Naor et al. 2003).

2.3.2 Regulación endógena

2.3.2.1 Balance hormonal

A pesar de los esfuerzos realizados por diversos investigadores para determinar la base fisiológica de la dormición, aún permanece esquivo ese objetivo (Dennis Jr., 1994). Según Powell (1987), Seeley (1990) no se ha podido aislar o caracterizar ningún mecanismo bioquímico que se ajuste a la curva de temperaturas efectivas en el desarrollo de la endodormición.

Sin embargo, existen al menos dos escuelas respecto a los mecanismos de la dormición:

- La “escuela clásica” hace referencia a hipótesis basadas en la asunción de que el receso invernal es controlado por relativamente pocos factores (Dennis Jr., 1994). Considera que tanto la entrada y mantenimiento como la salida son regulados por un balance de inhibidores y promotores de crecimiento donde la acumulación de frío remueve un inhibidor y/o estimula promotores que permiten iniciar nuevamente el crecimiento (Amen, citado por Dennis Jr. 1994, Crebbé, citado por Faust et al. 1997). Según Seeley (1990), probablemente los cambios de fase son iniciados por señales ambientales que luego son transducidas por hormonas tales como giberelinas, auxinas, ABA. y etileno. La mayor parte de la evidencia en este caso se ha obtenido de estudios relativos a la dormición en semillas debido a su mayor facilidad para trabajar respecto a cortes de plantas o plantas enteras.

- La “escuela francesa” por otro lado considera a la dormición como un fenómeno más complejo en el cual las hormonas juegan un rol periférico y son el último paso de una cascada de inhibiciones correlativas que comienzan con la dominancia apical, extendiendo gradualmente el control desde la yema apical al tejido inmediatamente subyacente al meristema de yemas laterales y finalmente al interior del meristema (Champagnat, Champagnat y Côme, citados por Dennis Jr., 1994). Esta corriente de investigadores ha trabajado mayormente con cortes de brindillas conteniendo un nudo para reducir las influencias correlativas entre yemas (Nigond, citado por Dennis Jr., 1994).

Auxinas

Durante el verano y otoño cuando las yemas se encuentran en paradormición (inhibición correlativa), la remoción de la yema terminal libera a las yemas laterales de la dominancia apical. Contrariamente, si se reemplaza la yema terminal con aplicaciones de auxinas (AIA.), las yemas laterales permanecen en reposo (Wang et al., citados por Faust et al., 1997). El efecto de la dominancia apical se prolonga hasta fines del otoño e invierno. Ésto se puede ver tanto en los menores requerimientos de frío de yemas apicales que no están bajo dominancia como de laterales en brotes a los que se les ha quitado la yema apical (Saure, 1985). Además, el nivel de inhibición correlativa varía también de acuerdo a los requerimientos de frío del cultivar.

A pesar de las diferencias existentes en las técnicas utilizadas para cuantificar niveles de auxina en yemas por parte de los investigadores, parecería que la actividad de las auxinas disminuye a medida que la intensidad de la dormición se incrementa (Kassem, Thom, Eggert, Hendershott y Walker citados por Saure, 1985). Según Ramina et al. (1995), este hecho estaría relacionado a una reducción de la actividad metabólica provocada por la disminución del régimen térmico.

Conforme avanza la dormición y hacia fines de la misma, se registra un nuevo incremento en la actividad de las auxinas. Estudios realizados por Ramina et al. (1995) en duraznero demuestran la asociación de concentraciones altas de auxinas con la formación de tétradas de microsporas en la producción de polen (división celular). En algunos casos este fenómeno se produce una vez satisfechos los requerimientos de frío y en otros apenas antes, pero siempre que la temperatura mínima y máxima supere los 0°C y 10°C, respectivamente (Young y Hauser, citados por Ramina et al., 1995). Las altas concentraciones de auxinas también fueron registradas en yemas vegetativas en las cuales aún no habían ocurrido cambios en el peso seco y fresco o en el contenido de proteínas solubles. Por lo tanto, si bien no hay evidencia de que las auxinas jueguen un rol importante en la regulación de la dormición, este hecho apoya la teoría de que durante el período de receso ocurren importantes cambios en la morfogénesis y actividad bioquímica que a nivel macroscópico son imperceptibles (Powell 1987, Ramina et al. 1995).

Lavee, citado por Saure (1985) concluye que las auxinas no podrían ser un regulador de crecimiento primario en la salida del receso ya que su incremento en actividad es precedido por incrementos en los niveles de citoquininas y giberelinas. En cambio, propone que las auxinas están solamente involucradas en el proceso de brotación de las yemas y su posterior crecimiento en primavera.

Giberelinas

Como es sabido, las giberelinas (GAs.) participan en el control de la iniciación y elongación de nuevos brotes, por lo tanto se podría suponer que las mismas están involucradas en la parada de crecimiento inducida por el acortamiento de los días. Jackson y Thomas, Junttila, Moritz, Olsen et al., citados por Rohde et al. (2000) han constatado en diversas especies que los niveles de GAs. son menores bajo condiciones de día corto respecto a día largo producto de un cambio en el metabolismo en la ruta de síntesis.

En diversas investigaciones se ha observado un incremento de GAs. endógenas en yemas luego de cierta exposición al frío. Se asume que el efecto primario de las bajas temperaturas sería el de remover el bloqueo a la biosíntesis de GAs., por lo tanto, el incremento en la actividad de GAs. sería el resultado y no la causa de la salida del receso (Wareing y Saunders, citados por Saure, 1985). La temperatura, luz y otras fitohormonas también afectan los niveles de GAs., pero no se sabe cómo estos cambios afectan a la salida de la dormición: si mediante el control de un paso específico en la biosíntesis de GAs., mediante la liberación de GAs. ligadas a las membranas, mediante un incremento en la permeabilidad de las membranas o por una combinación de estos factores (Hedden et al., citados por Saure, 1985).

Por otro lado, se ha reportado que es posible reemplazar parte de los requerimientos de frío en yemas de duraznero mediante aplicaciones invernales de GAs. (Walker y Donoho, citados por Powell, 1987). Otros autores indican que aplicaciones invernales de GAs. pueden ampliar el rango de temperaturas en el cual las yemas pueden crecer, acelerar la brotación primaveral, y el desarrollo de yemas florales, pero solamente después de haber cubierto una parte de las necesidades de frío (Vegis, Donoho y Walker, Brown et al., Leike, Paiva y Robitaille, citados por Saure, 1985).

Citoquininas

Las citoquininas son un grupo de compuestos de carácter hormonal que comparten la habilidad de inducir la división celular en ciertos tejidos vegetales. En el crecimiento de brotes, son conocidas por la capacidad de contrarrestar la inhibición de crecimiento de yemas laterales provocada por la dominancia apical y competencia con los frutos (Wickson y Thimann, Sachs y Thimann, Williams y Stahly, Kender y Carpenter, Chvojka et al., citados por Saure, 1985).

La escasa investigación realizada en los cambios endógenos del contenido de citoquininas en plantas durante el reposo invernal apoya la sugerencia realizada por Lavee, citado por Saure (1985), que establece la

participación de manera suplementaria en la salida de la dormición pero no de manera causal. Es decir, las citoquininas actuarían solamente después de ocurridos ciertos cambios en la planta y cierta cantidad de frío acumulada, ya que primero aumentaría la actividad de GAs., seguido por la activación de las raíces, lugar donde se sintetizan la mayor parte de las citoquininas. De todas formas las mismas pueden ser almacenadas e hidrolizadas o sintetizadas de novo en las yemas (Cutting et al., Tromp y Ovaa, citados por Faust et al., 1997).

El principal efecto de las citoquininas sería el de acelerar el desarrollo de yemas parcialmente salidas del receso (Saure 1985, Ramina et al. 1995). Otros autores señalan que estas hormonas también tendrían la función de promover la diferenciación de xilema y la formación de conexiones vasculares, las cuales estarían incompletas debido a la inhibición impuesta por las auxinas en brotes en crecimiento (Sorokin y Thimann, Gregory y Veale, citados por Saure 1985, Cutting et al., Tromp y Ovaa, citados por Faust et al. 1997).

Ácido abscísico

Si bien se sabe que el ácido abscísico (ABA) inhibe la elongación celular, existen varias referencias que indican que el ABA actúa como antagonista de las GAs. (y en algunos casos de las citoquininas) y su principal función es la de proteger a la planta de diferentes tipos de estrés (Thomas et al., de Maggio y Freeberg, Addicott y Lyon, Milborrow, Walton, Borkowska, citados por Saure, 1985). El ABA juega un papel importante en la parada de crecimiento de brotes a mediados de verano y en el desarrollo de la endodormición. La combinación de bajos niveles de hormonas promotoras de crecimiento, la parada de crecimiento de raíces, reducción en la absorción de nutrientes, temperaturas altas a nivel de raíces y follaje, alta radiación, baja humedad relativa y un desarrollo completo de la canopia, resulta en un estrés hídrico significativo a mediados de verano -en zonas con clima templado- que está relacionado con parada de crecimiento de brotes, maduración vegetativa y la formación de yemas en invierno (Seeley, 1990).

Numerosos reportes indican que la concentración de ABA libre aumenta en otoño, alcanza su máximo a principios del invierno y decae nuevamente hasta alcanzar el mínimo cerca de la brotación (Saure, 1985). Ésta evolución temporal de la concentración de ABA ha sido encontrada en las yemas, tanto en las escamas protectoras como en la parte interna de las mismas (Corgan y Payton, Ramsay y Martin, Wright, Seeley y Powell, Mielke y Dennis, Tinklin y Scheabe, Freeman y Martin, citados por Saure, 1985). Bowen y Derickson, citados por Saure (1985), encontraron una correlación positiva entre la concentración de ABA en yemas florales de duraznero y su respectivo requerimiento de frío en diferentes clones. Además, una concentración alta de

ABA en dichas yemas florales durante el receso invernal reflejarían un crecimiento vigoroso en la temporada previa. Ésto podría explicar por qué una temporada de crecimiento extendida por un crecimiento vigoroso resulta en retraso de la siguiente brotación. De todas maneras, este planteo ha sido criticado, ya que en algunos trabajos, defoliaciones mecánicas en otoño, evitan el incremento de ABA pero la intensidad de la dormición no cambia (Saure, 1985).

Los cambios en el contenido de ABA han sido estudiados en diversas especies y muchos de los estudios muestran un descenso del ABA durante el receso invernal. La conclusión a la que se ha arribado en esos casos es que las temperaturas bajas serían las responsables y a la vez el descenso en el contenido de ABA sería importante en la reducción de la intensidad del receso (Powell, 1987). Sin embargo, otros estudios demuestran que el descenso también se produce bajo régimen de temperaturas altas (temperaturas por fuera del rango de acumulación de frío) pero sólo las temperaturas bajas redujeron la intensidad de la dormición (Alvin et al., Ross y Bradbeer, citados por Powell, 1987).

El efecto inhibitorio de crecimiento que produce el ABA está dado en las etapas tempranas de la dormición y no en las más tardías ya que una vez que las yemas comienzan a hincharse (fines de invierno – principios de primavera) la aplicación exógena de ABA no inhibe el crecimiento. Posiblemente ésto sucedería dado un aumento en el nivel de hormonas promotoras de crecimiento que en un balance positivo anularían los efectos del ABA endógeno (Eagles y Wareing, Thomas et al., Kawase, Khan, citados por Saure 1985, Powell 1987). Por lo tanto el ABA sería relativamente efectivo en prevenir la brotación: 1) cuando el potencial de crecimiento es bajo, modificando el balance hormonal hacia situación de no crecimiento, y 2) en situaciones donde los eventos iniciales que lideran el crecimiento están ausentes o no han progresado mucho, por ejemplo yemas que recibieron frío pero que todavía no brotan (Olsen, 2006).

2.3.2.2 Componentes moleculares en el proceso de dormancia

En el cuadro No.1 se resumen los diferentes subprocesos de la dormición de yemas y procesos que ocurren en paralelo en climas templados en orden temporal. Luego de la formación de yemas, las mismas se deshidratan progresivamente. Durante la aclimatación o inducción a la tolerancia al frío, se expresan genes que codifican chaperonas, proteínas protectoras de membrana y proteínas secuestradoras de iones. Además ocurren distintos tipos de estrés para la planta como lo son: déficit hídrico, estrés térmico por frío, estrés oxidativo e hipoxia y frente a este conjunto de fenómenos estresantes, se

sintetiza ABA (Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, Dure et al., Skriver y Mundy, Davies y Jones, Bray, Thomashow, Ingram y Bartels, citados por Rohde et al., 2000)

Esta serie de cambios resumidos en el cuadro No.1 son continuos y su progreso depende de las condiciones ambientales especialmente de la temperatura ya que es el factor más influyente en la velocidad de los procesos metabólicos.

