

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**APORTES AL CONOCIMIENTO DE LA BIOLOGÍA FLORAL
Y REPRODUCTIVA Y CARACTERIZACIÓN DE GUAYABO DEL PAÍS
(*Acca sellowiana* (Berg) Burret)**

por

Victoria MARA ACOSTA

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

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2012**

Tesis aprobada por:

Director:

Ing. Agr. Msc. Danilo Cabrera

Ing. Agr. Msc. Beatriz Vignale

Ing. Agr. Phd. Mercedes Arias

Fecha:

28 de febrero de 2012

Autor:

Victoria Mara Acosta

AGRADECIMIENTOS

A todos los que me apoyaron incondicionalmente en este largo proceso de aprendizaje.

A mi familia, a mi compañero, a mis amigos, con quienes aprendí, aprendo y así será por siempre, al verme reflejada en ellos.

A la Asociación de Estudiantes - AeA de la cual me sentí parte por compartir ideas, por brindarme contención y espíritu crítico.

A mis orientadores en este trabajo de tesis, Danilo Cabrera, Beatriz Vignale y Mercedes Arias, quienes me apoyaron desde su aporte, paciencia y motivación.

Agradecer a quien me enseñó que lo mejor está por venir.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN	II
AGRADECIMIENTOS	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES	VI
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	4
2.1. <u>CARACTERÍSTICAS DE LA ESPECIE</u>	4
2.1.1. <u>Descripción botánica</u>	4
2.1.2. <u>Distribución geográfica, diseminación y cultivares</u>	4
2.1.3. <u>Diversidad genética y su estudio en Uruguay</u>	5
2.1.4. <u>Potencial de guayabo del país</u>	7
2.2. <u>AUTOINCOMPATIBILIDAD Y DEPRESIÓN ENDOGÁMICA</u>	9
2.2.1. <u>Autoincompatibilidad</u>	9
2.2.1.1. <u>Autoincompatibilidad homomórfica gametofítica</u>	10
2.2.1.2. <u>Autoincompatibilidad homomórfica esporofítica</u>	10
2.2.1.3. <u>Autoincompatibilidad heteromórfica</u>	11
2.2.2. <u>Autoincompatibilidad tardía</u>	11
2.2.3. <u>Depresión endogámica temprana</u>	12
2.2.4. <u>¿Autoincompatibilidad tardía post-zigótica o depresión endogámica temprana?</u>	13
2.3. <u>POLINIZACIÓN Y MORFOLOGÍA FLORAL</u>	14
2.4. <u>CRECIMIENTO DEL FRUTO</u>	17
2.5. <u>CARACTERIZACIÓN</u>	18
3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	21
3.1. <u>MATERIALES</u>	21
3.2. <u>METODOLOGÍA</u>	22
3.2.1. <u>Evaluación de autocompatibilidad</u>	22
3.2.2. <u>Caracterización de flor y fruto</u>	24
3.2.2.1. <u>Morfología floral</u>	24
3.2.2.2. <u>Caracterización de frutos</u>	25
3.2.3. <u>Comportamiento fenológico y cosecha</u>	27
3.2.4. <u>Crecimiento del fruto</u>	27
4. <u>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</u>	28
4.1. <u>BIOLOGÍA REPRODUCTIVA</u>	28
4.1.1. <u>¿Autoincompatibilidad o depresión endogámica?</u>	28

4.1.2. <u>Autopolinización espontánea</u>	34
4.2. <u>BIOLOGÍA FLORAL</u>	35
4.2.1. <u>Morfología floral</u>	35
4.2.2. <u>Relación entre la morfología floral y las características del fruto</u>	36
4.2.3. <u>Relación entre la morfología floral y la polinización</u>	37
4.3. <u>CRECIMIENTO DEL FRUTO</u>	38
4.4. <u>CARACTERIZACIÓN</u>	45
4.4.1. <u>Caracterización de frutos</u>	45
4.4.1.1. Variables cuantitativas	45
4.4.1.2. Variables cualitativas	46
4.4.2. <u>Comportamiento fenológico y cosecha</u>	50
4.4.3. <u>Consideraciones finales</u>	52
5. <u>CONCLUSIONES</u>	54
5.1. <u>CONSIDERACIONES FINALES</u>	55
6. <u>RESUMEN</u>	56
7. <u>SUMMARY</u>	57
8. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	58

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Descriptores de caracterización cuantitativos y cualitativos utilizados en guayabo del país (<i>Acca sellowiana</i> (BergI) Burret).....	20
2. Descriptores cuantitativos y cualitativos, y clases de descriptores cualitativos.....	26
3. Número de frutos (NF) y porcentaje de cuajado final (%) por planta y tratamiento	31
4. Número de frutos (NF) y porcentaje de frutos a cosecha (%) por planta y tratamiento.....	31
5. Número de semillas (NS), peso de fruto (PF) y peso de pulpa (PP) promedio de frutos a cosecha por planta y tratamiento. PF y PP en grs. Tamaño de la muestra (n)	31
6. Proporción (%) del total de flores evaluadas por planta de acuerdo con las clases de distancia entre estigma y antera (DEA) y distribución de estambres en la flor	36
7. Media, desvío estándar, mínimo, máximo y CV (%) para DEA por planta. Tamaño de muestra (n)	36
8. Fecha de antesis, número de frutos cosechados (NFC) y porcentaje (%) en las ondas 1 y 2 de floración por planta	39
9. Descriptores cuantitativos de caracterización de frutos.....	45
10. Descriptores cualitativos de caracterización de frutos. Proporción de frutos evaluados que pertenecen a cada clase para cada planta (%).....	47
11. Días de floración y ondas de floración por planta.....	50
12. Días de floración a cosecha, rendimiento, número y peso medio de frutos por planta	51

Figura No.

1. Flor de guayabo del país donde se observa la separación espacial entre anteras y estigma (hercogamia).....	15
2. Clases de distancia entre estigma y antera: Clase 1 de 0 a 0,4cm (C1), Clase 2 de 0,5 a 1,0cm (C2), Clase 3 de 1,0 a 1,4cm (C3) (Degenhardt et al., 2001)	15
3. Clases de distribución de estambres: Aleatoria y Radial (Degenhardt et al., 2001)	15
4. Abeja <i>Apis mellifera</i> colectando polen. La distancia entre el estigma y las anteras dificulta una eficiente polinización	16
5. Vista del predio e identificación del monte en estudio de guayabo del país	21
6. Flores embolsadas con tela blanca de 500 micras en los tratamientos T2 (autopolinización espontánea) y T3 (autopolinización manual)	22
7. Estadios fenológicos de floración de guayabo del país (<i>Acca sellowiana</i> (Berg) Burret) de acuerdo con Ducroquet y Hickel (1991). La polinización manual del tratamiento T3 se realizó en flores en estadio fenológico F2.....	23
8. Brote de primavera utilizado en los tratamientos T1, T2 y T3. Se evaluaron las 2 flores ubicadas en la base del brote	24
9. Evolución del porcentaje de retención de frutos en la planta 1	29
10. Evolución del porcentaje de retención de frutos en la planta 2	29
11. Evolución del porcentaje de retención de frutos en la planta 3	30
12. Curvas de crecimiento del fruto de la planta 1 expresando en diámetro ecuatorial. Ondas 1 y 2 (a y b); Promedio ondas 1 y 2 (c)	40

13. Curva de crecimiento del fruto de la planta 2 expresado en diámetro ecuatorial. Ondas 1 y 2 (a y b); Promedio ondas 1 y 2 (c)	41
14. Curva de crecimiento del fruto de la planta 3 expresado en diámetro ecuatorial. Ondas 1 y 2 (a y b); Promedio ondas 1 y 2 (c)	42
15. Precipitaciones semanales (mm) ocurridas en el período desde el 1/11/2007 al 14/5/2008	43
16. Forma del fruto redondo (izquierda), oval (medio) y oblongo (derecha). Rugosidad de la cáscara semi rugosa (medio) y rugosa (derecha)	48
17. Base del fruto convexa (izquierda) y truncada (derecha).....	48
18. Ápice del fruto truncado y posición de sépalos erectos (izquierda); Ápice del fruto redondo y posición de sépalos semi erectos (derecha)	49
19. Frutos representativos de las plantas 1, 2 y 3.....	49
20. Frutos con 4 y 5 lóculos de la planta 2.....	50
21. Evolución del peso de frutos cosechados por fecha de recolección	52
22. Evolución del peso medio de frutos cosechados por fecha de recolección.....	52

1. INTRODUCCIÓN

Uruguay cuenta con numerosas especies nativas con potencial para su cultivo comercial. Guayabo del país (*Acca sellowiana* (Berg) Burret), arazá (*Psidium cattleianum* Sab.), pitanga (*Eugenia uniflora* L.), guaviyú (*Myrcianthes pungens* (Berg) Legr.) y ubajay (*Hexachlamis edulis* (Berg) Legr. et Kaus.), pertenecientes a la familia de las Mirtáceas, son ejemplos de especies con valor frutícola. En el caso de guayabo del país, se identifica como promisorio para incluirlo en sistemas de producción, tanto orgánico como convencional, fundamentado en una serie de aspectos favorables para potenciar, sin desconocer que existen ciertas limitantes a levantar.

Las ventajas o aspectos positivos que se identifican en la especie se relacionan principalmente con su condición autóctona, las características propias del fruto y su comercialización. Entre ellas se encuentran: la diversidad genética con la que se cuenta, siendo el noreste de Uruguay y sur de Brasil el centro de diversidad primario de la especie; la adaptación a las condiciones edafoclimáticas del país; la posibilidad de comercializarse como producto diferenciado; las cualidades organolépticas de sus frutos con sabor y aroma particular; el valor nutritivo y su relativa buena vida poscosecha; la posibilidad de elaboración de productos tales como dulces, mermeladas, jaleas, helados y licores, llegando al consumidor no solo como fruta en fresco.

Entre las limitantes que se identifican se encuentran: la gran variabilidad de genotipos en cultivo debido a que las plantas provienen de semilla, provocando variabilidad en la oferta y calidad de fruta en cuanto a calibre, forma, color, etc.; la dificultad para su propagación vegetativa que constituye una limitante para el desarrollo de variedades o clones; el desconocimiento de los aspectos agronómicos que hacen al manejo del monte comercial; la existencia de materiales autoincompatibles.

La autoincompatibilidad (AI) es uno de los sistemas más importantes utilizados por la mayoría de las plantas con flor para prevenir la autofertilización y así generar y mantener la diversidad genética dentro de la especie (de Nettacourt 1977, Barret 1988, Richards 1997). En *Acca sellowiana* ha sido verificada la presencia de barreras de autoincompatibilidad de acción tardía (Finatto, 2008). La existencia de este mecanismo de autoesterilidad hace necesaria la polinización cruzada entre individuos genéticamente distintos para la producción de frutos, lo que significa el manejo de genotipos compatibles en el monte frutal.

Para confirmar la actuación de mecanismos de autoincompatibilidad es necesario el análisis histológico del crecimiento de los tubos polínicos a lo largo del estilo, ovarios y óvulos de flores autopolinizadas y bajo polinización cruzada. Únicamente con el dato del número de frutos y semillas producidas por autopolinización no es posible afirmar la presencia de autoincompatibilidad. La depresión endogámica temprana, junto con la autoincompatibilidad, es otra de las causas principales de la autoesterilidad en plantas.

Su efecto es una reducción del número de semillas y frutos obtenidos por autopolinización en relación al obtenido por polinización cruzada, similar a lo observado en plantas con autoincompatibilidad (Charlesworth y Charlesworth, 1987).

Para que el cultivo comercial de guayabo del país sea viable, otro de los aspectos de gran importancia, constituyendo también insumo para el mejoramiento genético, es que aquellas variedades seleccionadas cuenten con características con buena aptitud agronómica, en términos de calidad de fruto, productividad y estabilidad en la producción. El estudio de las características o atributos morfológicos y productivos en *Acca sellowiana* se ha realizado en base a descriptores de caracterización de planta, hoja, flor y fruto adaptados de listas de descriptores oficiales pertenecientes a otras especies, así como también en base a observaciones fenológicas, vegetativas, de comportamiento productivo y sanitario. Por ello, es imprescindible la caracterización de los individuos seleccionados de guayabo del país.

La obtención de una buena productividad de frutos de calidad está directamente relacionada con una eficiente polinización, siendo ésta un factor más de manejo en el monte frutal. En guayabo del país un aspecto que influye en la selección de polinizadores es la distancia entre estigma y anteras y la distribución espacial de los estambres en la flor. Flores con mayor distancia entre estigma y anteras haría a la polinización más dependiente de pájaros, a la vez que disminuiría la probabilidad de polinización por insectos (abejas y mangangás), siendo estos los que polinizan de forma efectiva flores con las menores distancias (Degenhardt et al., 2001).

Otro aspecto que hace al manejo agronómico del cultivo es el conocimiento de la dinámica de crecimiento y desarrollo del fruto. En guayabo del país existen reportes en los que la curva de crecimiento se considera sigmoide (Rodríguez et al., 2006) y en otros doble sigmoide (Harman, 1987). El estudio de la dinámica de crecimiento del fruto y el período de tiempo que éste requiere para alcanzar determinado estadio de desarrollo, facilita la implementación de prácticas dirigidas a mejorar el cuajado y tamaño del fruto y la determinación del momento oportuno para la cosecha.

Continuar con la generación de conocimiento en relación al sistema reproductivo, la morfología floral y polinización, el crecimiento y desarrollo del fruto y las características morfo-fenológicas y productivas de la especie, es de fundamental importancia frente al potencial que posee el guayabo del país como una posible alternativa para la diversificación del sistema productivo.

En este contexto es que se enmarca el presente trabajo, planteando como objetivo general el aporte al conocimiento de la biología floral y reproductiva, y caracterización de plantas de guayabo del país, seleccionadas por características promisorias, pertenecientes a un cultivo comercial procedente de semilla. Los objetivos específicos que se plantean son: evaluar la presencia de autoesterilidad y la discusión de sus posibles

causas, analizar la asociación entre la morfología floral y la polinización, estudiar la dinámica de crecimiento del fruto, y caracterizar el material seleccionado utilizando caracteres morfológicos de flor y fruto, y observación fenológica y productiva.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. CARACTERÍSTICAS DE LA ESPECIE

2.1.1. Descripción botánica

El guayabo del país (*Acca sellowiana* (Berg) Burret) pertenece a la familia Myrtaceae y dentro de ésta a la subfamilia Myrtoideae. Se citan cerca de 260 especies leñosas dentro de la flora nativa del Uruguay, siendo la familia Myrtaceae la que aporta el mayor número con 33 especies (Grela 2004, Jolochin 2007).

Se trata de un pequeño árbol o arbusto de 2 a 6m de altura, muy ramificado, de follaje perenne. Botones florales, pedúnculos, ramas jóvenes y hojas en su cara abaxial recubiertos de un tomento corto blanquecino. Hojas simples, opuestas, sub-coriáceas, enteras, ovoides o elípticas, a veces un poco obovadas, con el ápice obtusado y la base aguda, de 2-7cm de largo por 1.5-3.5cm de ancho, de color verde oscuro, brillante y glabro en el haz y lanoso-tomentoso blanquecino en el envés, pecíolos de 4-8mm. Los botones florales se presentan solitarios o en grupos de no más de 5. Flores vistosas, de 2.5-3.5cm de diámetro, cáliz con 4 sépalos, corola de 4 pétalos carnosos, redondeados, color blanco-róseo en la cara externa y rojizo en la interna. Androceo con 60 estambres en promedio, de filamentos rojos y anteras amarillas. Gineceo con estilo robusto, de color rojo y muy raramente de la misma altura que los estambres; y ovario ínfero, tomentoso, tetralocular. El fruto es un falso fruto de tipo pomo que varía de redondo a oblongo, de 3-5cm de longitud, con un peso entre 20 y 250 grs, piel rugosa a lisa de color verde y cáliz persistente. Semillas muy pequeñas y numerosas, pudiendo llegar a más de 100 por fruto. El fruto maduro presenta una región periférica (hipantio y mesocarpo) de consistencia dura y sabor astringente, y una región interna (endocarpo y contenido de los lóculos) blanda y dulce (Legrand 1968, Mattos 1986, Ducroquet et al. 2000a, Muñoz et al. 2007).

2.1.2. Distribución geográfica, diseminación y cultivares

El guayabo del país se distribuye naturalmente en el altiplano de Santa Catarina y Río Grande en Brasil y en el noreste del Uruguay. En Santa Catarina ocurre con mayor frecuencia en áreas con altitud superior a 1000 metros, siendo rara su aparición de forma espontánea por debajo de los 800 metros (Ducroquet, 1991b). En Uruguay se encuentra en la Región Norte, en los departamentos de Tacuarembó y Rivera, siendo típica de quebradas y montes ribereños (Legrand, 1968). Se incluye dentro de las especies que componen el Núcleo primario dentro de la Flora Oriental (Grela, 2004).

Es introducido en Francia en 1890 por Edouard André, un notado botánico y horticultor francés, a partir de una única planta proveniente de Uruguay. Desde Francia es dispersado por Europa y Estados Unidos, siendo el cultivar denominado 'André', la

base de la selección de cultivares y programas de mejoramiento en Francia, Israel, Italia, Rusia, California y Nueva Zelanda. Es por ello que el germoplasma disponible en estos países presente una estrecha base genética (Sharpe et al. 1993, Ducroquet et al. 2000a, Thorp y Bielecki 2002).

Es cultivado comercialmente en Nueva Zelanda, California, Israel, en las Repúblicas caucásicas de Azerbaijón y Georgia, y Colombia. En Brasil, se conocen algunos pocos montes comerciales de una o dos hectáreas en las regiones más frías de la Región Sur y en la Sierra de la Mantiqueira entre San Pablo y Minas Gerais. Es encontrada también en los jardines y quintas del sur de Brasil, así como también en Uruguay, y en los países del Mediterráneo, especialmente Italia e Israel (Ducroquet et al., 2000a). En California se produce para mercado interno, y en Nueva Zelanda y Colombia se exporta principalmente a Europa, Japón y Estados Unidos (Ducroquet, 2004).

Cultivares con características diferenciadas en tipo de frutos, fechas de maduración, grado de autocompatibilidad y adaptación a suelos y climas, han sido liberados para su producción comercial. Fue en Nueva Zelanda donde el guayabo del país recibió la mayor atención, evaluando desde 1978 cultivares antiguos introducidos y nuevas variedades. Los cultivares neozelandeses más conocidos son 'Triumph', 'Mammoth', 'Apollo' y 'Gemini'. En California 'Coolidge', 'Superba' y 'Choiceana' fueron los primeros cultivares de elección por muchos años, siendo los progenitores de varias otras selecciones en otros países como Francia, Rusia y Nueva Zelanda (Thorp y Bielecki, 2002). Hasta el momento cuatro cultivares de guayabo desarrollados en Brasil fueron lanzados por la EPAGRI (Empresa de Pesquisa Agropecuária e Extensão Rural de Santa Catarina): 'Alcântara', 'Helena', 'Mattos' y 'Nonante' (Ducroquet 2007, 2008). En montes comerciales de Colombia se cultivan los clones 41 (Quimba) y 8-4 (Rodríguez, 2010). El principal cultivar en Israel es 'Slor' y en Italia las selecciones liberadas han sido 'Potrici S', 'Potrici W', 'Potrici X' y 'Potrici Y' (Thorp y Bielecki, 2002).

2.1.3. Diversidad genética y su estudio en Uruguay

En función del tamaño de las semillas y consistencia de la cáscara se distinguen dos poblaciones en Sudamérica: la población con semillas grandes (5 a 8,9 mm³) y cáscara dura y seca, limitada al planalto meridional brasileiro con suelos de origen basáltico (sierra del nordeste de Río Grande del Sur y sierras y planaltos de Santa Catarina y sur del Paraná); y la población con semillas pequeñas (2,0 a 3,4 mm³) y cáscara blanda y succulenta, asociada a las áreas de origen cristalina de menor altitud de las pendientes del sudeste de Río Grande del Sur y su continuación en Uruguay. (Ducroquet et al. 2000a, Thorp y Bielecki 2002).

