

Efecto de las relaciones fuente:sumidero decrecientes sobre la expresión sexual y la carga de frutos de la papaya (*Carica papaya* L.) híbrido Pococí

Mauricio J. Arce Guzmán

**TESIS PARA OPTAR AL GRADO DE LICENCIADO EN
INGENIERÍA AGRONÓMICA CON ÉNFASIS EN FITOTECNIA**



**ESCUELA DE AGRONOMÍA
FACULTAD DE CIENCIAS AGROALIMENTARIAS
UNIVERSIDAD DE COSTA RICA**

Efecto de las relaciones fuente:sumidero decreciente sobre la expresión sexual y la carga de frutos de la papaya (*Carica papaya* L.) híbrido Pococi

Mauricio Jose Arce Guzmán

**TESIS PARA OPTAR AL GRADO DE LICENCIADO EN INGENIERÍA
AGRONÓMICA CON ÉNFASIS EN FITOTECNIA**

Marco Vinicio Gutiérrez, Dr.


DIRECTOR DE TESIS

Gerardina Umaña Rojas, Dra.


MIEMBRO DEL TRIBUNAL

Eric Mora Newcomer, M.Sc.


MIEMBRO DEL TRIBUNAL

Luis Barboza Barquero, Dr.


MIEMBRO DEL TRIBUNAL

Eric Guevara Berger, Dr.


DIRECTOR DE ESCUELA

B.Sc. Mauricio J. Arce Guzmán


SUSTENTANTE

Dedicatoria

A mi madre quiero dedicarle este trabajo por creer siempre en mí, apoyándome ante cualquier adversidad y enseñarme que el amor es lo más importante en la vida, que unos vienen, otros volverán y que siempre hay por qué vivir y por quien luchar.

A Laura por su amor incondicional, por crecer conmigo, y vivir esta y muchas experiencias que la vida nos brinda.

A la familia Leiton Morera por brindarme su apoyo y confianza para cumplir mis objetivos.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer de manera muy especial a mi director de tesis, Dr. Marco Vinicio Gutiérrez, por su gran ayuda, colaboración y paciencia durante el proceso de elaboración del trabajo. Además por su motivación y confianza en mis capacidades para abarcar diversas funciones en el departamento de Ecofisiología, y por brindarme una excelente formación académica.

Al Dr. Eric Mora Newcomer, por el constante aporte y colaboración en el trabajo de campo y escrito, y por su amabilidad al abarcar mis consultas.

A los miembros del comité Dr. Eric Mora Newcomer, M.Sc. Gerardina Umaña Rojas, Dr. Luis Barboza Barquero, totalmente agradecido por su guía, pronta respuesta y por el interés mostrado en el tema abarcado en este trabajo.

A mi padre, por su disposición al brindarme su ayuda en las pruebas de campo, y por ser una persona fuerte en espíritu, siendo un digno ejemplo de superación personal.

Al personal del departamento de Eco-fisiología, José Araya, Cristian Porras, José Gonzales y Andrés Castillo por el apoyo brindado en campo y durante mi formación en el departamento.

A los trabajadores de la Estación Fabio Baudrit que con su ayuda y motivación en campo me permitieron avanzar en el desarrollo del ensayo.

Al Instituto Meteorológico Nacional por brindar constantemente información relevante para este y muchos trabajos realizados en la Estación Fabio Baudrit.

Y agradezco a todas las personas que me permitieron avanzar con este proyecto y brindaron su apoyo incondicional.

Índice General

AGRADECIMIENTOS	iv
ÍNDICE DE FIGURAS	vi
ÍNDICE DE CUADROS	ix
ÍNDICE DE ECUACIONES	ix
RESUMEN	x
INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	5
2.1 El cultivo de la papaya	5
2.2 Fotosíntesis en la planta de papaya	7
2.3 Carbohidratos en la planta.....	8
2.4 Relaciones fuente:sumidero	12
2.4.1 Alteración de las relaciones fuente:sumidero.....	13
2.5 Floración bajo estrés	16
2.6 Efectos sobre el rendimiento y calidad del fruto.....	19
2.6.1 Color	20
2.6.2 Firmeza	22
2.6.3. Grados brix o sólidos solubles.....	23
OBJETIVOS	26
Objetivo general	26
Objetivos específicos	26
MATERIALES Y MÉTODOS.....	27
3.1 Material vegetal.....	27
3.2 Diseño experimental y tratamientos.....	27
3.3 Condiciones climáticas.....	30
3.3.1Condiciones climáticas del sitio	31
3.4 Manejo técnico	32
3.5 Variables morfológicas y crecimiento	33

3.6 Expresión sexual y caracterización de las flores.....	34
3.7 Rendimiento y cosecha	35
3.8 Calidad de la cosecha	35
3.9 Determinación de las variables fotosintéticas	37
3.10 Índice de verdor.....	38
3.11 Análisis de datos	39
RESULTADOS	40
4.1 Crecimiento y desarrollo	40
4.2 Intercambio gaseoso.....	42
4.3 Cursos diurnos de fotosíntesis.....	43
4.4 Diferenciación floral	46
4.5 Componentes de rendimiento y características de los frutos	51
4.6 Cosecha y rendimiento.....	57
DISCUSION	58
5.1 Crecimiento y desarrollo.....	59
5.2 Intercambio gaseoso	61
5.3 Morfología floral.....	63
5.4 Formación y distribución de frutos en la planta.....	65
CONCLUSIONES	67
LITERATURA CITADA	70
ANEXOS	87

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Componentes de la región apical de la planta de papaya (<i>Carica papaya</i>), (A) Botón floral, (B) Flor más próxima a su apertura, (C) Primera flor abierta.	28
Figura 2. Distribución de las hojas en plantas de papaya (<i>Carica papaya</i>) sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: Control, 25%, 50%, 75%, en la Estación Experimental	

Fabio Baudrit, Alajuela, Costa Rica. *La flecha amarilla señala a la hoja más joven completamente expandida que soporta la flor más próxima a su apertura, los círculos anaranjados corresponden a las hojas remanentes en la planta.*29

Figura 3. Distribución espacial de cuatro tratamientos de defoliación: Control, 25%, 50%, 75%, aplicados a plantas de papaya (*Carica papaya*) en el bloque experimental. En la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela, Costa Rica.30

Figura 4. Condiciones climáticas en el periodo entre enero 2014 - enero 2015, Temperatura y humedad relativa: Máxima (—), Promedio (—), Mínima (-----). En la Estación Experimental Fabio Baudrit Moreno, Alajuela, Costa Rica. Fuente propia.32

Figura 5. Planta de papaya (*Carica papaya*) con un botón floral de 10mm marcado para la evaluación de la morfología floral. La flecha indica la dirección de la evaluación.35

Figura 6. Sistema portátil de medición de fotosíntesis, Li-Cor 6400XT, (A) Consola del sistema de fotosíntesis (*compuesto por un desecante, un filtro de gases, una fuente de CO₂*), (B) Cámara del sistema al evaluar las hojas de papaya (*compuesta por un analizador infrarrojo de gases IRGA, un sensor de temperatura ambiental y de la hoja, un sensor PAR*).38

Figura 7. Crecimiento y desarrollo de plantas de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: (Control: ○), (25%: △), (50%: ■) y (75%: ◆), en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela, Costa Rica. 2014. *Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, según la prueba de Tukey (p<0.05).*41

Figura 8. Comparación de tres cursos diurnos de fotosíntesis de plantas de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: (Control: ○), (25%: △), (50%: ■) y (75%: ◆), en edad reproductiva-fructificación, reportada a los 23 días (Junio), 90 días (Setiembre), y 146 días (Octubre) después de iniciados los tratamientos, en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela, Costa Rica, 2014.44

Figura 9. Relación entre la conductancia estomática (g_s) y la fotosíntesis (A_N) en plantas de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: (Control: ○), (25%: △), (50%: ■) y (75%: ◆), en edad reproductiva-fructificación. Los modelos que describen las relaciones son los siguientes: Control ($R^2=0,79$, $y=2,9+31,7*g_s - 53,3*(g_s - 0,43)^2$), 25% ($R^2=0,56$, $y=3,2+ 31,3* g_s - 34,8*(g_s - 0,43)^2$), 50% ($R^2=0,80$, $y=4+34,4*g_s - 96,5*(g_s - 0,5)^2$) y 75% ($R^2=0,72$, $y=0,9+20,8*g_s - 41,7*(g_s - 0,5)^2$). Todos los modelos presentan significancia del $p \leq 0,0001$. *El conjunto de datos representan los datos obtenidos durante 3 cursos diurnos a los 23 días (Junio), 90 días (Setiembre), y 146 días (Octubre) después de iniciados los tratamientos, en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela, Costa Rica, 2014.*45

- Figura 10.** Expresión sexual y determinación del rendimiento de plantas de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: (Control: ○), (25%: ▲), (50%: ■) y (75%: ◆), en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela. Costa Rica. 2015. DNC: Disminución en el número de carpelos.48
- Figura 11.** Flores de plantas papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, (A) Flor femenina, (B) Flor hermafrodita, (C) Flor hermafrodita con esterilidad femenina completa. En las flores situadas a la derecha tienen los pétalos removidos para facilitar su caracterización..49
- Figura 12.** Distribución y características de frutos de plantas de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: Control, 25%, 50%, 75%, a los 273 días después de trasplante. En la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela, Costa Rica. Octubre 2014.50
- Figura 13.** Dimensiones y calidad de los frutos provenientes de plantas de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: 0% (Control), 25%, 50% y 75%, en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela. Costa Rica, 2014.52
- Figura 14.** Componentes “Matiz” y “Chroma”, de la epidermis y la pulpa de frutos de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, provenientes de plantas sometidas a cuatro porcentajes e defoliación: 0% Control, 25%, 50% y 75%, en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela. Costa Rica, 2014.53
- Figura 15.** Diagrama del espacio de color y cromaticidad para los componentes “Matiz” y “Chroma”, para la epidermis y pulpa de frutos de plantas de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, provenientes de plantas sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: 0% (Control), 25%, 50% y 75%, en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela. Costa Rica, 2014.55
- Figura 16.** Frutos de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, provenientes de plantas sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: (A) Control, (B) 25%, (C) 50%, (D) 75%, en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela. Costa Rica, 2014.56
- Figura 17.** Cosecha y rendimiento de plantas de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: (Control: ○), (25%: ▲), (50%: ■) y (75%: ◆), en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela, Costa Rica. 2014. *Los tratamientos de 50 y 75% de defoliación iniciaron cosecha 12 días antes, y se cosecharon el 100% de los frutos en la planta a los 55 días.*57

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Análisis del contenido nutrimentos del suelo. Lote #42 de la EEFBM, Alajuela, Costa Rica.	33
Cuadro 2. Intercambio gaseoso neto, máximo y total (Total) en plantas de papaya (<i>Carica papaya</i>) híbrido Pococí, sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: Control, 25%, 50%, 75%, en tres edades de desarrollo, reportadas a los 139, 210, 266 días después del trasplante, en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela, Costa Rica. 2015. ddt: Días después del trasplante, dit: Días después de iniciado el tratamiento.	42

ÍNDICE DE ECUACIONES

Ecuación 1. Porcentaje de esterilidad floral.....	34
Ecuación 2. Cuantificación de Chroma a partir del componente “a” y “b”.....	36
Ecuación 3. Cuantificación de Matiz a partir del componente “a” y “b”.	36

RESUMEN

La papaya (*Carica papaya*) es una planta con crecimiento indeterminado, con un solo tallo que sostiene el dosel, las estructuras florales y los frutos. Es una planta modelo para el estudio de las relaciones fuente:sumidero, debido a que puede sostener su etapa vegetativa, reproductiva y de fructificación al mismo tiempo. El inicio de la antesis se presenta entre los 3-4 meses, y si las condiciones son favorables el desarrollo de las flores y los frutos es continuo. La planta depende de la fuente de carbohidratos proveniente de los tejidos fotosintéticos, especialmente las hojas, para sustentar todas las actividades fenológicas y el crecimiento de la raíz. La susceptibilidad de las hojas a cualquier tipo de agente biótico (herbivoría, ácaros, patógenos, virus, bacterias), abiótico (estrés por temperatura, luz, agua, salinidad) o daños mecánicos, puede limitar la producción y el flujo de fotoasimilados hacia los tejidos y órganos sumideros, y así comprometer el rendimiento y la calidad de los tejidos y órganos en formación. Para este experimento se simuló la pérdida del área foliar mediante defoliaciones sostenidas mensuales de 25%, 50% y 75% más un control absoluto sin defoliación. Los resultados muestran que las defoliaciones del 50 y 75% presentaron incrementos significativos ($p < 0.05$) en la altura de la planta (~8%), la fotosíntesis media (~21%), máxima (~20%), y total (~23%), la esterilidad floral (~21%), la densidad del fruto (~20%), la firmeza de la epidermis (~55%) y de la pulpa (~35%), y la aparición de frutos con disminución en el número de carpelos (~15%); así mismo, ambos tratamientos causaron disminución en el grosor del tallo (~10%), el número de flores perfectas (~28%), la carga de frutos (~50%), el volumen (~50), el peso (~40%) y los grados brix (~18%) de los frutos. El nivel de defoliación de 75% mostró la mayor tasa de producción mensual de hojas y un incremento en el índice de verdor, y se observó un comportamiento compensatorio en el crecimiento y en la actividad fotosintética en defoliaciones iguales o mayores al 50%. La defoliación provocó una reducción considerable en la producción y partición de asimilados que afectó principalmente la diferenciación de las flores y la calidad y el rendimiento de los frutos. La aparición de flores sin ovario desarrollado, y de frutos con reducida concentración de sólidos solubles hace suponer que la actividad enzimática y hormonal fue afectada también. Los resultados de esta tesis caracterizan la respuesta de la papaya a la pérdida del área foliar y muestran la existencia de un efecto compensatorio caracterizado por ajustes de la fotosíntesis, el crecimiento, cambios en la partición de asimilados y la expresión sexual. Estos cambios implicaron aumentos en la altura, reducciones en el diámetro, aumentos consecuentes en la producción de hojas y en el verdor de las mismas. Esta inversión de recursos en el crecimiento vegetativo causó plantas más esbeltas y probablemente más susceptibles al viento y al volcamiento. El fenómeno de crecimiento correlativo propio de la planta de papaya implicó un aumento inevitable en la producción de nudos y hojas, pero se evidenció un ajuste en el número de flores por axila