Cuadro No.1. Esquema resumido de los procesos involucrados en la dormición

FENOLOGÍA DE LA DORMICIÓN DE YEMAS	CAMBIOS MORFOLÓGICOS	CAMBIOS METABÓLICOS/EXPRESIÓN GÉNICA
Elongación de brotes detenida		Fitocromos censan perciben el fotoperíodo crítico (PHYA. y/o PHYB.)
Formación de yemas		Descenso de giberelinas activas
Caída de hojas	Sin elongación de entrenudos	ABI1. y ABI2. se expresan
	Diferenciación de primordios foliares en escamas de yemas	Yemas son una fosa muy fuerte de almidón
	Continúa organogénesis en el meristema apical (nuevos primordios)	Hidrólisis de proteínas y traslocación de aminoácidos desde hojas a órganos perenes
	Cesa completamente la organogénesis en el meristema apical	División celular detenida mayormente en la fase G1 Inducción de tolerancia a desecación (dehidrinas)
	Meristema apical consiste de células aisladas a nivel de simplasto Meristema apical	Meristema apical es bioquímicamente inaccesible Citoplasma deshidratado, agua celular fijada

	puede ser separada por formación de corona o barrera	Aclimatación o tolerancia al frío (síntesis de osmolitos: almidón convertido en azúcares)
Yema en receso (gran tolerancia a frío, heladas y sequía)	Organelos de acumulación en las células (cuerpos/gotas de lípidos y proteínas)	Baja permeabilidad de membrana Subsecuente satisfacción de los requerimientos de frío: liberación de agua celular Requerimiento de frío satisfecho: incremento del contenido de ATP. en el citosol Permeabilidad de membrana restaurada Reducción en los picos de glutatión Picos de actividad de lipasas
Yema hinchada (disminución de tolerancia al frío)		Reactivación de la ruta de la pentosa fosfato Azúcares convertidos en almidón Estrés oxidativo (polyfenol oxidasa, peroxidasa, superóxido dismutasa, actividad de catalasa aumentada)
Brotación de yemas Emergencia de hojas	Restauración de las conexiones citoplasmáticas en los meristemas Crecimiento y elongación de primordios preformados	Movilización de reservas desde el tejido subyacente de brotes hasta las yemas Cambios metabólicos de la ruta de la pentosa fosfato a glucólisis y al ciclo del ácido cítrico

Fuente: Rohde et al. (2000).

2.3.2.3 Cambios en el estado de agua libre de las yemas

La actividad biológica en los tejidos depende del estado fisiológico del agua debido a que la actividad metabólica de las células requiere de agua en

estado libre (Bruni y Leopold, Kano et al., Kunz y Kauzman, citados por Faust et al., 1995a). Por lo tanto, la observación del estado del agua podría aportar información útil para determinar el estado fisiológico de tejidos vivos (Ishida et al., citados por Faust et al., 1995a).

Estudios realizados en manzanos, durazneros y arándanos y basados en el estado de agua libre, han demostrado que las yemas en ecodormición y paradormición son fácilmente distinguibles de las que están en endodormición ya que en estas últimas el agua esta inmovilizada (Liu, Erez et al., Rowland et al., citados por Faust et al., 1991). Luego, a medida que avanza el período de receso el agua se va liberando gradualmente y es rápidamente convertida en agua libre cuando los requerimientos de frío son completados y las condiciones ambientales favorables fuercen el reinicio del crecimiento de la yema (Faust et al., citados por Faust et al., 1997). Por lo tanto, se concluye que el cambio de estado a agua libre correlaciona más con el reinicio del crecimiento que con el fin del receso (Erez et al., 1998). La velocidad con que se da la liberación de agua ligada depende de la especie y variedad, ya que cultivares de manzano con menor requerimiento de frío convierten el agua a estado libre más rápidamente que cultivares con altos requerimientos de frío y el duraznero lo hace más rápido que el manzano (Faust et al., 1995a).

El término de agua “inmovilizada” refiere a moléculas de agua asociadas a la superficie de macro moléculas (Kunz y Kauzman, citados por Faust et al., 1995a). A nivel celular las dehidrinas son las proteínas mayormente observadas como proteínas inducidas por la deshidratación y la exposición al frío y son las que inmovilizan el agua. Éstas son muy hidrofílicas y termoestables, actúan solubilizando agentes con propiedades detergentes y chaperonas (Close, citado por Rohde et al., 2000). Las dehidrinas pertenecen a la familia de las proteínas LEA conocidas por su capacidad protectora de proteínas y membranas frente al daño por deshidratación (Cardozo y Quiriban, 2014).

Conservar agua ligada es un mecanismo de sobrevivencia desarrollado por tejidos expuestos que permite el mantenimiento de los niveles de hidratación a temperaturas muy por debajo del congelamiento por lo que el desarrollo del agua ligada en yemas dormidas está estrechamente acoplado a la resistencia al frío. Además, el estrés hídrico o térmico (frío) puede desencadenar la formación de escamas protectoras de yemas que ayudan en la tolerancia a la desecación (MacDonald y Owen, citados por Rohde et al., 2000). En un estudio realizado por Erez et al. (1998), se comparan los niveles de agua ligada entre duraznero y manzano en iguales condiciones de dormición, y se detectan mayores niveles de agua ligada en manzana, especie más resistente al frío.

2.3.2.4 Cambios en la permeabilidad de membranas celulares

Como se ha mencionado anteriormente, la acumulación de frío se piensa que desencadena procesos que liberan agua en el citoplasma gradualmente pero también remueve una barrera de permeabilidad que evita la entrada de nutrientes a la yema durante la endodormición. Ésto ha sido demostrado en estudios realizados con *Fraxinus excelsior* en los cuales la salida de la endodormición es caracterizada por un aumento en el contenido de ATP. del citosol y una acidificación del citoplasma. La acidificación del citoplasma provoca un descenso en el gradiente de pH transmembrana que en turnos permite que el flujo de nutrientes alcance la yema (Brockehof, Goad, Grnwald, Oldfield y Chapman, citados por Faust et al. 1997, Crabbé y Bernola, citados por Rohde et al. 2000).

La composición de las membranas cambia durante el receso ya que al principio la permeabilidad de las mismas es baja y luego se restaura previo a la reanudación del crecimiento (Faust et al., 1997). Las yemas de manzano expuestas a disminuciones de temperatura en invierno responden con un aumento de la instauración de los ácidos grasos de sus lípidos de membrana, cambiando la composición de la cabeza polar, incrementando el contenido de fosfolípidos de membrana y cambiando los niveles y composición de los esteroides (Wang y Faust, 1990).

Durante el período de endodormancia, especialmente en los fosfolípidos, el ácido linoleico (18:2) aumenta hasta un máximo a mediados del invierno mientras que el ácido linolénico (18:3) se mantiene más o menos estable estableciendo un ratio $18:3/18:2=1$. Cuando los requerimientos de frío están casi satisfechos se produce un cambio mayor: el ácido linoleico (18:2) decrece marcadamente con un correspondiente aumento del ácido linolénico (18:3) mediado por la creciente actividad de la enzima ácido linoleico desaturasa para establecer un ratio $18:3/18:2=2$ al momento de apertura de yemas (Faust et al., 1997). Tanto el aumento de los fosfolípidos en general como de los ácidos grasos insaturados que los componen son parte de un mecanismo que le confiere mayor fluidez a la membrana celular y previene la no formación de la bicapa lipídica producto de las bajas temperaturas. Esta mayor fluidez que va adquiriendo la membrana conforme avanza la acumulación de frío invernal permite a las proteínas y lípidos difundir de mejor manera a través de la misma e incrementar la permeabilidad de solutos y de agua al citoplasma (Wang y Faust 1990, Faust et al. 1997).

2.4 DIFERENCIAS ENTRE INDUCCIÓN DE DORMICIÓN Y PROCESO DE ACLIMATACIÓN

Usualmente el desarrollo de la dormición coincide con la adquisición de tolerancia al frío y en muchas plantas es difícil separar los dos procesos ya que las bajas temperaturas pueden causar déficit hídrico en las células y esa deshidratación es inherente a ambos (Calme et al., citados por Erez et al. 1998, Close, Hughes y Dun, citados por Rohde et al. 2000). Aunque ambos procesos son inducidos en respuesta a días cortos y temperaturas bajas, la sincronización de los mismos es altamente dependiente de la especie en cuestión ya que por ejemplo en *Vitis labruscana*, en ausencia de temperaturas bajas, el fotoperíodo corto puede inducir la dormición pero no la tolerancia al frío (Faust, citado por Erez et al. 1998, Rohde et al. 2000, Arora et al. 2003).

Durante las últimas etapas de formación de yemas, las mismas se vuelven una fuerte fosa de almidón. Luego que la yema está formada, las temperaturas decrecientes inician la conversión del almidón en azúcares cuya acumulación es crucial para la tolerancia al frío (Rohde et al., 2000). Si bien las condiciones que permiten la brotación de yemas también causan pérdida de aclimatación o resistencia al frío, yemas en receso no responden a condiciones de forzada y por lo tanto conservan su resistencia o tolerancia al frío (Erez et al., 1998).

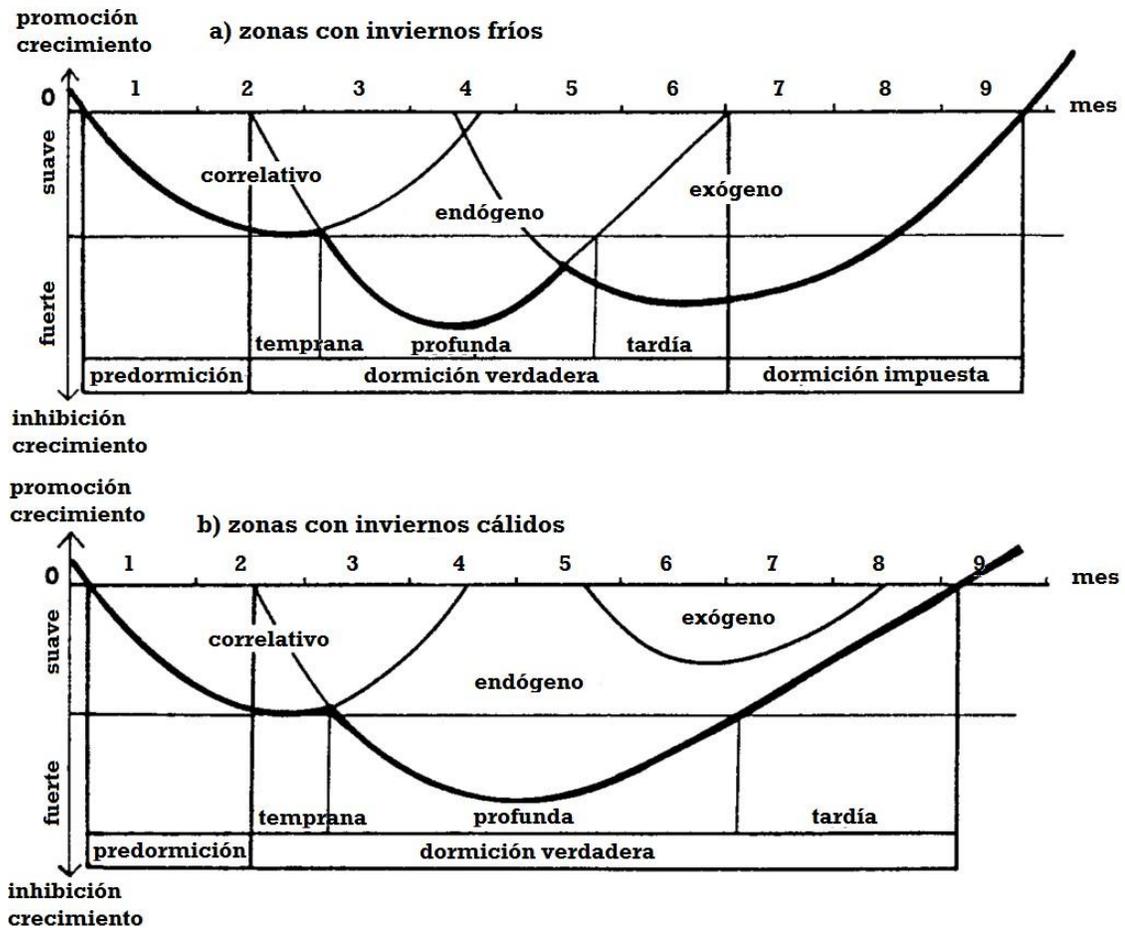
Estudios realizados por Arora et al., citados por Arora et al. (2003) en durazneros (*Prunus persica*) con genotipos segregantes en follaje caduco y perenne permitieron asociar ciertos cambios en la expresión de genes y proteínas con la aclimatación o tolerancia al frío y otros con transiciones en la endodormancia. Otros estudios realizados en arándanos establecen que el metabolismo de ciertas dehídrinas (un subgrupo de proteínas LEA.) está más relacionado a la aclimatación que a la dormición de yemas (Arora et al., 2003).