En función del origen geográfico del germoplasma perteneciente a la Estación Experimental de Videira EPAGRI en Santa Catarina, se distinguen dos grupos: el “Tipo Brasil” que es encontrado en Santa Catarina y el nordeste de Río Grande del Sur, con semillas grandes (0,45 a 0,60 grs en 100 semillas) y hojas con cara abaxial verde clara con pilosidad blanquecina corta y rala. A este grupo pertenecen las accesiones colectadas en Brasil; y el “Tipo Uruguay” con ocurrencia al norte de Uruguay y en las sierras del sudeste de Río Grande del Sur, con semillas pequeñas (0,20 grs en 100 semillas) y hojas con cara abaxial blanco-ceniza con pilosidad blanca y densa. A este grupo pertenecen las accesiones de Nueva Zelanda, Israel, Estados Unidos y Uruguay (Nodari et al. 1997, Ducroquet et al. 2000a). Se debe tener en cuenta que pese a los estudios realizados sobre diversidad genética, aún no ha sido demostrado de forma inequívoca la existencia de estos dos Tipos descriptos (Santos, 2005).

En Uruguay, desde 1998, la Facultad de Agronomía en su Estación Experimental ubicada en el departamento de Salto (EEFAS) estudia la diversidad genética, el valor agronómico y potencial comercial de especies nativas como guayabo del país (*Acca sellowiana* (Berg) Burret), arazá (*Psidium cattleianum* Sab.), pitanga (*Eugenia uniflora* L.), guaviyú (*Myrcianthes pungens* (Berg) Legr.) y ubajay (*Hexachlamis edulis* (Berg) Legr. et Kaus.) (Vignale y Bisio, 2005). En el caso de guayabo se ha instalado en el Jardín de Introducción una colección que actualmente cuenta con 80 accesiones, 20% provenientes de zonas silvestres y subespontáneas, 54% de parques y jardines y 26% cultivadas con fines comerciales (Cabrera y Vignale, 2010). El programa incluye la prospección, colecta, introducción, caracterización y estudio de características de adaptación de las especies al cultivo sistematizado (sobrevivencia, crecimiento vegetativo, presencia de enfermedades), fenología vegetativa y reproductiva, producción (número y peso de las frutas, alternancia productiva) y calidad de fruta (calibres, color, firmeza, % de pulpa, características de la pulpa, nº de semillas, sólidos solubles, acidez). Se ha encontrado una gran diversidad genética en cuanto a características vegetativas de las plantas y de frutos. Se ha observado diversidad en los frutos en forma (desde redondos a elongados), peso (5 a 90 gr), color (de verde oscuro a verde claro), calidad interna, producción, época de madurez y espesor de cáscara. Se ha observado también materiales con presencia de antracnosis (*Colletotrichum gloesporioides* Penz.) en sus frutos (Vignale y Bisio 2005, Rivas et al. 2007).

La Facultad de Agronomía junto con INIA (Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria) y el MGAP (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca) han realizado prospecciones de materiales con posible interés frutícola a nivel nacional desde el año 2000. Se han colectado materiales de diferentes regiones del país, como por ejemplo: Cuchilla de Laureles (Tacuarembó), Mansavillagra y Cerro Chato (Florida), Isla del Naranjo (Río Negro), Quebrada de los Cuervos (Treinta y Tres), Sierra de Ríos (Cerro Largo), Melilla (Montevideo), Juanico (Canelones). Dichos materiales son seleccionados, propagados por semilla y/o por estaca, e instalados en los Jardines de

Introducción de EEFAS, INIA y predios de productores de diversas regiones del país. (Cabrera y Vignale, 2010).

Complementario a las evaluaciones del material colectado en EEFAS e INIA, se estudió la diversidad genética y valor agronómico de poblaciones silvestres y materiales seleccionados por pobladores locales en Uruguay, mediante el proyecto: “Primer estudio sistemático de las poblaciones de *Acca sellowiana* (Berg) Burret como recurso genético” durante el 2005-2007 (Pritsch et al., 2007). Se estudió la diversidad genética mediante caracteres morfológicos (Puppo, 2008) y moleculares (Baccino et al., 2010) de cuatro poblaciones silvestres ubicadas en las zonas de Quebrada de los Cuervos (Treinta y Tres), Valle Edén y Cuchilla de Laureles (Tacuarembó) y Cañitas (Cerro Largo). Ambos estudios indicaron altos niveles de diversidad genética dentro de las poblaciones, como era de esperar para una especie predominantemente alógama. La población de la Quebrada de los Cuervos fue la que presentó la mayor diversidad interna. La diversidad entre poblaciones se atribuye a efectos fundacionales, selección natural y aislamiento geográfico entre ellas, siendo la población de Valle Edén la que se distinguió claramente del resto.

Cunda (2006) estudió 14 plantas de 28 años de edad, de un monte comercial proveniente de semillas cosechadas de un árbol de guayabo seleccionado por un productor frutícola de Montevideo. Se observó una notoria variabilidad entre plantas, a pesar del grado de parentesco entre ellas en cuanto a características productivas y calidad de fruta, permitiendo una primera selección de materiales promisorios.

2.1.4. Potencial de guayabo del país

El potencial de guayabo del país es fundamentado en una serie de aspectos favorables que tienen que ver con su condición de especie nativa, las características del fruto en cuanto a sabor y aroma particulares y valor nutritivo, y sus alternativas de comercialización.

La diversidad genética de la especie presente en el país, siendo el noreste del mismo centro de diversidad primario, permite la ampliación de la base genética para la selección de materiales con características promisorias para la fruticultura, su utilización en programas de mejoramiento y el diseño de programas de conservación *in situ* y *ex situ*. Varios trabajos de investigación y tesis de grado han estudiado la distribución, diversidad genética y valor agronómico de poblaciones silvestres y variedades locales señalando la existencia de importante diversidad en cuanto a características morfo-fenológicas como productivas (Talice et al. 1996, Vignale y Bisio 2005, Cunda 2006, Pritsch et al. 2007, Puppo 2008, Quezada et al. 2008, Baccino et al. 2010). Todo ello manifiesta un valioso potencial que pertenece a nuestra flora indígena en vías de revalorización.

El hecho de que sea una especie nativa también implica una buena adaptación a las condiciones edafoclimáticas existentes en nuestro país, siendo ésta una ventaja para su utilización en sistemas de producción orgánicos. De esta manera, se suma el beneficio de lograr un producto diferenciado no sólo por su condición de fruto nativo sino también por ser un producto orgánico alcanzando un mayor “valor agregado”.

En un estudio sobre los aspectos nutricionales de especies nativas se señala que para guayabo del país y la palma butiá (*Butia capitata*) el contenido de microelementos con importancia nutricional (Ca, Mg, Na, K, Cu, Fe, Mn, Zn, Ni, Co, Se y P) superan ampliamente los encontrados en otras frutas consumidas en nuestro país como es el caso de ananá, banana, ciruela blanca, durazno, frutilla, higo, kiwi, limón, mandarina, mango, melón, membrillo, naranja, pera, pomelo y sandía (Martínez et al., 2010). También el guayabo del país es rico en vitamina C (35mg/100gr) comparable al de la naranja, y iodo (3mg/100gr) (Ducroquet et al., 2000a).

En lo que refiere a la comercialización, según un estudio de la respuesta de potenciales consumidores frente a la degustación de guayabo del país, se obtuvo que los mejores atributos son el sabor y el aroma, mientras que el color del fruto produce inseguridad asociándose con inmadurez y alta acidez. Suponiendo un desarrollo de la producción de guayabo, se debería implementar su promoción y difusión basándose en que el mismo cubre varias necesidades de los consumidores: fruta fresca, aspectos nutricionales positivos, un producto diferenciado por ser nativo, época de maduración con pocas frutas competidoras (abril-mayo) (Rivas et al. 2007, Camussi 2010).

Otro aspecto que hace a la comercialización de la fruta en fresco es la vida poscosecha siendo para guayabo relativamente buena. Se señalan aproximadamente 4 semanas a 4° C con 5 días de vida en mostrador a 20° C para la mayoría de los cultivares comerciales en Nueva Zelanda (Thorp y Bielecki, 2002). Por otro lado se recomienda almacenar la fruta a 5°C ± 1°C a 90-95% HR, por 4 a 5 semanas dependiendo del cultivar y estado de madurez (Kader, s.f.).

Además del consumo como fruta fresca, el guayabo del país se presta para numerosas formas de procesamiento, ya exploradas comercialmente en Nueva Zelanda para el mercado local y asiático. Algunos ejemplos de estos productos son: helados, jugos concentrados, mezcla de jugos, néctar, vinos, licores, chips deshidratados para mezcla con cereales, conservas, mermeladas (Thorp y Bielecki, 2002). En Uruguay existen algunos emprendimientos artesanales que producen derivados del guayabo del país (mermelada, jalea, dulce de corte, confitado, en almíbar, fermentado, destilado de fermentado) (Rivas et al. 2010, Irisity et al. 2010).

Tomando en cuenta el valioso potencial para la domesticación y elaboración de productos innovadores del guayabo, se puso en marcha durante el 2009-2011 el proyecto “Valorización de los recursos genéticos del guayabo del país (*Acca sellowiana*) como

alternativa para el desarrollo local sostenible en la Quebrada de los Cuervos (Treinta y Tres)” mediante la metodología de investigación de acción participativa. El desafío más destacado se concentra en el logro de niveles de organización del colectivo que permitan asumir la producción, elaboración y/o comercialización en común (Rivas et al., 2010). Este es un ejemplo donde se articula el conocimiento generado por la academia y el de los pobladores locales, contribuyendo con el desarrollo local teniendo como actor principal al guayabo del país.

2.2. AUTOINCOMPATIBILIDAD Y DEPRESIÓN ENDOGÁMICA

La autoesterilidad en plantas es manifestada por la reducción del número de semillas y frutos obtenidos por autopolinización en relación al obtenido por polinización cruzada. Las dos causas principales de autoesterilidad que han sido identificadas son: la autoincompatibilidad genética y la depresión endogámica temprana.

2.2.1. Autoincompatibilidad

La autoincompatibilidad (AI) es uno de los sistemas más importantes utilizados por la mayoría de las plantas con flor para prevenir la autofertilización y así generar y mantener la diversidad genética dentro de la especie (de Nettacourt 1977, Barret 1988, Richards 1997). Los sistemas de AI son ampliamente distribuidos entre taxas de plantas con flor y son reportados en por lo menos 19 órdenes y 71 familias incluyendo monocotiledóneas y dicotiledóneas, y plantas de todas las regiones geográficas (Barret, 1988).

El control post-polinización de la producción de descendencia en angiospermas es regulado, en parte, por una cascada de comunicaciones celulares dentro y entre los tejidos carpelares y el gametofito masculino (grano de polen). La interacción entre el polen compatible y los tejidos carpelares posibilita la doble fertilización, asegurando la retención, reconocimiento y transmisión del gametofito masculino (grano de polen) hacia el gametofito femenino (saco embrionario). En contraste, la deposición de polen incompatible sobre los estigmas invoca una serie de respuestas, resultando en el reconocimiento y rechazo del propio polen como resultado de diversos mecanismos de autoincompatibilidad (Sage et al., 2001).

La reacción de AI es controlada, en la mayoría de las especies, por un único *locus S* con múltiples alelos. La inhibición del polen ocurre cuando el mismo alelo *s* es expresado tanto por el polen como por el pistilo (Takayama e Isogai, 2005).

Muchas especies exhiben variación en la expresión de la AI debido a factores externos e internos. Las altas temperatura y humedad, así como la senescencia de la planta y de la flor, reducen los niveles de AI (Horisaki y Niikura, 2008). A este cambio en el nivel de AI se le denomina AI incompleta o débil, o auto-compatibilidad parcial.

Probablemente represente una cantidad de fenómenos que afectan la interacción polen-pistilo, concretamente la velocidad de germinación y/o la tasa de crecimiento del tubo polínico del propio polen y el externo (Stephenson et al., 2000).

En casos extremos, las plantas fuertemente autoincompatibles no formarán frutos y semillas a partir de flores autopolinizadas, por lo que en la mayoría de los casos, la autoincompatibilidad se expresa por una baja productividad de frutos y semillas en autopolinizaciones, comparado al número de frutos y semillas formados por polinizaciones cruzadas (Bittencourt, 2003).

Tres sistemas principales de AI han sido caracterizados en las plantas con flor: autoincompatibilidad homomórfica gametofítica (AIG), homomórfica esporofítica (AIE) y heteromórfica (AIH) (Gibbs y Bianchi, 1999). El término homomórfico se refiere a las flores de las especies que presentan tal sistema de AI, las cuales son morfológicamente homogéneas no variando en cuanto a la altura de las anteras y del estigma (Bittencourt, 2003).

2.2.1.1. Autoincompatibilidad homomórfica gametofítica

En el sistema de AIG la reacción de incompatibilidad ocurre cuando el producto del alelo s del gametofito masculino (grano de polen o tubo polínico) encuentra el producto de un alelo s idéntico en el tejido transmisor del estilo. El término *gametofítico* que le da nombre a este sistema, hace referencia a que la reacción de incompatibilidad está determinada por el alelo s portado por el gametofito masculino. Una angiosperma diploide con una constitución alélica s_1s_2 para el *locus* S produce cantidades equivalentes de granos de polen portadores de los alelos s_1 y s_2 . El tipo de polen s_1 es incompatible con plantas portadoras del alelo s_1 , y el tipo de polen s_2 es incompatible con plantas portadoras del alelo s_2 . Así, los cruzamientos $s_1s_2(\text{♀}) \times s_1s_2(\text{♂})$, $s_1s_2(\text{♀}) \times s_1s_3(\text{♂})$ y $s_1s_2(\text{♀}) \times s_3s_4(\text{♂})$, resultarán en 0%, 50% y 100% de compatibilidad respectivamente (Bittencourt, 2003). El rechazo del propio polen ocurre en el estilo durante el crecimiento del tubo polínico (Barret 1988, Takayama e Isogai 2005).

2.2.1.2. Autoincompatibilidad homomórfica esporofítica

En el sistema de AIE ambos alelos s presentes en la planta dadora de polen (o esporofito diploide) determinan la reacción de incompatibilidad. Aunque una planta s_1s_2 produzca cantidades equivalentes de granos de polen portadores de los alelos s_1 y s_2 , ambos tipos de polen son incompatibles con las plantas que presentan los alelos s_1 o s_2 . Cada grano de polen, aunque posea apenas un alelo s , es potencialmente capaz de desencadenar la reacción de incompatibilidad para ambos de los alelos presentes en el esporofito en el cual el polen fue formado. Por lo tanto, los cruzamientos $s_1s_2(\text{♀}) \times s_1s_2(\text{♂})$, $s_1s_2(\text{♀}) \times s_1s_3(\text{♂})$ y $s_1s_2(\text{♀}) \times s_2s_3(\text{♂})$, serán 100% incompatibles, mientras que el cruzamiento $s_1s_2(\text{♀}) \times s_3s_4(\text{♂})$ será 100% compatible. El rechazo del propio polen ocurre

en la superficie estigmática, tanto por la anulación de su hidratación o por la rápida detención del crecimiento del tubo polínico en la superficie estigmática (Barret 1988, Takayama e Isogai 2005).

2.2.1.3. Autoincompatibilidad heteromórfica

El sistema de AIH está frecuentemente asociado a la heterostilia. La existencia de diferentes formas florales en cuanto al largo del estilo y anteras, en individuos pertenecientes a la misma especie, es llamada heterostilia (Ganders, 1979). De ahí el término *heteromórfico* que le da nombre a este sistema. Especies con distilia tienen dos tipos de arquitectura floral combinando estilo largo con anteras cortas, y estilo corto con anteras largas. Especies con tristilia están compuestas de tres tipos de arquitectura floral caracterizados por estilos largo, medio y corto (de Nettacourt, 1977). Debido a la asociación entre la heterostilia y la AIH, este sistema es más fácilmente reconocido en la naturaleza (Ganders, 1979).

El control genético del polimorfismo floral está estrechamente relacionado con el control genético de la autoincompatibilidad. En la mayoría de las especies con distilia y tristilia, la autopolinización y la polinización entre plantas con formas florales semejantes, dan como resultado cruzamientos incompatibles. El tipo de AI en especies heterostílicas es esporofítica, ya que el rechazo del polen es determinado por el esporofito que lo produjo. En los sistemas homomórficos de incompatibilidad el control es multialélico, mientras que en la AIH el control es dialélico (Ganders, 1979). La inhibición del polen es estigmática o estilar (Barret, 1988).

2.2.2. Autoincompatibilidad tardía

Los sistemas de AIG, AIE y AIH son genéticamente controlados por mecanismos fisiológicos, previniendo la germinación del propio polen sobre el estigma o el crecimiento del tubo polínico hasta el ovario. Dichos mecanismos son pre-zigóticos, por lo tanto, la ocurrencia de autopolinización no resulta en autofertilización (Gibbs y Bianchi, 1999). Existe un sistema diferenciado de autoincompatibilidad en el cual frutos provenientes de flores autopolinizadas son abortados, a pesar del crecimiento satisfactorio del tubo polínico a través del estilo llegando a los óvulos, determinando un sistema de incompatibilidad tardía (Seavey y Bawa, 1986).

Según Seavey y Bawa (1986), existen 3 tipos de autoincompatibilidad tardía (AIT): 1) cuando la inhibición de los tubos polínicos incompatibles se procesa en el ovario, antes de que los mismos alcancen los óvulos (inhibición pre-zigótica); 2) cuando la inhibición de los tubos polínicos incompatibles tiene lugar después de la penetración de los óvulos, pero sin que ocurra fertilización (inhibición pre-zigótica); y 3) cuando el rechazo de los tubos polínicos incompatibles se procesa luego de la formación del cigoto (inhibición pos-zigótica).

En la familia Myrtaceae fueron identificadas evidencias de mecanismos de autoincompatibilidad de acción tardía en las siguientes especies: *Eucalyptus regnans*, *Eucalyptus woodwardii*, *Eucalyptus cladocalix*, *Eucalyptus leptophylla*, *Thryptomene calycina*, *Gomidesia fenzliana*, *Gomidesia lindeniana*, *Gomidesia pubescens*, *Metrosideros excelsa*, *Eucalyptus globulus* ssp. *Globulus*, *Eucalyptus nitens* (Sedgley et al., Sedgley y Smith, Ellis y Sedgley, Pound et al., citados por Finatto, 2008) y *Blepharocalyx salicifolius*, *Campomanesia velutina*, *Siphoneugena densiflora* (Proença y Gibbs, 1994).

En guayabo del país (*Acca sellowiana* (Berg) Burret), Finatto (2008) demostró la presencia de barreras de autoincompatibilidad tardía al observar que la inhibición de los tubos polínicos ocurrió luego de la formación del cigoto (inhibición pos-zigótica), con la consiguiente abscisión de la totalidad de los frutos formados por autopolinización. Considerando el hecho de que la autoincompatibilidad tardía puede ser conservada entre taxas de una misma familia botánica (Seavey y Bawa 1986, Gibbs y Bianchi 1999), es razonable que este sistema esté presente en *Acca sellowiana*.

2.2.3. Depresión endogámica temprana

La depresión endogámica puede ser definida como la pérdida de vigor de la descendencia resultante de varios sucesos de endogamia dada por autocruzamiento o cruzamiento entre parientes cercanos (Richards, 1997). Debido a que la depresión endogámica ocurre luego de la fusión de los gametos el efecto es pos-zigótico.

La endogamia causa la pérdida de heterocigosis, aumentando la proporción de locis homocigotos en el genoma de un individuo. Una alta proporción de genes letales recesivos y otros genes desventajosos mantenidos en estado heterocigoto, expresan su fenotipo en el estado homocigoto, resultando en depresión endogámica (Richards, 1997).

La depresión endogámica puede ser expresada en diferentes estados de desarrollo durante todo el ciclo de vida de las plantas: durante el desarrollo embrionario, crecimiento y sobrevivencia de la progenie o reproducción. Cuando la depresión endogámica causa el aborto de la progenie durante el desarrollo embrionario se le denomina depresión endogámica temprana, haciendo referencia al momento del ciclo de vida de la planta en el que se expresa (Charlesworth y Charlesworth, 1987). Durante el desarrollo de la semilla la depresión endogámica puede ser especialmente fuerte dada la gran cantidad de genes que son expresados (Husband y Shemske, 1995).

2.2.4. ¿Autoincompatibilidad tardía pos-zigótica o depresión endogámica temprana?

Tanto la AIT pos-zigótica como la depresión endogámica temprana se manifiestan por la baja producción de semillas como resultado del aborto de embriones, y por la baja producción de frutos formados por autofertilización. Por lo tanto, únicamente con el dato del número de frutos y/o semillas producidas por autopolinización, no es posible distinguir entre ambas alternativas (Charlesworth y Charlesworth, 1987).