foliar y en aumentos en el número de flores estériles. El fenómeno descrito se encuentra probablemente bajo control hormonal. Se demostró que la respuesta compensatoria de la papaya es un proceso morfogenético correlativo condicionado por la arquitectura natural de la planta, en el que se ajusta el output reproductivo inicialmente a nivel de la expresión sexual de las yemas florales y en el número de flores diferenciadas en cada axila foliar. Esta respuesta compensatoria fue posible gracias a la estimulación de la fotosíntesis y de la apertura estomática en plantas defoliadas; la contribución más importante a este efecto fisiológico provino de un incremento en las fases bioquímicas de la fotosíntesis. El estímulo de la fotosíntesis pareció ser determinado por aumentos en la cantidad de clorofila, la conductancia estomática, y de la exportación de carbohidratos en el floema. Los componentes de rendimiento se afectaron desde el punto de vista cuantitativo y cualitativo, puesto que se redujo el volumen, el peso, y la dulzura de los mismos pero aumentaron la firmeza y el grosor de la pulpa y la epidermis; se produjeron frutos más densos y de coloración más amarillenta, indicando cambios en la síntesis de pigmentos conforme la defoliación se incrementó. La síntesis de carotenoides superó la de antocianinas. Esto pudo ser resultado de la represión de enzimas catabólicas como la invertasas, pectinasas, y celulasas, cuya actividad responde a la disponibilidad de carbohidratos.

Palabras clave: *Carica papaya*, defoliación, estrés, , fotosíntesis, floración, esterilidad floral, rendimiento, carbohidratos,

INTRODUCCIÓN

La papaya (*Carica papaya* L.) es una especie originaria de las costas del Caribe de Mesoamérica. Su gran adaptabilidad le ha permitido extenderse por zonas tropicales y subtropicales, donde se caracteriza por presentar en etapas adultas tres formas sexuales: femenina, masculina y hermafrodita (Storey, 1941; Ying 2009). Su gran adaptabilidad permite aprovechar su potencial genético y fisiológico como un cultivo alimenticio, altamente productivo, para un mercado en apertura, y actualmente es la fuente de ingreso para diversos productores debido a los altos rendimientos cuando se cultiva mediante buenas prácticas agrícolas (Bogantes *et al.* 2010) y en las condiciones agro-ecológicas favorables (Jiménez *et al.* 2014).

Investigaciones recientes en el mejoramiento del cultivo de la planta de papaya, han dado como resultado el establecimiento de una amplia variedad de cultivares con altos rendimientos, que se adaptan a diversas localidades del trópico o con influencias del clima tropical, como es el caso de India, Filipinas, Brasil, Hawaii, Colombia, Ecuador, Cuba, Portugal y Costa Rica (Arango *et al.* 2010; Bogantes *et al.* 2010).

En Costa Rica, el cultivo de papaya tiene un gran potencial en el mercado nacional y de exportación. Muchas investigaciones se enfocan en comprender tanto la fisiología de la planta, como su adaptación a diferentes ambientes, lograr mejores rendimientos, y obtener frutos de mayor calidad (Vargas 2013; Mora y Bogantes, 2004).

El desarrollo de la papaya híbrido Pococí también conocida como “papaya perfecta”, proviene de materiales de variedades criollas de la región y del grupo de papayas Hawaianas. Se caracteriza por presentar resistencia a la antracnosis (*Colletotrichum* spp.), una mayor vida post cosecha, y un alto contenido de sólidos solubles (Bogantes *et al.* 2010; Salazar 2012).

De acuerdo con los datos mostrados en el 2014 por el Consejo Nacional de Producción (CNP) los volúmenes exportación de papaya se incrementaron de 3183 a 4813 toneladas, asimismo señalan una mejora en el precio por kilogramo de 0,72 a 0,82 US\$/kg, y el INEC (2014) registró una extensión sembrada de 1393 ha, de las cuales 1070 se encuentran en edad de producción. El híbrido Pococí sobresale entre las variedades utilizadas, con rendimientos que han llegado a 130tm/ha en campos experimentales (Bogantes *et al.* 2010). La planta de papaya tiene una considerable apertura en el mercado, debido a lo cual permite ser una alternativa como cultivo para productores nacionales.

El crecimiento y desarrollo de la planta se encuentra sujeto a diversos tipos de estrés, que pueden resultar en alteraciones de la fisiología y reducciones del rendimiento del cultivo. Los tipos de estrés más comunes son el déficit hídrico, el exceso de agua, las altas temperaturas, la herbivoría, los desbalances nutricionales, las enfermedades, parásitos y daños mecánicos (Atkinson & Urwin, 2012; Falihzade *et al.* 2013). Todos estos tipos de estrés causan pérdidas o reducciones del área foliar, de la captura de radiación, de la fotosíntesis, y en última instancia del crecimiento y el rendimiento. El estrés ocasiona entre otras cosas desbalances en el suministro de carbohidratos, por ello se altera el flujo en las relaciones fuente:sumidero, de tal forma que afecta los tejidos, órganos, y la distribución de asimilados durante el desarrollo.

El flujo y disponibilidad de los carbohidratos determina la capacidad del desarrollo de tejidos y órganos, y la transición de la juvenilidad (aproximadamente 4 meses) a etapas de floración y fructificación. En la papaya la sacarosa es el principal carbohidrato movilizado vía floema (Koch, 1996), y actúa como fuente de energía principal, como regulador de la expresión génica, e indicador del estado nutricional de la planta. La cantidad de carbohidratos disponibles para la translocación desde las hojas a los tejidos y órganos sumideros se encuentra determinada por tres factores: la actividad fotosintética, la síntesis de almidón y el almacenamiento transitorio de la sacarosa en la vacuola (Helford *et al.* 2009). El agotamiento de carbohidratos en los tejidos en crecimiento estimula la

actividad fotosintética mediante la inducción de la expresión de genes, mientras que una acumulación de carbohidratos en los tejidos fotosintéticos disminuye la tasa del intercambio gaseoso en la planta (Elevand y Jackson, 2011).

Cuando las plantas se encuentran sujetas por algún tipo de estrés desarrollan desbalances en las relaciones fuente:sumidero, y las plantas lo manifiestan como alteraciones en el patrón de desarrollo, crecimiento, cambios en la capacidad fotosintética y en la expresión sexual (Smeekens *et al.* 2000; Zhou *et al.* 2000). El movimiento de asimilados desde la fuente hasta el sumidero, para consumo o almacenamiento, depende de la capacidad de la fuente para producirlos y la capacidad del sumidero para consumirlos. La conductividad del xilema es también importante, y la proporcionalidad del área transversal del floema en relación con el volumen de los sumideros es un ejemplo de lo mismo, cuando la relación no es adecuada, el rendimiento será afectado. En el caso de la papaya, se ha propuesto que una hoja fotosintéticamente activa (fuente) sustenta el desarrollo de 4-5 frutos (sumideros) simultáneamente, por lo tanto una disminución en el intercambio gaseoso de la planta, determinará su rendimiento (Campostrini & Glenn, 2007).

Las relaciones fuente:sumidero son dependientes de dos factores: la capacidad genética del cultivar y el desarrollo bajo las condiciones ambientales imperantes (Koch, 1996). La alteración del flujo de asimilados a través del floema en las relaciones fuente:sumidero puede ocasionar la activación de mecanismos fisiológicos para solventar la faltante o el exceso de asimilados en la planta. El transporte de azúcares hacia los sumideros es uno de los principales eventos del crecimiento vegetal, el transporte se realiza vía floema, y en condiciones normales la acumulación de carbohidratos genera el silenciamiento de genes relacionados a la activación de la fotosíntesis (Lemoine *et al.* 2013) y del anabolismo en general (“feast genes”), estimulándose genes relacionados con el catabolismo (“famine genes”) (Koch 1996). Una acumulación de hexosas y azúcares solubles en las hojas de *Arabidopsis thaliana*, provocó una reducción en la actividad fotosintética, relacionado a una supresión de genes fotosintéticos (Strand *et al.* 1997).

Las plantas al estar sometidas a condiciones de estrés, responden con una serie de ajustes en sus relaciones fuente:sumidero de acuerdo con la cantidad y capacidad de recursos que el entorno le proporciona. Recientes investigaciones muestran la priorización en la translocación de las reservas de carbohidratos del tallo hacia los tejidos de primera necesidad, presentándose también deformaciones en la morfología floral que evitan el desarrollo de sumideros que comprometan el crecimiento de la planta, causen maduración precoz del fruto y el desarrollo de semillas (Zhou *et al.* 2000; Falihzade *et al.* 2013; Xu *et al.* 2013).

En la papaya, una vez iniciada la floración, la producción de flores y frutos es continua, las hojas envejecen y sufren abscisión antes de que el fruto alcance su madurez, y por tanto la continua disponibilidad de carbohidratos exportados de las hojas al fruto determinará su rendimiento y sabor. Disminuciones en la capacidad fotosintética de la planta de papaya pueden ocasionar variaciones en el número de flores y disminución en el crecimiento, desarrollo y calidad del fruto (Zhou *et al.* 2000).

En el caso específico del híbrido Pococí, los daños causados por factores bióticos y abióticos pueden generar cambios en las relaciones fuente:sumidero, el comportamiento de la fotosíntesis y cambios en la morfología floral, lo cual se reduce en problemas productivos a nivel de las plantaciones. En este trabajo se ofrece mayor información con respecto a las respuestas que adopta la planta para sobrellevar el estrés y tomar medidas para su manejo agrícola.

2. ANTECEDENTES

2.1 El cultivo de la papaya

La planta de papaya es una dicotiledónea perteneciente a la familia Caricaceae, se encuentra compuesta por cuatro géneros (*Carica*, *Jacaratia*, *Jarilla* y *Vasconcellea*) y 71 especies, y es la *Carica papaya* la única especie en el género *Carica*. Esta especie es originaria de América Central, pero se encuentra ampliamente distribuida en diversas regiones del trópico y sub-trópico. De acuerdo con Malo y Campbell (1986) la planta de papaya (*Carica papaya* L.) es descrita como una herbácea gigante debido a que puede alcanzar los 9 metros de altura, presenta un único tronco sobre el cual desarrolla sus hojas, flores y frutos, su producción de frutos se puede extender por 5-10 años, donde los primeros 3 años son los más viables a nivel comercial, ya que posteriormente la altura dificulta su cosecha.

La papaya (nombre común) es también llamada papaw, pawpaw, papayer (Francia), kapaya (Filipinas), dangandan (Indonesia), melonenbaum (Alemania), lechosa (Centroamérica), mamón (Argentina), mamao, mamoeiro (Portugal), mugua (China) y betik (Singapur) (Ying, 2009; Teixeira da Silva *et al.* 2007).

El cultivo de papaya se restringe al trópico y sub-trópico debido a que las bajas temperaturas provocan cambios en su morfología floral y de crecimiento. La planta de papaya puede presentar tres tipos de planta de acuerdo al sexo de sus flores: pistiladas (femeninas), estaminadas (masculinas) y elongadas (hermafroditas). Las flores femeninas (Figura 11.A) pueden presentarse en racimos de hasta cinco flores, pero generalmente solo se desarrolla una, son flores grandes de forma acampanada, el cáliz es gamosépalo y la corola posee cinco pétalos grandes, de color blanco-cremoso, ligeramente carnosos, libres o soldados en su base, su ovario superior, grande y de forma redondeada; termina en un estigma, sentado y dividido en cinco lóbulos en forma de abanico (cinco estigmas en su terminación). Carece de estambres y órganos masculinos (Bogantes *et al.* 2010; Jiménez *et*

al. 2014). Las flores hermafroditas (Figura 11.B) son flores solitarias o en racimos, presenta un cuello o cintura por encima de su base, posee de cinco a diez estambres, de filamentos cortos y anteras de una coloración amarillo naranja, localizados en la cara inferior de los pétalos, el ovario es de tipo alargado o cilíndrico (Storey 1972; Bogantes *et al.* 2010). La ventaja de su cultivo se determina por el ciclo corto para la cosecha, con un inicio en su floración alrededor de los 3-4 meses y de recolección de frutos a los 8-10 meses (Campotrini y Glenn, 2007; Bogantes *et al.* 2010).

De acuerdo a FAOSTAT (2012) la producción mundial se distribuye en: Asia (52.55%), América del Sur (23.09%), África (13.16%), América Central (9.56%). Y son India, Brasil e Indonesia los principales productores con una producción total de 11,22 millones de toneladas.

En las últimas décadas en Costa Rica, la fruta de papaya ha encontrado un mercado en constante apertura, debido a su buena calidad organoléptica y su alto valor nutricional. Según el CNP (2016) el mercado a nivel mundial apunta al mejoramiento en la calidad de la fruta, y las constantes investigaciones sobre el cultivo han logrado adaptar las características de la fruta a un mercado cada vez más exigente. A partir del 2013 el precio de la fruta muestra una tendencia al alza, con precios por debajo de los ¢300/kg hasta superar los ¢800/kg, tanto en agosto de 2014 como en enero del 2015, por lo que se reportan cifras de exportación superiores a las 1.000 tm de papaya, y son Estados Unidos, Canadá y Nicaragua los principales socios comerciales.