2.5 DORMICIÓN EN ZONAS CON INVIERNOS CÁLIDOS

La figura No.1 muestra las diferencias en el progreso temporal de la dormición en zonas con inviernos fríos y cálidos. En este esquema para el caso de zonas con inviernos fríos, la paradormición o inhibición correlativa abarca las fases que Saure (1985) llama predormición e inicio de la dormición verdadera (temprana). Se supone que la supresión de crecimiento de yemas apicales mientras que las condiciones ambientales aún son favorables, resulta de un mecanismo de retroalimentación negativa entre los brotes y las raíces: períodos de activo crecimiento de brotes (aunque también de frutos) provocan una reducción en el crecimiento de las raíces y viceversa. Durante la fase de receso verdadero la inhibición del crecimiento proviene de la misma yema es decir que

es una inhibición endógena. Luego que finaliza la dormición verdadera, la siguiente etapa es la ecodormición o dormición impuesta por el ambiente, bajas temperaturas principalmente (Saure, 1985).

Figura No.1. Progreso de la dormición en climas con inviernos fríos y cálidos



Fuente: adaptado de Saure (1985)

En regiones con inviernos cálidos el período de dormición verdadera se extiende y la brotación ocurre una vez completado el requerimiento de frío o a veces incluso durante la dormición tardía sin pasar por la ecodormición. De hecho si el invierno es muy cálido o muy corto la dormición verdadera puede extenderse aún más. En consecuencia, la producción de frutales de clima templado bajo condiciones de inviernos cálidos tiene ciertas dificultades dentro de las cuales se encuentra la abscisión tardía de las hojas, una subsecuente entrada tardía en endodormición y una reducida, despereja y tardía brotación y

floración primaveral entre otras consecuencias, que además pueden resultar también de una insuficiente acumulación de frío (Erez 2000, Mohamed 2008).

En los subtrópicos (zonas con temperatura media del mes más frío entre 13 – 18 °C y ocurrencia de heladas poco severas) las variaciones invernales de la temperatura nocturna y diurna son mucho más marcadas que en zonas de inviernos templados. Esto es debido principalmente a la menor nubosidad tanto diurna como nocturna que genera una acumulación de calor en el día y grandes pérdidas en la noche. La consecuencia principal en el proceso de dormición es la desacumulación de frío por parte de los árboles (Allan, 2004). Las medidas de manejo para mejorar dicha situación se verán en el capítulo Manejo de la dormición.

2.6 REQUERIMIENTO DE FRÍO

2.6.1 Diferencias entre yemas

Es sabido que no todas las yemas de un árbol tienen igual requerimiento de frío; normalmente tanto las yemas florales como las yemas vegetativas apicales tienen un menor requerimiento que las vegetativas en general y que las vegetativas laterales, respectivamente (Samish y Lavee, citados por Saure 1985, Erez 2000). A su vez, en manzano las yemas terminales del brote son más exigentes que las ubicadas en dardos (Frías, 2006). También existen diferencias de requerimiento entre las mismas yemas vegetativas laterales, según su ubicación dentro de la brindilla o brote vegetativo y del vigor de ese brote (Saure, 1985). Chandler, Crabbe, citados por Saure (1985) observaron que la dormición es más débil en la parte basal de los brotes tanto a finales del verano como en otoño, pero en primavera habiendo acumulado suficiente frío, la inhibición es más fuerte en la misma que en el ápice.

2.6.2 Diferencias genéticas

Los requerimientos de frío varían ampliamente tanto entre especies como entre variedades de una misma especie (Saure 1985, Couvillon 1995). En el caso del manzano y otras especies cultivadas, el portainjerto utilizado también requiere una cantidad particular de frío (Peereboom y Yuri, 2004). Según Frías (2006), Campbell, citado por Severino (2011), y de acuerdo a las variedades más plantadas en Uruguay, entre las de requerimiento medio a bajo se encuentran las del grupo bicolor Gala, Cripp's Pink y Fuji mientras que con requerimiento medio alto figura Granny Smith, y con alto requerimiento las del grupo Red Delicious.

Trabajos realizados por Faust et al. (1995b) sobre los cultivares Anna (bajo requerimiento) y Northern Spy (alto requerimiento) han demostrado que cuando se quita la yema apical, todas las yemas laterales de Anna brotan adecuadamente mientras que solo la porción apical lo hace en Northern Spy. Esto sugiere que al menos parte de las diferencias entre cultivares de alto y bajo requerimiento de frío es el grado de dominancia apical que ejerce la yema apical. En zonas o años con baja oferta de frío en el invierno, las variedades de bajo requerimiento florecen antes que las de alto requerimiento causando posibles problemas de polinización, mientras que en zonas templadas lo hacen al mismo tiempo (Saure, 1985). Este crecimiento y floración tardía mostrada por cultivares de alto requerimiento puede estar dada por una interacción entre el requerimiento de frío y el requerimiento de calor (unidades térmicas) necesario para brotar. Aquellos árboles que no acumulan el frío necesario, luego requieren mayor cantidad de calor para brotar que los que lograron completar sus requerimientos de frío (Powell, 1987). Si bien la característica del requerimiento de frío es heredable y multigénica, aún se sabe poco de la genética propiamente dicha del requerimiento (Saure, 1985).

2.7 MANEJO DE LA DORMICIÓN

2.7.1 Consecuencias de la falta de frío invernal

En ciertos años la ocurrencia de inviernos poco fríos puede causar problemas productivos en manzanos y otros frutales caducos (Couvillon, 1995). Una baja o inadecuada acumulación de frío invernal puede causar una serie de síntomas que constituyen lo que Erez (2000) llama síndrome de brotación pobre. Entre los síntomas se encuentran los siguientes:

A) A nivel vegetativo

- Brotación retrasada y despereja
- Brotación poco vigorosa y a veces con entrenudos cortos en forma de roseta y brotación vigorosa en yemas de la base
- Yemas laterales no abren y la planta presenta un desarrollo más vertical (acrotonía)

B) A nivel reproductivo

- Flores poco desarrolladas y abscisión de las mismas
- Floración retrasada, extendida y despereja en la que diferentes estadios fenológicos pueden coexistir como frutos en activo crecimiento y flores abiertas
- En variedades que forman spurs (dardos), estas yemas brotan antes que las terminales que se forman y desarrollan más tarde
- Pérdida de calidad de fruta en tamaño, sobrecolor y firmeza

La respuesta de los árboles frutales caducos a la oferta de frío se basa en tres parámetros igualmente importantes: el nivel, el tiempo o velocidad y la uniformidad de brotación. La razón principal por la que se utilizan agentes rompedores de dormición es para obtener un mayor nivel de brotación. Aunque en algunos casos por motivos económicos se puede utilizar para adelantar la producción de variedades tempranas o para hacer coincidir las floraciones de los polinizadores y la variedad cultivada. De todas formas, para obtener una buena producción de fruta, es necesaria una brotación y floración uniforme (Erez, 1995).

2.7.2 Compensación de frío invernal

Según Saure (1985), básicamente existen dos aproximaciones para superar los problemas que supone cultivar especies de frutales caducos en zonas subtropicales y tropicales: 1) evitar la entrada en endodormición de las plantas; y 2) mejorar la brotación una vez que las plantas hayan entrado en endodormición.

Evitar la entrada en endodormición como medida de manejo cultural es factible de ser realizada solamente en regiones tropicales, donde las plantas no necesitan un período de receso para sobrevivir a condiciones ambientales adversas (Saure, 1985). En el caso de Uruguay, a diferencia de las regiones tropicales, las señales para la entrada en dormición siempre se dan. El problema es que no siempre la oferta de frío es suficiente para poder satisfacer los requerimientos de las variedades más plantadas, por lo tanto, el foco está puesto en la mejora de la brotación una vez completado el receso. Es necesario aclarar que la mejora de la brotación puede estar dada tanto por una mejora en la uniformidad como en el adelantamiento de la misma. El objetivo de mejorar la brotación se puede alcanzar tanto a través de métodos físicos como químicos (Severino et al., 2012).

2.7.2.1 Métodos físicos

Dos de los métodos físicos de mejora de la brotación son la poda y el arqueado de ramas y el momento en que se realiza es muy importante. En este sentido, tanto la poda como el arqueado de ramas son efectivas cuando se realiza tardíamente –luego que las yemas acumularon entre un tercio y la mitad de sus requerimientos de frío- ya que de esa manera se atenúa el efecto inhibitorio de la yema terminal o las cercanas al corte de poda, a la vez que aumenta la brotación de yemas laterales (Saure 1985, Erez 1995, Faust et al. 1995b). Otro manejo posible es el anillado por encima de yemas laterales que puede provocar la brotación de las mismas, únicamente con la acumulación de

unas pocas unidades de frío, debido aparentemente, a la eliminación de la dominancia apical (Paiva y Robitaille, citados por Faust et al., 1995b).

El refrigeramiento evaporativo a través de la aspersion diurna es el único manejo que refrigera las yemas (Bauer et al., Erez y Couvillion, Gilreath y Buchanan, citados por Erez, 1995). La efectividad del sistema depende de la temperatura y la humedad relativa (que permitan la evaporación del agua), además de la disponibilidad de agua de calidad e infraestructura de aplicación (Erez, 1995).

2.7.2.2 Métodos químicos

Diversos autores han reportado que la exposición a algún tipo estrés subletal (calor, sequía, toxicidad por agentes químicos, anoxia, etc.) puede liberar las yemas del receso pero solamente cuando las mismas hayan completado dos tercios de su requerimiento de frío (Fuchigami y Nee 1987, Chandler et al., Sparks, Loyd y Couvillon, citados por Couvillon 1995, Faust et al. 1997). Fuchigami y Nee (1987), han demostrado que el grado de estrés subletal provocado a los tejidos de la planta está relacionado a la producción y evolución de etileno, la cual aumenta junto con la permeabilidad de membrana alcanzando un máximo previo a la ocurrencia de daño de la misma. El incremento en la producción de etileno debido al estrés subletal, puede deberse a la liberación o activación de la enzima formadora de etileno (EFE) o ACC-oxidasa, la cual se encuentra asociada a la membrana (Mayak et al., citados por Fuchigami y Nee, 1987).

Numerosos productos químicos pueden ser utilizados para superar la endodormición (Doorembos, Hosoki et al., citados por Fuchigami y Nee, 1987), aunque sólo algunos son aplicados como tratamientos a campo (Erez, 1987). En este sentido, los productos comúnmente utilizados son los aceites minerales, el nitrato de potasio (KNO_3), la tiourea, la cianamida hidrogenada (H_2CN_2) y algunos reguladores del crecimiento, como el ácido giberélico y las citoquininas (Erez, 1987). La utilización de estos productos en aplicaciones comerciales tiene una dificultad y es la definición del momento de aplicación ya que la efectividad y fitotoxicidad del producto, depende de la profundidad y/o etapa del receso en que se encuentre la planta (Erez 1987, Erez et al., Fernandez-Escobar y Martin, Siller-Cepeda et al., Wood, citados por Arora et al. 2003). Actualmente la estimación de la profundidad en la endodormición se realiza a través de la acumulación de unidades de frío, debido a la ausencia de cambios visuales en la yema durante el receso y a la falta de marcadores endógenos disponibles para determinarla (Arora et al., 2003).