Aunque sea conceptualmente simple discriminar entre una acción tardía de AI y una acción precoz de depresión endogámica su verificación experimental puede ser bastante difícil (Charlesworth, 1985).

Varios criterios han sido propuestos de modo de evaluar si el aborto del cigoto o embrión es resultado de la actuación de AI de acción tardía o se debe a la acción de depresión endogámica temprana determinada por el genotipo del cigoto (Charlesworth 1985, Seavey y Bawa 1986, Sage et al. 1994). Estos criterios incluyen: 1) Tiempo en el que ocurre el aborto del cigoto/embrión/endosperma. El aborto uniforme en un único estado de desarrollo es indicador de AI, mientras que el aborto continuo en varios estados de desarrollo, es indicador de depresión endogámica temprana; 2) Variación en la producción de semillas resultantes de autopolinización entre individuos de una población. Una variación en el número de semillas por autopolinización entre individuos de una población es esperada cuando operan mecanismos endogámicos. Aquellos individuos con baja proporción de genes letales recesivos en su genoma deberían aproximarse a la producción normal de semillas. La no producción o casi nula producción de semillas (cero o casi cero) en la mayoría de los individuos en una población genéticamente variable, indica la actuación de mecanismos de AI; 3) La AI es tradicionalmente asumida de ser controlada por algunos locus específicos (de Nettacourt, 1977), y la depresión endogámica resulta de la presencia de un elevado número de alelos recesivos deletéreos en el genoma. Por lo tanto, especies AI podrían mostrar segregación dentro de familias para los alelos de autoincompatibilidad, ocurriendo un número variable de grupos compatibles e incompatibles, dependiendo del número de locus e interacción entre ellos.

Finatto (2008) observó en *Acca sellowiana* que a los 30 DDP (días después de polinización), la abscisión de flores autopolinizadas fue de 72%, mientras la abscisión de flores sometidas a polinización cruzada fue de 14% en el mismo período. Los ovarios autopolinizados que permanecían adheridos a la planta madre presentaban aspecto degenerativo y sufrieron abscisión inmediatamente, mientras que aquellos provenientes de polinización cruzada se encontraban vigorosos. En ningún caso de autopolinización se obtuvo fruto. Tales resultados evidenciaron la existencia de autoincompatibilidad de acción tardía.

Comportamiento similar fue verificado por Proença y Gibbs (1994) en *Siphoneugena densiflora*, género de la familia Myrtaceae, donde la abscisión de flores autopolinizadas ocurrió cuatro semanas después de la polinización, sin producción final de frutos. Esta especie es considerada autoincompatible de acción tardía.

En el mismo estudio de *Acca sellowiana* de Finatto (2008) se observó que el acceso auto-compatible presentó significativamente mayor cuajado en el tratamiento de autopolinización, evaluado 30 DDP, comparado con polinización natural, 61% y 57% respectivamente. Sin embargo, el tratamiento de autopolinización presentó significativamente menor proporción de frutos maduros, evaluada 120 DDP, comparado con polinización natural, 48% y 57% respectivamente. En el tratamiento de autopolinización se obtuvo menor número de semillas por fruto, además de menor peso de pulpa y menor tasa de germinación de semillas. Tales resultados sugieren la acción precoz de depresión endogámica.

2.3. POLINIZACIÓN Y MORFOLOGÍA FLORAL

La polinización es el proceso de transporte de los granos de polen desde la antera de una flor al estigma de esa misma flor o de otra. En el monte frutal la polinización debe considerarse como un factor más, cuyo manejo deficiente tiene consecuencias negativas sobre el volumen de fruta producido y su calidad. En la mayoría de las especies frutales, la presencia de semillas es indispensable para que el fruto cuaje, crezca y llegue a madurar. Por lo tanto, si no hay polinización y posterior fecundación de los óvulos, la flor o el frutito muy pequeño aborta y cae (Sozzi, 2007). La especie *Acca sellowiana* sufre de una alta tasa de aborto de flores y frutos variables en forma y tamaño. El desarrollo de frutos pequeños o malformados puede estar relacionado directamente a problemas en la polinización (Stewart y Craig, 1989).

Las flores de guayabo del país son hermafroditas, con separación espacial de estigma y anteras (hercogamia) (Figura 1) y separación temporal de la dehiscencia de las anteras y la receptividad del estigma (dicogamia). El estigma se encuentra receptivo 24 horas antes de la dehiscencia de las anteras (protoginia), pudiendo permanecer receptivo hasta por 10 horas después de la dehiscencia. Dichas características determinan que la alogamia sea la estrategia principal de reproducción de la especie (Stewart y Craig, 1989).



Figura 1. Flor de guayabo del país donde se observa la separación espacial entre anteras y estigma (herkogamia).

En relación a la morfología de la flor, un factor importante que influye en la selección de polinizadores, según Degenhardt et al. (2001), es la distancia entre estigma y anteras (DEA) y la distribución espacial de estambres en la flor. Dicho autor propone 3 clases de DEA: C1 – de 0 a 0,4cm; C2 – de 0,5 a 0,9cm y C3 – de 1,0 a 1,4cm (Figura 2); y 2 clases para la distribución de estambres: Aleatoria (con algunos estambres próximos al pistilo) y Radial (estambres localizados a mayor distancia del pistilo) (Figura 3). Dichos caracteres se mantienen homogéneos en las flores de una misma planta, se comportan de manera independiente uno de otro, y no son dependientes del estado fenológico de la flor, permitiendo, de esta manera, clasificar las plantas en base a estos caracteres, facilitando su identificación (Degenhardt et al. 2001, Finardi 2003).

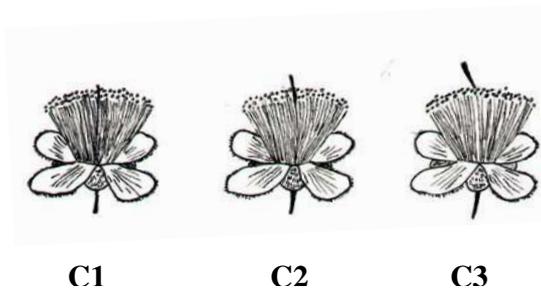


Figura 2. Clases de distancia entre estigma y antera: Clase1 de 0 a 0,4cm (C1), Clase 2 de 0,5 a 0,9cm (C2), Clase 3 de 1,0 a 1,4cm (C3) (Degenhardt et al., 2001).

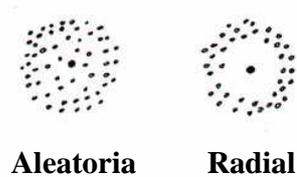


Figura 3. Clases de distribución de estambres: Aleatoria y Radial (Degenhardt et al., 2001).

Debido a la arquitectura floral, las abejas, en especial *Apis mellifera*, a pesar de visitar las flores de *Acca sellowiana* en busca de polen como recompensa floral, no se comportan como polinizadores eficientes. La distancia radial de los estambres al estilo-estigma y el hecho de que el estigma se encuentre más alto que el nivel de las anteras, dificulta que las abejas melíferas transfieran polen de las anteras hacia el estigma, siendo

su costumbre no tocarlo cuando colectan polen (Figura 4). Más aún, las abejas visitan las flores durante la fase masculina (dehiscencia de las anteras), por lo que es probable que el polen sea depositado sobre estigmas no receptivos (Stewart y Craig, 1989). Según Ducroquet et al. (2000b), *Apis mellifera* es ineficiente en la polinización de plantas autoincompatibles, pero pueden polinizar las autocompatibles. Esto se debe a que apenas transfieren polen de una misma flor para el estigma y esta transferencia ocurre durante el sobrevuelo de la flor para formar el pelet en las corbículas, sin que queden más granos de polen disponibles para la polinización de otras flores en otras plantas. Apenas en las visitas florales de los mangangás *Xylocopa augusti*, *Xylocopa frontalis* y *Bombus atratus* es que hay toque del estigma debido al gran porte de estos insectos. Los mangangás se posan sobre el anillo de anteras y lo recorren rápidamente pasando por encima del estigma, y enseguida vuelan hacia otra flor. Mientras algunas especies de abejas se detienen en la colecta de polen en una determinada planta, los mangangás colectan polen en las flores de una rama, y enseguida parten al forrajeo (recolección de polen) en flores de otra planta, lo que hace que se comporten como polinizadores eficientes.



Figura 4. Abeja *Apis mellifera* colectando polen. La distancia entre el estigma y las anteras y de los estambres al estilo-estigma dificulta una eficiente polinización.

Varios trabajos sobre biología de la polinización han demostrado que los pájaros de grande y mediano porte son los agentes polinizadores más efectivos de guayabo del país. Ya en 1912, Popenoe mencionaba a los pájaros como polinizadores, observando que éstos al visitar las flores con el interés de comer sus pétalos carnosos y dulces, transfieren el polen al rozar su pecho contra las flores. Esto es debido a que los pétalos proveen azúcar como recompensa floral, aumentando durante la fase femenina de la flor (estigma receptivo), con su pico máximo durante la fase masculina (dehiscencia de las anteras) (Stewart y Craig, 1989). Posteriormente, estudios de polinización conducidos en Nueva Zelanda, indican que las especies de pájaros más efectivos en la polinización son *Turdus merula* y *Acridotheres tristis* (Stewart y Craig, 1989). En Santa Catarina, Brasil, fueron observados pájaros alimentándose de los pétalos, principalmente de la familia Thraupidae y Turdidae (Ducroquet et al., 1997).

Considerando la apariencia de la flor de *Acca sellowiana* (color y tamaño), el tipo de recurso floral disponible (pétalos azucarados) y el número de estambres presentes (valores medios entre 47,4 y 61,7), puede caracterizar un síndrome de polinización ornitófila (Finardi, 2003). Sin embargo, este mismo autor sugiere que los

insectos también desempeñan un papel importante en la polinización cruzada de *Acca sellowiana*, pudiendo complementar la polinización ornitófila, una vez que el cuajado en el sistema de polinización natural, atribuida tanto a pájaros como insectos, fue muy superior al obtenido en el sistema de polinización apenas entomófila.

Degenhardt et al. (2001) evaluó la contribución de los diferentes agentes polinizadores de *Acca sellowiana* dentro de las diferentes clases de arquitectura floral y observó, que en plantas con DEA mayor, pertenecientes a la clase 3 (C3- de 1,0 a 1,4cm), la polinización es más dependiente de pájaros, debido a la mayor distancia entre estigma y anteras. Esta misma razón puede ser la causa de que la polinización por insectos sea menor en plantas con DEA C3, en comparación con plantas de DEA menor C1 y C2. Tecnologías que impliquen la utilización de agentes polinizadores con tamaño corporal pequeño, como las abejas domésticas o especies de mangangás del género *Bombus*, serían más adecuadas en plantas con flores de menor distancia entre estigma y anteras.

La distribución de estambres en la flor, radial o aleatoria, también puede estar ejerciendo influencia sobre la polinización, una vez que las flores con estambres bien distribuidos presentan mayor probabilidad de que algunos de estos se localicen bastante próximos al estigma, facilitando que los insectos, al coleccionar el polen de las anteras, los toquen (Finardi, 2003).

Estudios realizados por Finardi (2003), Finatto (2008), indican que las flores con mayor DEA C3 presentan número de frutos maduros, peso de fruto, peso de pulpa y número de semillas significativamente mayor cuando son sometidos a polinización libre y cruzada, en comparación a las plantas con DEA menor C1 y C2. Dicho aspecto puede estar correlacionado con el número de óvulos, que es significativamente mayor para flores con DEA C3 respecto de C1 y C2.

2.4. CRECIMIENTO DEL FRUTO

Tras la fecundación o el estímulo partenocárpico del ovario, éste inicia su desarrollo hasta convertirse en fruto maduro. Esta transición tiene lugar en fases sucesivas con características bien definidas pero variables en duración según las condiciones ambientales, especies y variedades (Agustí, 2004).

El primer patrón de crecimiento sigue un modelo representado por una curva sigmoidea suave, ejemplificada por el crecimiento de manzanas, peras y frutos cítricos en general. Un segundo patrón de crecimiento se asocia a un modelo de curva sigmoidea doble, visualizada como dos curvas sigmoideas sucesivas. Las uvas, arándanos, higos y frutos de carozo como duraznos, nectarinas, cerezas y aceitunas son algunos ejemplos de frutos que manifiestan este patrón de crecimiento (Sozzi, 2007).

En ambos modelos se distinguen 3 fases: un período inicial de crecimiento exponencial caracterizado por una activa división celular (fase I), seguido de un período de crecimiento por aumento del tamaño celular (fase II), y un período final en el que el fruto cesa prácticamente su crecimiento y madura (fase III). En algunos frutos, los que poseen el endocarpo duro (carozo), la transición de la fase I a la fase II se caracteriza por presentar un estado intermedio en el que el crecimiento del fruto se detiene al mismo tiempo que se lignifica el endocarpo; esta fase sin crecimiento da lugar a una curva doble sigmoide.

En guayabo del país existen reportes en los que la curva de crecimiento del fruto se considera sigmoide y en otros doble sigmoide. Harman (1987) reporta que el cultivar 'Mamooth' de origen neozelandés mostró un patrón de crecimiento del fruto medido en diámetro transversal y longitudinal, de tipo doble sigmoide, independientemente del momento de cuajado. Entre los 20 y 70 días después de anthesis (DDA) el crecimiento fue lineal y rápido; entre los 70 y 90 DDA la tasa de crecimiento declinó y luego de los 90 DDA se produjo un aumento rápido del crecimiento llegando al doble de su tamaño. El crecimiento continuó hasta su caída del árbol aproximadamente a los 120-140 DDA.

Por otro lado, Rodríguez et al. (2006) reporta que en los clones de guayabo del país, 41 (Quimba) y 8-4, las variables diámetro transversal y longitudinal, peso fresco y seco, exhibieron una curva de tipo sigmoide simple. El aumento de los diámetros y pesos presentó 3 fases: la primera se caracterizó por tener un crecimiento lento sin aumentos significativos, con una duración de 70 y 56 DDA en los clones 41 (Quimba) y 8-4; la segunda y tercer fase presentaron las mayores tasas relativas de crecimiento, ocurriendo la máxima tasa en la segunda etapa. La duración de esta última fue hasta los 126 DDA en ambos clones y la tercera desde los 126 DDA hasta la madurez fisiológica a los 147 y 154 DDA en los clones 8-4 y 41 (Quimba).

Según Thorp y Bielecki (2002) la dinámica de crecimiento del fruto del cultivar 'Apollo' medido en diámetro es lenta durante la primera etapa y luego de los 100 DDA la tasa de crecimiento se acelera, alcanzando su máximo en los últimos 40 días, donde el crecimiento del fruto se incrementa rápidamente hasta los 150 DDA cuando alcanza su maduración. También señalan que los frutos cuajados tardíamente parecen alcanzar a aquellos cuajados tempranamente, dado que ambos comienzan el período de rápido crecimiento (últimos 40 días hasta maduración) de manera simultánea, alcanzando la maduración de forma conjunta, independientemente del momento de cuajado.

2.5. CARACTERIZACIÓN

Para la selección de genotipos de guayabo del país (*Acca sellowiana* (Berg) Burret) con características deseables para su cultivo comercial o para su utilización en programas de mejoramiento, es fundamental el estudio de las características o atributos morfológicos y productivos. De esta manera, se profundiza en el conocimiento de la

diversidad genética de la especie presente en el país y se amplía la base genética para la selección.

Estas características o rasgos medibles observados en un individuo o accesión de un banco de germoplasma son definidos como “descriptores”. Su uso facilita la clasificación y almacenamiento de datos, así como el intercambio y utilización del material genético (Bioversity International, 2007).

Los descriptores pueden clasificarse en cualitativos o cuantitativos. Los cualitativos son aquellos expresados en estados discontinuos y los cuantitativos son medidos, contados o pesados.

Los descriptores utilizados en estudios de caracterización de la especie han sido adaptados de listas oficiales pertenecientes a otras especies (Bioversity International, 2007), ya que actualmente no existe una lista de descriptores específica para guayabo del país.

Las experiencias de caracterización de individuos de *Acca sellowiana* en Uruguay han sido en base a descriptores morfológicos cuantitativos y cualitativos de planta, hoja, flor y fruto, así como también sobre observaciones fenológicas, vegetativas, de comportamiento productivo y sanitario. En el Cuadro 1 se detallan los descriptores morfológicos utilizados por los distintos grupos de investigación nacional que han trabajado con la especie (Tálice et al. 1996, Vignale y Bisio 2005, Cunda 2006, Puppo 2008).

En el estudio de la diversidad genética de poblaciones silvestres de *Acca sellowiana* en Uruguay basado en caracteres morfológicos (Puppo, 2008), se validaron 8 descriptores cuantitativos y 7 cualitativos para la caracterización de plantas dado su poder discriminante para diferenciar plantas (Cuadro 1, marcados con asterisco). Se propuso que estas variables sean consideradas en una lista de descriptores de la especie.

Para las observaciones del comportamiento fenológico, productivo y sanitario los descriptores que se han utilizado son: período e intensidad de floración, momento e intensidad de brotación, entrada en producción, rendimiento, alternancia productiva, época de madurez, problemas sanitarios en la cosecha (Vignale y Bisio 2005, Cunda 2006).

Cuadro 1. Descriptores de caracterización cuantitativos y cualitativos utilizados en guayabo del país (*Acca sellowiana* (Bergl) Burret).

Descriptores		
	Cuantitativos	Cualitativos
Planta	Diámetro de copa Altura de copa Altura de inserción de primera rama Diámetro del tronco Número de troncos	Forma de la planta Hábito de crecimiento Densidad de ramas
Hoja	Largo de hoja Ancho de hoja Relación largo-ancho de hoja	Forma de hoja Forma del ápice Forma de base Color del haz
Flor	Distancia estigma-antera* Abertura floral Número de estambres* Largo del pistilo	Clases de distancia estigma-antera* Distribución de estambres Color de pétalos
Fruto	Altura de fruto* Diámetro de fruto* Relación altura-diámetro de fruto Peso de fruto* Peso de pulpa* Espesor de cáscara* Diámetro de pulpa Resistencia de cáscara* Sólidos solubles totales Acidez Titulable Número de semillas por fruto Peso de semillas Peso de 100 semillas	Forma de fruto* Forma del ápice Forma de la base Protuberancia en base Posición del ápice Posición de los sépalos* Rugosidad* Color de piel Persistencia del pistilo Color interno de la cáscara* Color de la pulpa* Espacio pulpa-cáscara Dureza de cáscara*

* Descriptores validados (Puppo, 2008).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. MATERIALES

El presente trabajo se realizó en un monte de guayabo del país (*Acca sellowiana* (Berg) Burret) de 8 años de edad, propiedad del Sr. Juan Luís Delpiano, ubicado en Cno. Cuatro Piedras, Progreso, departamento de Canelones. La latitud es 34°38'27.50 S, longitud 56°16'26.61 N y la altitud es de 37m sobre el nivel del mar. Según datos históricos (desde 1972 al presente) de la estación meteorológica de la Estación Experimental INIA Las Brujas, ubicada a 7 km del predio en estudio, la temperatura media anual es de 16,8°C y la precipitación media anual del país oscila entre 900 y 1400 mm. Según la información CONEAT, predominan suelos del grupo 10.8a que corresponden a Vertisoles Rúpticos Típicos y Lúvicos y Brunosoles Eutrícos y Subéutrícos Típicos, de color negro o pardo muy oscuro, textura franco arcillo limosa, fertilidad alta y moderadamente bien drenados.

El experimento se llevó a cabo entre octubre de 2007 y mayo de 2008. El monte ocupa una superficie de 512 m², con un marco de plantación de 4m entre plantas y 4m entre filas, con una densidad de plantación de 625 plantas/há. La procedencia de todas ellas es de semilla (Figura 5).



Figura 5. Vista del predio e identificación del monte en estudio de guayabo del país.
Fuente: Google Earth (s.f.)

El manejo del monte incluye la aplicación de cama de pollo, poda poscosecha durante mayo-junio y el raleo de frutos a un tamaño de aproximadamente 15 mm de diámetro ecuatorial.