En regiones del sub-trópico se han desarrollado una gran cantidad de cultivares, entre los más conocidos se encuentran “Sunrise Solo” en Hawaii; “Hortus Gold” en África; “Betty” en Florida, otras variedades como “Cartagena”, “Graham”, “Kapoho” y “Red Panamá” en Latinoamérica. En Costa Rica se conocen los cultivares “Solo” o “Hawaiana”, “Lucia”, “Maradol”, “Red Lady” e Híbrido “Pococi”, este último ha tomado importancia de siembra desde 2004, por lo que obtiene una buena aceptación en el mercado nacional e

internacional, debido a su fruto de buen sabor y peso, que oscila entre 1 y 1,5 kilos (Mora y Bogantes, 2004; Campostrini y Glenn, 2007).

2.2 Fotosíntesis en la planta de papaya

La fotosíntesis es la base principal para el crecimiento y desarrollo de las plantas, el aprovechamiento de la luz por parte de las plantas, hace que su adaptación y competencia sean factores importantes para el establecimiento en diversas regiones (Arango et al. 2010). El desarrollo de estrategias para optimizar el vigor y el rendimiento en la planta, promueven el estudio de su comportamiento ante variables morfológicas, fisiológicas, genéticas y ambientales. Parámetros como el intercambio gaseoso, el potencial hídrico, las modificaciones del genotipo y el crecimiento bajo ambientes protegidos, permiten comprender la influencia de los factores que limitan su capacidad (McNaughton *et al.* 1983; Grime 2006). La planta de papaya presenta un metabolismo C₃, y en buenas condiciones de humedad del suelo y en etapas adultas de desarrollo se presentan tasas de asimilación máxima de fotosíntesis (A_N) de 25 a 30 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ registradas con 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de densidad de flujo fotosintético (Campostrini y Glenn, 2007; Jiménez *et al.* 2014). En plantas de papaya bajo buenas condiciones de desarrollo fueron registradas tasas de asimilación de CO₂ de 20-25 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Campostrini y Yamanashi, 2001), de 21-25 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Migliaccio et al. 2010), tasa máxima de 18 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en la estación lluviosa (Machado et al. 2006), tasa máxima de 15 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Clemente y Marler 2001), y los valores absolutos del máximo en hojas bien expuestas en el dosel oscilan desde 20,0 $\text{CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ hasta 24,2 $\text{CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Wang *et al.* 2014).

Diversos factores pueden ocasionar una disminución de la capacidad fotosintética de la planta de papaya, entre ellos la fotoinhibición, la respuesta a los cambios de luz, la regulación del cierre estomático y desbalances en las relaciones fuente:sumidero. La fotoinhibición se presenta debido a la exposición prolongada a altos niveles de luz, que excede la capacidad del mecanismo fotosintético para aprovechar el máximo de energía

absorbida (Adams *et al.* 2013). De acuerdo con Clemente y Marler (2001), la planta de papaya puede reducir su A_N en cuestión de segundos, al responder a cambios de luz para evitar el estrés, lo que muestra la dependencia de la maquinaria fotosintética a la luz. La regulación del cierre estomático en plantas de papaya a medio día o altas temperaturas, provoca una reducción de la actividad fotosintética, el ajuste evita la pérdida de agua bajo condiciones de sequía o bajos regímenes de humedad del suelo (Fontes *et al.* 2008).

Un mecanismo encontrado por Torres *et al.* (2009) muestra como el cultivar de papaya “Golden” presenta menos contenido de clorofila en la hoja, lo que le permite aumentar la reflexión de la luz, de tal forma que reduce la temperatura y por este motivo se provocan aumentos en la conductividad estomática (g_s). Las plantas de papaya establecidas en regiones con climas fríos muestran una reducción en su A_N , debido a que la planta es una especie sensible a las bajas temperaturas, lo que también provoca cambios en la morfología floral. La posición de la hoja en el dosel también puede afectar la capacidad fotosintética, no por efecto de la edad de la hoja, sino por la captación de luz por los estratos superiores, aun así las hojas maduras en estado senescente presentan disminuciones en su capacidad fotosintética (Wang *et al.* 2014).

2.3 Carbohidratos en la planta

La captación de la luz por organelos especializados en las células vegetales permite obtener energía para la conversión bioquímica del CO_2 atmosférico y el H_2O en compuestos orgánicos como los carbohidratos, estos a su vez son transportados hacia los tejidos no fotosintéticos. La producción, la partición y la movilización de carbohidratos a través de los tejidos de la planta es controlada por diversos mecanismos de señalización como lo son la activación de las enzimas y la detección y transducción de genes (Ainsworth y Bush, 2011; Smeekens 2000; Silpi *et al.* 2007).

Los carbohidratos pueden ser utilizados de dos formas: como producto de almacenamiento o como precursores de respuesta a los cambios fisiológicos o ambientales (Koch 1996). El almacenamiento se refiere a los recursos que se acumulan en la planta y se pueden movilizar en el futuro para apoyar la biosíntesis de crecimiento u otras funciones de la planta (Halford *et al.* 2011). El tallo, ramas y raíces tienen la capacidad de ser tejidos de almacenamiento de polímeros como almidón, triacilglicéridos o polipeptidos, o también ser tejidos de transición de los carbohidratos producto de la fotosíntesis, como lo son: los disacáridos entre ellos la sacarosa y la maltosa, o los monosacáridos como la glucosa y fructosa. Es la sacarosa (gluc+fruc) el azúcar transportado más importante en las plantas (Patrick *et al.* 2013). Los carbohidratos son proveedores de energía, e indicadores del estado de nutrientes, son reguladores del crecimiento y de transición floral (Koch 1996; Halford *et al.* 2011). Durante el crecimiento de la planta pueden ocurrir cambios relevantes en el balance de carbohidratos, generados por algún tipo de estrés biótico o abiótico, lo que desencadena mecanismos de ajuste en la partición de las reservas hacia los tejidos y órganos (Turgeon, 1989). La señalización de la respuesta en este tipo de eventos es mediada por enzimas catalizadoras de la sacarosa como lo son la sacarosa sintetasa y las invertasas (Koch 2004).

La sacarosa puede ser almacenada en la vacuola o ser metabolizada en el citosol, en la mitocondria o en el cloroplasto. Su transporte hacia los tejidos sumideros se realiza a través del floema, y puede ser por la vía plasmodesmo o por la vía del apoplasto. La sacarosa es sintetizada a partir de tres fuentes: 1) los procesos fotosintéticos, 2) las reservas de almidón y 3) de los lípidos, y su utilización como fuente de carbono y energía depende de su disociación en hexosas por medio de reacciones catalizadas por enzimas como la sacarosa-fosfato sintetasa, la sacarosa sintetasa y las invertasas. La sacarosa sintetasa es una enzima citoplasmática que cataliza la sacarosa en fructuosa+UDPglucosa, y presenta una mayor actividad en los los tejidos sumideros. La sacarosa puede ser hidrolizada por invertasas localizadas en la pared celular (PCIN), en el citoplasma (CIN) y en la vacuola (VIN), por lo que se obtiene glucosa+fructuosa, al obtener glucosa se presenta una mayor

capacidad de formar hexosas en el proceso (Koch 2004; Gibson 2005). Cada tipo de invertasa es codificada por diferentes familias de genes, la expresión de estos genes es específica en los tejidos, órganos y etapas del desarrollo, y está regulada por las concentraciones de sacarosa, las hormonas, y el estrés biótico y abiótico (Zhao 2016).

El incremento en la actividad de las invertasas muestra una mayor disponibilidad de hexosas, esto quiere decir que hay más energía disponible para los tejidos y órganos en formación, sin embargo, una acumulación de sacarosa más el incremento de las invertasas activa las vías de señalización en la expresión génica a nivel del núcleo de la célula, y estimula una disminución en la capacidad del intercambio gaseoso de la planta, lo que evita una acumulación excesiva de carbohidratos en condiciones normales de crecimiento. Al reducirse los niveles de sacarosa en las células, la actividad invertasa disminuye y se activan las vías de señalización para normalizar la actividad fotosintética de acuerdo a la demanda de carbohidratos. Así mismo, si la demanda de carbohidratos aumenta y no hay acumulación de invertasas por la constante síntesis de sacarosa, se estimula un incremento en la capacidad fotosintética para suplir las necesidades estacionales de la planta (Heineke *et al.* 1994; Koch 2004; Chikov *et al.* 2011)

La actividad de las invertasas se puede suprimir al afectar los diversos mecanismos fisiológicos de la planta, de acuerdo con Zhao (2016) las señalizaciones por el estrés abiótico pueden inhibir directamente la actividad invertasa (independiente de los niveles de sacarosa), el otro panorama se presenta cuando el contenido de sacarosa en el tejido de sumidero se reduce debido al transporte de la sacarosa.

Cuando la sacarosa es descargada del floema a la célula vía apoplasto o simplasto, puede ser hidrolizada en glucosa, fructuosa y otras hexosas por la invertasa en tres regiones: En la pared celular (PCIN) donde la gluc+fruc son detectadas por un receptor y absorbidas en el citoplasma. La sacarosa absorbida en la célula vía plasmodesmo o por transportadores es degradada por la invertasa en el citoplasma (CIN) por invertasas y sacarosas sintetasas. La sacarosa que es transportada al citosol es degradada por las

invertasas (VIN). Las hexosas formadas en todo el proceso de degradación son utilizadas para la glucólisis y la síntesis de polímeros de azúcar tales como almidón, celulosa y fructano. Los niveles de hexosas en la célula pueden ser detectadas en el núcleo por las hexoquinazas (HXK) u otras proteínas que regulan la expresión génica (Ruan, 2014).

En general las hexosas estimulan la división y expansión celular, y la sacarosa favorece la diferenciación y maduración, por lo que las invertasas median la iniciación y formación de nuevos tejidos sumideros. Durante la maduración se presenta gran actividad de las invertasas en la pared celular, por tanto se estimula la concentración de pigmentos (Wind *et al.* 2010). De acuerdo con Koch (1996) la activación de los genes se encuentra relacionada a eventos de agotamiento o de abundancia de carbohidratos, y la capacidad fotosintética responde a la expresión de los genes cuando se encuentra comprometida.

En general, los cambios ambientales o de desarrollo en las plantas, exponen regulaciones de acuerdo con la concentración de carbohidratos: los tejidos sumideros al llenar su capacidad de almacenamiento, provocan la concentración de los carbohidratos en los tejidos de las hojas y el mesófilo, los altos niveles de almidón en la vacuola activan la regulación de genes relacionados a la capacidad fotosintética, por esta razón se presenta una reducción en el intercambio gaseoso. Al estabilizarse las condiciones en el consumo de carbohidratos por los tejidos sumideros disminuye la turgencia en el floema y se acelera la descarga con un aumento en el flujo de carbohidratos de la fuente al sumidero, por lo que disminuye la concentración de carbohidratos en el mesófilo, lo que estimula la actividad fotosintética (Koch 1996; Evans 2013).

La planta de papaya en condiciones de invierno y bajas temperaturas, presenta una acumulación de azúcares y almidón, en los pecíolos y tallo en particular, y en menor medida en las raíces. Los azúcares reductores se almacenan en porcentajes del 15 al 17%, con la entrada del verano se reanudan las condiciones favorables para el desarrollo de todos los tejidos, y debido a la cantidad reducida de hojas para suministrar fotoasimilados se consumen primero las reservas de azúcar, almidón y carbohidratos, al no restablecerse la

cantidad de hojas en el corto plazo, la planta responde con una baja en la formación de flores y frutos (Allan, 2001). En condiciones tropicales la planta de papaya presenta un almacenamiento disminuido de carbohidratos en sus tejidos, su capacidad de sostener las etapas de crecimiento vegetativo, desarrollo de las estructuras florales y la fructificación al mismo tiempo, estimula un continuo flujo de asimilados hacia los tejidos y órganos sumideros, por lo que se presenta un intercambio gaseoso con incrementos de acuerdo con la demanda de azúcares por los sumideros y a la etapa fenológica (Campostrini y Glenn 2007; Bogantes *et al.* 2010; Jiménez *et al.* 2014).

2.4 Relaciones fuente:sumidero

El crecimiento de las plantas puede ser estacional o con una amplia variación durante su ciclo de vida, en condiciones ambientales constantes la dinámica de crecimiento se encuentra controlada por mecanismos fisiológicos, adaptaciones de su entorno y su historia evolutiva. La variación en la tasa de crecimiento depende para todas las especies de factores internos (moleculares, fisiológicos y de desarrollo) y externos (nutrientes, luz, temperatura, herbivoría), todos influyen en la partición de los recursos. Los factores internos comprenden la relación con las tasas metabólicas y la asignación de recursos a procesos como la división celular, desarrollo y transiciones del crecimiento vegetativo al reproductivo (Nozue *et al.* 2007; Poorter y Nagel, 2000). Este conocimiento es importante para comprender el marco de las relaciones fuente:sumidero y la participación de los recursos en el desarrollo de la planta.