2.8 METODOLOGÍAS DE ESTUDIO EN ESPECIES LEÑOSAS CADUCIFOLIAS

La identificación del inicio y finalización de la etapa de endodormición es muy importante ya que una planta en ese estado responde diferente a una que no se encuentra en receso, frente a influencias externas o medidas de manejo específicas (Saure, 1985). La información experimental existente acerca de los fenómenos involucrados en el proceso de dormición varía ampliamente incluso dentro de una misma especie. Esto se debe a que la determinación precisa de los requerimientos térmicos necesarios para salir del receso invernal se realiza en condiciones de laboratorio –con la finalidad de controlar las variables ambientales de mayor incidencia (radiación, temperatura, humedad relativa, etc.)- sin un consenso alcanzado en cuanto al protocolo o metodología a seguir (Dennis Jr., 2003). Por lo tanto, resulta importante discutir algunos de los criterios metodológicos más frecuentemente utilizados tanto para lograr resultados consistentes como para poder interpretarlos.

2.8.1 Elección de la unidad experimental

Para evaluar adecuadamente la profundidad de la dormición en un árbol frutal, se debería exponer la planta entera a temperaturas de crecimiento en estructuras protegidas pero esto resulta difícil cuando se trata de plantas grandes (Dennis Jr., 2003). Por ello, Erez, citado por Dennis Jr. (2003), utilizó plantas de duraznero enraizadas en sus experimentos luego que Couvillon (1975) demostrara que la presencia de raíces cerca de las yemas evaluadas no afecta su respuesta en acumulación de frío y brotación respecto de plantas francas maduras. Sin embargo, Cerny, citado por Saure (1985) obtuvo diferentes respuestas entre ramas enraizadas y sin enraizar. Otra posibilidad es trabajar con plantas en macetas de diferentes tamaños que permitan el transporte desde el campo a estructuras con condiciones controladas (Saltveit, citado por Dennis Jr., 2003). De todas maneras, la mayoría de los experimentos realizados en dormición de yemas se han llevado a cabo forzando ramas de un año similares en tamaño y extraídas de posiciones similares del árbol y expuestas en condiciones naturales, a brotación en cámara de crecimiento (Saure 1985, Dennis Jr. 2003).

Paiva y Robitaille, citados por Dennis Jr. (2003) observaron que la yema apical de una rama tiene menor requerimiento de frío que las laterales por lo que dependiendo del objetivo del estudio se podría trabajar con cortes de a un nudo de manera de evitar la influencia entre estructuras en una misma rama. Plancher (1983) observó que los requerimientos de yemas aisladas en nudos son menores que aquellas en plantas enteras de *Ribes nigrum* L. (grosellera negra) y que las yemas basales abren antes cuando son aisladas en vez de

últimas como ocurre cuando se conserva la rama entera. Por estos motivos no sería recomendable realizar investigaciones cuantitativas con la metodología de nudos simples si lo que se pretende es evaluar la respuesta de plantas enteras. Además trabajar con dichos cortes tiene algunas dificultades como la de necesitar ser recortados en la base frecuentemente para evitar la oclusión de vasos o la de necesitar un ambiente de alta humedad relativa para evitar la desecación de los mismos (Dennis Jr., 2003).

Según Dennis Jr. (2003) la elección de la unidad experimental depende en última instancia de los objetivos de la investigación que se quiera realizar. Si el foco es la aplicación práctica, cuanto más grande sea la unidad mejor se podrá representar la planta entera con todas sus relaciones dinámicas y complejas. Pero si lo que se pretende es estudiar la base fisiológica de la dormición, entonces una unidad experimental más chica como puede ser una yema o incluso un meristema permitirá lograr resultados fiables.

2.8.2 Criterios para definir inicio y fin del receso

Diversos autores afirman que la acumulación de frío comienza luego que una cantidad significativa de hojas cae en el otoño, es por ello que gran parte de los trabajos en la temática establecen el inicio de la acumulación cuando se llega al 50% de caída de hojas (Couvillon 1995, Ramina et al. 1995, Richardson, citado por Tersoglio y Naranjo 2010)

El fin del receso invernal usualmente se define como el momento en el cual el 50% de yemas pertenecientes a brindillas de un año de antigüedad son capaces de brotar luego de un período determinado de tiempo en el cual son puestas a temperaturas de brotación y con las bases sumergidas en agua (Saure 1985, Dennis Jr. 2003). Según Couvillon, Erez y Seeley, citados por Dennis Jr. (2003) éste no es más que un punto arbitrario en la salida de la endodormición pero es útil para realizar mediciones y comparaciones. Por otro lado, Halgryn et al. (2001) proponen evaluar la respuesta a la acumulación de frío como el tiempo necesario para que una yema alcance un estado de brotación determinado (tasa de brotación). Otros autores proponen al seguimiento del tamaño (medido como peso seco) de la yema como método para determinar el fin de la endodormición ya que el mismo permanece casi estable desde el fin de la caída de hojas hasta el fin de la endodormición. Cuando las yemas se agrandan (sin hincharse ni ponerse verdes) lo hacen como resultado de la liberación del agua retenida lo cual marca el inicio de la ecodormición (Buban y Faust, Chandler y Tufts, citados por Faust et al., 1997).

Otro criterio problemático es el que determina lo que constituye crecimiento o brotación de una yema en sí. Por lo general se toma el estado

fenológico de punta verde para definirla pero es cuestionable el hecho de afirmar si representa efectivamente la salida de receso de una yema particular (Dennis Jr., 2003). Idealmente se debería contar el porcentaje de yemas que llega a plena floración o a desarrollo vegetativo completo, pero las brindillas muchas veces consumen sus reservas o se tapan los vasos conductores antes de alcanzar dichos estados aún habiéndolos recortado periódicamente (Dennis Jr., 2003).

2.9 MODELOS DE CUANTIFICACIÓN DE FRÍO INVERNAL

La cuantificación del frío invernal ha surgido como un insumo muy importante utilizado en fruticultura con dos enfoques principalmente: la definición de requerimientos de frío de una especie y/o variedad, y la definición de la oferta de frío en un lugar o zona (Erez, 2000).

Las primeras evaluaciones de requerimientos de frío fueron realizadas a través de la comparación entre información climática recolectada durante largos períodos de tiempo con los niveles de brotación en el campo. Más adelante, comenzaron los ensayos con plantas en macetas y en condiciones controladas (Erez, 2000).

2.9.1 Modelo de Weinberger - horas de frío

Weinberger (1950), correlacionó el comportamiento fenológico de algunos cultivares de duraznero con datos climáticos recolectados por 50 años en Fort Valley, Georgia. A modo de conclusión propuso que el requerimiento de frío puede ser expresado como la suma de las horas acumuladas a temperaturas menores o iguales a 45 °F (7.2 °C) las cuales denominó “horas de frío”. A partir de entonces y a pesar de haber sido fijado dicho umbral para el duraznero, fue adoptado para diversas especies. Este índice ha sido utilizado no solo para la evaluación de los requerimientos de frío de cultivares, principalmente de frutales de carozo, sino también para la evaluación del clima.

Diversos investigadores de zonas cálidas productoras de frutales caducos encontraron dificultades en la validación del modelo de Weinberger al observar que se podía obtener buenos niveles de brotación aún cuando las temperaturas invernales fueran siempre mayores a 7.2°C (Erez, 2000).

2.9.2 Modelo de Utah - unidades de frío

Richardson et al. (1974) proponen un nuevo modelo basado en datos previos obtenidos por Erez y Lavee (1971), para estimar la salida de la dormancia en dos cultivares de duraznero, el que fue denominado modelo de

Utah o modelo de Richardson. Este modelo adopta un rango de temperatura óptima amplio que va desde 2.5°C a 9°C con un efecto reducido a temperaturas más altas o bajas. A diferencia del modelo de Weinberger, en el modelo Utah acumulan valores horarios positivos y negativos y se realiza la suma neta para obtener el total de unidades de frío que corresponde al período de tiempo trabajado. Una unidad de frío (UF) equivale a una hora de exposición a 6°C. Cada hora ocurrida a determinada temperatura es convertida en su valor equivalente de unidades de frío, asignada por el modelo a cada temperatura o rango de temperaturas, en función del nivel de eficacia para contribuir a la salida de la dormancia.

Cuadro No.2. Equivalencias modelo Utah

Temperatura (°C)	Unidades de frío (UF.)
<1.4	0
1.5-2.4	0.5
2.5-9.1	1
9.2-12.4	0.5
12.5-15.9	0
16-18	-0.5
>18	-1

Fuente: Richardson et al. (1974)

Hasta fines de verano la temperatura generalmente es superior a 15.6°C y por lo tanto se generan UF negativas. El autor determina el inicio de la acumulación de UF positivas justo después del día en que se experimenta la mayor acumulación negativa durante la caída de hojas (Richardson et al., 1974).

2.9.3 Modelo de Carolina del Norte

Posteriormente Shaltout y Unrath (1983) proponen un modelo que fue desarrollado para manzano 'Starkrimson Delicious' bajo un rango amplio de temperatura y altitud en Carolina del Norte. El mismo se conoce como Modelo Carolina del Norte, el cual propone un amplio rango de temperaturas efectivas e incorpora un gran efecto negativo cuando las temperaturas superan los 21°C durante el período de receso.

Cuadro No.3. Equivalencias de temperatura (°C) a UF.

Temperatura (°C)	Unidades de frío
-1.1	0
1.6	0.5
7.2	1
13	0.5
16.5	0
19	-0.5
20.7	-1
22.1	-1.5
23.3	-2

Fuente: Shaltout y Unrath (1983)

La principal diferencia entre el modelo utah y el de carolina del norte se da en el rango entre 7.2°C y 19.5°C, segmento que es muy importante en climas cálidos, puesto que durante el invierno las temperaturas frecuentemente entran dentro de este rango. Ésta podría ser la razón por la cual el modelo de utah sea considerado poco efectivo bajo condiciones cálidas (Shaltout y Unrath, 1983).

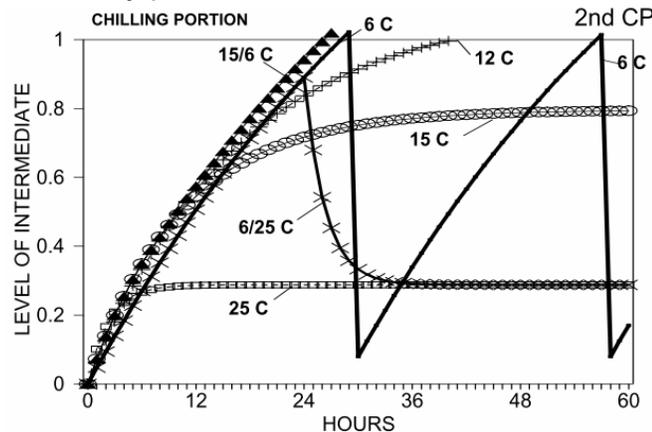
2.9.4 Modelo dinámico

Erez et al. (1990), proponen un nuevo modelo al que denominaron modelo dinámico. El mismo tiene como supuesto que la dormancia es una serie indefinida de reacciones dependientes de la temperatura. Está basado en la hipótesis que el nivel de salida de la dormancia depende de un cierto factor de quiebre de la misma, el cual se acumularía en un proceso de dos pasos. El primer paso se asume que es dinámico al ser reversible en cuanto a formación o destrucción de un producto termolábil intermedio, formado a partir de un precursor promovido por bajas temperaturas, mientras que altas temperaturas favorecen el paso reverso de la reacción. Cuando un nivel crítico o “quantum” del intermediario es formado, es transferido en forma irreversible al segundo paso como un “quantum” estable de factor de quiebre de dormancia llamado porción de frío (chilling portion). Una vez formada la porción de frío, no puede ser revertida por altas temperaturas, de manera que queda fijada.

A diferencia del modelo de Utah, el modelo dinámico incorpora un elemento importante que es el efecto de exposiciones cíclicas de determinada duración a determinadas temperaturas. En este modelo la máxima eficiencia de la temperatura para acumular frío esta en el rango de 6°C a 8°C mientras que la mínima se da a -2°C y 13°C. La desacumulación de frío o negación del efecto del frío provocada por exposición a altas temperaturas depende del nivel

alcanzado, la duración y el largo del ciclo cuando se alternan con bajas temperaturas. Además, Erez et al. (1990), proponen que las temperaturas moderadas -que a priori no tienen efecto en el quiebre de la dormición- mejoran el efecto de acumulación cuando son alternadas con temperaturas efectivamente bajas.