Se seleccionaron 3 plantas por diferentes características comerciales de sus frutos, las que fueron identificadas como P1, P2 y P3. En base a la información proporcionada por el productor, la P1 se caracteriza por dar fruta de maduración temprana, la P2 por alta producción, constante y con frutos de tamaño grande y la P3 por ser una planta de alto vigor y fruto de sabor agradable.

3.2. METODOLOGÍA

3.2.1. Evaluación de autocompatibilidad

Para evaluar la presencia o ausencia de mecanismos de autoesterilidad en las tres plantas seleccionadas se aplicaron los siguientes tratamientos de polinización: T1 - polinización natural; T2 - autopolinización espontánea; y T3 - autopolinización manual. En T2 y T3 las flores fueron cubiertas con tela blanca de 500 micras previo a la antesis para impedir la polinización natural (Figura 6).



Figura 6. Flores embolsadas con tela blanca de 500 micras en los tratamientos T2 (autopolinización espontánea) y T3 (autopolinización manual).

En T3 las flores fueron polinizadas a medida que entraban en estadio fenológico F2 (Ducroquet y Hickel, 1991a), coincidente con el estado de flor completamente abierta con los pétalos en posición horizontal (Figura 7), conformándose un período de polinización de flores de T3 para cada planta. En las polinizaciones se utilizó mezcla de polen compuesto por polen de la misma flor y de flores de la misma planta, y fueron hechas de modo de cubrir toda la superficie del estigma, cuando éste se presentaba con aspecto húmedo indicando su receptividad. Luego de ocurrida la caída de pétalos las cubiertas de tela fueron retiradas.

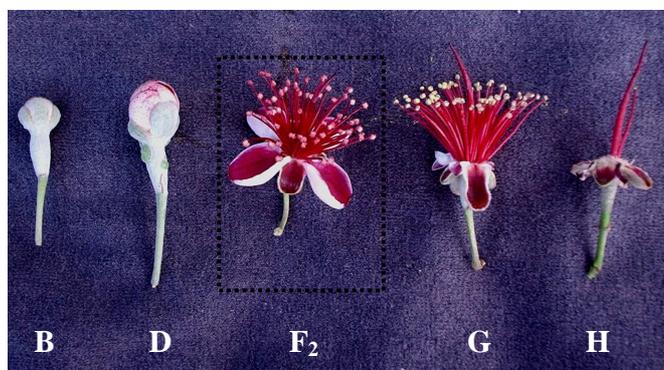


Figura 7. Estadios fenológicos de floración de guayabo del país (*Acca sellowiana* (Berg) Burret) de acuerdo con Ducroquet y Hickel (1991a). La polinización manual del tratamiento T3 se realizó en flores en estadio fenológico F2.

Se evaluó el efecto de cada tratamiento sobre el porcentaje de cuajado final y producción final de frutos. El momento de cuajado final para los tres tratamientos por planta se definió en base a la dinámica de abscisión de frutos. La fecha de evaluación a partir de la cual el porcentaje de abscisión es mínimo hasta cosecha definió el momento de cuajado final. El porcentaje del mismo fue evaluado por la proporción obtenida entre el número de frutos cuajados y el número de flores iniciales.

La producción final de frutos fue evaluada entre los 110 y 120 días después de polinización como la proporción entre el número de frutos a cosechar y el número de flores iniciales. El momento de evaluación de la producción final de frutos en P1 y P2 correspondió a los 15 días antes del comienzo de cosecha y en P3 al comienzo de la misma.

Adicionalmente, se evaluó el número de semillas, peso de fruto y peso de pulpa de los frutos cosechados pertenecientes a los tres tratamientos para cada una de las plantas. El peso del fruto fue medido con balanza digital y el peso de pulpa se obtuvo de la diferencia entre el peso del fruto y el peso de la cáscara también medido con balanza digital.

En cada genotipo o planta seleccionada, el diseño del experimento fue de bloques completos al azar. Cada planta se dividió en 2 bloques según su orientación con respecto a la luz. El bloque I correspondió a la orientación noreste y el bloque II a la orientación suroeste. Cada bloque fue conformado por 15 brotes de primavera por cada uno de los tres tratamientos, siendo cada brote la unidad experimental. De cada brote se evaluaron las 2 flores ubicadas en la base del mismo (Figura 8). Por lo tanto, fueron evaluadas en total 60 flores por tratamiento por planta.



Figura 8. Brote de primavera utilizado en los tratamientos T1, T2 y T3. Se evaluaron las 2 flores ubicadas en la base del brote.

Las variables proporción de cuajado final y proporción de frutos a cosecha se analizaron utilizando un Modelo Lineal Generalizado, asumiendo distribución binomial y función de enlace logit. La comparación de medias de tratamientos se realizó mediante la prueba Chi-cuadrado. Los datos fueron procesados en el programa estadístico SAS versión 1997.

El análisis de las variables número de semillas, peso de fruto y peso de pulpa se realizó en base al promedio obtenido de los frutos cosechados pertenecientes a cada tratamiento (T1, T2 y T3) para cada una de las 3 plantas.

3.2.2. Caracterización de flor y fruto

Para la caracterización fenotípica de las 3 plantas seleccionadas se utilizaron características de flor y fruto. Se realizó en base a una lista de descriptores utilizados por los distintos grupos de investigación nacional que trabajan con la especie (Tálice et al. 1996, Vignale y Bisio 2005, Cunda 2006, Puppo 2008).

3.2.2.1. Morfología floral

Para la caracterización de flores se evaluaron de forma aleatoria 30 flores por planta en estado fenológico F2 (plena flor con pétalos a 90°) según Ducroquet y Hickel (1991a). En el Cuadro 2 se presentan las variables cuantitativas y cualitativas que se propusieron como descriptores de flor.

La variable distancia estigma-antenas (DEA) se midió con regla centimetrada desde el estigma al conjunto de estambres. Se analizó en base a estadísticos descriptivos: media, mínimo, máximo, desvío estándar y coeficiente de variación. Los datos fueron procesados en el programa estadístico Infostat, versión 2009.

Las variables distribución de estambres y clases de distancia estigma-antenas (DEA) se clasificaron según lo propuesto por Degenhardt et al. (2001) (Figuras 2 y 3). Para su análisis se utilizó la proporción del total de flores evaluadas por planta de acuerdo a las clases propuestas.

Si bien el estudio de los caracteres asociados a la morfología floral, definidos como descriptores de caracterización, son insumo para el estudio de la caracterización fenotípica de la especie, en el presente trabajo el análisis y discusión de los resultados obtenidos se presentan relacionando la morfología floral al proceso de polinización. Por tanto, se analiza y discute haciendo énfasis en la biología floral de la especie.

3.2.2.2. Caracterización de frutos

Para la caracterización de frutos se colectaron 30 frutos por planta, maduros, sanos en apariencia y representativos del tipo existente en cada planta. En el Cuadro 2 se presentan las variables cuantitativas y cualitativas que se propusieron como descriptores de fruto.

Las variables diámetro ecuatorial, altura de fruto y espesor de cáscara se midieron con calibre digital. La altura del fruto se midió desde la base hasta el ápice sin considerar los sépalos.

La variable peso del fruto fue medido con balanza digital y el peso de pulpa se obtuvo de la diferencia entre el peso del fruto y el peso de la cáscara también medido con balanza digital.

La relación altura/diámetro (A/D) se calculó como el cociente entre la altura y el diámetro ecuatorial del fruto.

Las variables cuantitativas de fruto se analizaron mediante el análisis de varianza (ANAVA) y pruebas de Tukey para la comparación de medias. Los datos fueron procesados en el programa estadístico Infostat, versión 2009.

Las variables cualitativas se midieron en base a las clases utilizadas por los distintos grupos de investigación que trabajan con la especie y se analizaron en base a la proporción de frutos evaluados que pertenecían a cada clase para cada planta.

Cuadro 2. Descriptores cualitativos y cuantitativos, y clases de descriptores cualitativos.

Descriptores			
Flor	Cuantitativos	Cualitativos	Clases
	Distancia estigma- anteras (DEA) (cm)	Distribución de estambres	Radial Aleatoria
Clases de distancia estigma- anteras			Clase 1: 0 a 0,4cm Clase 2: 0,5 a 0,9cm Clase 3: 1,0 a 1,4cm
Fruto	Diámetro ecuatorial (cm)	Forma del fruto	Redondo: $A/D < 1,1$ Oval: $1,1 < A/D < 1,3$ Oblongo: $1,3 < A/D < 1,5$ Elongado: $A/D > 1,5$
	Altura de fruto (cm)	Forma del ápice	Acuminado Redondeado Truncado
	Relación Altura- Diámetro (A/D)	Forma de la base	Con cuello Convexo Truncada Cóncava o deprimido Aguda
	Peso de fruto (gr)	Posición del ápice	Central Asimétrico
	Peso de pulpa (gr)	Posición de los sépalos	Abiertos Semi-erectos Erectos
	Rendimiento de pulpa (%)	Rugosidad de cáscara	Lisa Semi-rugosa Rugosa Muy rugosa
	Espesor de cáscara (mm)	Color de cáscara	verde claro verde verde amarillento verde oscuro
	Número de semillas	Color de la pulpa	Blanco Blanco amarillento Amarillo Marrón Transparente
		Velocidad de oxidación	Rápida: antes de 10min Media: de 10 a 30min Lenta: después de 30min No se oxida
	Número de lóculos	3 4 5	

3.2.3. Comportamiento fenológico y cosecha

Se determinaron las fechas de comienzo y fin de floración, y ondas de plena floración para las tres plantas seleccionadas. La fecha de comienzo de floración fue determinada por la presencia de las primeras flores en estadio fenológico F2. Las fechas de cada onda de plena floración fueron determinadas en el momento en que predominaba el estado fenológico F2 en relación a los estados de botón floral (estadios fenológicos B y C), flores con pétalos caídos (estadio fenológico G) o frutitos ya formados (Figura 7). La fecha de fin de floración fue determinada en el momento en que la cantidad de botones florales no era significativa como para generar una nueva onda de floración.

La producción de frutos de cada planta fue evaluada con una frecuencia de 2 a 10 días, desde el comienzo de su caída natural hasta que el reducido número y tamaño pequeño de frutos que permanecían en el árbol no justificaba su posterior recolección. Se cuantificó el número y peso total por árbol de cada una de las cosechas realizadas. El peso de cada cosecha fue medido con balanza digital.

3.2.4. Crecimiento del fruto

Para evaluar el crecimiento de los frutos se seleccionaron al azar flores en estado fenológico F2 pertenecientes a las dos ondas o picos de floración identificados en cada una de las tres plantas en estudio. En la primera onda de floración fueron marcadas 15 flores y en la segunda 20 flores por contar con mayor cantidad en estado F2. Se registró el diámetro ecuatorial del fruto a los 15 días luego de marcadas las flores y luego cada 7 días hasta su caída natural.

Tanto para evaluar la proporción de frutos que se cosechan en las sucesivas recolecciones, como para graficar la evolución del crecimiento del fruto por planta desde anthesis hasta su caída natural, se utilizaron los datos de aquellos frutos que lograron un diámetro mayor a 2 cm al final del ciclo de crecimiento. Frutos de menor calibre que lograron completar su ciclo fueron considerados como frutos de crecimiento anormal dado que los mismos registraron una tasa de crecimiento prácticamente nula durante todo su período de crecimiento.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

4.1.1. ¿Autoincompatibilidad o depresión endogámica?

Para confirmar la actuación de mecanismos de autoincompatibilidad es necesario el análisis histológico del crecimiento de los tubos polínicos a lo largo del estilo, ovarios y óvulos de flores autopolinizadas y bajo polinización cruzada. Por lo tanto, para la interpretación de los resultados obtenidos en este estudio en cuanto a las posibles causas de la autoesterilidad observada, se toma en cuenta dicho aspecto para su análisis y se discute sobre las diferentes alternativas posibles para su explicación.

En la planta 1, desde polinización a 40 DDP (días después de polinización), las curvas de retención de flores-frutitos provenientes de polinización natural (T1) y autopolinización manual (T3), se comportaron de forma paralela (Figura 9). El porcentaje de abscisión en este período fue de 61.7% en T1 y 58.3% en T3, valores con diferencias significativas (En el Cuadro 3 se presenta el porcentaje de frutos retenidos).

El mismo comportamiento de curvas paralelas se observó en la planta 3 en el período desde polinización a 30 DDP (Figura 11). El porcentaje de abscisión en este período fue de 36.7% en T1 y 38.3% en T3, valores sin diferencias significativas (En el Cuadro 3 se presenta el porcentaje de frutos retenidos).

Para la planta 2, la abscisión de flores-frutitos autopolinizados manualmente (T3) desde polinización a 48 DDP fue menos marcada que en T1 (Figura10), con un porcentaje de abscisión en este período de 61.7% en T1 y 46.7% en T3, sin diferencias significativas (En el Cuadro 3 se presenta el porcentaje de frutos retenidos).

Luego de los 40 DDP, 48 DDP y 30 DDP en las plantas 1, 2 y 3 respectivamente, tanto T1 como T3 continúan abscisionando frutitos a una tasa mayor en T3.

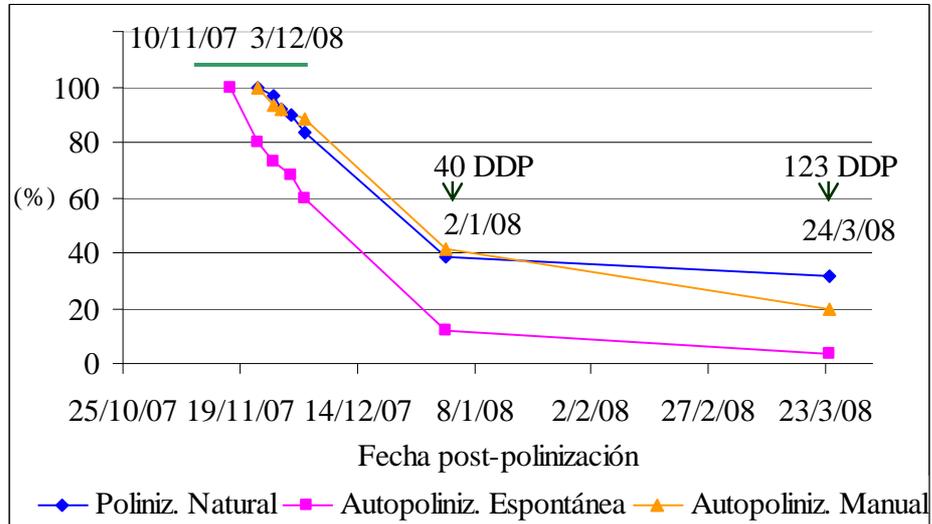


Figura 9. Evolución del porcentaje de retención de frutos en la planta 1.
 — : Período de polinización.

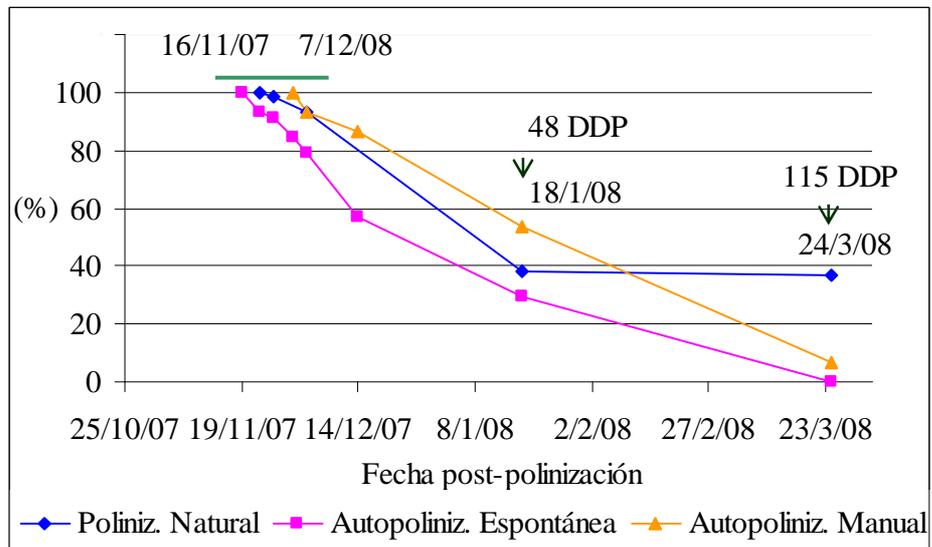


Figura 10. Evolución del porcentaje de retención de frutos en la planta 2.
 — : Período de polinización.

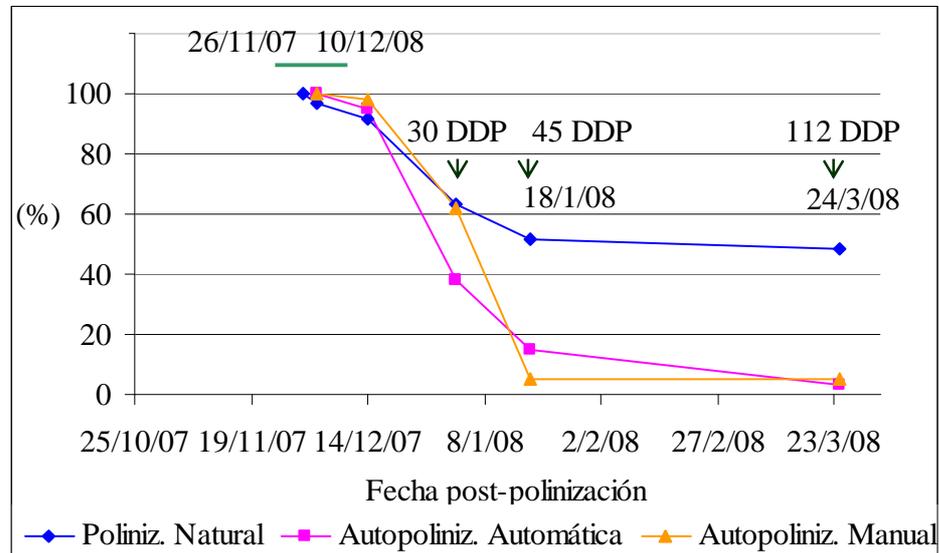


Figura 11. Evolución del porcentaje de retención de frutos en la planta 3.
 — : Período de polinización.

En la planta 2, la caída de frutos de T3 continúa a una tasa similar a la registrada en el período anterior, produciéndose de esta forma una caída aproximadamente lineal desde polinización a cosecha, disminuyendo a un 5.8% de frutos cosechados. En cambio, la abscisión de frutos de T1 desde los 48 DDP hasta cosecha es mínima, disminuyendo de 38.3% a 35.5% (Figura 10, Cuadros 3 y 4).

En la planta 3, T3 continuó abscisionando frutos hasta los 45 DDP disminuyendo de 61.7% a 4.9% de frutos cosechados. Se produjo una caída brusca, marcadamente más acentuada que la registrada en T1, donde la disminución fue de 63.3% a 51.7% en ese mismo período (Cuadro 3). Luego de los 45 DDP el número de frutos de T3 permanece constante hasta cosecha, mientras T1 disminuye a un 48.3% (Figura 11, Cuadros 3 y 4).

En la planta 1, luego de los 40 DDP, T3 disminuyó de 41.7% a 19.8% de frutos cosechados, mientras T1 disminuye de 38.3% a 31.5% de frutos a cosecha (Figura 9, Cuadros 3 y 4).

Cuadro 3. Número de frutos (NF) y porcentaje de cuajado final* (%) por planta y tratamiento.

Sistema de polinización	Planta 1		Planta 2		Planta 3			
	NF (1)	%	NF (2)	%	NF (3)	%	NF (4)	%
Polinización natural (T1)	23	38,3 b	23	38,3 a	38	63,3 a	31	51,7 a
Autopolinización espontánea (T2)	7	11,6 c	17	29,3 a	23	38,3 b	9	14,8 b
Autopolinización manual (T3)	25	41,7 a	32	53,3 a	37	61,7 a	3	4,9 c

***Cuajado final.** Planta 1: (1) 2/1/08 (40 DDP); Planta 2: (2) 18/1/08 (48 DDP); Planta 3: (3) 2/1/08 (30DDP) - (4) 18/1/08 (45 DDP).

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$)

Cuadro 4. Número de frutos (NF) y porcentaje de frutos a cosecha (%) por planta y tratamiento.