Los tejidos fuente son aquellos con capacidad de exportar un recurso primordial para el crecimiento vegetal, como los compuestos de carbono y nitrógeno, en tanto los tejidos sumideros son los importadores de esos recursos y los encargados para su asimilación (Falihzade *et al.* 2013). La primera fuente de carbono proviene de las hojas, donde el dióxido de carbono se fija para generar triosa fosfato mediante el proceso de fotosíntesis, ahí toma dos rutas: el almacenamiento de almidón en la vacuola, o la

exportación como sacarosa hacia los tejidos (Smith y Sitt, 2007). El almidón tiene la capacidad de almacenarse en los cloroplastos y en tejidos como el tallo, ramas, tubérculos, raíces y granos, la importancia en el almacenamiento de este compuesto, se encuentra en su función como sistema de reserva para recursos que serán utilizados en el futuro. La sacarosa se utiliza como herramienta de energía inmediata por medio de su biosíntesis con enzimas (Rolland *et al.* 2006).

El balance adecuado de las relaciones fuente:sumidero proporciona a la planta la capacidad de optimizar su desarrollo, sin embargo las condiciones ambientales generan complicaciones para lograr este equilibrio. La tasa de crecimiento puede estimularse en cuanto todos los tejidos aumenten sus actividades por igual, la planta actúa al reasignar recursos a los tejidos con mayor exigencia, y limita el crecimiento y desarrollo de los tejidos con menos influencia. En cuanto a la transición de etapas de crecimiento a reproductivas, se genera una presión por los recursos, por lo que se priorizan los elementos como la estructura floral o la formación del fruto (Smith y Sitt, 2007).

En condiciones favorables, la planta de papaya puede sobrellevar el crecimiento vegetativo, el desarrollo floral y la fructificación al mismo tiempo, calificándola como una planta modelo en el manejo de las relaciones fuente:sumidero (Morton 1987; Campostrini y Glenn, 2007; Bogantes *et al.* 2010).

2.4.1 Alteración de las relaciones fuente:sumidero

La manipulación de los tejidos y órganos de las plantas permiten recrear condiciones que limiten o favorezcan su desarrollo, y por lo tanto estudiar las variaciones en el rendimiento y las estrategias de ajuste en las relaciones fuente:sumidero (Smith y Sitt, 2007).

La manipulación del balance en las relaciones fuente:sumidero, puede estimular o inhibir los procesos de crecimiento y desarrollo en la planta de papaya. Reducir la

capacidad de la fuente de asimilados provoca alteraciones en la morfología floral y en los componentes de rendimiento (Kazan y Lyons, 2016). La remoción de hojas por tiempo prolongado ocasiona una disminución en la acumulación de carbohidratos en los tejidos de la planta de papaya. De acuerdo con Zhou *et al* (2000) un 75% de defoliación en plantas de papaya redujo significativamente la formación de flores, el tamaño de los frutos y la cantidad de sólidos solubles en los mismos.

El comportamiento de la planta de papaya bajo condiciones de desarrollo con decrecientes intensidades de luz, provocan la disminución en su crecimiento, con tallos y hojas más delgadas, pero una mayor concentración de clorofila (Buisson y Lee, 1993). Al aplicar láminas de riego crecientes en condiciones estables, se estimula un mayor crecimiento radical, lo que relaciona el crecimiento vegetativo y el vigor de la planta para adaptarse a las etapas reproductivas y de fructificación, por lo que se obtiene frutos con mayor concentración de sólidos solubles (Fontes *et al.* 2008). La restricción en el crecimiento de la raíz provocan disminuciones en la A_N en *Carica papaya* (Campostrini y Yamanashi, 2001).

2.4.2.1 Fotosíntesis compensatoria

La capacidad de compensar daños provocados por una situación de estrés se relaciona directamente con la estimulación de mecanismos fisiológicos, un incremento de la A_N conlleva a un evento llamado “fotosíntesis compensatoria”, causado por factores externos o procesos fisiológicos de la planta. Por ejemplo, la remoción parcial de hojas por herbivoría o daños mecánicos, provoca la penetración de la luz a estratos inferiores de la planta, lo que ocasiona una estimulación en su actividad fotosintética, relacionado a la disponibilidad de nutrientes, agua y hormonas en los tejidos restantes. También se puede estimular la actividad fotosintética lo que provoca un desbalance en las relaciones fuente:sumidero producto de la remoción parcial o total de hojas que representan un

importante aporte fotosintético, y la existencia de sumideros activos que exigen recursos para su continuo desarrollo, este mecanismo de respuesta presenta la siguiente dinámica: el consumo de reservas de carbohidratos por la reducción de fotoasimilados genera la estimulación de la síntesis de azúcares en el cloroplasto de las células de las hojas, lo cual provoca un mayor flujo de sacarosa de la fuente hacia el sumidero vía el floema, al llegar a los tejidos sumideros la sacarosa se cataboliza por medio de las invertasas del plasmodesmo, del citoplasma y de la vacuola y de la sacarosa sintetasa del citoplasma, el consumo recurrente de hexosas producidas por las invertasas estimula la expresión de genes que estimulan la actividad fotosintética, las hexosas son aprovechadas como fuente de energía para los sumideros en desarrollo (Anten y Ackerly, 2001; JiangTao *et al.* 2011; Koch, 2004).

Los insectos pueden disponer de los fotoasimilados a través de los tejidos de transporte vía floema, por lo tanto se genera la formación de sumideros adicionales a través de la succión, esto provoca un desbalance en las relaciones fuente:sumidero en consecuencia se incrementa la demanda de carbohidratos, lo que estimula la actividad fotosintética de la planta (Retuerto *et al.* 2003).

La disminución del área foliar no siempre promueve una compensación fotosintética, la herbivoría en especial puede causar la expresión de genes de defensa. La herbivoría reduce la abundancia de la RuPBCase activase (RCA) que regula la fijación del carbono mediante la enzima ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa / oxigenasa, también provoca la evapotranspiración por los cortes realizados, por esta razón se deshidrata la hoja y se induce el cierre de los estomas, la deshidratación estimula la inducción de genes por el ácido abscísico endógeno y los jasmonatos, por tanto se reduce la capacidad fotosintética y la asimilación de carbono, y compromete el crecimiento vegetativo y finalmente se inicia la señalización de la senescencia (Anderson *et al.* 2004; Giri *et al.* 2006).

La tolerancia a la defoliación también puede estar determinada genéticamente, y la reserva de carbohidratos tiene un papel importante para satisfacer las demandas de los

tejidos sumideros. Según Vargas *et al.* (2013), se mostraron niveles de tolerancia a la defoliación en dos especies de *Amaranthus* con origen genético distinto, donde *A. hypochondriacus* fue la única especie que mostró una tolerancia del 100% de defoliación, lo cual mostró mayores acumulaciones de reservas de carbohidratos para lograr sobrellevar las condiciones de estrés, en cambio la especie *A. cruentus* fue susceptible a los patógenos transmitidos por el suelo, y conduce a la pudrición de la raíz, debido a una pérdida de vigor y restricción del crecimiento por falta de reservas y suministro de carbohidratos.

La fotosíntesis compensatoria es un mecanismo de ajuste para regular la fuente de asimilados y suplir la demanda de carbohidratos hacia los tejidos sumideros, por lo tanto permite el continuo desarrollo y crecimiento en cuanto la capacidad fotosintética de la planta lo permita.

2.5 Floración bajo estrés

La floración es el evento de transición del crecimiento vegetativo al reproductivo, se encuentra regulado por una compleja red de vías genéticas que responden a los estímulos endógenos y ambientales, por lo que coincide con condiciones favorables para su desarrollo. La mayoría de las plantas utilizan señales ambientales para regular la transición a la floración, los factores principales son el fotoperiodo, la temperatura, y la disponibilidad de agua. La interacción de los anteriores factores puede variar el umbral con el que intervengan en la activación de mecanismos fisiológicos para inducir la floración (Bernier *et al.* 1993).

El estímulo de floración podría involucrar parcialmente sustancias de estrés que incluyen: las especies reactivas del oxígeno, el óxido nítrico, el ácido jasmónico, ácido salicílico, etileno y ácido abscísico, que regulan la expresión de genes para adaptarse a las condiciones de estrés (Takeno 2016; Elevand y Jackson, 2011).

La floración regulada por el estrés no es reconocida oficialmente como una vía de transición floral *per se*, sin embargo, factores de estrés biótico y abiótico generan estímulos para el desarrollo floral. Entre los tipos de estrés abióticos se encuentran: la sequía, la salinidad, las altas y bajas temperaturas, y las limitaciones de nutrientes. Entre los tipos de estrés bióticos: las infecciones por patógenos, los virus, las bacterias y la herbivoría (Kazan y Lyons, 2016). La floración inducida estimulada por tipos de estrés biótico o abiótico, puede ser un tipo de respuesta natural en algunas especies que quieren asegurar su sobrevivencia lo cual acelera el periodo hacia la formación de semillas (Wada y Takeno, 2013).

La floración en los árboles de mango (*Mangifera indica* L.) y cítricos (*Citrus sinensis*) puede ser estimulada por la exposición a bajas temperaturas y al estrés hídrico, y el vigor de la floración en ambos se encuentra relacionada con el estado de carbohidratos del árbol (Ramírez y Davenport, 2010; García *et al.* 1995). Durante la inducción floral en el mango se registra una disminución en las concentraciones de almidón, y sus productos hidrolizados conducen a la señalización para el desarrollo y la diferenciación de los órganos que estimulan la rotura de los brotes. En la formación de la panícula se registra una acumulación de azúcares y sus compuestos hidrolizados, con incrementos en las relaciones sacarosa: hexosa. La actividad de la invertasa ácida se ha correlacionado con la acumulación de sacarosa, y el aumento en los azúcares reductores proporciona a las células de un flujo de energía para la síntesis de diferentes complejos esenciales (Prasad *et al.* 2014). La inducción de la floración en cítricos puede ser estimulada por periodos prolongados de estrés hídrico medido con un potencial de presión en el xilema de la hoja de ψ_p -3.5 megapascales (Southwick y Davenport, 1986), y la intensidad de la floración se encuentra relacionada con el nivel de estrés que el árbol presente (Manzi *et al.* 2012), así mismo, la calidad en la floración se encuentra determinada por la acumulación de carbohidratos en los ápices meristemáticos, y las concentraciones de sacarosa, glucosa y fructuosa presentan un aumento transitorio durante la anthesis (Mehuoachi *et al.* 1995).

Variaciones en los niveles de carbohidratos pueden comprometer los mecanismos y procesos de floración, los tipos de estrés biótico y abiótico afectan de manera directa o indirecta la capacidad fotosintética de la planta, por lo que se provoca desbalances en las relaciones fuente:sumidero (Pfannschmidt, 2003; Elevand y Jackson, 2011). En *Arabidopsis*, las bajas concentraciones de sacarosa promueven la floración, mientras altas concentraciones retrasan la floración (Ohto *et al.* 2001). Al reducirse el suministro de carbohidratos por defoliaciones en arboles de kiwi (*Actinida deliciosa*) se comprometió el desarrollo de flores, por tanto disminuye su número en más de un 50% con defoliaciones del 75% (Cruz *et al.* 2010).

Una reducción en el suministro de fotoasimilados provocó el aborto de flores y granos en el cultivo de maíz, de tal forma que se relaciona este evento a una limitación en la hidrólisis de sacarosas por las invertasas en la pared celular de los ovarios en formación (Oury *et al.* 2016).

El sexo de la planta de papaya se encuentra determinado genéticamente, y el desarrollo en la morfología floral se encuentra sujeto a modificaciones por factores ambientales como la exposición a altas o bajas temperaturas, la alta intensidad de luz UV, la alta humedad relativa, la disponibilidad excesiva de nitrógeno en el suelo, el bajo vigor vegetativo y desbalances en las relaciones fuente:sumidero (Ying 2009; Martelleto *et al.* 2011). La susceptibilidad de la papaya a sufrir esterilidad femenina y carpeloidía, ha sido una limitante para la adaptación de este cultivo a diversas regiones, y estimular su siembra con posibilidades de un desarrollo económico relevante (da Silva *et al.* 2007).

Cuando el sexo “se invierte” producto de las anteriores variaciones, se provoca un evento llamado “esterilidad femenina”, que se caracteriza por la atrofia de los ovarios sin la formación de la fruta. En el caso de la carpeloidía, los estambres se fusionan a las paredes del ovario lo que ocasiona frutos deformes (Bogantes *et al.* 2010).

De acuerdo con Almeida *et al.* (2003), las plantas de papaya a bajas temperaturas y altas humedades en el suelo provocan la formación de frutos con carpeloidía. Por otro lado, las plantas expuestas a altas temperaturas y bajos regímenes de humedad en el suelo generan flores estériles. La defoliación en plantas de papaya por periodos prolongados, causa un desbalance en la relación fuente:sumidero, por tanto se provoca una limitación en el flujo de carbohidratos hacia los sumideros, por esta razón se relaciona este evento con la formación de flores estériles (Zhou *et al.* 2000; Storey, 1972; Almeida *et al.* 2003).

La floración es un evento importante durante el desarrollo y crecimiento de las plantas, el estímulo de la floración puede provenir de fuentes ambientales como exógenas, así mismo, la planta al sufrir algún tipo de estrés que comprometa su desarrollo puede integrar respuestas para acelerar o reprimir su floración. El suministro de carbohidratos y la actividad enzimática juegan un papel muy importante en la señalización, estimulación y mantenimiento de los mecanismos de formación de las estructuras florales y el desarrollo posterior de los frutos.

2.6 Efectos sobre el rendimiento y calidad del fruto

La palabra calidad proviene del latín *qualitas*, que significa atributo, propiedad o naturaleza básica de un objeto. El consumidor presenta exigencias en las características y propiedades del producto. La apariencia, el sabor, el aroma y la frescura son parte de los parámetros principales para cumplir los estándares de calidad y así, la aceptación del mercado (Valero y Serrano. 2010).