Figura No.2. Efecto de diferentes regímenes de temperaturas en la acumulación de producto “intermedio” y porciones de frío de acuerdo al modelo dinámico



Fuente: Allan (2004)

La figura No.2 muestra las variaciones en la acumulación del producto “intermedio” respecto a diferentes regímenes de temperatura. Por ejemplo, a 6°C y 12°C se necesitan 28h y 40h respectivamente para alcanzar el nivel crítico de “intermediario” y por lo tanto fijar una porción de frío; mientras que a 15°C o 25°C el nivel crítico nunca se alcanza. Sin embargo, con una exposición de 8h a una temperatura moderada de 15°C, seguida por 6°C, es posible alcanzar el nivel crítico en 26h. Contrariamente, una exposición por 24h a 6°C, seguida por 3h a 25°C, resulta en una caída del nivel de “intermediario” a la mitad sin alcanzar el nivel crítico. Esto demuestra el efecto adverso de unas pocas horas a alta temperatura en la desacumulación de frío, mientras que si la exposición se prolonga, el efecto negativo se reduce (Allan, 2004).

Allan (1999), compara el modelo dinámico con el modelo Utah, donde establece que el primero proporciona buenos resultados en zonas con inviernos fríos y suaves, mientras que el segundo es exacto únicamente en áreas con inviernos fríos.

2.9.5 Modelo de unidades de frío positivas

Linsley-Noakes et al., citados por Allan (2004) sugieren -debido a que el efecto negativo que ejercen las altas temperaturas sobre el proceso de acumulación de frío afecta solamente al nivel corriente del producto “intermedio” y a que la porción de frío una vez que es formada se fija irreversiblemente- que largos períodos a altas temperaturas tendrán un limitado efecto desacumulación de frío. Los autores también sugieren una modificación del modelo utah que es la de no acumular unidades de frío negativas de un día al siguiente, por tanto lo mínimo que se puede acumular de un día al siguiente es cero. Contrariamente, si las unidades de frío acumuladas en un día son positivas, entonces las mismas se suman al total de la temporada; de ahí el nombre de unidades de frío positivas (PCU). El cuadro No.4 de aproximación a las PCUs elaborado a partir de registros de temperaturas máximas y mínimas diarias en abrigo meteorológico puede ser una guía útil a pesar que los resultados tienden a ser algo menores que las calculadas con temperaturas horarias (Allan y Burnett, citados por Allan, 2004). Se ha constatado que este modelo logra una estimación más precisa de la oferta de frío tanto en regiones con inviernos suaves como en regiones con inviernos muy fríos (Allan, 1999).

Cuadro No.4. Estimación de unidades de frío Utah positivas (PCU)*.

		MAXIMUM TEMPERATURE °C																		
M I N I M U M		8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
	-5		8	6.5	6.5	5	5	4	2.5	2	2.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
-4		12	11	11	10	10	11	9.5	8	8	6	4.5	4.5	1.5	0.5	0	0	0	0	0
-3		13	12	12	11	11	11	10	9	8.5	7	5	3.5	2.5	1.5	0	0	0	0	0
-2		14	12	13	12	12	12	11	8.5	8.5	7	5	5	4.5	2	2	0	0	0	0
-1		15	15	14	14	14	14	12	10	8.5	8.5	6	5.5	3	1.5	1	0	0	0	0
T E M P	0	15	15	15	14	14	14	12	12	9.5	9.5	7	6.5	3.5	1.5	1.5	0	0	0	0
	1	17	17	17	16	16	16	14	13	12	11	8	7	4	2.5	1.5	0.5	0.5	0	0
	2	21	20	20	19	19	19	17	15	13	12	10	8.5	6	4	3	2	1	1	0
	3	22	22	22	21	21	20	18	16	15	13	12	9.5	7.5	5	4	3	1.5	1.5	0.5
	4	22	22	21	21	21	19	18	16	15	13	11	9.5	6.5	4	2.5	2.5	1	0	0
	5	22	22	21	20	20	19	17	15	14	13	10	8	5	3.5	2.5	2	0.5	0	0
°C	6	23	22	21	19	19	19	16	15	13	12	10	8	4.5	2.5	2	0	0	0	0
	7	21	21	20	19	19	18	15	14	12	11	8.5	6.5	3	1.5	0	0	0	0	0
	8	20	20	20	19	19	16	13	12	11	10	6.5	6	1.5	0.5	0	0	0	0	0
	9	20	18	17	15	15	14	11	9	8	6.5	4	2.5	0	0	0	0	0	0	0
	10	20	17	12	12	12	12	9	7.5	6.5	5	2	0.5	0	0	0	0	0	0	0
	11	19	15	12	12	12	12	8.5	6.5	5.5	4.5	1.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0
	12	19	15	12	12	12	12	7.5	4	3.5	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0

* Determinada con el supuesto asumido que la temperatura diurna sigue una curva de seno para el ciclo de calentamiento, seguido por un ciclo lineal de enfriamiento.

Fuente: Linsley-Noakes et al., citados por Allan (2004)

2.9.6 Modelo para condiciones subtropicales

Del Real Laborde et al. (1990) concluyen en base a diversos estudios que similares temperaturas deberían tener actividad diferente en distintos momentos durante el período de dormancia y eso estaría explicando porque en años en los cuales las plantas reciben menor cantidad de unidades de frío que en otros, presentan mayores porcentajes de brotación de yemas. En base a lo anterior propone el concepto de unidad de frío variable (VCU) en el modelo para condiciones subtropicales, en donde diferentes valores de actividad son asignados a la temperatura a diferentes intervalos durante el receso.

2.9.7 Oferta de frío en Uruguay

Los primeros estudios de regionalización corresponden a Talice et al. (1988), quienes compararon como estimadores del frío invernal los métodos de Weinberger y de Richardson con información obtenida de 8 estaciones meteorológicas ubicadas en diferentes departamentos entre los años 1979 y 1985, con el objetivo de explicar el comportamiento de las especies y cultivares de frutales de hoja caduca, así como elaborar una regionalización del país en base al frío efectivo para la salida de la dormición. Los autores concluyen que el modelo que mejor refleja las diferencias en el comportamiento a campo entre especies y variedades de frutales de hoja caduca entre la zona sur y norte del país es el modelo de Utah. Según este modelo, la disponibilidad de frío invernal en Uruguay varía de 1050 UF. en el sur a 531 UF. en el norte. Lorenzo et al. (2003) plantean una caracterización del requerimiento de frío de cuatro variedades de duraznero, comparando la brotación obtenida en brindillas en cámara de forzada y a campo, con el frío ocurrido evaluado por el método de UF. En relación a la caracterización del frío, las autoras concluyen que para las condiciones climáticas del país, caracterizadas por presentar temperaturas fluctuantes durante el invierno, el método de UF. podría no ser el mejor estimador del frío invernal.

Más recientemente, Severino et al. (2011) realizaron un estudio comparativo del ajuste de diferentes modelos de cálculo de frío invernal con el comportamiento de los cultivares Red Chief y Granny Smith en las condiciones de Canelones, Uruguay. Los modelos utilizados fueron Weingberger, Richardson, Carolina del Norte, unidades de frío positivas, modelo dinámico y el modelo para condiciones subtropicales. Los modelos ejecutados con datos obtenidos de estación meteorológica ubicada en Las Brujas, evidenciaron importantes diferencias con los obtenidos con sensores de campo. El modelo que presentó menor variación entre los dos orígenes de datos fue el modelo de horas de frío. Esto puede explicarse porque las diferencias entre las temperaturas horarias registradas por un método y otro, se encuentran

mayoritariamente en los valores extremos, intervalos en los que este modelo no presenta límites de acumulación. La decisión de utilizar uno u otro registro debería estar asociada al objetivo planteado y a la escala en la que se esté trabajando, ya que los registros provenientes de sensores a campo serían más útiles a nivel de parcela, mientras que los registros obtenidos de casilla meteorológica se ajustarían mejor a áreas mayores. En dicho trabajo se establece que los modelos de cuantificación de frío evaluados muestran diferentes grados de ajuste en función de los criterios utilizados que son los siguientes:

- (a) La constancia de las cuantificaciones realizadas por un modelo en diferentes años para el período de endodormición de un cultivar determinado;
- (b) El mantenimiento de las diferencias alcanzadas por las cuantificaciones de un modelo entre cultivares en diferentes años;
- (c) La relación entre las cuantificaciones realizadas por los modelos y las características de la brotación en campo.

Si bien el modelo dinámico se muestra como el más promisorio y junto al modelo de Unidades de Frío Positivas fueron los que presentaron menor variación, del análisis realizado no surge un modelo que resulte el más adecuado en función de todos los criterios de comparación para nuestras condiciones.

Sin importar el método que se utilice para medir la acumulación de frío para la salida del receso, es necesario tomar en consideración la especie y el cultivar y realizar ajustes apropiados. La utilización de distintas metodologías para evaluar modelos que determinan el estado de la dormancia, presentan inconvenientes debido a la falta de estandarización o protocolos en cuanto a material utilizado (estacas simples, estacas enraizadas, planta entera), la fuente del material y las condiciones ambientales. Esto determina a veces resultados diferentes en experimentos similares (Dennis Jr., 2003).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 UBICACIÓN TEMPORAL Y ESPACIAL DEL ENSAYO

El ensayo fue realizado durante la temporada 2013-2014 en el establecimiento frutícola perteneciente a la empresa Pizzorno ubicado sobre la Ruta Nacional No.32 km 26,500, localidad de Canelón Chico, al sur-oeste del departamento de Canelones (Latitud 34°40' S, Longitud 56°10' O, 59 m sobre el nivel del mar).

3.2 CARACTERÍSTICAS DEL MATERIAL VEGETAL

El estudio fue realizado en tres cuadros de manzanos (*Malus domestica* Borkh), el primero corresponde al cultivar Gala sobre portainjerto Malling 9 (M9.), el segundo al cultivar Red Chief sobre portainjerto franco y el tercero corresponde al cultivar Granny Smith sobre portainjerto M7 y apoyado sobre espaldera para evitar vuelco de plantas.

El monte de manzanos Gala fue plantado en el año 2009, por lo que la edad al momento del ensayo era de 4 años. El marco de plantación es de 4m x 1m (2500 plantas/ha), la altura promedio de estas plantas fue de 3m, el ancho de copa de 1,6m y el sistema de conducción es de eje central. Por otro lado, el monte Red Chief fue plantado en el año 1999 en un marco de plantación de 5m x 1,5m (1300 plantas/ha), la altura promedio de estas plantas era de 3,5m y un ancho de copa de 3m. El sistema de conducción es de líder central. Por último, el año de plantación del cuadro correspondiente al cultivar Granny Smith es 2001, la distancia entre filas es de 5m, entre plantas de 2,5m (800plantas/ha) y el sistema de conducción es de triple líder.

El manejo general de las plantaciones fue realizado según los criterios utilizados de la empresa, con excepción de la aplicación de productos que pudieran interferir con el desarrollo de la dormición, como el aceite mineral de invierno y la mezcla sulfocálcica.

3.3 VARIABLES EVALUADAS

3.3.1 Cuantificación de frío

La acumulación de frío durante el período de endodormición, para el cual se determinaron el inicio y finalización, se cuantificó mediante la aplicación de 5 modelos de cálculo distintos: Weinberger (1950), Richardson et al. (1974), Shaltout y Unrath (1983), Erez y Couvillon (1987), Linsley-Noakes et al. (1994). Los datos de temperatura media horaria utilizados en los 5 modelos fueron

obtenidos a través de la estación meteorológica automática de INIA. Las Brujas¹.

3.3.2 Determinación de inicio y fin de endodormición

El inicio de la endodormición fue determinado visualmente en campo una vez que se alcanzó el 50% de hoja caída (Peereboom y Yuri, 2004). El fin de la misma fue determinado en cámara de crecimiento, utilizándose dos métodos, el 50% de brotación, de acuerdo a lo propuesto por Dennis Jr. (2003), que consiste en determinar la fecha a partir de la cual el intervalo de confianza para el estimador de la proporción ($\alpha = 0.05$) incluye el valor 50 y la tasa de brotación, como $1/(\text{días hasta } 25\% \text{ de brotado de yemas terminales})$ tomando el valor arbitrario de 0.1 (es decir 25 % de brotación dentro de los 10 días) para realizar comparaciones de acuerdo a la metodología propuesta por Halgryn et al. (2001).