Sistema de polinización	Planta 1		Planta 2		Planta 3	
	NF	%	NF	%	NF	%
Polinización natural (T1)	19	31,5 a	22	35,5 a	29	48,3 a
Autopolinización espontánea (T2)	2	3,3 c	0	0	2	3,3 b
Autopolinización manual (T3)	12	19,8 b	4	5,8 b	3	4,9 b

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$)

El número promedio de semillas por fruto en las plantas 1 y 3 disminuyó considerablemente con el tratamiento de autopolinización manual (T3). En la planta 1 la disminución fue de 24.1 semillas en T1 a 9.2 en T3, y en la planta 3 de 38 semillas en T1 a 7 en T3. Para la planta 2 no se obtuvo dato (Cuadro 5).

Cuadro 5. Número de semillas (NS), peso de fruto (PF) y peso de pulpa (PP) promedio de frutos a cosecha por planta y tratamiento. PF y PP en grs. Tamaño de la muestra (n).

Sistema de polinización	Planta 1				Planta 2				Planta 3			
	NS	PF	PP	n	NS	PF	PP	n	NS	PF	PP	n
T1	24,1	24,2	8,8	9	57,7	65,0	21,4	6	38	30,4	13,7	24
T2	12	14,1	4,4	1	0	0	0		-	-	-	
T3	9,2	21,4	6,2	5	-	-	-		7	17	7,6	2

En las tres plantas evaluadas, la proporción de frutos a cosecha en el tratamiento de autopolinización manual (T3) fue significativamente menor al tratamiento de polinización natural (T1), con la producción de por lo menos un fruto en T3 (Cuadro 4).

El menor número de frutos y semillas producidos por autopolinización manual comparados con polinización natural, evidencian cierto grado de autoesterilidad, pudiendo ser el resultado de dos causas principales: la presencia de mecanismos de autoincompatibilidad (AI) o la acción de depresión endogámica.

Si la causa correspondiera a la presencia de barreras de AI que previenen la llegada del tubo polínico hacia el óvulo evitando así su fertilización, en este estudio, la expresión de la AI no sería completa, dada la producción de por lo menos un fruto por autopolinización en las tres plantas. Algunos tubos polínicos llegarían hasta los óvulos efectuando su fertilización, con el consiguiente desarrollo de semillas, evitando así la abscisión de estos frutitos. En *Acca sellowiana* no se tiene evidencia del desarrollo de frutos por partenocarpia, por lo que aquellos ovarios donde sus óvulos no fueron fertilizados, sufrirían abscisión. Por lo tanto, el efecto sería pre-zigótico o pre-fertilización, actuando algún mecanismo de AI dependiendo del lugar donde es rechazado el propio polen: estigma, estilo u ovario.

Por otra parte, la disminución en el número de semillas por fruto provenientes de flores autopolinizadas puede ser consecuencia del aborto de embriones. Se trata de un efecto pos-zigótico, donde los tubos polínicos logran fertilizar los óvulos pero durante el desarrollo embrionario éstos son abortados. Dicho efecto pos-zigótico puede deberse a dos causas: la presencia de AI tardía pos-zigótica o la acción de depresión endogámica temprana.

Uno de los criterios propuestos para evaluar si el aborto del cigoto/embrión es resultado de la actuación de AI de acción tardía o se debe a la acción de depresión endogámica temprana, es el tiempo en el que ocurre dicho aborto (Charlesworth 1985, Seavey y Bawa 1986, Sage et al. 1994) y con ello el aborto de los frutos. Si es uniforme, en un único estado de desarrollo, indica AI, y si es continuo, en varios estados de desarrollo, indica depresión endogámica.

El porcentaje de abscisión de flores-frutitos provenientes de autopolinización manual (T3) para las tres plantas desde polinización a 30 DDP no superó el 72% registrado por Finatto (2008) en el tratamiento de autopolinización manual en individuos identificados como autoincompatibles de acción tardía (Figuras 9, 10 y 11). Este mismo autor observó que en los individuos autoincompatibles la totalidad de los frutos provenientes de autopolinización son abscisionados, lo cual no concuerda con lo observado en este estudio donde las tres plantas producen frutos a cosecha (Cuadro 4).

En la planta 3, entre los 30 y 45 DDP se produjo una caída abrupta de frutos de T3, similar a lo observado por Finatto (2008), donde aquellos frutitos provenientes de autopolinización manual que continuaron retenidos luego de los 30 DDP, sufren una caída abrupta. A los 45 DDP se registró un 95.1% de abscisión, valor superior al 72% observado por Finatto (2008) a los 30 DDP. En el presente estudio el período total de

abscisión se extendió desde polinización hasta los 45 DDP. Luego de este período hasta cosecha no se registró abscisión (Figura 11).

En la planta 1, la tasa de abscisión de flores-frutitos autopolinizados (T3) desde polinización a 40 DDP fue similar a la polinización natural (T1), obteniéndose un 41.7% de frutos cuajados en T3 y 38.3% en T1, valores con diferencias significativas (Figura 9, Cuadro 3). A partir de los 40 DDP y hasta la cosecha la tasa de abscisión de frutos de ambos tratamientos es menor a la observada en el período anterior, obteniéndose a cosecha un 19.8% de frutos en T3 y 31.5% en T1, valores con diferencias significativas (Figura 9, Cuadro 4).

En la planta 2 ocurre de manera similar a la planta 1. Los valores de cuajado final de T1 y T3 a los 48 DDP no registraron diferencias significativas, sin embargo, desde el punto de vista biológico una diferencia de 15% de cuajado es importante. Se obtuvo un 53.3% de frutos cuajados en T3 y 38.3% en T1 a los 48 DDP y luego a cosecha un porcentaje menor en T3 de 5.8% y 35.5% en T1 con diferencias significativas (Figura 10, Cuadros 3 y 4). A diferencia de las plantas 1 y 3, la planta 2 mantuvo una tasa de abscisión de T3 similar durante todo el período desde polinización a cosecha.

Comportamiento similar a las plantas 1 y 2 fue observado por Finatto (2008) en individuos auto-compatibles de *Acca sellowiana*, donde obtuvo mayor cuajado en el tratamiento de autopolinización manual (61%) comparado con polinización natural (57%) evaluados a los 30 DDP, mientras el tratamiento de autopolinización manual presentó significativamente menor proporción de frutos maduros (48%) comparado con polinización natural (57%), evaluados 120 DDP, sugiriendo la acción de depresión endogámica.

En las plantas 1 y 3 se observó un menor número de semillas, peso de fruto y peso de pulpa en T3 respecto de T1. Para la planta 2 no se obtuvo dato (Cuadro 5). Resultados similares fueron observados por Finatto (2008) en individuos auto-compatibles de *Acca sellowiana*, donde obtuvo menor peso de pulpa y número de semillas en autopolinización manual comparado con polinización natural (además de menor número de frutos maduros, como citado en el párrafo anterior, y menor tasa de germinación de sus semillas), sugiriendo la acción de depresión endogámica temprana.

La causa de la autoesterilidad observada en las tres plantas no es posible determinarla en este ensayo, considerando que no se cuenta con la evaluación del crecimiento del tubo polínico en el estilo de flores autopolinizadas y bajo polinización cruzada. Por lo tanto, según los datos aquí obtenidos, se sugieren algunas posibles explicaciones.

Tomando en cuenta únicamente el menor número de frutos y semillas producidos en autopolinización manual, las tres plantas evaluadas, en las condiciones de este

ensayo, podrían exhibir AI incompleta o débil, o auto-compatibilidad parcial, acorde a lo propuesto por Stephenson et al. (2000), Horisaki y Niikura (2008). De acuerdo a lo propuesto por Bittencourt (2003), la autoincompatibilidad observada en este estudio, manifestado por una baja productividad de frutos y semillas, es la que se expresa en la mayoría de los casos, siendo fuertemente autoincompatible cuando no forman frutos y semillas a partir de flores autopolinizadas. El efecto de autoincompatibilidad sería pre-zigótico. A su vez, la acción de depresión endogámica temprana no puede ser descartada considerando el menor número de semillas en frutos autopolinizados, siendo éste un efecto pos-zigótico en individuos auto-compatibles.

Considerando el patrón de abscisión de flores-frutos autopolinizados manualmente, en la planta 3 se observó una caída que se limita a los primeros 45 DDP, similar a lo observado por Finatto (2008) en individuos con autoincompatibilidad tardía pos-zigótica. Sin embargo, el hecho de que logre producir frutos a cosecha no concuerda con lo observado en dicho estudio. Por otro lado, el menor número de semillas y peso de pulpa observados en aquellos frutos producidos por autopolinización manual respecto de los producidos por polinización natural, sugiere la acción precoz de depresión endogámica, comportándose entonces como auto-compatible.

En las plantas 1 y 2 se observó una caída continua de flores-frutitos autopolinizados durante todo el ciclo, siendo el patrón de comportamiento esperado en individuos auto-compatibles bajo la acción de depresión endogámica temprana. En la planta 1 esta posible explicación de la autoesterilidad se refuerza con el registro de un mayor cuajado en el tratamiento de autopolinización manual comparado con polinización natural, para luego el tratamiento de autopolinización manual presentar menor proporción de frutos maduros comparado con polinización natural; sumado el menor número de semillas y peso de pulpa por autopolinización respecto de polinización natural, sugieren la acción de depresión endogámica temprana.

Cualquiera sea la causa de la autoesterilidad observada en las plantas estudiadas de *Acca sellowiana*, será necesario tener en cuenta tal limitante reproductiva, si en un futuro dichos genotipos son seleccionados como variedades comerciales. Será fundamental que los cuadros comerciales estén compuestos por más de una variedad o clon, con el objetivo de optimizar la producción de frutos a través de la diversificación de la oferta de polen.

4.1.2. Autopolinización espontánea

En las tres plantas estudiadas la producción de frutos a cosecha por autopolinización espontánea (T2) fue significativamente menor que la producción por polinización natural (T1) (Cuadro 4). Así mismo, para la planta 1 también se observó una disminución en el número de semillas por fruto, peso del fruto y peso de pulpa, aunque se debe tener en cuenta que el valor de estas variables en T2 corresponde a la

evaluación de un solo fruto. Para la planta 3 no se obtuvo dato (Cuadro 5). Estos resultados eran esperados ya que las tres plantas presentaron cierto grado de autoesterilidad, siendo necesaria la presencia de polen exógeno para aumentar la producción de frutos (aspecto discutido en el capítulo anterior).

En relación a la capacidad de producir frutos por autopolinización espontánea (T2) sin la mediación de agentes polinizadores, en las plantas 1 y 3 se registró una limitada capacidad, produciendo un 3,3% de frutos a cosecha, mientras en la planta 2 no hubo producción de frutos. Por lo tanto, la capacidad de producir frutos a través de autopolinización espontánea en las plantas 1 y 3 sería limitado, y nulo en la planta 2 (Cuadro 4).

La pequeña o nula cantidad de frutos producidos por T2 fue significativamente menor respecto de la autopolinización manual (T3) en las plantas 1 y 2. En la planta 3 también se registró una disminución del número de frutos aunque la diferencia no fue estadísticamente significativa (Cuadro 4). Los datos obtenidos sugieren la necesidad de la actividad de los polinizadores para incrementar el número de frutos, si bien en la planta 3 el aumento no fue significativo. Este aspecto ya ha sido reportado por varios autores en trabajos de polinización en *Acca sellowiana* (Stewart y Craig 1989, Ducroquet et al. 1997, 2000b, Degenhardt et al. 2001, Finardi 2003).

En relación al grado de dependencia con los polinizadores, la planta 2 fue la que mostró la mayor dependencia por no producir frutos por autopolinización espontánea.

4.2. BIOLOGÍA FLORAL

4.2.1. Morfología floral

De acuerdo con las tres clases de distancia entre estigma y anteras (DEA) propuestas por Degenhardt et al. (2001), las plantas 1 y 2 pertenecerían a la clase C2 con un DEA entre 0,5 y 0,9 cm. La variación entre las flores de una misma planta fue relativamente pequeña, 0,14 y 0,17cm para las plantas 1 y 2 respectivamente, valores de desvío estándar similares a los obtenidos por Degenhardt et al. (2001), Finardi (2003). La planta 3 pertenecería a la clase C1, con una DEA menor o igual a 0,4 cm. El desvío estándar registrado fue elevado (0,29cm) en relación al obtenido en las plantas 1 y 2. Es posible inferir que para las plantas 1 y 2 existe homogeneidad de esta característica dentro de una misma planta, pudiendo clasificarlas en base a su DEA, al igual que lo observado por Degenhardt et al. (2001), Finardi (2003), Puppo (2008). En la planta 3 el elevado CV registrado (63,8%), muestra que la DEA no se comportaría de manera homogénea dentro de una misma planta de ese genotipo, no siendo posible su clasificación en base a esta característica (Cuadros 6 y 7).

Cuadro 6. Proporción (%) del total de flores evaluadas por planta de acuerdo con las clases de distancia entre estigma y antera (DEA) y distribución de estambres en la flor.

Planta	Clases e Intervalos de clases DEA			Distribución de estambres	
	C1	C2	C3	Radial	Aleatoria
	0 – 0.4 cm	0.5 – 0.9 cm	1.0 – 1.4 cm		
1	33,3	66,7	0	23,3	76,7
2	0	56,7	43,3	90	10
3	52	40	8	80	20

Cuadro 7. Media, desvío estándar, mínimo, máximo y CV (%) para DEA por planta. Tamaño de muestra (n).

Planta	Media (cm)	Desvío estándar (cm)	CV (%)	Mínimo (cm)	Máximo (cm)	n
1	0.5	0.14	28.2	0.2	0.7	30
2	0.9	0.17	18.3	0.6	1.2	30
3	0.45	0.29	63.8	0	1.0	25

En cuanto a la clasificación basada en la distribución espacial de los estambres en la flor propuesta por Degenhardt et al. (2001), en las plantas 2 y 3 la mayor proporción del total de flores evaluadas presentaron distribución radial a diferencia de la planta 1 donde la mayor proporción de flores presentaron distribución aleatoria (Cuadro 6).

Observando los datos obtenidos de las tres plantas en su conjunto, existiría una tendencia a que la DEA y el tipo de distribución de estambres en la flor se comporten de manera independiente en la planta. Las plantas 2 y 3, que pertenecen a una misma clase de distribución de estambres (radial), pertenecen a clases de DEA diferentes, C2 y C1 respectivamente. Las plantas 1 y 2 pertenecen a la clase de DEA C2 mientras que la distribución de estambres es diferente para ambas plantas, aleatoria y radial respectivamente. Comportamiento independiente de ambas variables fue registrado por Degenhardt et al. (2001), Finardi (2003). Los datos aquí presentados carecen de validez estadística por lo que en su interpretación se refiere a una tendencia (Cuadro 6).

4.2.2. Relación entre la morfología floral y las características del fruto

En relación a las diferentes morfologías florales asociadas a las características del fruto, la planta 2 presentó un porcentaje elevado de flores con la mayor DEA C3 y el mayor peso de fruto, peso de pulpa y número de semillas en T1 respecto de las plantas 1 y 3 (Cuadros 5 y 6). Estos resultados concuerdan parcialmente con los obtenidos por Finardi (2003), Finatto (2008), que observaron los mayores valores en las características del fruto mencionadas anteriormente en plantas clasificadas con DEA C3 en los tratamientos de polinización natural y cruzada, pudiendo estar correlacionado con el

mayor número de óvulos en flores con DEA C3. La parcialidad de los datos obtenidos en este estudio se debe a que la planta 2 no fue clasificada dentro de DEA C3, si bien un 43.3% de las flores evaluadas perteneció a esta clase de DEA.

4.2.3. Relación entre la morfología floral y la polinización

De la proporción de flores evaluadas en la planta 2 de acuerdo con las clases de DEA, no se observaron flores con la menor distancia C1 y un 43,3% pertenecieron a la mayor distancia C3 (si bien la planta fue clasificada dentro de la clase C2) (Cuadro 6). Por otro lado, la mayor proporción de flores presentó distribución radial pudiendo disminuir la probabilidad de que algunos estambres se localicen bastante próximos al estigma, ocurriendo lo contrario si su distribución fuera aleatoria. Por lo tanto, la ausencia de flores de menor DEA C1 sumada la presencia de flores de la mayor DEA C3 y un alto porcentaje de flores con distribución radial, disminuirían la probabilidad de que se produzca la polinización de manera espontánea, haciendo necesaria la actividad de los polinizadores. Esto fue constatado por la nula producción de frutos en el tratamiento de autopolinización espontánea (T2) respecto de la autopolinización manual (T3) (Cuadro 4).

La planta 3 perteneció a la clase de DEA C1 con un pequeño porcentaje de flores C3, y en la planta 1 se observó un 33,3% de flores C1 (si bien la planta fue clasificada dentro de la clase C2) y la ausencia de flores C3. La probabilidad de que se produzca la polinización sin la intervención de agentes polinizadores sería mayor comparado con la planta 2. Esto fue constatado a partir de las diferencias observadas en el tratamiento T2 entre plantas, donde las plantas 1 y 3 produjeron por lo menos 1 fruto en T2. La distribución de estambres en la flor, comparando las plantas 1 (aleatoria) y 3 (radial), no mostró efecto en la disminución o aumento del número de frutos a cosecha en T2 dado que en ambas plantas la producción fue la misma (3,3%).

En cuanto a la contribución de los diferentes agentes polinizadores de *Acca sellowiana* relacionado a la arquitectura floral de las tres plantas estudiadas, la polinización en la planta 2 sería mejorada con la actividad de pájaros, mientras que las plantas 1 y 3 serían más dependientes de insectos para lograr una polinización efectiva.

En la planta 2 la presencia de un 43,3% de flores con DEA C3 haría a la polinización más dependiente de pájaros debido a la mayor distancia entre estigma y anteras, conforme lo discutido por Degenhardt et al. (2001). A esto se suma la distribución Radial de los estambres, la cual podría ejercer influencia negativa sobre la polinización por insectos, una vez que los estambres se localizan apartados del estigma, dificultando que los insectos lo toquen, según lo propuesto por Finardi (2003). La ausencia de flores con DEA C1 disminuiría la probabilidad de polinización por insectos (abejas y mangangás), siendo estos los que polinizarían de forma efectiva las flores con las menores distancias según Degenhardt et al. (2001). Sin embargo, esta planta fue

clasificada con DEA C2 permitiendo de esta manera la polinización de ese tipo de flores por medio de insectos. Por lo tanto, sería necesaria la actividad conjunta de pájaros y abejas para lograr una efectiva polinización en la planta 2.

En las plantas 1 y 3 la proporción de flores con DEA menores C1 y C2 supera ampliamente el registrado para la planta 2, con el total de flores de ambas clases en la planta 1 y un 92% en la planta 3 respecto de un 56,7% (únicamente flores C2) en la planta 2. A diferencia de lo que ocurre en la planta 2, la presencia de flores con DEA menores aumentaría la probabilidad de polinización por insectos. Asimismo, en el caso de la planta 1 la distribución Aleatoria de los estambres también aumentaría esta probabilidad debido a la proximidad de algunos estambres al estigma. La ausencia de flores con la mayor DEA C3 en la planta 1 y una pequeña proporción en la planta 3, disminuirían la necesidad de la presencia de pájaros para la polinización. Por lo tanto, los insectos como abejas y mangangás actuarían como los agentes polinizadores más efectivos en las plantas 1 y 3.

Tomando los datos generales, se puede observar que en guayabo del país la actividad de los polinizadores tiene un papel importante en el aumento del número de frutos producidos. Si en un futuro los genotipos evaluados en este estudio fueran seleccionados como variedad comercial, para el caso de la planta 2, se debería tener en cuenta que la polinización resultaría más efectiva con la presencia conjunta de pájaros e insectos, mientras que para las plantas 1 y 3 la sola presencia de insectos resultaría efectiva. El hecho de manejar la presencia de pájaros en el monte frutal supone una dificultad ya que es más fácil manejar una alta población de abejas que de pájaros, aspecto a tomar en cuenta en la selección de los genotipos en estudio. Por otro lado, los valores medios de peso del fruto y peso de pulpa fueron más altos en la planta 2, cuya proporción de flores con DEA C3 fue elevada. Desde el punto de vista agronómico es deseable obtener un buen peso de fruto y de pulpa, resultando en otro aspecto a tener en cuenta en la selección.

4.3. CRECIMIENTO DEL FRUTO

La producción de frutos obtenida en las plantas 2 y 3 fue mayor en la primera onda de floración respecto de la segunda, ocurriendo lo contrario en la planta 1, donde la proporción de frutos de la onda 1 fue menor a la obtenida en la onda 2. El número de frutos cosechados en la segunda onda respecto de la primera se redujo a 1/3 en la planta 3, a la mitad en la planta 2, y en la planta 1 se obtuvo cerca del doble de lo registrado en la primera onda (Cuadro 8).