Los frutos de papaya son perecederos y antes de ser recolectados su calidad depende de factores ambientales, genéticos y agronómicos. Entre los factores de campo que pueden influir directamente en la calidad, se encuentran: la altitud donde se desarrolle el cultivo, la luminosidad durante el desarrollo de la fruta, daños mecánicos por viento, limitaciones por crecimiento de la planta en suelos pesados y con encharcamientos, baja fertilidad del suelo,

mal manejo de enfermedades y desbalances en las relaciones fuente:sumidero (Arango *et al.* 2010; Bogantes *et al.* 2010).

La maduración del fruto es un mecanismo complejo que envuelve aspectos genéticos, bioquímicos y fisiológicos. El ablandamiento de la papaya implica la síntesis de azúcares, etileno, y mediante enzimas, la degradación de la pared celular del mesocarpio y endocarpio es regulada por enzimas catalizadoras, el cambio de color se relaciona a la biosíntesis y oxidación de licopeno (Silva *et al.* 2005).

La regulación del etileno durante la maduración se realiza a partir de la metionina y de la síntesis y oxidación de la ACC (ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico) por dos enzimas principales: la ACC sintetasa y la ACC oxidasa. Este evento desencadena algunas vías de señalización en cascada que conducen al fruto a transformaciones inmediatas, por tanto incluye la degradación de la clorofila, el aumento en la respiración y el ablandamiento de la pulpa (Sañudo *et al.* 2009).

Los estados de maduración de los frutos de papaya comprenden desde días después de la anthesis hasta entrar en etapas de senescencia, la cual se caracteriza por cambios en el color, el dulzor y la textura de la epidermis y pulpa (Kader, 2004; Grierson, 2002). Para mantener la alta productividad de la planta de papaya además de obtener frutos que cumplan los parámetros de calidad se deben propiciar las condiciones para la máxima capacidad fotosintética, además de un alcance efectivo del índice de área foliar (Wang *et al.* 2014).

2.6.1 Color

Durante la maduración del fruto se presenta un cambio de color de verde a amarillo en la epidermis, y de blanco a naranja-rojo en la pulpa. Este evento es regulado por los genes que codifican las clorofilasas (Jacob *et al.* 1999) y los procesos que incluyen la

biosíntesis de etileno que estimula la disminución de la clorofila y la síntesis de hidrolasas (Barreto *et al.* 2011), los mecanismos anteriores activan la biosíntesis de licopeno, que se encuentra relacionado al cambio de color rojo-naranja en la pulpa. El licopeno promueve la formación de los carotenoides amarillos, β -caroteno y β -criptoxantina, que son pigmentos predominantes en el color amarillo en la fruta (Devitt *et al.* 2005; Barreto *et al.* 2011; Schweiggert *et al.* 2011a).

Las etapas de maduración temprana se caracterizan por cantidades muy bajas de β -caroteno, isómeros Z-licopeno, E-licopeno, β -criptoxantina, laurato y ésteres de caprato, mientras que en el curso de la maduración del fruto se presentaron compuestos biosintéticos como fitoeno, fitoflueno, β -caroteno y altos niveles de E-licopeno y β -criptoxantina (Schweiggert *et al.* 2011b).

De acuerdo con Bron *et al.* (2004) la fluorescencia de la clorofila es una medida indirecta de la condición fisiológica de los tejidos verdes del fruto, cuando el PSII es dañado por algún tipo de estrés, las características de fluorescencia se alteran, de tal forma que se demuestra una desorganización en la grana y una reducida capacidad para re-oxidar la plastoquinona, por lo que aumenta la biosíntesis y acumulación de carotenoides.

El espacio de color L^*a^*b también llamado (CIELAB) es actualmente uno de los principales parámetros para medir el color de los objetos y se utiliza ampliamente en los campos de investigación. En efecto L^* indica luminosidad ($L^*=0$ negro y $L^*=100$ indica blanco) y a^* b^* son las coordenadas de cromaticidad, donde a^* (valores negativos indican verde y los positivos indican magenta) y b^* (valores negativos indican azul y los positivos indican amarillo). El espacio de color L^*a^*b también puede ser integrado bajo los valores de C^* y h , que corresponden respectivamente con croma (*chroma*) y tono o matiz (*hue*). El valor de h es el ángulo del tono, y se expresa en grados que van de 0° (inclusive) a 360° (McGuire, 1992; Pilar *et al.* 1996).

Los estados de maduración de la papaya son importantes para seleccionar y cosechar frutos que acumulen la cantidad de sólidos solubles necesarios para su

comercialización (Marcos *et al.* 2003). Salazar (2012) propuso para la papaya híbrido Pococí una escala de maduración dividida en 7 estados, con base en el color amarillo en la epidermis las cuales son: E1: 0-15%, E2: 16-25% E3: 26-40%, E4: 41-55%, E5: 56-70%, E6:71-80%, E7:81-100% de color amarillo (Anexo 2).

2.6.2 Firmeza

La pérdida de la firmeza se encuentra relacionada con la maduración del fruto, y es una consecuencia de los cambios en los componentes de la pared celular que mantienen las células unidas entre sí por pectinas y celulosas, la despolimerización y la consecuente solubilización de estos compuestos que reducen el enlace de la pared celular provoca que el sistema de adhesión celular colapse de tal forma que resulta en un ablandamiento de la pulpa, este evento se encuentra relacionado por la acción de la papaína y de las glucosidasas (Pereira *et al.* 2009).

Uno de los principales marcadores de la maduración del fruto es la síntesis de etileno que a la vez estimula aumentos en la tasa de respiración. El intercambio gaseoso hacia el tejido del fruto se produce por difusión, y se relaciona por el tamaño y número de canales para la aeración y metabolismo (Pereira et al. 2009). Durante la maduración del fruto se registra una disminución en el coeficiente de difusión, debido a una acidificación apoplástica relacionada con la activación de hidrolasas de la pared celular, que provoca su ruptura o colapso, por tanto los espacios intercelulares del tejido se llenan con el contenido de la célula, lo que representa una barrera para la difusión de gases (Almeida y Huber, 1999; Azevedo *et al.* 2008).

Una disminución de la firmeza de la fruta también coincide con la disolución de polisacáridos solubles en agua y despolimerización de las pectinas por la síntesis simultánea de enzimas pectinolíticas, como: la enzima endo-poligogalacturonasa, (1→4)- β -glucanasa, β -galactanasa, pectin metilesterasa, β -galactosidasa, xilanasas, endogluconasa y

endoxilanasas, ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico sintetasa, y pectinesterasa (Brummell y Harpster, 2001; Thumdee *et al.* 2010; Schweiggert *et al.* 2011a; do Prado *et al.* 2016). Algunos trabajos han demostrado que las pectinas pueden sufrir producto de cambios de degradación en el pH o la fuerza iónica de la solución que rodea a la pared celular (Paull *et al.* 1999; Manrique y Lajolo, 2004). De acuerdo con Zerpa *et al.* (2017) el ablandamiento de la fruta se encuentra correlacionado con el aumento en la actividad de genes que transcriben la endoxilanasas y la poligogalacturonasa, estando implicadas en la expansión de la pared celular mediante la hidrólisis de hemicelulosas. Además mostraron como una mayor transcripción de la pectinesterasa se relaciona con una mayor firmeza de la epidermis.

La medición de la firmeza se realiza con penetrómetros, el cual es una herramienta que mide la resistencia a la penetración, la unidad de fuerza que se utiliza en frutos es el Newton (N). De acuerdo a Salazar (2012) en la papaya híbrido Pococí, la transición de la firmeza en los estados de la madurez es la siguiente en la epidermis: E1: 73-85 Newton(N/cm²), E2: 68-85N, E3: 60-85N, E4: 42-74N, E5: 35-65N, E6:24-48, E7:13-33N; y en la Pulpa: E1: 61-71N, E2: 55-72N, E3: 46-72N, E4: 29-59N, E5: 20-50N, E6:13-33, E7:10-30N. Según Bron y Jacomino (2006) el ablandamiento de la pulpa presenta una alta correlación en el proceso de concentración de sólidos solubles.

2.6.3. Grados brix o sólidos solubles

El fruto de papaya al presentar bajos niveles de almidón, la fuente de carbono para síntesis de azúcares se origina a partir de la fotosíntesis de las hojas, cuando el fruto se encuentra todavía en la planta presenta acumulaciones de fructosa, galactosa, xilosa, manosa, ribosa, glucosa, y sacarosa, y se acumulan en mayores concentraciones entre los 100 y 140 días después de anthesis, por tanto exhibe una mayor actividad de la sacarosa sintetasa y de la invertasa ácida (Zhou y Paull, 2001; Gómez *et al.* 2002).

Cuando la epidermis de los frutos presenta un cambio de color, la glucosa es predominante en las primeras etapas de maduración, sin embargo, con el cambio de color en la pulpa tiende a disminuir su concentración y la sacarosa se vuelve el azúcar principal con mayores acumulaciones que representan el 40-50% de los azúcares totales (Zhou y Paull, 2001; Gómez *et al.* 2002; Bron y Jacomino, 2006), tanto la glucosa y la sacarosa son utilizadas para proveer energía a las reacciones metabólicas del fruto (Fabi *et al.* 2007). La mayor demanda de azúcares en toda la planta se encuentra entre los 20 y 30 días antes de la maduración del fruto, la sacarosa sintetasa se encuentra relacionada con la respiración de la fruta, la tasa de importación de carbono y el crecimiento de la fruta. La invertasa ácida muestra actividad entre las 2-4 semanas antes de la maduración de la fruta, con una alta correlación en la acumulación de azúcares (Zhou y Paull, 2001; Zhou *et al.* 2003).

La reducción en la concentración de los azúcares en etapas de desarrollo y maduración del fruto, es influenciada por desbalances en las relaciones fuente:sumidero, provocados por eventos como la herbivoría, los días nublados, el sombreado y el manejo agrícola inadecuado. En la planta de papaya, la remoción de frutos y hojas provoca alteraciones en las concentraciones de la invertasa ácida (Zhou *et al.* 2001). De acuerdo con Zhou *et al.* (2003), las invertasas tienen un papel fundamental en la descarga de sacarosa vía floema, por lo que permite su transporte al apoplasto y la vacuola a través de la membrana plasmática y el tonoplasto. Mantiene además un gradiente de concentración de sacarosa entre la fuente y el sumidero. La síntesis de etileno y las concentraciones de azúcares regulan la expresión génica de la invertasa ácida (Chikov *et al.* 2011).

Los grados brix (°brix) o sólidos solubles miden el cociente total de sacarosa disuelta en un líquido. Una solución de 25 °brix tiene 25 g de azúcar (sacarosa) por 100 g de líquido o, dicho de otro modo, hay 25 g de sacarosa y 75 g de agua en los 100 g de la solución, para realizar este tipo de mediciones se utiliza un refractómetro. De acuerdo a Salazar (2012) la papaya híbrido Pococí la concentración de sólidos solubles en los estados de la madurez es la siguiente: E1: 7,8-11, E2: 8,6-11,2, E3-E4-E5-E6-E7 (8,6-11,2).

Las relaciones fuente:sumidero tienen un papel importante durante el desarrollo y crecimiento de la planta. La transición de la etapa vegetativa hacia la reproductiva y de fructificación genera un creciente flujo de carbohidratos desde la fuente hacia la estructuración y formación de los tejidos y órganos sumideros. Los carbohidratos pueden ser almacenados o utilizados como fuente de energía para los diversos mecanismos fisiológicos. Los niveles de carbohidratos en la planta tienen la capacidad de regular el intercambio gaseoso, y la reducción en la capacidad fotosintética puede responder a una acumulación de carbohidratos en los tejidos, así mismo, un incremento se relaciona con una mayor demanda de fotoasimilados. Diversos tipos de estrés bióticos pueden alterar los flujos en el intercambio gaseoso, lo cual provoca una reducción de fotoasimilados. Entre los daños más comunes se encuentran: la herbivoría, el ataque por ácaros o pulgones, e infección de patógenos y virus en las hojas. Si los daños son ocasionados por periodos prolongados pueden afectar la floración y el rendimiento posterior de las plantas. La partición de asimilados en condiciones de estrés, muestra mecanismos de adaptación para completar la formación de las semillas, aun así se disminuyen los parámetros de calidad y rendimiento. Los diversos tipos de estrés en la planta conducen a largo plazo en una reducción considerable en las relaciones sacarosa: hexosa, de tal forma que afecta las fuentes de energía inmediata para el metabolismo, construcción y formación de tejidos y órganos, por tanto reprime los mecanismos fisiológicos durante la estructuración de la flor y la maduración.

El conocimiento de la respuesta del cultivo bajo condiciones de estrés permite tomar acción para proteger y corregir eventos que pongan en riesgo a la plantación y la calidad de la cosecha.

OBJETIVOS

Objetivo general

- El objetivo general es determinar el efecto de las relaciones fuente:sumidero decrecientes sobre la expresión sexual y el rendimiento de la papaya híbrido Pococí.

Objetivos específicos

- Determinar el efecto de relaciones fuente:sumidero decrecientes sobre la expresión sexual y el rendimiento de la papaya.
- Determinar el efecto de relaciones fuente:sumidero decrecientes sobre la fotosíntesis y el crecimiento compensatorio de la papaya.
- Determinar el efecto de relaciones fuente:sumidero sobre los componentes del rendimiento y de la calidad del fruto.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente trabajo se realizó en la Estación Experimental Fabio Baudrit Moreno, de la Universidad de Costa Rica, localizada en el distrito de San José, cantón de Alajuela, Costa Rica. Las coordenadas geográficas de este centro de investigación corresponden a 10° 0.187' Latitud Norte y 84°15.887' Longitud Oeste; la altitud es de 840 msnm. El periodo comprendido para el presente trabajo corresponde de febrero del 2014 a febrero del 2015, y se realizó en una parcela de 2400 m² en el lote número 42.