Para ello, entre agosto y setiembre se colectaron semanalmente ramas o brindillas de un año de edad y 30cm aproximadamente de largo y se colocaron en bandejas con 1cm de agua dentro de una cámara de crecimiento en condiciones de brotación (temperatura 22°C +/- 2°C, fotoperíodo 16h de luz y humedad relativa 85-90%). Cada 3 días se realizó la evaluación de brotación de cada brindilla discriminando entre yemas laterales y terminales y considerando yema brotada aquella que alcanza el estado 3 de punta verde de la escala de Chapman y Catlin (1976). Con la misma frecuencia se cambió el agua y se cortó la base de las mismas para evitar la obstrucción de vasos conductores. Luego de 3 semanas de evaluación las brindillas fueron descartadas.

¹ INIA (Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias, UY). 2013. Temperatura media horaria (sin publicar)

Figura No.3. A) Yema apical brotada; B) Yema lateral brotada.



3.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Los porcentajes de brotación en cámara se analizaron en el programa estadístico SAS, según el test de razón de verosimilitud, mediante el modelo lineal generalizado, asumiendo distribución binomial y utilizando la función logit del procedimiento genmod. El porcentaje de brotación fue determinado por medio de la construcción de un intervalo de confianza con $\alpha=0,05$. La fecha de fin de la endodormición se determinó cuando el intervalo estimado para el porcentaje de yemas brotadas alcanza el valor 50.

La variable continua con distribución normal, tasa de brotación, fue analizada con el programa estadístico Infostat, mediante análisis de varianzas y comparación de medias por diferencia mínima significativa ($\alpha=0,05$).

4. RESULTADOS

4.1 PERÍODO DE ACUMULACIÓN DE FRÍO

4.1.1 Inicio de salida de endodormición

El inicio de la acumulación de frío determinado por apreciación visual a campo del 50% de caída de hojas para los tres cultivares fue el siguiente:

GALA => **8 de junio**

GRANNY SMITH => **29 de mayo**

RED CHIEF => **29 de mayo**

4.1.2 Porcentaje de brotación en cámara

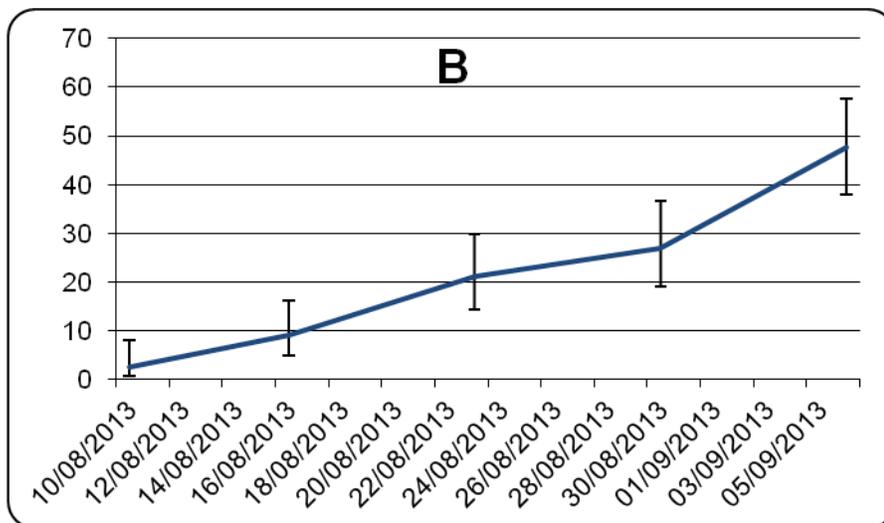
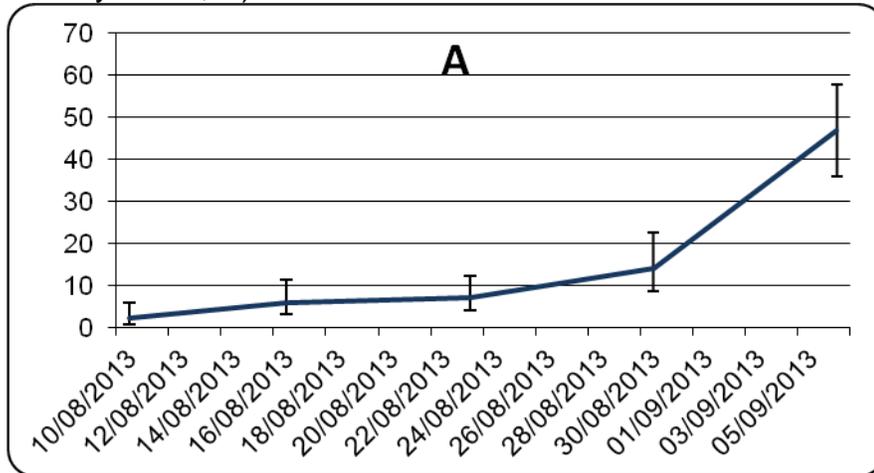
Cuadro No.5. Porcentaje promedio de brotación en cámara según fecha de extracción en campo

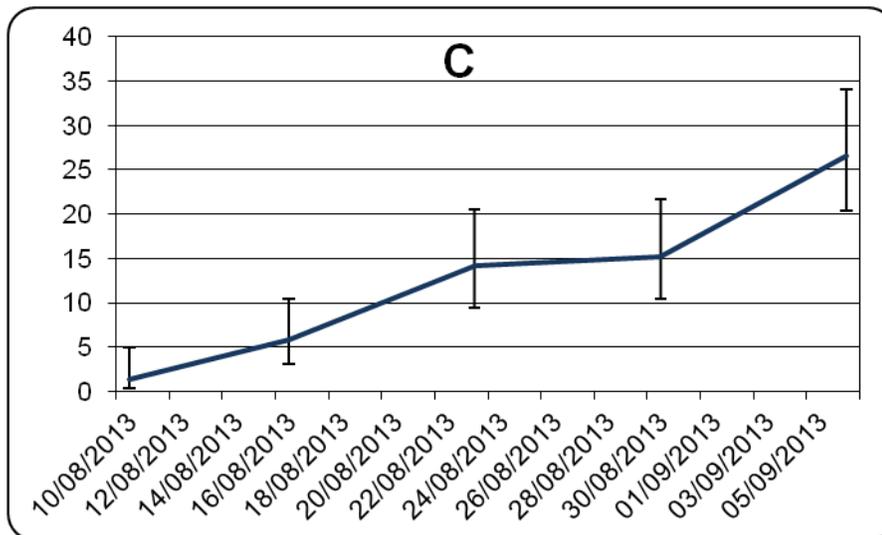
Fecha extracción	% Brotación en cámara		
	Gala	Granny Smith*	Red Chief
10/08/2013	2	3	1
16/08/2013	6	9	6
23/08/2013	7	21	14
30/08/2013	14	27	15
06/09/2013	47	48	27

*Valores corregidos por coeficiente de extinción de yemas 0.5 propuesto por Lespinasse et al. (1995).

De acuerdo al criterio metodológico que fija la salida de la endodormición cuando se alcanza el 50% de brotación en cámara, el cuadro No.5 muestra que tanto el cultivar Gala como Granny Smith completaron los requerimientos de frío en la fecha **6/9/2013** y alcanzaron un porcentaje final de brotación similar de 47% y 48% respectivamente. El cultivar Red Chief no completó sus requerimientos según esta metodología ya que alcanzó un porcentaje promedio de 27 y el intervalo de confianza construido no incluyó el valor 50 (figura No.4) en ninguna de las fechas de muestreo.

Figura No.4. Evolución del porcentaje de brotación en cámara: A) Gala; B) Granny Smith; C) Red Chief.





4.1.3 Tasa de brotación

Cuadro No.6. Tasa de brotación por cultivar según fecha de extracción

GALA		GRANNY SMITH		RED CHIEF	
FECHA EXTRACCIÓN	TASA BROTAÇÃO	FECHA EXTRACCIÓN	TASA BROTAÇÃO	FECHA EXTRACCIÓN	TASA BROTAÇÃO
02/08/2013	*	02/08/2013	*	02/08/2013	*
10/08/2013	*	10/08/2013	*	10/08/2013	*
16/08/2013	0.02 c	16/08/2013	0.02 d	16/08/2013	*
23/08/2013	0.03 c	23/08/2013	0.05 c	23/08/2013	0.02 b
30/08/2013	0.10 b	30/08/2013	0.08 b	30/08/2013	0.04 b
06/09/2013	0.35 a	06/09/2013	0.22 a	06/09/2013	0.11 a
DMS.	0.07	DMS.	0.02	DMS.	0.03

*No se desarrolló brotación

Letras diferentes dentro de cada columna indican diferencias significativas ($\alpha=0,05$).

Los resultados obtenidos a través de la tasa de brotación (cuadro No.6) reflejan que los tres cultivares habrían completado sus requerimientos de frío ya que todos alcanzaron la tasa 0.1 propuesta por Halgryn et al. (2001). La tasa de brotación final en la última fecha de muestreo fue mayor en el cultivar Gala que en Granny Smith y Red Chief con tasas de 0.35, 0.22 y 0.11 respectivamente.

Debido a que en el caso de Granny Smith la tasa de brotación pasa de 0,08 a 0,22 entre las últimas dos fechas de muestreo, se realizó una interpolación lineal entre las mismas de manera de obtener la fecha en la que

se alcanzó la tasa 0,1. Por lo tanto, las fechas de salida de endodormición para los tres cultivares fueron las siguientes: Gala **30/8**, Granny Smith **31/8**, Red Chief **6/9**.

Si se comparan las dos metodologías utilizadas para establecer la finalización de la endodormición, se puede ver que las fechas obtenidas a través de la tasa de brotación son 7 y 6 días más tempranas que con el 50% de brotación para los casos de Gala y Granny. El cultivar Red Chief en este caso sí logra completar sus requerimientos de frío a diferencia del resultado obtenido con la metodología de 50% de brotación.

4.2 CUANTIFICACIÓN DE FRÍO

El período de cuantificación de frío para cada cultivar se fijó utilizando las fechas de inicio de acumulación y fin de endodormición estimadas por medio de las dos metodologías: porcentaje total de brotación y tasa de brotación de yemas apicales (cuadro No.7 y cuadro No.8, respectivamente). En Gala el período de acumulación fue menor que en Granny Smith y Red Chief con ambas metodologías. A su vez Granny Smith mostró un período menor que Red Chief.

Cuadro No.7. Requerimiento de frío según metodología de 50% de brotación

CULTIVAR	INICIO DE ACUMULACIÓN DE FRÍO	FIN ENDO (50% BROT.)	UTAH	HORAS DE FRÍO	CAROLINA DEL NORTE	UTAH POSITIVAS	MODELO DINÁMICO
Gala	08-jun.	06-sep.	975	646	1196	1051	520
Granny Smith	29-may.	06-sep.	1036	662	1318	1112	561
Red Chief	29-may.	---	---	---	----	----	---

Cuadro No.8. Requerimiento de frío según metodología de tasa de brotación

CULTIVAR	INICIO DE ACUMULACIÓN DE FRÍO	FIN ENDO (TASA BROT.)	UTAH	HORAS DE FRÍO	CAROLINA DEL NORTE	UTAH POSITIVAS	MODELO DINÁMICO
Gala	08-jun.	30-ago.	944	629	1154	1005	501
Granny Smith	29-may.	31-ago.	1001	645	1270	1066	541
Red Chief	29-may.	06-sep.	1036	662	1318	1112	561

Dado que la metodología de tasa de brotación en yemas apicales en todos casos arrojó fechas de finalización de endodormición más tempranas que la de porcentaje de brotación del total de yemas (en el caso de Gala y Granny

se adelantó 7 y 6 días respectivamente), las cuantificaciones de frío por los cinco modelos utilizados fueron menores respectivamente.