Cuadro 8. Fecha de antesis, número de frutos cosechados (NFC) y porcentaje (%) en las ondas 1 y 2 de floración por planta.

Planta	Onda 1			Onda 2		
	Fecha antesis	NFC	%	Fecha antesis	NFC	%
1	12/11	2	13,3	28/11	5	25
2	15/11	6	40	3/12	4	20
3	15/11	11	73	3/12	5	25

Onda 1: n = 15; Onda 2: n = 20 (n = tamaño de muestra)

El tamaño final de fruto, medido en diámetro ecuatorial, logrado en la primera onda de floración fue mayor en las plantas 1 y 2, y en la planta 3 fue similar para ambas ondas de floración (Figuras 12, 13 y 14 -a y b).

La duración del ciclo de desarrollo de los frutos fue similar en ambas ondas de floración en las plantas 2 y 3. El período de crecimiento tuvo una duración de 156 y 152 días después de antesis (DDA) en las ondas 1 y 2 en la planta 2, y 140 y 138 DDA en la planta 3 (Figuras 13 y 14 -b). En la planta 1 se observó una diferencia de 23 días en la duración del ciclo entre ambas ondas, siendo la primera la de mayor duración, de 173 DDA, y la segunda de 150 DDA (Figura 12 -b).

La menor producción obtenida en las plantas 2 y 3 en la segunda onda posiblemente se deba al efecto de competencia de los frutos por nutrientes en el momento de cuajado con el rápido crecimiento de los frutos de la primera onda.

En la planta 3 los frutos de la segunda onda que logran cuajar y retomar su crecimiento, registraron una tasa similar a los frutos de la primera onda durante los primeros 85 DDA, correspondiendo al 25/2, (Figura 14 -a y b); y un aumento importante del crecimiento desde los 122 DDA (31/3) hasta el final del ciclo. El comienzo de este último período coincidió con la cosecha de la primera onda, disminuyendo así la competencia entre frutos, promoviendo el rápido crecimiento de la segunda onda. La similar tasa de crecimiento entre ondas registrada en un primer período, sumado al importante crecimiento en los últimos 15 días hasta la cosecha, determinó que los frutos de la segunda onda alcanzaran en tamaño a los frutos de la primera onda. La elevada carga de frutos producidos en la onda 1 y la relativa alta producción y similar tamaño de fruto logrado en la onda 2, posiblemente se deba al efecto del alto vigor observado en la planta que mejora la relación hoja-fruto, y por tanto la disponibilidad de fotoasimilados a los mismos.

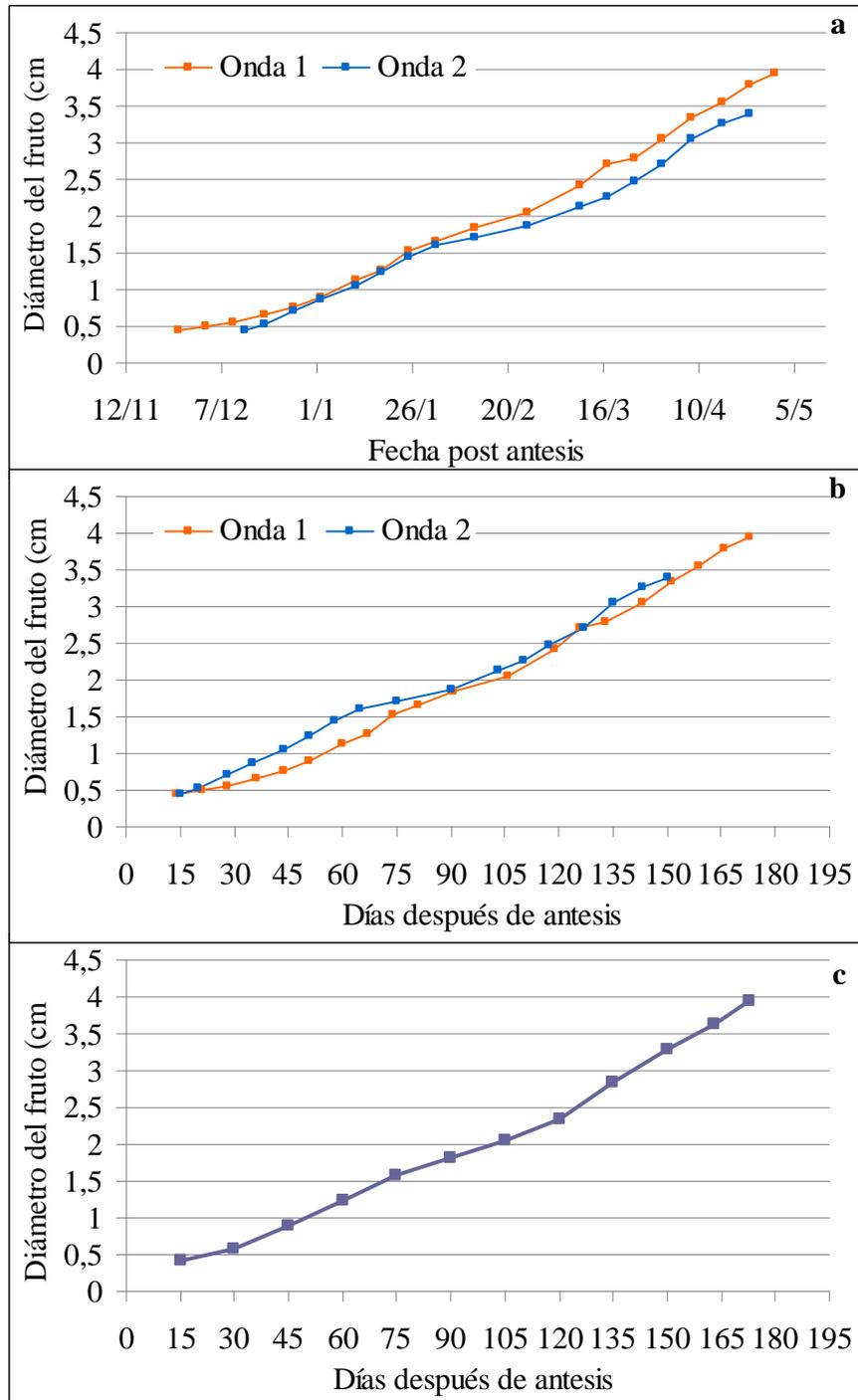


Figura 12. Curvas de crecimiento del fruto de la planta 1 expresando en diámetro ecuatorial. Ondas 1 y 2 (a y b); Promedio ondas 1 y 2 (c).

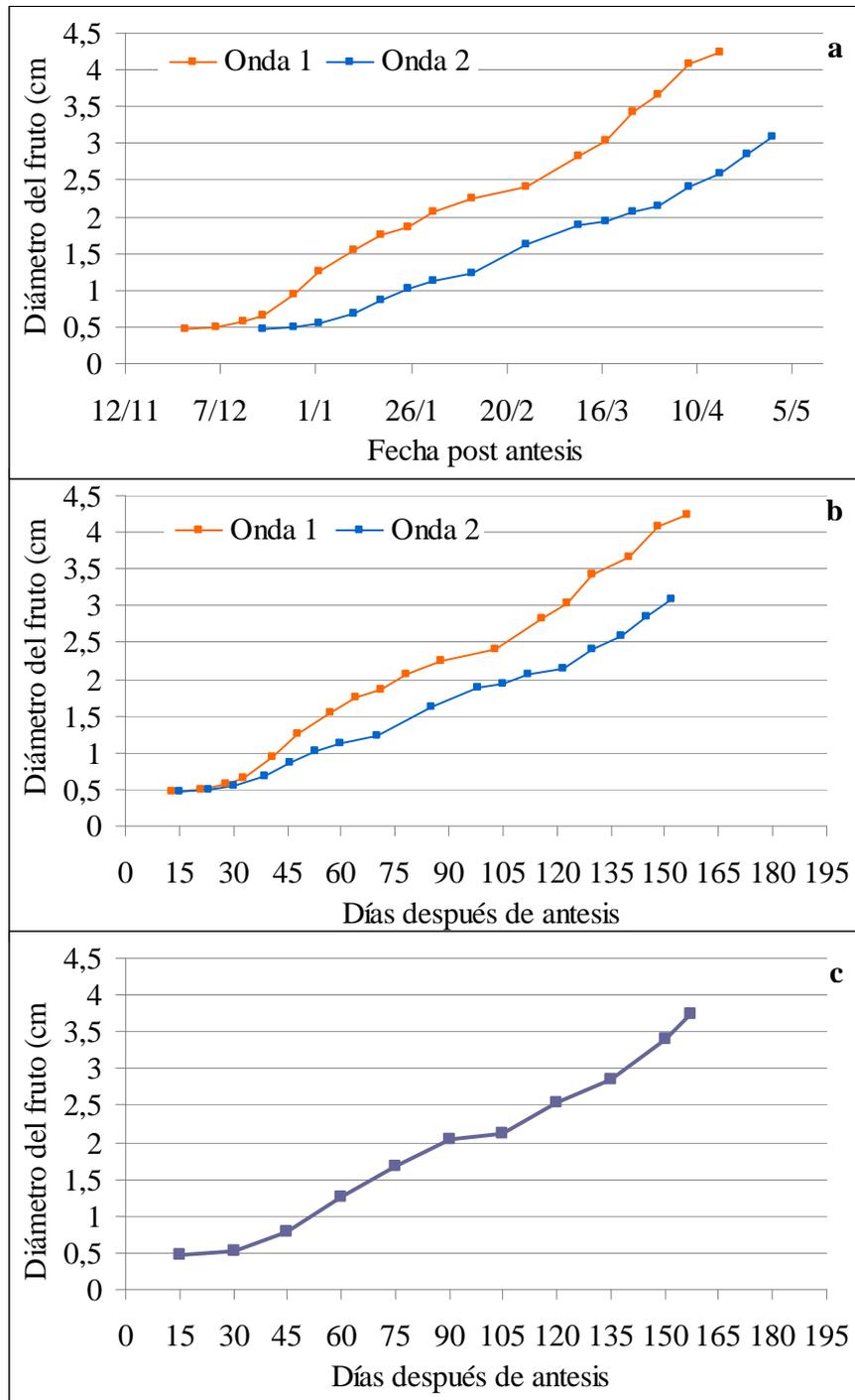


Figura 13. Curva de crecimiento del fruto de la planta 2 expresado en diámetro ecuatorial. Ondas 1 y 2 (a y b); Promedio ondas 1 y 2 (c).

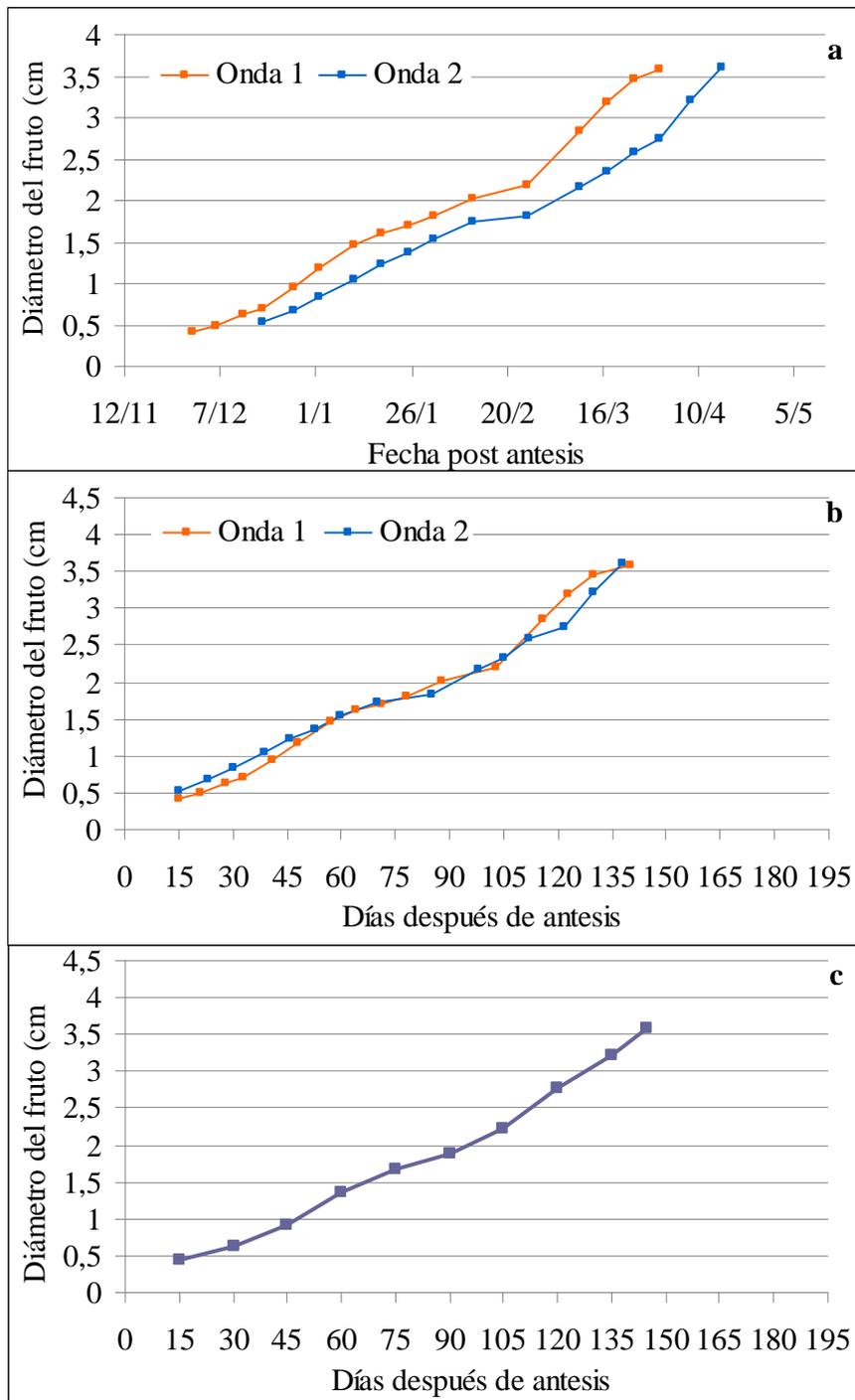


Figura 14. Curva de crecimiento del fruto de la planta 3 expresado en diámetro ecuatorial. Ondas 1 y 2 (a y b); Promedio ondas 1 y 2 (c).

En la planta 2 los frutos de la segunda onda mantienen una tasa de crecimiento menor a los frutos de la primer onda durante los primeros 70 DDA, correspondiendo al 11/2, y luego de este período la tasa de crecimiento mejora hasta el final del ciclo pero no logra alcanzar en tamaño a los frutos de la primer onda (Figura 13 -a y b). Se trata de una planta de vigor algo menor que la planta 3 y de mayor tamaño potencial de frutos, dado el diámetro logrado en los frutos de la primera onda. La capacidad de suministro de fotoasimilados pudo haber sido insuficiente obteniendo un menor cuajado y tamaño de fruto en la onda 2.

Si el comportamiento normal de las plantas 2 y 3 fuera el observado en este estudio, el cuajado de frutos no parecería ser un problema, por el contrario, el tamaño de fruto sería un componente del rendimiento a mejorar. El raleo de flores o frutitos en estado inicial del desarrollo pertenecientes a la primer onda de floración en la planta 3 y a la segunda en la planta 2, sería una medida de manejo a tomar en cuenta. El objetivo del raleo es mejorar la competencia por nutrientes durante la división celular de aquellos frutos que continúan su desarrollo, compensando la disminución del número total de frutos con el aumento del tamaño.

Otros factores tales como autoincompatibilidad, deficiente polinización, presencia de hojas y posición del fruto en el brote, déficit hídrico, entre otros, inciden en el cuajado y crecimiento del fruto, y por ende en el tamaño y producción final. En cuanto al déficit hídrico, como se observa en la Figura 15, no se registraron períodos prolongados con ausencia de precipitaciones que pudieran afectar negativamente la velocidad de crecimiento del fruto y su tamaño final.

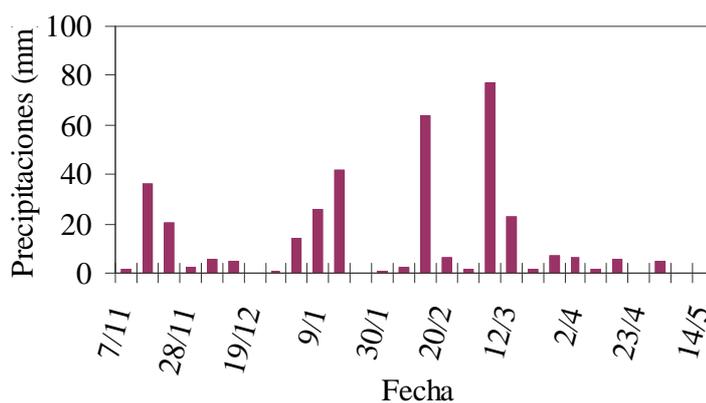


Figura 15. Precipitaciones semanales (mm) ocurridas en el período desde el 1/11/2007 al 14/5/2008.

En la planta 1 se obtiene un muy bajo cuajado en la primer onda y una relativa buena producción en la segunda. Se trata de una planta de vigor sensiblemente menor al

de las plantas 2 y 3. Si este factor influyera negativamente en la producción de la onda 1 también debería serlo para la onda 2, sin embargo, en esta última se obtiene una buena producción de frutos. El bajo cuajado obtenido en la primera onda pudo ser causado por otros factores como los mencionados en el párrafo anterior. El bajo número de frutos en desarrollo de la onda 1 habría permitido un mejor cuajado de aquellos frutos de la segunda onda y un desarrollo a una tasa similar a los frutos de la primera, pero sin lograr el tamaño alcanzado por esta última.

El bajo vigor observado en la planta 1 implica una menor capacidad de suministro de fotoasimilados a los frutos, lo cual está ligado directamente al número de frutos que la planta es capaz de nutrir y a su tamaño final. Por tanto, medidas de manejo que tiendan a mejorar el vigor y lograr una mejor relación hoja-fruto, como poda y fertilización nitrogenada, podrían mejorar indirectamente la producción total de frutos y su tamaño.

En relación a la menor duración del ciclo de crecimiento de la segunda onda respecto de la primera en la planta 1, Patterson (1990), Rodríguez et al. (2006) reportan que frutos de *Acca sellowiana* mejor polinizados, por ende con mayor desarrollo de semillas, y frutos con dominancia apical, acortaron su ciclo de desarrollo desde polinización a cosecha.

En cuanto a la curva de crecimiento descrita por el fruto, se observó un patrón similar entre ondas de floración dentro de cada planta (Figuras 12, 13, 14 -a y b) y entre plantas (Figuras 12, 13, 14 -c). Se identificó un primer período de crecimiento rápido, un segundo período de relativo lento crecimiento y un tercero donde se observan los mayores incrementos para el diámetro ecuatorial hasta cosecha. Cada fase tuvo una duración e intensidad diferentes en cada planta. En la planta 2 se observaron claramente las 3 fases descritas: la primer fase con una duración de 90 días desde antesis; la segunda fase desde 90 DDA hasta 105 DDA; y la tercer fase desde 105 DDA hasta cosecha a los 156 DDA (Figura 13 -c). En la planta 1 la primer fase tuvo una duración de 75 DDA; la segunda fase desde 75 DDA hasta 120 DDA; y la última fase de 120 DDA hasta cosecha a los 173 DDA (Figura 12 -c). En la planta 3 la primer fase de 60 DDA; la segunda fase de 60 DDA hasta 90 DDA; y la tercer fase desde 90 DDA hasta cosecha a los 140 DDA (Figura 14 -c).

Tales resultados en cuanto a la dinámica de crecimiento del fruto presentaron una tendencia similar a los observados por Harman (1987) en el cultivar 'Mamooth' de origen neozelandés, donde los frutos siguieron una curva de tipo doble sigmoide. Adicionalmente, en acuerdo con Thorp y Bielecki (2002) quienes señalan que el crecimiento de los frutos del cultivar 'Apolo' se incrementa rápidamente en los últimos 40 días del ciclo de crecimiento, en las plantas de este estudio se observó una tendencia similar. En las plantas 1 y 2 la duración del período de rápido crecimiento fue de

aproximadamente 50 días, y de 35 días en la planta 3 hasta maduración (Figuras 12, 13, 14 -c).