3.1 Material vegetal

Se utilizaron plantas de papaya hermafroditas del híbrido “Pococí”, de semilla proveniente de la EEFBM. Esta variedad fue obtenida por investigaciones realizadas por la Universidad de Costa Rica durante el periodo 1995-2001, y fue validada mediante el convenio UCR-INTA (Mora y Bogantes, 2004).

En etapas tempranas de desarrollo de las plantas de papaya, se les realizó un sexado mediante técnicas moleculares para identificar las plantas hermafroditas, por tanto, se procedió con un muestreo foliar para la extracción del ADN y se utilizó la metodología de extracción CTAB, de tal forma que se realiza la amplificación de ADN por la técnica de PCR múltiple (Saalau *et al.* 2009) en el Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA). Una vez que las plantas superaron la etapa de almácigo, las identificadas como plantas hermafroditas se llevaron al campo para ser trasplantadas.

3.2 Diseño experimental y tratamientos

Los tratamientos constaron de defoliaciones parciales en los porcentajes de 0% (denominado control de aquí en adelante), 25%, 50%, 75%, los cuales se aplicaron una vez que el 80% de la plantación de papaya se encontró en el estado de fructificación. Se realizó una remoción de las hojas consecutivas a la hoja más joven completamente expandida que

soporta la flor más próxima a su apertura (Figura 1), debido a que se usa como referencia en investigaciones para diagnósticos nutricionales foliares y deterioro visual por alteraciones en la fisiología de la planta, y además de ser la hoja que pasa de ser un sumidero de recursos a ser una fuente de asimilados (Bogantes *et al.* 2010; Campostrini y Glenn, 2007).

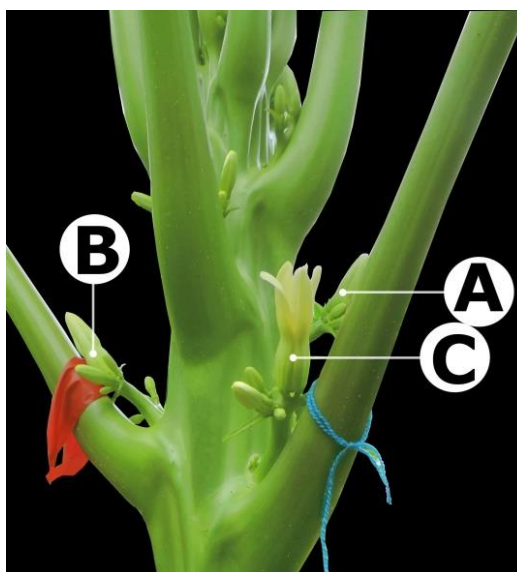


Figura 1. Componentes de la región apical de la planta de papaya (*Carica papaya*), (A) Botón floral, (B) Flor más próxima a su apertura, (C) Primera flor abierta.

La aplicación de los tratamientos iniciaron a los 120 días después del trasplante (ddt), y el periodo de cosecha inició a los 279 ddt. El ensayo en campo se extendió hasta los 340 ddt, donde se incluyó la recolección de frutos para la evaluación de parámetros de rendimiento y calidad de cosecha.

Al aplicarse los tratamientos, cada nivel de defoliación mantuvo un número de hojas significativamente diferente. La media de las hojas por planta en el periodo de evaluación corresponde: Control con 28 hojas; 25% con 22 hojas; 50% con 15 hojas y 75% con 9 hojas. La remoción de hojas se realizó de la siguiente forma:

1. Tratamiento control, se mantuvo el número natural de hojas.
2. Tratamiento con 25% de remoción de hojas, una hoja de cada cuatro.
3. Tratamiento con 50% de remoción de hojas, dos hojas de cada cuatro.
4. Tratamiento con 75% de remoción de hojas, tres hojas de cada cuatro.

Esta remoción se realizó cada tres semanas para mantener los porcentajes respectivos a la defoliación según el tratamiento correspondiente, con el objetivo de mantenerlos constantes durante el periodo comprendido para el ensayo (Zhou *et al.* 2000).

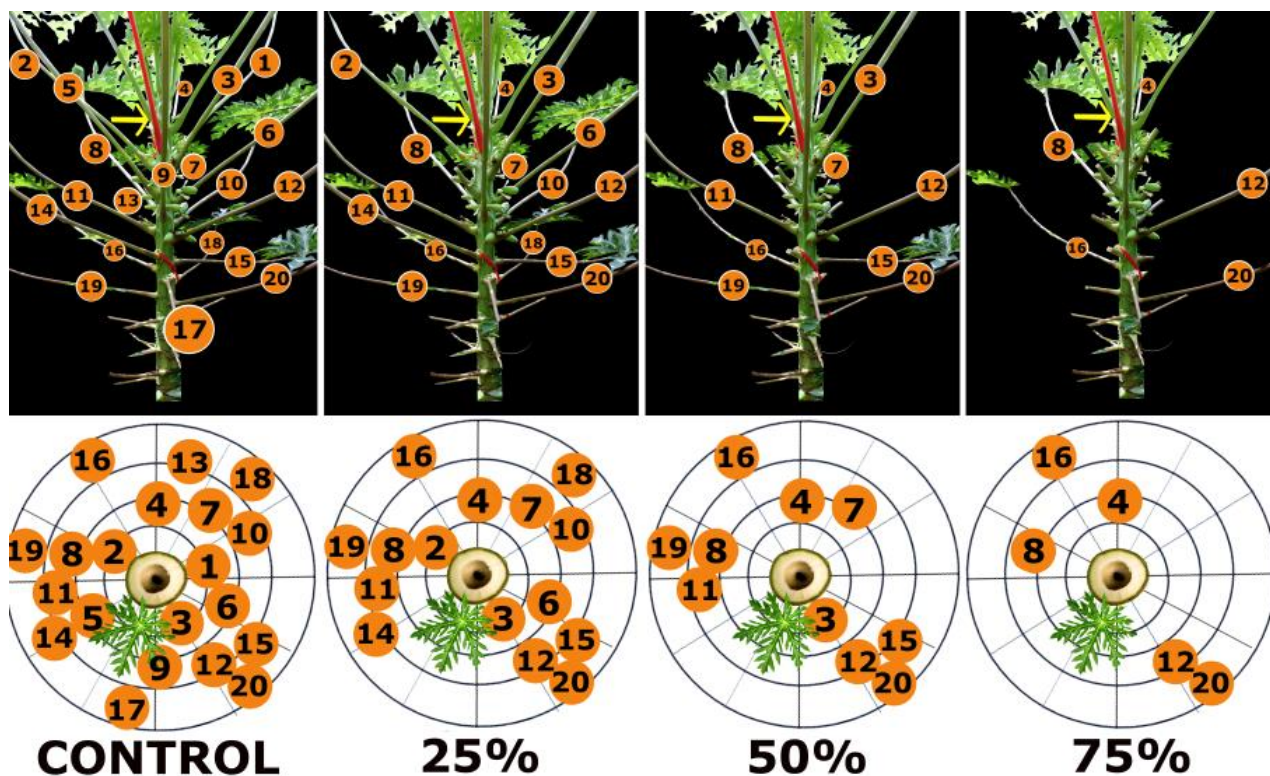


Figura 2. Distribución de las hojas en plantas de papaya (*Carica papaya*) sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: Control, 25%, 50%, 75%, en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela, Costa Rica. *La flecha amarilla señala a la hoja más joven completamente expandida que soporta la flor más próxima a su apertura, los círculos anaranjados corresponden a las hojas remanentes en la planta.*

Se utilizó un diseño experimental irrestricto al azar con 4 tratamientos y 20 repeticiones por tratamiento (Figura 3). El campo experimental se conformó por 80 plantas

de papaya y cada bloque estuvo bordeado por una hilera de plantas femeninas de papaya. El sistema de distribución de la siembra que se adoptó fue el de “Tresbolillo” (Bogantes *et al.* 2010), con un distanciamiento entre planta de 2.5m y entre calle de 2m.

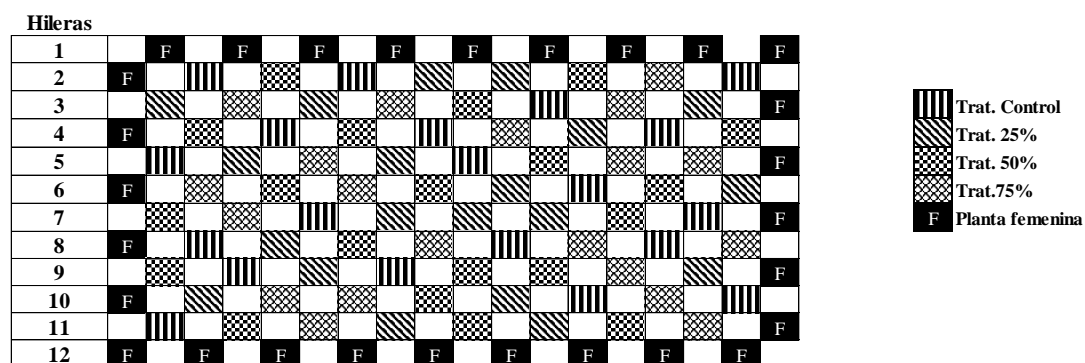


Figura 3. Distribución espacial de cuatro tratamientos de defoliación: Control, 25%, 50%, 75%, aplicados a plantas de papaya (*Carica papaya*) en el bloque experimental. En la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela, Costa Rica.

3.3 Condiciones climáticas

Las condiciones climáticas del periodo de 1995-2009 (Anexo 1), muestran valores acumulados anuales de precipitación de 1823 mm, con 188 días de lluvia. Las mayores precipitaciones se registran en los meses de setiembre y octubre con valores de 310-318 mm, asimismo son los meses que presentan mayor humedad relativa, con un valor medio anual del 80%. La temperatura máxima anual es de 29° C, y son los meses de febrero y abril los que registran las temperaturas más altas. En contraste, las temperaturas más bajas se obtuvieron en los meses correspondientes al periodo de diciembre-febrero, la media anual es de 23,9°C; los vientos dominantes de la zona son de componente este-noroeste con velocidades de 9,8 km/h.

3.3.1 Condiciones climáticas del sitio

Durante el periodo de desarrollo del ensayo de campo, de febrero de 2014 a febrero de 2015, según los registros de la Estación Experimental Fabio Baudrit (Figura 4), se presentaron tres periodos de bajas precipitaciones. El primero se extendió de enero 2014 a inicios del mes mayo; el segundo en el mes de julio, y el tercero contempla de diciembre hasta la finalización del trabajo en febrero del 2015. En estos tres periodos se registraron temperaturas máximas de 28°C, mínima de 18°C y promedio de 24°C. Al presentarse estas condiciones, se implementó el riego por gravedad para mantener las condiciones de humedad del suelo en capacidad de campo. De acuerdo con Bogantes *et al.* 2010, la papaya requiere temperaturas promedios anuales de 23-27°C, y las temperaturas bajas pueden inducir al desarrollo de la carpeloidía. La papaya también puede ser afectada por fuertes ráfagas de viento. Para este experimento se registraron ráfagas máximas de 32 m/s, aun así, la plantación se encontraba cercada por árboles con función de barrera rompiviento, para evitar volcamiento o el estrés.

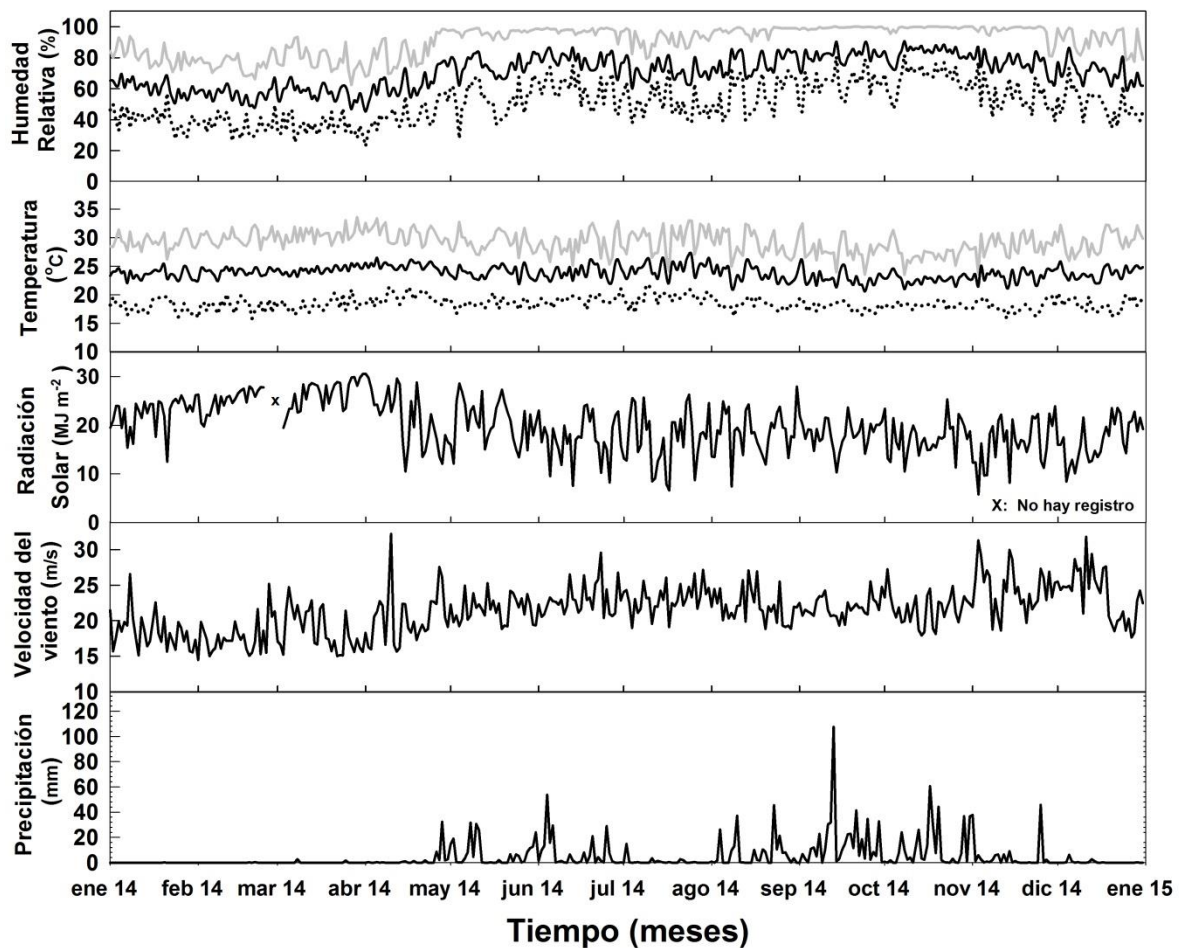


Figura 4. Condiciones climáticas en el periodo entre enero 2014 - enero 2015, Temperatura y humedad relativa: Máxima (—), Promedio (—), Mínima (-----). Estación Experimental Fabio Baudrit Moreno, Alajuela, Costa Rica.