5. DISCUSIÓN

Los requerimientos de frío calculados para la finalización de la endodormancia mostraron al cultivar del grupo Gala como el de menor requerimiento seguido por Granny Smith y por último Red Chief con las dos metodologías y los cinco modelos de frío corridos. Esto concuerda con lo esperado ya que el grupo de los manzanos Red es citado como de requerimiento alto, Granny Smith medio a alto y Gala medio a bajo (Campbell 2005, Frías 2006). Sin embargo, las diferencias citadas por ejemplo entre los cultivares del grupo Red Delicious (1000-1100 HF.) y Granny Smith (600 HF.) no se reflejaron en este ensayo ya que la diferencia en horas de frío fue de 17. Esto podría estar más relacionado a la falta de ajuste del modelo o a las diferencias entre metodologías utilizadas para determinar las fechas de inicio y fin de endodormición (Severino et al., 2011).

De todas maneras, si bien los cinco modelos permiten clasificar los cultivares evaluados por orden de requerimientos de frío, la variabilidad de la cuantificación entre años para cada cultivar es un dato relevante a la hora de comparar modelos entre sí. En el cuadro No.9 se presenta la cuantificación de frío realizada en tres años para un mismo cultivar y con la misma metodología aplicada.

Cuadro No.9. Comparación de modelos en tres años para Granny Smith (metodología de porcentaje de brotación yemas)

AÑO	CULTIVAR	PERÍODO DE ENDODORMICIÓN	UTAH	HORAS DE FRÍO	CAROLINA DEL NORTE	UTAH POSITIVAS	DINÁMICO
2005*	Granny Smith	7/6 - 5/9	668	311	1038	857	449
2006**	Granny Smith	10/6 - 25/9	856	519	1217	987	530
2013	Granny Smith	29/5 - 6/9	1036	662	1318	1112	561
Media			853	497	1191	985	513
Coeficiente de variación (%)			22	35	12	13	11
Variación respecto al mínimo (%)			55	113	27	30	25

* y ** Datos tomados de Severino et al. (2011)

Si se toma como criterio de estabilidad de un modelo la variabilidad entre años, el más estable entonces sería el modelo dinámico ya que su variación respecto a la media de tres años fue de 11% frente a 22% y 35% de los modelos Utah y Horas de Frío respectivamente, que son los utilizados en Uruguay actualmente. Las diferencias entre estos modelos se hacen aún más notables si se observa la variación respecto al valor mínimo en la que los resultados son de 25%, 55% y 113% respectivamente. El hecho de ser el dinámico el modelo menos variable en la cuantificación del frío ocurrido durante

el período de endodormición, establece que es éste el que representa de mejor forma el comportamiento de un cultivar bajo nuestras condiciones de clima o lo que es lo mismo en este caso, su requerimiento de frío bajo nuestras condiciones de cultivo.

Una desventaja que comparten la mayoría de los modelos de estimación de frío es que están basados solamente en la influencia de la temperatura y dejan de lado otros múltiples factores ambientales de incidencia por lo que no pueden predecir la salida de la dormición con precisión (Gilreath y Buchanan, citados por Saure, 1985). Si bien todos los modelos han sido desarrollados en zonas con climas diferentes al de Uruguay, el que se ajusta más luego de tres años de evaluación a las condiciones locales, es el modelo dinámico.

Cuadro No.10. Comparación de modelos en dos años para Gala según metodología utilizada

AÑO	CULTIVAR	PERÍODO DE ENDODORMICIÓN	UTAH	DINÁMICO
50% Brotación en cámara				
2008*	Gala	27/5 - 16/9	833	538
2013	Gala	8/6 - 6/9	975	520
Variación respecto al mínimo (%)			17	3
Tasa de brotación				
2008	Gala	27/5 - 9/9	783	513
2013	Gala	8/6 - 30/8	944	501
Variación respecto al mínimo (%)			21	2

* Datos tomados de Soria (2008)

Para la variedad Gala se compararon dos años no consecutivos de información en los que se puede observar nuevamente, una menor variación del modelo dinámico respecto al modelo utah (cuadro No.10).

Por otro lado en el año 2008 la metodología de tasa de brotación repite el adelantamiento de una semana en la fecha de finalización de la endodormición comparado a la metodología de porcentaje de brotación total de yemas. Cuando se utiliza la tasa de brotación, se trabaja con yemas terminales de brindillas, en cambio, con el porcentaje de brotación de yemas el conteo considera todas las yemas de cada brindilla. Estas diferencias pueden ser explicadas de acuerdo a lo expresado por diferentes autores: Saure (1985), Couvillon (1995), Paiva y Robitaille, citados por Dennis Jr. (2003); quienes han demostrado que tanto las yemas florales como las yemas vegetativas apicales tienen un menor

requerimiento que las vegetativas en general y que las vegetativas laterales, respectivamente.

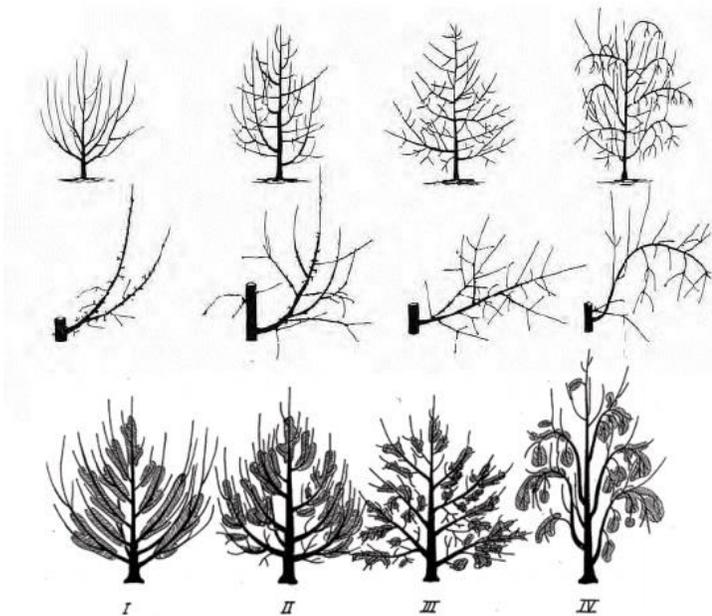
En el cuadro No.5 se aprecia que entre las últimas dos fechas de muestreo utilizadas se produce un salto importante tanto en el porcentaje como en la tasa de brotación de todos los cultivares evaluados, por lo tanto, la frecuencia semanal de extracción de brindillas no permite captar diferencias producidas en períodos de tiempo menores a una semana tanto entre cultivares como dentro de un cultivar.

En el ensayo conducido en el año 2013, cuando es determinada la salida de la endodormición de acuerdo al porcentaje de brotación, la variedad Red Chief no completó sus requerimientos de frío, mientras que mediante el cálculo de la tasa de brotación sí se alcanzaron los valores que determinan el fin de la endormancia. Esto se podría explicar por las diferencias existentes en el hábito de fructificación de las variedades de tipo I spur -como Red Chief-, respecto a las variedades tipo III y IV -Gala y Granny Smith respectivamente-. Según Lespinasse (1977) las variedades tipo uno florecen en estructuras de crecimiento corto llamadas lamburdas que se ubican sobre madera de 3, 4 y 5 años, mientras que las de tipo III y IV florecen mayormente en ramas de un año llamadas brindillas coronadas (ver figura No.5). Teniendo en cuenta que el muestreo fue dirigido en todos los casos a brindillas de un año, entonces es de esperar que las pertenecientes a Red Chief tengan mayor cantidad relativa de yemas vegetativas que reproductivas respecto a las otras dos variedades. Por lo tanto no es llamativo que la variedad Red Chief haya completado sus requerimientos de frío mediante la metodología de tasa de brotación, ya que las yemas terminales aún siendo vegetativas tienen menor requerimiento que las laterales. Tampoco llaman la atención los bajos porcentajes de brotación final alcanzados debido a que se trata de ramas más vigorosas y más propensas a inhibir la brotación de yemas laterales producto de la dominancia apical. Por estos motivos y por ser una de las variedades con de mayor requerimiento de frío², la variedad Red Chief responde muy bien a las aplicaciones de compensadores de frío para mejorar su brotación en las condiciones de Uruguay.

² Severino, V. 2016. Com. personal.

Figura No.5. Tipos de fructificación en manzanos

-**Tipo de fructificación (UPOV 4*)**: Clases: 1 Tipo I (fructificación únicamente en lamburdas), 2 Tipo II (fructificación predominante en lamburdas pero también hay fructificación en brindillas o posición terminal), 3 Tipo III (predomina la fructificación en brindillas o posición terminal, pero pueden fructificar también en lamburdas) y 4 Tipo IV (fructificación únicamente en brindillas o posición terminal)



Fuente: adaptado de Lespinasse (1977)

Si se comparan ambas metodologías, la tasa de brotación tiene la ventaja de requerir menos tiempo en la evaluación de las brindilla respecto al porcentaje. Según Saure (1985), Dennis Jr. (2003), el mejor criterio para determinar el fin de la endodormición es el de la tasa de brotación o tiempo necesario para alcanzar un estado de desarrollo particular, ya que si bien el porcentaje de yemas reproductivas que alcanzan la plena floración o de yemas vegetativas que alcanzan la brotación completa sería útil, las brindillas agotan sus reservas o se bloquean los vasos conductores antes que se pueda alcanzar tal estado de desarrollo. En cambio, si se utilizaran ramas de un metro o más de tamaño y por tanto con más reservas acumuladas, entonces el porcentaje de brotación de yemas sería más representativo. Cuanto más grande sea la unidad experimental mejor se podrá representar la planta entera con todas sus relaciones dinámicas y complejas pero mayor infraestructura y recursos serán necesarios para realizar ensayos (Dennis Jr., 2003). Por tales motivos, el hecho de utilizar un criterio u otro dependerá de un balance entre los objetivos que se persiguen y los recursos que se dispongan. Nuevamente es importante resaltar la necesidad de complementar este tipo de trabajos con la información de

brotación a campo ya que ello permitiría enriquecer la discusión de resultados en términos de utilidad y aplicación de un criterio u otro.

Otro punto importante a discutir es el origen y calidad de los datos de temperatura que se utilizan porque de ello depende el alcance que pueda tener este tipo de trabajos de investigación en términos de aplicabilidad y posibles usos. En este sentido no es lo mismo trabajar con sensores de temperatura a nivel de yema que trabajar con datos obtenidos de estaciones meteorológicas correctamente instaladas y con representatividad zonal y no predial. La elección del origen de los datos a utilizar dependerá de los objetivos de la investigación que se quiera realizar. Si el foco es la regionalización a nivel país de especies frutales caducifolias entonces será mejor utilizar datos provenientes de casilla meteorológica, lo cual permite abarcar áreas extensas y estandarizar los resultados para realizar comparaciones, apoyar la elección de variedades a introducir en el país, etc. Según Severino et al. (2011), cuando se utilizó la temperatura horaria proveniente de sensor a campo en la misma plantación, las cuantificaciones de frío fueron ampliamente menores a las obtenidas con datos de casilla meteorológica. Debido a la limitada representatividad espacial de dichos sensores, solamente resultaría útil a nivel de parcela.

6. CONCLUSIONES

✚ Los cinco modelos de frío probados permiten clasificar los cultivares evaluados por orden de requerimientos de frío. Si se toma como criterio de estabilidad de un modelo la variabilidad entre años, el modelo dinámico es el más estable dentro de los 3 años comparados. El hecho de ser el dinámico el modelo menos variable quiere decir que estaría representando de mejor forma el comportamiento de un cultivar o su requerimiento de frío, bajo nuestras condiciones de clima.

✚ La tasa de brotación adelanta aproximadamente una semana el fin de la endodormición respecto al porcentaje de brotación de yemas. Esto confirma el menor requerimiento de frío de las yemas terminales respecto a las laterales ya que la tasa de brotación considera solamente las terminales. El hecho de utilizar la tasa de brotación o el porcentaje total de yemas brotadas como criterio de finalización de endodormición dependerá de un balance entre los objetivos que se persiguen y los recursos que se dispongan.

✚ Resulta necesario estandarizar las metodologías de investigación en estas temáticas para poder comparar entre diferentes localidades a nivel nacional e internacional. La información disponible hasta el momento es muy variada encunto a metodologías utilizadas para obtenerla.

✚ El presente trabajo significa un aporte a futuras investigaciones y trabajos tanto de regionalización nacional en función de la oferta de frío como de ajuste de momentos de aplicación de compensadores de frío, ya que se podría incrementar la precisión de los resultados utilizando el modelo dinámico como herramienta insumo, respecto a las referencias nacionales existentes en los que se utilizan los modelos de Weinberger (1950), Richardson et al. (1974).