En la planta 3 el inicio de la última etapa de rápido crecimiento se dio de manera simultánea entre ondas de floración o frutos cuajados temprano y tardío, sin embargo, no se constató una maduración conjunta de ambos frutos, como lo señalado por Thorp y Bielecki (2002), ya que la duración del ciclo de crecimiento fue similar entre ondas (Figura 14 -a).

4.4. CARACTERIZACIÓN

4.4.1. Caracterización de frutos

4.4.1.1. Variables cuantitativas

En la planta 2 se observaron los mayores valores para las variables altura, diámetro ecuatorial, peso del fruto y espesor de cáscara. Para el peso de pulpa y número de semillas se registraron los mayores valores en las plantas 2 y 3 sin diferencias significativas. La planta 3 fue la que registró el mayor rendimiento de pulpa (Cuadro 9).

El mayor tamaño de fruto observado en la planta 2 se correspondió con un mayor peso total, y junto con la planta 3, con un mayor peso de pulpa. Sin embargo, la proporción de pulpa con respecto al peso total del fruto (rendimiento de pulpa) representó, junto con la planta 1, el valor más bajo. Esto es explicado por el mayor espesor de cáscara observado en los frutos de la planta 2.

En el caso de la planta 3, con frutos de menor espesor de cáscara y similar peso de pulpa respecto a los frutos de la planta 2, se registró el mayor rendimiento de pulpa con el menor tamaño de fruto.

Cuadro 9. Descriptores cuantitativos de caracterización de frutos.

Variable cuantitativa	P1	P2	P3	CV (%)
Altura (cm)	4,2 b	6,0 a	4,1 c	11
Diámetro ecuatorial (cm)	3,7 b	4,5 a	3,4 c	10,2
Peso del fruto (gr)	32,3 c	63,4 a	45,9 b	20
Peso de pulpa (gr)	13,3 b	26,2 a	23,0 a	25,3
Espesor de cáscara (mm)	4,2 b	5,3 a	3,9 b	20,3
Rendimiento de pulpa (%)	41,2 b	42,2 b	49,6 a	14,3
Número de semillas	30,1 b	75,5 a	70,7 a	24,8
Tamaño de muestra (n)	23	12	30	

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$)

Finardi (2003) al observar una correlación positiva entre el peso del fruto y peso de pulpa en la especie *Acca sellowiana*, señala que de esta manera tanto el mejorador como el consumidor pueden escoger un fruto de mayor peso y con esto indirectamente seleccionar los frutos de mayor rendimiento de pulpa. En el presente estudio se observó una tendencia a que frutos con mayor peso total posean mayor peso de pulpa, sin embargo, no ocurrió de la misma manera en cuanto al rendimiento de pulpa, ya que los frutos de mayor tamaño (planta 2) registraron un rendimiento de pulpa similar a los frutos de menor tamaño (planta 1) e inclusive menor a aquellos frutos de tamaño intermedio (planta 3). Degenhardt et al. (2001) no encontró correlación positiva entre peso del fruto y rendimiento de pulpa al trabajar con dos familias de medios hermanos de la especie, no siendo posible sugerir el uso de la selección indirecta del rendimiento de pulpa a través del peso del fruto.

La diferencia observada en tamaño de fruto de las plantas 1 y 3, a pesar de ser estadísticamente significativa, no revestiría importancia desde el punto de vista de la selección por una u otra planta en base a esta característica. Lo mismo sucede con el espesor de la cáscara, donde no se registraron diferencias significativas entre ambas plantas. Sin embargo, el peso del fruto, peso de pulpa y rendimiento de pulpa registraron valores menores significativos en la planta 1 con respecto a la planta 3, marcando diferencias importantes para la selección. Posiblemente pueda deberse a la presencia de espacio entre la pulpa y la cáscara producida por una pobre polinización, aspecto que se constató, aunque con baja presencia, en los frutos evaluados de la planta 1.

Los frutos con mayor peso de pulpa (plantas 2 y 3) presentaron mayor número de semillas, lo cual concuerda con lo observado por Finardi (2003) donde el número de semillas se mostró consistentemente correlacionado con el peso de pulpa.

4.4.1.2. Variables cualitativas

La forma del fruto se definió en base a la relación altura/diámetro la cual se correspondió con una determinada clase de forma de fruto. La relación altura/diámetro reveló frutos de forma redonda y oval en la planta 1 en similar proporción, y en la planta 2 mayoritariamente oblongos con una menor proporción de forma oval. En la planta 3 se observaron 3 clases de frutos, en mayor proporción de forma oval, seguido de frutos oblongos y en pequeña proporción frutos redondos (Cuadro 10 y Figura 16). La variación en la forma del fruto dentro de un mismo individuo en *Acca sellowiana* ya ha sido observada por Mattos (1986), Cunda (2006), Puppo (2008).

Cuadro 10. Descriptores cualitativos de caracterización de frutos. Proporción de frutos evaluados que pertenecen a cada clase para cada planta (%).

Variable cualitativa	Clases	P1	P2	P3
Forma del fruto	redondo	52,2	0	10
	oval	47,8	33,3	66,7
	oblongo	0	66,7	23,3
	elongado	0	0	0
Base del fruto	truncada	100	75	70
	convexa	0	25	30
	aguda	0	0	0
	cóncava	0	0	0
	con cuello	0	0	0
Ápice del fruto	redondo	47,8	16,7	96,7
	truncado	52,2	83,3	3,3
	acuminado	0	0	0
Posición del ápice	centrado	34,8	91,7	66,7
	asimétrico	65,2	8,3	33,3
Posición de sépalos	erecto	17,4	83,3	16,7
	semi erecto	82,6	16,7	83,3
	abierto	0	0	0
Rugosidad de cáscara	lisa	0	0	0
	semi rugosa	100	0	100
	rugosa	0	100	0
	muy rugosa	0	0	0
Color de cáscara	verde claro	52,2	50	3,3
	verde	47,8	50	96,7
	verde amarillento	0	0	0
	verde oscuro	0	0	0
Color de pulpa	blanco	0	33,3	0
	blanco amarillento	0	25,0	0
	amarillo	60,9	0,0	26,7
	marrón	8,7	25,0	0
	transparente	30,4	16,7	73,3
Velocidad de oxidación	rápida	100	100	100
	intermedia	0	0	0
	lenta	0	0	0
Número de lóculos	3	47,8	0	0
	4	52,2	75	93,7
	5	0	25	3,3
Tamaño de muestra (n)		23	12	30



Figura 16. Forma del fruto redondo (izquierda), oval (medio) y oblongo (derecha). Rugosidad de la cáscara semi rugosa (medio) y rugosa (derecha).

En cuanto a la base del fruto predominaron los frutos con base truncada en las tres plantas. En las plantas 2 y 3 se halló una menor proporción de frutos con base convexa (Figura 17).



Figura 17. Base del fruto convexa (izquierda) y truncada (derecha).

El ápice del fruto se observó en mayor proporción redondo en la planta 3, truncado en la planta 2 y ambos tipos de ápices en la planta 1 en similar proporción (Figura 18).

En las plantas 2 y 3 predominaron frutos con posición del ápice centrado, y en la planta 1 asimétrico.

La posición de sépalos semi erecto predominó en los frutos evaluados de las plantas 1 y 3, y erecto en los frutos de la planta 1 (Figura 18).

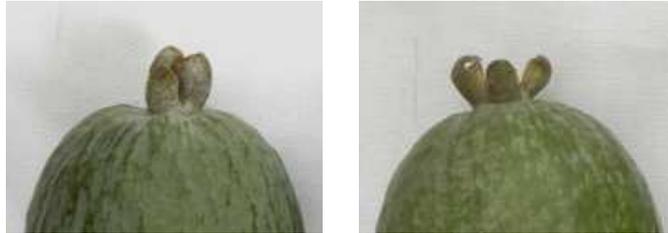


Figura 18. Ápice del fruto truncado y posición de sépalos erectos (izquierda); Ápice del fruto redondo y posición de sépalos semi erectos (derecha).

La rugosidad de la cáscara no presentó variabilidad dentro de cada planta, siendo semi rugosa en los frutos las plantas 1 y 3, y rugosa en los frutos de la planta 2 (Figura 16).

El color de cáscara verde se presentó en mayor proporción en los frutos de la planta 3, y en las plantas 1 y 2 se observó frutos de cáscara color verde y verde claro en similar proporción (Figura 19).



Figura 19. Frutos representativos de las plantas 1, 2 y 3.

El color de pulpa transparente predominó en los frutos evaluados de la planta 3 y en menor proporción se hallaron frutos de pulpa amarilla. En las plantas 1 y 2 se observó

mayor variabilidad de la variable dentro de cada planta. En la planta 1 el color de pulpa que predominó fue el amarillo seguido del transparente y en pequeña proporción de color marrón. En la planta 2 se observaron frutos de todas las clases propuestas con excepción del color amarillo. Los colores de pulpa blanco amarillento y marrón se encontraron en igual proporción de frutos, sin mayor diferencia en cantidad con los frutos observados de pulpa color blanco. Una menor proporción de frutos con pulpa color transparente se observó en esta misma planta. Un aspecto a tomar en cuenta en el análisis de esta variable es la oxidación de la pulpa que puede haber afectado la proporción de frutos observada pertenecientes a cada clase propuesta

La velocidad de oxidación fue rápida para las tres plantas, no habiendo variación dentro de cada planta.

El número de lóculos varió de 3 a 5, registrándose en las plantas 2 y 3 mayor proporción de frutos con 4 lóculos, y en la planta 1 con 3 y 4 lóculos en similar proporción. La aparición de frutos con 5 lóculos se observó en las plantas 2 y 3 en menor proporción (Figura 20).



Figura 20. Frutos con 4 y 5 lóculos de la planta 2.

4.4.2. Comportamiento fenológico y cosecha

El inicio y fin de floración fue similar para las tres plantas. El período de floración fue extenso, concentrándose desde principios de noviembre a mediados-fin de diciembre. Se identificaron 2 ondas de plena floración en base al predominio del estadio fenológico F2 (Ducroquet y Hickel, 1991a) en relación a estadios menos y más evolucionados. No se observaron diferencias importantes en la fechas de ocurrencia de la primera y segunda onda de floración entre plantas (Cuadro 11).

Cuadro 11. Días de floración y ondas de floración por planta.

Planta	Inicio floración	Onda 1	Onda 2	Fin floración	Período floración (días)
1	3/11	12/11	28/11	22/12	49
2	3/11	15/11	3/12	24/12	51
3	3/11	15/11	3/12	24/12	51

El inicio de cosecha para las plantas 1 y 2 fue simultáneo, a los 157 días desde inicio de floración, y en la planta 3 ésta se adelantó 15 días iniciándose a los 142 días desde el inicio de la floración (Cuadro 12).

El rendimiento final fue sensiblemente mayor en la planta 3 explicado por un alto número de frutos cosechados, favorecido por un alto vigor de la planta. Sin embargo, se obtuvo un relativo bajo peso medio del fruto. La planta 2 le siguió en rendimiento con un menor número de frutos, logrando duplicar el peso medio del fruto respecto de la planta 3. La planta 1 tuvo un muy bajo rendimiento y peso medio de fruto explicado posiblemente por el bajo vigor de la planta. De los resultados obtenidos se evidencia, por un lado, el efecto de un mejor vigor de planta en el aumento de los kilos cosechados, y por otro, el efecto del número final de frutos en el tamaño del mismo, como ocurre en la mayoría de los frutales, donde a mayor número de frutos menor será el tamaño o peso medio logrado (Cuadro 12).

Los valores obtenidos de peso medio de fruto en la cosecha difieren de los registrados en los frutos evaluados para la caracterización de las tres plantas, dado que para ésta se seleccionaron frutos representativos del tipo predominante en cada una de ellas.

Cuadro 12. Días de floración a cosecha, rendimiento, número y peso medio de frutos por planta.

Planta	Inicio floración	Inicio cosecha	Período flor –cosecha (días)	Rendim. (Kg)	No. de frutos	Peso medio (gr/fruto)
1	3/11	8/4	157	17,7	882	20,1
2	3/11	8/4	157	25,4	550	46,2
3	3/11	24/3	142	43,2	1889	22,9

La planta 3 tuvo una cosecha más extendida por adelantar su comienzo 15 días respecto de las plantas 1 y 2, con fin de cosecha simultánea entre plantas. Las tres plantas tuvieron un comienzo de maduración intermedia de sus frutos, ocurriendo a mediados de marzo-abril (Cuadro 12 y Figuras 21 y 22).

Las plantas 1 y 3 tuvieron una evolución de la cosecha medida en peso medio del fruto más estable respecto de la planta 2. A pesar de ello, el peso medio de frutos en cada fecha de recolección fue menor al registrado en la planta 2 durante todo el período de cosecha (Figura 22).

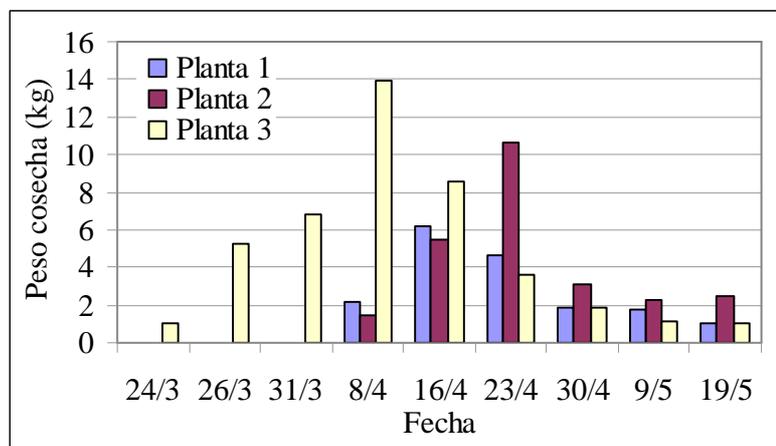


Figura 21. Evolución del peso de frutos cosechados por fecha de recolección.

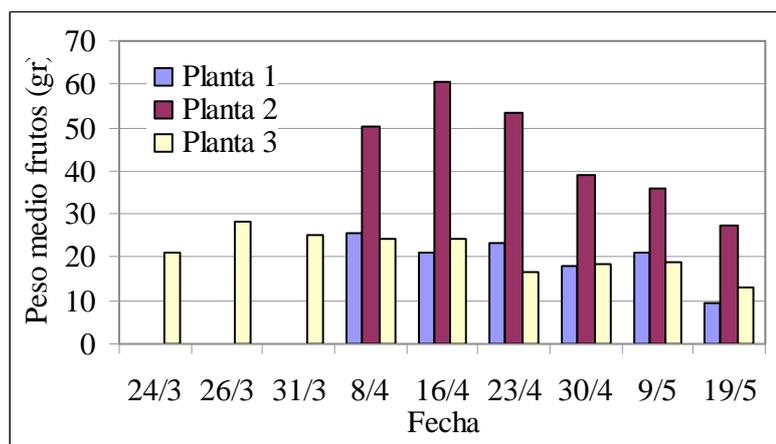


Figura 22. Evolución del peso medio de frutos cosechados por fecha de recolección.

4.4.3. Consideraciones finales

Para el análisis de las características productividad, tamaño de fruto y peso total del fruto de cada planta, se debe tener en cuenta que éstas, en general, son altamente influenciadas por las condiciones edafoclimáticas y manejo de la planta. Para la obtención de datos más consistentes en relación a estas variables es necesaria su evaluación con repeticiones en el tiempo. Por tanto, los datos obtenidos en este estudio para estas variables deberían ser complementados.

Desde el punto de vista agronómico se desean seleccionar aquellos individuos que posean características de interés frutícola de mayor impacto, como ser: alto tamaño de fruto, rendimiento de pulpa y productividad.

Frente a este análisis, se puede destacar la planta 3 por presentar el mayor rendimiento de pulpa, alto vigor de planta y buena productividad. El menor tamaño y peso de fruto son mejorables con la implementación del raleo de frutos. Otro aspecto favorable es el adelanto de cosecha 15 días respecto de las plantas 1 y 2, extendiendo así el período de cosecha, con una evolución del peso medio del fruto sin grandes variaciones durante todo el período.

Por otro lado, se destaca la planta 2 por presentar un buen tamaño y peso de fruto que compensa la relativa media productividad obtenida. Según la información proporcionada por el productor, esta planta se caracteriza por tener una buena y constante productividad.

En la planta 1 las características de interés para la fruticultura comercial no presentaron buena aptitud. El tamaño y peso de fruto se registraron con valores relativamente bajos, mejorables con el raleo de frutos. La productividad obtenida fue baja favorecida por el bajo vigor de la planta. Este último aspecto sería mejorable con la implementación de medidas de manejo tendientes a aumentar el follaje y porte de la planta, como ser poda, riego, fertilización nitrogenada. La selección de esta planta fue por su maduración temprana (fines de febrero a mediados de marzo), sin embargo, no ocurrió como era esperado, siendo su cosecha intermedia o de estación (mediados de marzo-abril) al igual que las plantas 2 y 3.

5. CONCLUSIONES

- Se evidencia cierto grado de autoesterilidad en el material estudiado de Guayabo del País (*Acca sellowiana* (Berg) Burret).
- Dado que en la especie se ha verificado la presencia de autoincompatibilidad de acción tardía pos-zigótica, la actuación de mecanismos de autoincompatibilidad (AI) pre-zigótica (AI esporofítica, gametofítica y heteromórfica) podrían ser descartados. Sin embargo, en este estudio, no se cuenta con el análisis histológico del crecimiento de los tubos polínicos a lo largo del estilo, ovarios y óvulos de flores autopolinizadas manualmente de modo de descartar su efecto.
- Considerando el patrón de abscisión de flores-frutitos autopolinizados manualmente, no se descarta la presencia de AI tardía y depresión endogámica (DE) temprana. En el material estudiado se registró tanto una caída que se limitó a los primeros 45 días después de polinización, indicando la acción de AI tardía, como una caída continua desde polinización a cosecha, indicando DE temprana.
- Se constata la necesidad de la actividad de polinizadores para incrementar el número de frutos como lo reportado por varios autores en trabajos de polinización en la especie.
- Se observa diversidad en la morfología floral (distancia entre estigma y anteras y distribución de estambres) en el material estudiado.
- Se destaca la importancia de los diferentes agentes polinizadores en función del tipo de morfología floral.
- Se identifican dos ondas de floración que afectan cuajado y tamaño final del fruto.
- En condiciones de polinización cruzada el cuajado no sería un problema, no así el tamaño final del fruto, siendo necesaria su mejoría.
- Las curvas de crecimiento obtenidas se asemejan a una doble sigmoide y se verifica un aumento de la tasa de crecimiento en la etapa final, como lo reportado en la especie.
- Se obtiene una descripción morfológica de frutos cuantitativa y cualitativa del material estudiado.
- Se evidencia, como en la mayoría de los frutales, el efecto del número final de frutos en su tamaño final.

5.1. CONSIDERACIONES FINALES

- Los resultados obtenidos en este trabajo son de tipo exploratorio o descriptivo de 3 genotipos en un año de evaluación, por lo tanto, deben ser tomados como complementarios al conjunto de datos de Guayabo del País para continuar estudiando la especie.
- Se propone continuar el estudio de las causas de la autoesterilidad observada en la especie, principalmente la AI tardía comparado a la DE temprana, a través de la evaluación de la tasa de germinación de semillas de frutos autopolinizados y el estudio de su dinámica de abscisión asociada al tipo de autoesterilidad.
- Continuar el estudio de la morfología floral asociada a la eficiencia de los diferentes agentes polinizadores y a las características del fruto. La confirmación del mayor número de frutos, peso de fruto y peso de pulpa en frutos provenientes de flores con la mayor distancia estigma-antenas, como ya ha sido reportado en la especie, daría la pauta de la selección de individuos con este tipo de morfología floral como variedades comerciales.
- Evaluar momentos e intensidades de raleo para mejorar tamaño del fruto en ondas de floración, dado el efecto observado de estas últimas tanto en el cuajado como en el tamaño final.