3.4 Manejo técnico

El experimento mantuvo las prácticas recomendadas de fertilización, del control de arvenses, y de la intervención sobre las plagas y enfermedades, mencionadas por Bogantes *et al.* (2010). El lote donde se realizó el ensayo presentó una pendiente del 2%, y de acuerdo con el análisis químico del suelo (Cuadro 1), los niveles de los diferentes elementos estaban en rangos medios-óptimos, por lo que proporciona las condiciones

básicas de fertilidad para el crecimiento inicial de la planta de papaya. Por este motivo, se adoptó un programa de fertilización para llenar las necesidades de una producción de 120 t/ha, donde se suministró al suelo 333kg/ha de N, 150kg/ha de P₂O₅ y 434 kg/ha fraccionados en 13 meses de desarrollo de las plantas de papaya según lo recomendado por Bogantes *et al* (2010).

Cuadro 1. Análisis del contenido de nutrimentos del suelo por el Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA). Los datos corresponden al lote #42 de la EEFBM, Alajuela, Costa Rica.

ANÁLISIS QUÍMICO DE SUELOS													
Solución Extractora:		pH	cmol(+)/L					%	mg/L				
KCI-Olsen Modificado		H ₂ O	ACIDEZ	Ca	Mg	K	CICE	SA	P	Zn	Cu	Fe	Mn
ID USUARIO	ID LAB	5,5	0,5	4	1	0,2	5		10	3	1	10	5
LOTE UNICO	S-13-08066	6,5	0,11	14,05	3,31	0,45	17,92	0,6	43	5,4	17	98	11
Los valores debajo de cada elemento corresponden con los Niveles Críticos generales para la solución extractora usada													
CICE=Capacidad de intercambio de Cationes Efectiva=Acidez+Ca+Mg+K							SA=Porcentaje de Saturación de Acidez=(Acidez/CICE)*100						

Durante las primeras etapas de crecimiento vegetativo, se utilizaron aplicaciones semanales de fertilizantes foliares con elementos mayores y menores para prevenir deficiencias y fortalecer el desarrollo. Una vez alcanzada la etapa reproductiva y de fructificación se realizaron aplicaciones semanales de Calcio-Boro. Para la prevención del daño causado por la avispa *Toxotrypana curvicauda* se realizaron aplicaciones semanales del insecticida Orizal® 25 EC (Cipermetrina), y para el control de poblaciones de *Tetranychus urticae* se utilizó el insecticida Vertimec® (Abamectina).

3.5 Variables morfológicas y crecimiento

La primera semana de febrero de 2014, las plantas terminaron la etapa de almáximo y se trasplantaron al campo. Se iniciaron evaluaciones de las variables de crecimiento: Altura de la planta, grosor del tallo, tasa de producción de hojas y largo de los entrenudos con una frecuencia de cada cuatro semanas.

Altura: Se evaluó con una cinta métrica desde la base de la planta de papaya hasta su extremo apical.

Grosor del tallo: Se evaluó con un Caliper digital Vernier a una altura de 40cm sobre la base de la planta de papaya.

Tasa de producción de hojas: Se realizó un conteo de hojas a partir del botón floral más pequeño (4 mm) en dirección a la hoja más vieja, de tal forma que se finaliza el conteo en la última marca de la evaluación anterior (Parés *et al.* 2002; Rodríguez *et al.* 2010).

3.6 Expresión sexual y caracterización de las flores

Se realizó un inventario de las categorías florales basados en la expresión sexual y la caracterización de las flores. Las evaluaciones se realizaron mensualmente una vez iniciados los tratamientos. El inventario se realizó al marcar el botón floral más pequeño (4 mm) y luego se evaluó en dirección a la hoja más vieja (Parés *et al.* 2002) hasta llegar al punto marcado en la evaluación anterior (Figura 5). Cada sección de crecimiento con su inventario respectivo de la expresión sexual se registró para tener un control sobre el de desarrollo y formación de las estructuras florales.

Se evaluaron las siguientes variables: botones florales, flores perfectas, flores estaminadas, frutos, axilas que soportan 1 fruto, axilas que soportan 2 frutos, axilas que soportan 3 frutos, frutos con disminución en el número de carpelos (DNC), y frutos con carpeloidía. Para la determinación del porcentaje de esterilidad floral presentada en las plantas de papaya, se utilizó la siguiente fórmula:

Ecuación 1. Porcentaje de esterilidad floral

$$\text{Esterilidad Floral (\%)} = \left(\frac{N^{\circ} \text{ de flores estaminadas}}{N^{\circ} \text{ flores estaminadas} + N^{\circ} \text{ flores perfectas}} \right) * 100$$



Figura 5. Planta de papaya (*Carica papaya*) con un botón floral de 10mm marcado para la evaluación de la morfología floral. La flecha indica la dirección de la evaluación.

3.7 Rendimiento y cosecha

A los 150 días después de la primera antesis, se realizó la primera cosecha de frutos. Durante los 55 días posteriores se realizaron dos cosechas semanales, se cuantificó la cantidad de frutos por planta, el peso promedio de los frutos cosechados y la cantidad de frutos por cosechar (expectativa de la cosecha).

3.8 Calidad de la cosecha

Los frutos fueron cosechados según el criterio de Bogantes *et al.* (2011), en el cual se cosechan los frutos que presenten una, dos o tres franjas longitudinales de color naranja-amarillo. Cuando el 80% de la plantación se encontró en etapa de cosecha, se recolectaron frutos en tres periodos: 7, 14, 21 días. Se evaluaron en total 25 frutos por tratamiento. El mismo día de la cosecha los frutos se trasladaron al Laboratorio de Tecnología Poscosecha,

perteneciente al Centro de Investigaciones Agronómicas de la Universidad de Costa Rica, ubicado en San Pedro de Montes de Oca.

Los frutos fueron almacenados en cámaras de refrigeración con temperaturas de 12-14°C, con una humedad del 80-90%, durante 14 días. Luego se almacenaron a una temperatura de 22°C, con una humedad del 80-90% (Umaña *et al.* 2011), hasta que alcanzaron una etapa de madurez correspondiente a la E7 (Salazar, 2012), donde se evaluaron las siguientes variables:

Peso del fruto: Se evaluó el peso del fruto con una balanza electrónica OHAUS Adventurer (ARC-120) con una precisión de 0,01 gramos.

Enfermedades del fruto: Se evaluó la incidencia y severidad de la antracnosis (*Colletotrichum gloesporioides*) y otras enfermedades por lo que se utilizó la escala visual presentada por Navarro y Arauz (1999).

Color de la epidermis y la pulpa: Se cortó el fruto en su longitud y se tomaron 3 puntos de medición correspondientes a la zona apical, ecuatorial y distal en cada fruto para las variables de epidermis y pulpa. En ambos casos el color se evaluó por medio de un colorímetro Minolta CR-300, por lo que se utilizó la escala CIE L*a*b*. Los datos de color se expresaron como Matiz, Chroma y L* de la escala CIELAB (McGuire, 1992). Se determinaron los valores de Matiz y Chroma mediante las siguientes ecuaciones:

Ecuación 2. Cuantificación de Chroma a partir del componente “a” y “b”.

$$A) \text{ Chroma} = [(a^2 + b^2)^{1/2}]$$

Ecuación 3. Cuantificación de Matiz a partir del componente “a” y “b”.

$$B) \text{ Matiz} = \left(\frac{\text{arcotangente} \left(\frac{b}{a} \right)}{6.2832} \right) * 360$$

Se tomó en cuenta las siguientes correcciones para calcular Matiz:

Si $a < 0$ y b igual o mayores al 0 entonces sumar al resultado 180

Si $a < 0$ y $b < 0$ entonces sumar al resultado 180

Si $a > 0$ y $b < 0$ entonces sumar al resultado 180

Firmeza de la epidermis y la pulpa: Se determinó al utilizar un penetrómetro marca Chatillon con punta en forma de diente. Se cortó el fruto en su longitud y se tomaron 3 puntos de medición correspondientes a la zona apical, ecuatorial y distal. La firmeza de la pulpa se determinó al remover una porción de la epidermis cercana a los puntos donde se evaluó la firmeza de cáscara.

°Brix (% de sólidos solubles): Se tomó una rodaja de la región ecuatorial del fruto, se le extrajeron las semillas, se maceró la pulpa y se filtró con una gasa para obtener el jugo. La medición se realizó con un refractómetro digital (modelo Pallet 100, Atago PAL-1, Japón).

Volumen del fruto: Se realizó mediante el método de desplazamiento del agua. Se colocó la fruta en un recipiente cilíndrico lleno con agua. Esta cantidad de líquido fue medido previamente y así se hizo con la cantidad desplazada por la papaya. Esta última medida correspondió al volumen de la papaya.

3.9 Determinación de las variables fotosintéticas

Con el sistema de fotosíntesis portátil Li-Cor 6400XT (Li-Cor Inc., Lincoln NE, EEUU) (Ralph & Gademann, 2005) se midió la tasa instantánea de fotosíntesis neta (A_N), y la tasa de conductividad estomática (g_s) en hojas de papaya. El equipo también permitió el monitoreo de variables ambientales como temperatura, humedad relativa, radiación fotosintéticamente activa (PAR) y concentración de CO_2 ambiental.

Se utilizó el lóbulo central de la hoja más joven completamente expandida que soporta la flor más próxima a su apertura (Figura 6), para obtener cuatro cursos diurnos de actividad fotosintética, durante las principales etapas fenológicas de la papaya: etapa vegetativa (abril), inicio de etapa reproductiva (junio) y etapa plena reproductiva y de fructificación (setiembre, octubre). Se seleccionaron cuatro repeticiones (plantas) por tratamiento y se realizaron cinco mediciones por repetición; las evaluaciones se realizaron cada hora durante el periodo comprendido entre las 6:00 h y las 17:00 h. Sin embargo, para los meses de setiembre y octubre al presentarse precipitaciones prolongadas en horas de la tarde las mediciones comprendieron entre las 6:00 h y las 14:00 h.

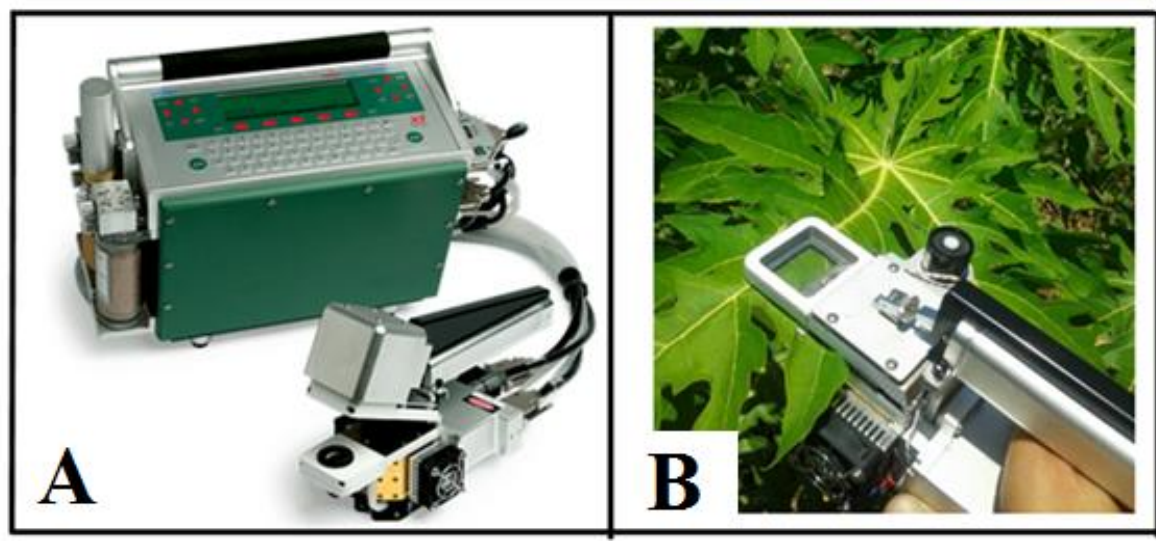


Figura 6. Sistema portátil de medición de fotosíntesis, Li-Cor 6400XT, (A) Consola del sistema de fotosíntesis (*compuesto por un desecante, un filtro de gases, una fuente de CO₂*), (B) Cámara del sistema al evaluar las hojas de papaya (*compuesta por un analizador infrarrojo de gases IRGA, un sensor de temperatura ambiental y de la hoja, un sensor PAR*).