7. RESUMEN

Dentro del ciclo anual productivo de los frutales caducifolios, el receso invernal tiene una incidencia directa tanto sobre la calidad de fruta como sobre la producción en curso y de la siguiente temporada ya que de ocurrir una insuficiente acumulación de frío, el potencial productivo disminuye. En zonas con inviernos benignos como lo es Uruguay, existen prácticas culturales tendientes a contrarrestar los efectos de una inadecuada acumulación de frío pero para poder aplicarlas correctamente es necesario estimar el grado de avance del receso según la cantidad de frío acumulado. Los modelos de cuantificación de frío más utilizados en Uruguay poseen un grado de ajuste limitado dadas las condiciones climáticas del país. En este contexto, el presente trabajo plantea dos objetivos. Por un lado, la cuantificación y evaluación de la oferta de frío para el año 2013 a través de la aplicación de cinco diferentes modelos en tres cultivares de manzano (Gala, Red Chief y Granny Smith). Y por otro lado, la determinación y análisis del comienzo y finalización de endodormición según dos metodologías (tasa y porcentaje de brotación). Para esto, se realizó un muestreo de brindillas en Canelón Chico, Canelones. Los cinco modelos de frío probados permitieron clasificar los cultivares evaluados por orden de requerimientos de frío siendo Gala el cultivar con menor requerimiento y Red Chief el de mayor. El modelo de cuantificación más estable en tres años fue el modelo dinámico. La tasa de brotación adelanta 7 días aproximadamente el fin de la endodormición respecto al porcentaje de brotación de yemas, mientras que este último describe mejor la evolución a campo de la brotación. El hecho de utilizar una u otra metodología como criterio de finalización de endodormición dependerá de un balance entre los objetivos que se persiguen y los recursos que se dispongan

Palabras clave: Modelos; Frío; Endodormición; Unidades de frío; *Malus domestica* Borkh.; Brotación; Receso.

8. SUMMARY

Winter rest influences directly fruit quality and yield in the current and in the following season in deciduous trees, since an insufficient cold accumulation decreases yield potential. In Uruguay and regions with mild winters cultural practices are used to counteract the negative effects of a lack of cold. However, an estimation of the completion of rest according to cold accumulation is needed to apply them correctly. Cold quantification models used in Uruguay have limited adjustment due to climate conditions of the country. The aims of this work were the quantification and evaluation of the chilling requirements of three apple cultivars (Gala, Red Chief and Granny Smith) in 2013 by five different models; and the determination and analysis of the beginning and ending of endodormancy using two methodologies (rate and percentage of budburst). In order to achieve this, stem samples were taken in Canelon Chico, Canelones. All the models were able to discriminate the three cultivars by chilling requirements, being Gala the one with the lowest requirement followed by Granny Smith and Red Chief, respectively. Dynamic model was the most stable quantification model. End of endodormancy was determined 7 days earlier when using rate of budburst as methodology instead of the percentage of budburst, while the later was a better descriptor of budburst evolution in the field. The final decision of using the rate or the percentage of budburst as a methodology to define the end of endodormancy will depend on the objectives followed and the available resources.

Key words: Models; Cold; Endodormancy; Chill units; *Malus domestica* Borkh.; Budburst; Rest.

9. BIBLIOGRAFÍA

1. Allan, P. 1999. Measuring winter chilling in areas with mild winters. *Deciduous Fruit Grower*. 49(10): 1-10.
2. _____. 2004. Winter chilling in areas with mild winters; its measurement and supplementation. *Acta Horticulturae*. no. 662: 47–52.
3. Anderson, J.; Richardson, E.; Kesner, C. 1986. Validation of chill unit and flower bud phenology models for “Montmorency” sour cherry. *Acta Horticulturae*. no. 184: 71–78.
4. Arora, R.; Rowland, L.; Tanino, K. 2003. Induction and release of bud dormancy in woody perennials; a science comes of age. *Hortscience*. 38(5): 911–921.
5. Campbell, J. 2005. Apple varieties. (en línea). 2nd. ed. Orange, New South Wales. Department of Primary Industries. s.p. Consultado 12 jul. 2016. Disponible en <http://www.dpi.nsw.gov.au/content/agriculture/horticulture/pomes/varieties>
6. Cardozo, P.; Quiriban, A. 2014. Las proteínas en la tolerancia al estrés hídrico en plantas. *Revista de La Facultad de Agronomía UNLPam*. Santa Rosa, Argentina. 24(1): 55–67.
7. Citadin, I.; Raseira, M.; Herter, F.; Baptista, J. 2001. Heat requirement for blooming and leafing in peach. *Hortscience*. 36(2): 305–307.
8. Couvillon, G. 1995. Temperature and stress effects on rest in fruit trees: a review. *Acta Horticulturae*. no. 395: 11–19.
9. Del Real Laborde, J.; Anderson, J.; Seeley, S. 1990. An apple tree dormancy model for subtropical conditions. *Acta Horticulturae*. no. 273: 183–191.
10. Dennis Jr., F. 1994. Dormancy-what we know (and don't know). *Hortscience*. 29(11): 1249–1255
11. _____. 2003. Problems in standardizing methods for evaluating the chilling requirements for the breaking of dormancy in buds of woody plants. *Hortscience*. 38(3): 347–350.

12. Edwards, G. 1990. Ten year's experience with temperate fruits in the tropics. *Acta Horticulturae*. no. 279: 47–52.
13. Erez, A.; Couvillon, G. 1987. Characterization of the influence of moderate temperatures on rest completion in peach. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 112(4): 677–680.
14. _____; Fishman, S.; Linsley-Noakes, G. C.; Allan, P. 1990. The dynamic model for rest completion in peach buds. *Acta Horticulturae*. no. 276: 165–174.
15. _____. 1995. Means to compensate for insufficient chilling to improve bloom and leafing. *Acta Horticulturae*. no. 395: 81-95.
16. _____.; Faust, M.; Line, M. 1998. Changes in water status in peach buds on induction, development and release from dormancy. *Scientia Horticulturae*. 73(2-3): 111–123.
17. _____. 2000. Bud dormancy; phenomenon, problems and solutions in the tropics and subtropics. *Temperate Fruit Crops in Warm Climates*. 50: 17–48.
18. Faust, M.; Liu, D.; Millard, M. M.; Stutte, G. W. 1991. Bound versus free water in dormant apple buds; a theory for endodormancy. *HortScience*. 26(7): 887–890.
19. _____.; _____.; Line, M. J.; Stutte, G. W. 1995a. Conversion of bound to free water in endodormant buds of apple is an incremental process. *Acta Horticulturae*. no. 395: 113-118.
20. _____.; Dehua, L.; Wang, S.; Stutte, G. 1995b. Involvement of apical dominance in water dormancy of apple buds. *Acta Horticulturae*. no. 395: 47–55.
21. _____.; Erez, A.; Rowland, L. J.; Wang, S. Y.; Norman, H. 1997. Bud dormancy in perennial fruit trees: physiological basis for dormancy induction, maintenance and release. *Hortscience*. 32(4): 623–629.
22. Frías, M. 2006. Requerimiento de frío en frutales. Universidad de Talca. *Boletín Técnico*. 6(4): 4–7.

23. Fuchigami, L. H.; Nee, C. 1987. Degree growth stage model and rest-breaking mechanisms in temperate woody perennials. *Hortscience*. 22(5): 836–845.
24. Heide, O. M.; Prestrud, A. K. 2005. Low temperature, but not photoperiod, controls growth cessation and dormancy induction and release in apple and pear. *Tree Physiology*. 25: 109–114.
25. Lang, G.; Early, J.; Martin, G.; Darnell, R. 1987. Endo-, para-, and ecodormancy; physiological terminology and clasification for dormancy research. *Hortscience*. 22(3): 371–377.
26. Lespinasse, J. M. 1977. La conduite du pommier; types de fructification, incidence sur la conduite de l'arbre. Paris, INVUFLEC. 80 p.
27. _____; Kelner, J. J.; Lauri, P. E.; Regnard, J. L.; Térouanne, E. 1995. Genotypic differences in the axillary bud growth and fruiting pattern of apple fruiting branches over several years-an approach to regulation of fruit bearing. *Scientia Horticulturae*. 64(4): 265-281.
28. Lorenzo, M. E.; Martínez, N.; Vidart, M. V. 2003. Estudio de la diferenciación floral y el requerimiento de frío invernal en cuatro cultivares de duraznero (*Prunus persica* (L.) Batsch). Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 133 p.
29. Luedeling, E.; Zhang, M.; McGranahan, G.; Leslie, C. 2009. Validation of winter chill models using historic records of walnut phenology. *Agricultural and Forest Meteorology*. 149(11): 1854–1864.
30. MGAP. DIEA (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Dirección de Investigaciones Estadísticas Agropecuarias, UY). 2016. Encuesta frutícola de hoja caduca 2015, versión digital. (en línea). Montevideo. s.p. Consultado abr. 2016. Disponible en <http://www.mgap.gub.uy/portal/page.aspx?2.diea,diea-ipr-produccion-vegetal-fruticultura,O,es,0>,
31. Mohamed, A. K. 2008. The effect of chilling, defoliation and hydrogen cyanamide on dormancy release, bud break and fruiting of Anna apple cultivar. *Scientia Horticulturae*. 118(1): 25–32.
32. Naor, A.; Flaishman, M.; Stern, R.; Moshe, A.; Erez, A. 2003. Temperature effects on dormancy completion of vegetative buds in

apple. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 128(5): 636–641.

33. Olsen, J. E. 2006. Mechanism of dormancy regulation. *Acta Horticulturae*. no. 727: 157–166.
34. Peereboom, C.; Yuri, J. 2004. Receso y calidad de fruta. Universidad de Talca. Centro de Pomáceas. *Boletín Técnico*. 4(3): 2–5.
35. Powell, L. 1987. Hormonal aspects of bud and seed dormancy in temperate-zone woody plants. *Hortscience*. 22(5): 845–850.
36. Ramina, A.; Colauzzi, M.; Masia, A.; Pitacco, A.; Caruso, T. 1995. Hormonal and climatological aspects of dormancy in peach buds. *Acta Horticulturae*. no. 395: 35–46.
37. Richardson, E.; Seeley, S.; Walter, D. 1974. A model for estimating the completion of rest for «Redhaven» and «Elberta» peach trees. *Hortscience*. 9(4): 331–332.
38. Rohde, A.; Howe, G.; Olsen, J.; Moritz, T.; Van Montagu, M. 2000. Molecular aspects of bud dormancy in trees. *Molecular Biology of Woody Plants*. 1: 89–134.
39. Saure, M. C. 1985. Dormancy release in deciduous fruit trees. *Horticultural Reviews*. 6: 239–300.
40. Seeley, S. 1990. Hormonal transduction of environmental stresses. *Hortscience*. 25(11): 1369–1376.
41. Severino, V.; Arbiza, H.; Arias, M.; Manzi, M.; Gravina, A. 2011. Modelos de cuantificación de frío efectivo invernal adaptados a la producción de manzana en Uruguay. *Agrociencia* (Montevideo). 15(2): 19–28.
42. _____.; _____.; _____.; _____.; _____. 2012. Manejo de la dormición de manzanos en el sur del Uruguay. *Agrociencia* (Montevideo). 16(2): 18–26.
43. Shaltout, A.; Unrath, C. 1983. Effect of some growth regulators and nutritional compounds as substitutes for chilling of “Delicious” apple leaf and flower buds. *Journal of the American Society For Horticultural Science*. 108(6): 898–901.

44. Soria, L. 2009. Manejo químico de la salida de la dormición en manzano (*Malus domestica* Borkh.) cv Brasil Gala. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 75 p.
45. Tersoglio, E.; Naranjo, G. 2010. Características de la disponibilidad de frío invernal para cerezos en la zona norte de la provincia de Mendoza, Argentina. *Agriscientia*. 27: 27–34.
46. Wang, S. Y.; Faust, M. 1990. Changes of membrane lipids in apple buds during dormancy and budbreak. *Journal of the American Society For Horticultural Science*. 115(5): 803–808.
47. Weinberger, J. 1950. Chilling requirements of peach varieties. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*. 56:123–133
48. Young, E. 1992. Timing of high temperature influences chilling negation in dormant apple trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 117(2): 271–272.