6. RESUMEN

El guayabo del país (*Acca sellowiana* (Berg) Burret) es una mirtácea nativa con centro de distribución primario en el noreste de Uruguay y sur de Brasil. Se trata de una especie con alto potencial para su cultivo comercial como planta frutal. La presencia de autoincompatibilidad en la especie, la influencia de la arquitectura floral en la selección de polinizadores, la necesidad de caracterización morfo-fenológica y productiva de los individuos seleccionados y el conocimiento de la dinámica de crecimiento y desarrollo del fruto, son aspectos que surge de fundamental importancia continuar estudiando frente al potencial que posee el guayabo del país como una posible alternativa para la diversificación del sistema productivo. Es por ello que el presente trabajo tiene como objetivo general el aporte al conocimiento de la biología floral y reproductiva, y la caracterización de tres plantas de guayabo del país seleccionadas por características promisorias, pertenecientes a un cultivo comercial procedente de semilla. Se evaluó la presencia de autoesterilidad con la aplicación de los siguientes tratamientos de polinización a cada una de las plantas seleccionadas: T1 - polinización natural; T2 - autopolinización espontánea; y T3 - autopolinización manual. Se evaluó el efecto de cada tratamiento sobre el porcentaje de cuajado final y producción final de frutos. Adicionalmente, se evaluó el número de semillas, peso de fruto y peso de pulpa de los frutos cosechados pertenecientes a los tres tratamientos. Se caracterizó el material seleccionado utilizando caracteres morfológicos de flor y fruto y observación fenológica y productiva. Se analizó la asociación entre la morfología floral (distancia entre estigma y anteras y disposición de estambres en la flor) y la polinización. Se estudió la dinámica de crecimiento del fruto de cada planta a través del diámetro ecuatorial. Los resultados de este trabajo evidenciaron cierto grado de autoesterilidad en las plantas estudiadas verificado por el menor número de frutos y semillas producidos en T3 respecto de T1. Se discute sobre las diferentes alternativas posibles para su explicación. Se constató la necesidad de la actividad de los polinizadores para incrementar el número de frutos. En cuanto a la influencia de la arquitectura floral en la selección de polinizadores se observó que la polinización en la planta 2 sería mejorada con la actividad de pájaros, mientras que las plantas 1 y 3 serían más dependientes de insectos para lograr una polinización efectiva. En cuanto a la curva de crecimiento del fruto se identificó un primer período de crecimiento rápido, un segundo período de relativo lento crecimiento, y un tercero donde se observan los mayores incrementos para el diámetro ecuatorial hasta cosecha, identificándose un rápido crecimiento en los últimos 35 a 50 días hasta cosecha.

Palabras clave: *Acca sellowiana*; Autoincompatibilidad; Caracterización; Polinización

7. SUMMARY

The “guayabo del país” (*Acca sellowiana* (Berg) Burret) is a native Myrtaceae with its primary distribution centre in the Uruguayan northeast and south of Brazil. It is a species with high potential for its cultivation as a fruit plant. The presence of the species’ self-incompatibility, the influence of floral architecture for the selection of pollinators, the need of morpho-phenological and productive characterization for the selected individuals and the knowledge of the fruit’s growth dynamics and development, are aspects that need to be studied due to the potential the guava tree has as a possible alternative for the diversification of the productive system. Because of this, the aims of the hereby paper are to contribute to the knowledge of floral and reproductive biology, and the characterization of three guava tree plants, which belong to a commercial cultivation coming from seeds, selected because of its promising characteristics. The presence of self-sterility has been evaluated with the application of the following pollination treatments to each of the selected plants: T1 - natural pollination; T2 - spontaneous self-pollination; and T3 - manual self-pollination. The effect of each treatment over the percentage of the final fruit set and the fruit final production has also been evaluated. In addition, the number of seeds, the fruit’s weight and the weight of the harvested fruit pulp belonging to the three treatments, has been analyzed. The selected material was characterized using flower and fruit morphological characteristics, and phenological and productive observation. The association between the floral morphology (distance between the stigma and the anthers and the distribution of the stamens) and the pollination, have also been analyzed. The growth dynamic of each fruit plant was studied through the equatorial diameter. The results of this paper showed some sort of self-sterility in the studied plants. This was verified by the smallest number of fruits and seeds produced in T3 in respect of T1. The different alternatives for its explanation are also discussed. The need of pollinators in order to increase the number of fruits was established. Regarding the influence of the floral architecture and the selection of pollinators, it was observed that the pollination in plant 2 could be improved with the activity of birds, while plants 1 and 3 would be more dependent of insects (bees and bumblebees) to achieve a more effective pollination. As to the fruit’s growth, a first period of rapid growth was observed. Then a second period of slow growth and a third one where a good increase in the equatorial diameter until harvest can be noticed, identifying a quick growth in the last 35 to 50 days until harvest.

Keywords: *Acca sellowiana*; Self-incompatibility; Characterization; Pollination

8. BIBLIOGRAFÍA

1. AGUSTÍ, M. 2004. Fruticultura. Madrid, España, Mundi-Prensa. 493 p.
2. BACCINO, E.; QUEZADA, M.; BACCINO, M.; RIVAS, M.; PUPPO, M.; PRITSCH, C. 2010. Estructura genética de cuatro poblaciones silvestres de *Acca sellowiana* (Berg) Burret (guayabo del país). In: Encuentro Nacional sobre Frutos Nativos (5°, 2010, Salto, Uruguay). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. p. 11 (Actividades de Difusión no. 602).
3. BARRETT, S.C.H. 1988. The evolution, maintenance, and loss of self-incompatibility systems. In: Lovett, D. J.; Lovett, D. L. eds. Plant reproductive ecology; patterns and strategies. New York, Oxford University Press. pp. 98-124.
4. BIOVERSITY INTERNATIONAL. 2007. Developing crop descriptors lists-guidelines for developers. Rome. 72 p. (Bioversity Technical Bulletin Series no. 13).
5. BITTENCOURT, N.S. 2003. Auto-incompatibilidade de ação tardia e outros sistemas reprodutivos em Bignoniaceae. Dissertação Doutorado em Biología Vegetal. Campinas, SP, Brasil. Universidade Estadual de Campinas. 275 p.
6. CABRERA, D.; VIGNALE, B. 2010. Experiencia en la prospección, selección, propagación y manejo del guayabo del país (*Acca sellowiana* (Berg) Burret) In: Simposio Nacional do Morango (5°), Encontro de Pequenas Frutas y Frutas Nativas do Mercosul (4°, 2010, Pelotas, Brasil). Trabajos presentados. Pelotas, EMBRAPA Clima Temperado. pp. 107-113.
7. CAMUSSI, G. 2010. Pautas para conocer las preferencias del consumidor; caso del guayabo del país (*Acca sellowiana*). In: Congreso Nacional de Horti-Fruticultura (12°, 2010, Montevideo, Uruguay). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. p. 46.
8. CHARLESWORTH, D. 1985. Distribution of dioecy and self-incompatibility in angiosperms. In: Greenwood, P.J.; Harvey, P.H.; Slatkin, M. eds. Evolution; essays of honour of John Maynard Smith. Cambridge, Cambridge University Press. pp. 237-268.

9. _____.; CHARLESWORTH, B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18: 237-68.
10. CUNDA, J.N. 2006. Caracterización de plantas de “guayabo del país” (*Acca sellowiana* (Berg) Burret) desde un enfoque frutícola. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 105 p.
11. DEGENHARDT, J.; ORTH, A.I.; GUERRA, M.P.; DUCROQUET, J.P.; NODARI, R.O. 2001. Morfología floral da goiabeira serrana (*Feijoa sellowiana*) e suas implicações na polinização. *Revista Brasileira de Fiticultura*. 23 (3): 718-721.
12. DE NETTACOURT, D. 1977. Incompatibility in angiosperms. *Sexual Plant Reproduction*. 10: 185-199.
13. DUCROQUET, J.P.; HICKEL, E.D. 1991a. Fenología de goiabeira serrana (*Feijoa sellowiana*, Berg) no alto vale do rio do peixe, Santa Catarina. *Revista Brasileira de Fiticultura*. 12 (3): 313-320.
14. _____.; RIBEIRO, P.A. 1991b. Goiaba serrana; velha conhecida, nova alternativa. *Agropecuaria Catarinense*. 4 (3): 27-29.
15. _____.; HICKEL, E.D. 1997. Birds as pollinators of feijoa (*Acca sellowiana* Berg). *Acta Horticulturae*. no. 452: 37-40.
16. _____.; _____.; NODARI, R.O. 2000a. Goiabeira-serrana (*Feijoa sellowiana*). Jaboticabal, SP, Funep. 66 p. (Serie Frutas Nativas no. 5).
17. _____.; _____. 2000b. Polinização entomófila da goiabeira serrana, *Feijoa sellowiana* (Berg), em Santa Catarina. *Revista Brasileira de Fiticultura*. 22 (1): 96-101.
18. _____. 2004. A goiabeira serrana: suas peculiaridades. *In*: Simposio Nacional do Morango (2º), Encontro de Pequenas Frutas y Frutas Nativas do Mercosul (1º, 2004, Pelotas, Brasil). *Trabajos presentados. Pelotas, EMBRAPA Clima Temperado*. pp. 266-271.
19. _____.; SANTOS, K.L.; ANDRADE, E.R.; BONETI, J.I.S.; BONIN, V.; NODARI, R.O. 2007. As primeiras cultivares brasileiras de goiabeira serrana; SCS 411 Alcântara e SCS 412 Helena. *Agropecuária Catarinense*. 20:77-80.

20. _____.; NUNES, E.C.; GUERRA, M.P.; NODARI, R.O. 2008. Novas cultivares brasileiras de goiabeira serrana SCS 414 Mattos e SCS 415 Nonante. *Agropecuária Catarinense*. 21(2):77-80.
21. FAUST, M. 1989. *Physiology of temperate zone fruit trees*. Nueva York, John Wiley. 338 p.
22. FINARDI, C. 2003. Caracterização da biologia reprodutiva da goiabeira serrana (*Acca sellowiana* Berg). Dissertação Mestre em Recursos Genéticos Vegetais. Florianópolis, SC, Brasil. Universidade Federal de Santa Catarina. 80 p.
23. FINATTO, T. 2008. Caracterização morfológica do sistema de incompatibilidade atuante em goiabeira serrana (*Acca sellowiana* (Berg) Burret) (Myrtaceae). Dissertação Mestre em Recursos Genéticos Vegetais. Florianópolis, SC, Brasil. Universidade Federal de Santa Catarina. 80 p.
24. GANDERS, F.R. 1979. The biology of heterostily. *New Zealand Journal of Botany*. 17:607-635.
25. GIBBS, P.E; BIANCHI, M.B. 1999. Does late self-incompatibility (LSI) show family clustering? Two more species of Bignoniaceae with LSI: *Dolichandra cynanchoides* and *Tabebuia nodosa*. *Annals of Botany*. 84: 449- 457.
26. GOOGLE EARTH. s.f. Foto aérea del predio en estudio. (en línea). s.l. s.p. Consultada 20 dic. 2011.
Disponível em
http://www.google.com/intl/es/earth/index.html#utm_campaign=es&utm_medium=ha&utm_source=es-ha-sk-eargen&utm_term=googleearth
27. GRELA, I.A. 2004. geografía florística de las especies arbóreas del Uruguay: propuesta para la delimitación de dendrofloras. Tesis de Msc. Montevideo, Uruguay. PEDECIBA. 97 p.
28. HARMAN, J.E. 1987. Feijoa fruit; growth and chemical composition during development. *New Zealand Journal of Experimental Agriculture*. 15: 209-215.

29. HORISAKI, A.; NIIKURA, S. 2008. Developmental and environmental factors affecting level of self-incompatibility response in *Brassica rapa* L. Sexual Plant Reproduction. 21:123-132.
30. HUSBAND, B. C.; SCHEMSKE, D. W. 1995. Magnitude and timing of inbreeding depression in a diploid population of *Epiobium angustifolium* (Onagraceae). Heredity. 75: 206-215.
31. IRISITY, M.; GIOSCIA, D.; BURZACO, P.; SOSA, J.; AYRES, C.; BERNARDI, M.; BERNARDI, A.; BAROLÍN, G.; CABRERA, D.; VIGNALE, B. Procesamiento de frutos de guayabo del país (*Acca sellowiana*). Avances en el departamento de Colonia. In: Congreso Nacional de Horti-Fruticultura (12º, 2010, Montevideo, Uruguay). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. p. 129.
32. JOLOCHIN, G. S. 2007. Revisión de Myrtaceae Adans. de la flora uruguaya. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 201 p.
33. KADER, A. s.f. Feijoa; recomendaciones para mantener la calidad poscosecha. (en línea). Davis, CA, Universidad de California. s.p. Consultada 20 dic. 2011.
Disponible en
http://postharvest.ucdavis.edu/frutasymelones/Feijoa_259/
34. LEGRAND, D. 1968. Las Myrtaceas del Uruguay, III. Facultad de Agronomía (Montevideo). Boletín no. 101. 80 p.
35. MARTÍNEZ, N.; BELUCCI, B.; VIGNALE, B.; RIVAS, M.; AYRES, C.; DELLACASSA, E. 2010. Valor nutricional de frutos nativos del Uruguay. In: Congreso Nacional de Horti-Fruticultura (12º, 2010, Montevideo, Uruguay). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. p. 37.
36. MATTOS, J. R. 1986. A goiabeira serrana. Brasil, Instituto de pesquisas de Recursos Naturais Renováveis "AP". 84 p. (Publicação IPRNR no. 19)
37. MUÑOZ, J.; ROSS, P.; CRACCO, P. 2007. Flora indígena del Uruguay. Árboles y arbustos ornamentales. Montevideo, Hemisferio Sur. 360 p.
38. NODARI, R.O.; GUERRA, M.P.; DUCROQUET, J.P. 1997. Genetic variability of *Feijoa sellowiana* germplasm. Acta Horticulturae. no. 452: 41-46.

39. PATTERSON, K.L. 1990. Effects of pollination on fruit set, and quality in feijoa (*Acca sellowiana* (Berg) Burret). *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*. 18:127-131.
40. POPENOE, F.W. 1912 Feijoa sellowiana, its history, culture and varieties. *Pomona College Journal of Economic Botany*. 2(1): 217-242.
41. PRITSCH, C.; VIGNALE, B.; RIVAS, M.; PUPPO, M.; GANDARA, J.; QUEZADA, M.; CAMUSSI, G.; ROSS, S.; KRAUSE, M. 2007. Primer estudio sistemático de las poblaciones de *Acca sellowiana* (Berg.) Burret como recurso genético. In: Congreso Nacional de la Sociedad Uruguaya de Hortifruticultura (11°, 2007, Montevideo, Uruguay). Trabajos presentados. s.n.t. s.p.
42. PROENÇA, C.; GIBBS, P.E. 1994. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from central Brazil. *New Phytologist*. 126: 343-354.
43. PUPPO, M. 2008. Prospección y caracterización de poblaciones silvestres de *Acca sellowiana* (Berg) Burret (Guayabo del País). Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 120 p.
44. QUEZADA, M.; VIGNALE, B.; FRANCO, J.; PRITSCH, C. 2008. Estudio de la diversidad genética de una colección de *Acca sellowiana* (Berg) Burret con alto potencial agronómico mediante el uso de marcadores moleculares RAPD. In: Encuentro Nacional sobre Frutos Nativos (4°, 2008, Cerro Largo, Uruguay). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. p. 14 (Actividades de Difusión no. 530).
45. RICHARDS, A.J. 1997. *Plant breeding systems*. 2nd. ed. New York, Chapman and Hall. 529 p.
46. RIVAS, M.; VIGNALE, B.; PUPPO, M.; CAMUSSI, G.; PRITSCH, C.; 2007. Los recursos genéticos de *Acca sellowiana* (Berg) Burret en Uruguay. In: Clausen, A.; Condón, F.; Berretta, A. eds. *Avances de investigación en recursos genéticos del Cono Sur*. Montevideo, PROCISUR/IICA. pp. 103-112.
47. _____.; _____.; _____.; AYRES, C.; ZOPPOLO, R.; CABRERA, D.; DELLACASA, E.; BELLENDIA, B.; GARCÍA, M.; SILVEIRA, A.; ZÁCCARI, F.; MARTÍNEZ, N.; IRISITY, M.; CALVETE, A. 2010. Valorización de los recursos genéticos del guayabo del país (*Acca sellowiana*) como alternativa para el desarrollo local sostenible

en la Quebrada de los Cuervos (Treinta y Tres). In: Congreso Nacional de Horti-Fruticultura (12º, 2010, Montevideo, Uruguay). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. p. 112.

48. RODRÍGUEZ, M.; ARJONA, H.E.; CAMPOS, H.A. 2006. Caracterización físico-química del crecimiento y desarrollo de los frutos de feijoa (*Acca sellowiana* Berg) en los clones 41 (Quimba) y 8-4. *Agronomía Colombiana*. 24(1):54-61.
49. _____.; _____.; _____.; FISCHER, G.; CHAPARRO, M. 2010. Aspectos anatómicos del desarrollo del fruto de feijoa (*Acca sellowiana* (O.Berg) Burret). *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*. 63(1):5267-5273.
50. SAGE, T.L.; BERTIN, R.I.; WILLIAMS, E.G. 1994. Ovarian and other late-acting self-incompatibility systems. In: Williams, E.G.; Clarke, A.E.; Knox, R.B. eds. *Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants*. Dordrecht, Kluwer. pp. 116-140.
51. _____.; GRIFFIN, S.R.; PONTIERI, V.; DROBAC, P.; COLE, W.W.; BARRET, S.C.H. 2001. Stigmatic Self-incompatibility and Mating Patterns in *Trillium grandiflorum* and *Trillium erectum* (Melanthiaceae). *Annals of Botany*. 88: 829-841.
52. SANTOS, K.L. 2005. Bases genéticas de características de importância agrônômica em goiabeira-serrana (*Acca sellowiana*). Tesis Msc. Florianópolis, SC, Brasil. Universidade Federal de Santa Cararina. Centro de Ciências Agrárias . 125 p.
53. _____.; LENZI, M.; CAPRESTANO, C.A., MESQUITA, A.C.; DUCROQUET, J.P.; NODARI, R.O.; ORTH, A.I.; GUERRA, M.P. 2007. Evidencia da atuação do sistema de auto-incompatibilidade tardia em *Acca sellowiana* (Berg) Burret (Myrtaceae). *Revista Brasileira de Fuiticultura*. 29 (1): 120-123.
54. SEAVEY, S.R.; BAWA, K.S. 1986. Late-acting self-incompatibility in angiosperm. *The Botanical Review*. 52 (2): 195-219.
55. SHARPE, R.H.; SHERMAN, W.B.; MILLER, E.P. 1993. Feijoa history and improvement. *Proceedings of Florida State Horticultural Society*. 106: 134-139.

56. SOZZI, G.O. 2007. Árboles frutales, ecofisiología, cultivo y aprovechamiento. Buenos Aires, Facultad de Agronomía. 848 p.
57. STEPHENSON, A.G.; GOOD, S.V.; VOGLER, D.W. 2000. Interrelationships among inbreeding depression, plasticity in the self-incompatibility system, and the breeding system of *Campanula rapunculoides* L. (Campanulaceae). *Annals of Botany*. 85 (Supplement A): 211-219.
58. STEWART, A.M.; CRAIG, J.L. 1989. Factors affecting pollinator effectiveness in *Feijoa sellowiana*. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*. 17: 145-154.
59. TAKAYAMA, S.; ISOGAI, A. 2005. Self-incompatibility in plants. *Annual Review Plant Biology*. 56: 467- 489.
60. TALICE, R.; CASTRO, J.L.; IZAQUIRRE, P. 1996. Prospección y evaluación de frutas autóctonas con énfasis en la guayaba del país y durazno. Montevideo, Uruguay, INIA. s.p. (FPTA no. 54).
61. THORP G.; BIELESKI R. 2002. Feijoas; origins, cultivation and uses. Auckland, New Zealand, HortResarch. 87 p.
62. VIGNALE, B.; BISIO, L. 2005. Selección de frutales nativos en Uruguay. *Agrociencia*. 9 (1-2): 35-39.
63. _____; CAMUSSI, G.; CABRERA, D.; NEBEL, J.P.; CUNDA, N.; PRITSCH, C. 2006. Avances en la selección del guayabo del país *Acca sellowiana* (Berg) Burret en Uruguay. In: Simposio Nacional de Morango (3°), Encontro de Pequenas Frutas y Frutas Nativas do Mercosul (2°, 2006, Pelotas, Brasil). Trabajos presentados. Pelotas, EMBRAPA Clima Temperado. pp. 155-159.