3.10 Índice de verdor

El color de las hojas se midió al seleccionar la parte adaxial del lóbulo central de la hoja más joven completamente expandida que soporta la flor más próxima a su apertura con el medidor CCM-200 (Optic Sciences, Tyngsboro, Massachusetts, EEUU). Se tomaron

cinco puntos de medición en el lóbulo de la hoja, y las mediciones se realizaron con intervalos mensuales una vez iniciados los tratamientos.

3.11 Análisis de datos

Se utilizaron 20 plantas por tratamiento. Los valores obtenidos por unidad de tiempo fueron sometidos a un análisis de varianza mediante pruebas de diferencia significativa con la prueba de Tukey con un nivel de confianza simultáneo del 95%. El conjunto de datos también fue sometido a un análisis de mediciones repetidas.

Los datos de asimilación de CO₂ y conductancia estomática fueron sometidos a un análisis de varianza mediante pruebas de diferencia significativa con la prueba de Tukey, con un nivel de confianza simultáneo del 95%, y se calculó la integral bajo la curva para cada tratamiento.

Para los parámetros de calidad de la fruta (peso el fruto, ancho del fruto, largo del fruto, °brix, grosor de la pulpa, firmeza de la epidermis y pulpa, volumen del fruto, porcentaje de materia seca, densidad del fruto, matiz y chroma de epidermis y pulpa) se construyeron modelos de regresión que describen la relación entre las variables evaluadas y el nivel de defoliación, y se seleccionó el modelo de mejor ajuste con un nivel de confianza del 95%. Se sometieron las medias de los parámetros a un análisis de varianza mediante pruebas de diferencia significativa con la prueba de Tukey, con un nivel de confianza simultáneo del 95%.

El análisis estadístico se realizó mediante el programa estadístico JMP 9.0.2. El software utilizado para el análisis dimensional y de manipulación de imágenes fue GIMP (v 2.8.10 The GIMP Development Team).

RESULTADOS

4.1 Crecimiento y desarrollo

Se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en el efecto de los niveles de defoliación y el tiempo sobre el diámetro del tallo, la altura de la planta, las hojas por árbol, la tasa de producción de hojas y el índice de verdor (Figura 7).

Las defoliaciones del 50 y 75% presentaron una disminución significativa ($p < 0.05$) en el grosor del tallo de aproximadamente un 10% (~1cm) entre los 61 y 96 dit (181-216ddt) con respecto al control. Asimismo estos niveles de defoliación mostraron un incremento significativo ($p < 0.05$) aproximado del 8% (~26cm) en la altura de la planta a los 159 dit (279 ddt)

La producción mensual de hojas presentó diferencias significativas a partir de los 96 dit (216ddt). El nivel de defoliación del 75% alcanzó la mayor producción de hojas con respecto a al Control y 25% de defoliación. Se midieron los mayores valores en el índice de verdor por defoliaciones igual o mayores al 50%, y es el nivel de defoliación del 75% el que obtuvo mayores valores con respecto al Control.

En general se observó un efecto compensatorio causado por el incremento de la defoliación: Defoliaciones mayores al 50% mostraron mayor altura, más producción de hojas y un incremento en el índice de verdor.

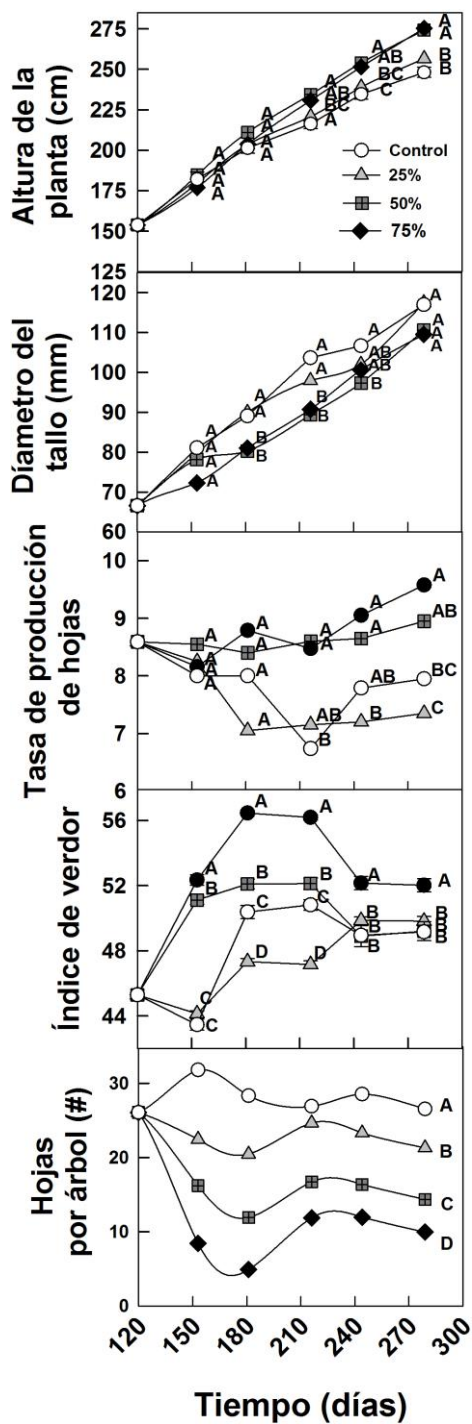


Figura 7. Crecimiento y desarrollo de plantas de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: (Control: ○), (25%: △), (50%: ■) y (75%: ◆), en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela, Costa Rica. 2014. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, según la prueba de Tukey ($p < 0.05$).

4.2 Intercambio gaseoso

Los datos de intercambio gaseoso (Cuadro 2) en los tres cursos diurnos realizados a los 23 dit, 90 dit y 146 dit, presentaron diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$) en la tasa media, máxima y total. En la tasa de asimilación de CO₂ las defoliaciones del 50% y 75% obtuvieron incrementos del 21% en la tasa media a los 90 dit y del 16% a los 146 dit; y para los tres periodos evaluados se registraron incrementos en la tasa máxima de asimilación del 21, 19 y 12%; y en la tasa total de asimilación del 23, 19 y 18% respectivamente.

Cuadro 2. Parámetros del intercambio gaseoso, asimilación de CO₂ (A_N) y conductancia estomatica (g_s) neta, máxima y total (*Sumatoria de fotosíntesis a lo largo del día*) en plantas de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: control, 25%, 50%, 75%, en tres edades de desarrollo, reportadas a los 139, 210, 266 días después del trasplante. Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela, Costa Rica. 2014. **ddt**: Días después del trasplante, **dit**: Días después de iniciado el tratamiento. *Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, según la prueba de Tukey (p < 0.05).*

Mes	Junio			Setiembre			Noviembre		
ddt*	139			210			266		
dit**	23			90			146		

Tratamiento	Media	Max	Total	Media	Max	Total	Media	Max	Total
A_N (μmol CO₂m⁻²s⁻¹)									
Control	13,52 a	18,19 a	96,68 a	15,99 a	18,5 a	108,07 a	17,46 a	20,8 a	110,81 a
25%	14,76 a	20,06 a	104,47 ab	15 a	17,83 a	102,64 ab	17,91 a	22,65 b	114,08 ab
50%	17,78 a	23,79 b	129,55 cd	19,07 b	21,93 b	125,41 c	21,58 b	24,43 c	132,94 cd
75%	18,47 a	25,02 b	131,26 d	20,24 b	22,7 b	133,31 d	22,94 b	24,97 c	141,09 d
g_s (mmol H₂O m⁻²s⁻¹)									
Control	0,34 a	0,39 ab		0,43 ab	0,53 ab		0,51 a	0,65 a	
25%	0,31 a	0,36 a		0,38 a	0,47 a		0,56 a	0,70 a	
50%	0,41 a	0,49 b		0,49 ab	0,61 ab		0,56 a	0,69 a	
75%	0,35 a	0,42 ab		0,57 b	0,69 b		0,61 a	0,74 a	

Letras diferentes representan diferencias significativas $\alpha \leq 0,05$

ddt: Días después del Trasplante

ddi: Días después de iniciado el tratamiento

4.3 Cursos diurnos de fotosíntesis

La actividad fotosintética es un parámetro compuesto de diferentes variables, como los son la asimilación de CO₂, la conductancia estomática (gs), la transpiración (E), la luz fotosintéticamente activa (PAR) entre otros. Los cursos diurnos fueron obtenidos en los meses de junio, septiembre y octubre del 2014, bajo condiciones de estación lluviosa. El inicio de las mediciones en campo se realizó entre las 6 y 8 h y finalizó entre las 14 h y 15h. Para todos los tratamientos la tasa de fotosíntesis respondió al curso de la luz PAR (Figura 8). Se observaron diferencias en la tasa de asimilación de CO₂ (A_N) y conductancia estomática. Defoliaciones igual o mayores al 50% mostraron los mayores valores en la tasa de asimilación de CO₂. El nivel de defoliación del 75% alcanzó el máximo de fotosíntesis con 27 mmol CO₂ m⁻²s⁻¹. La conductividad estomática para los niveles de defoliación del 50 y 75% fue mayor significativamente, pero no fue tan pronunciado como el aumento en A_N.

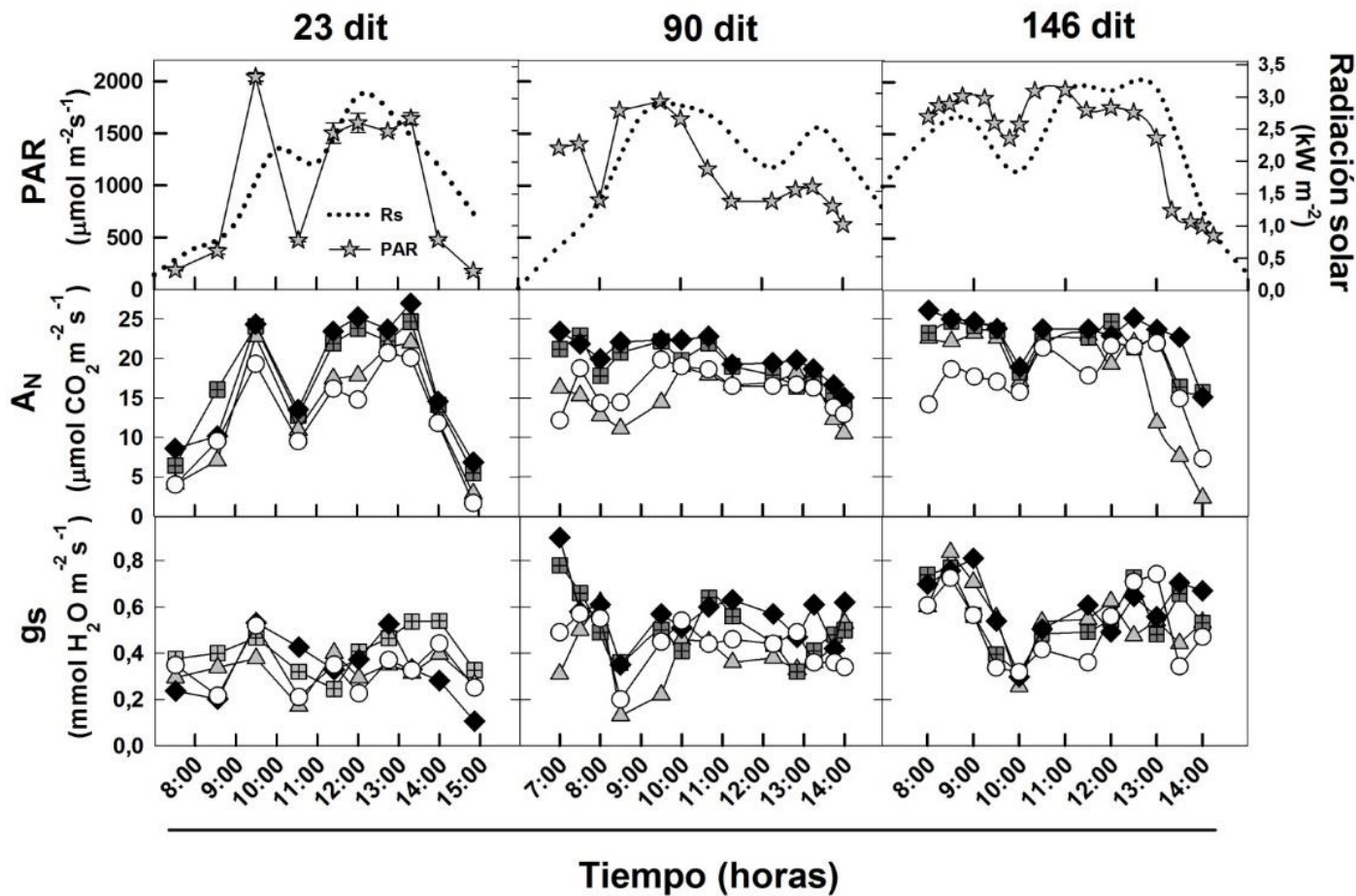


Figura 8. Comparación de tres cursos diurnos de fotosíntesis de plantas de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: (Control: \circ), (25%: \triangle), (50%: \square) y (75%: \blacklozenge), en edad reproductiva-fructificación, reportada a los 23 días (Junio), 90 días (Setiembre), y 146 días (Octubre) después de iniciados los tratamientos, en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela, Costa Rica, 2014.

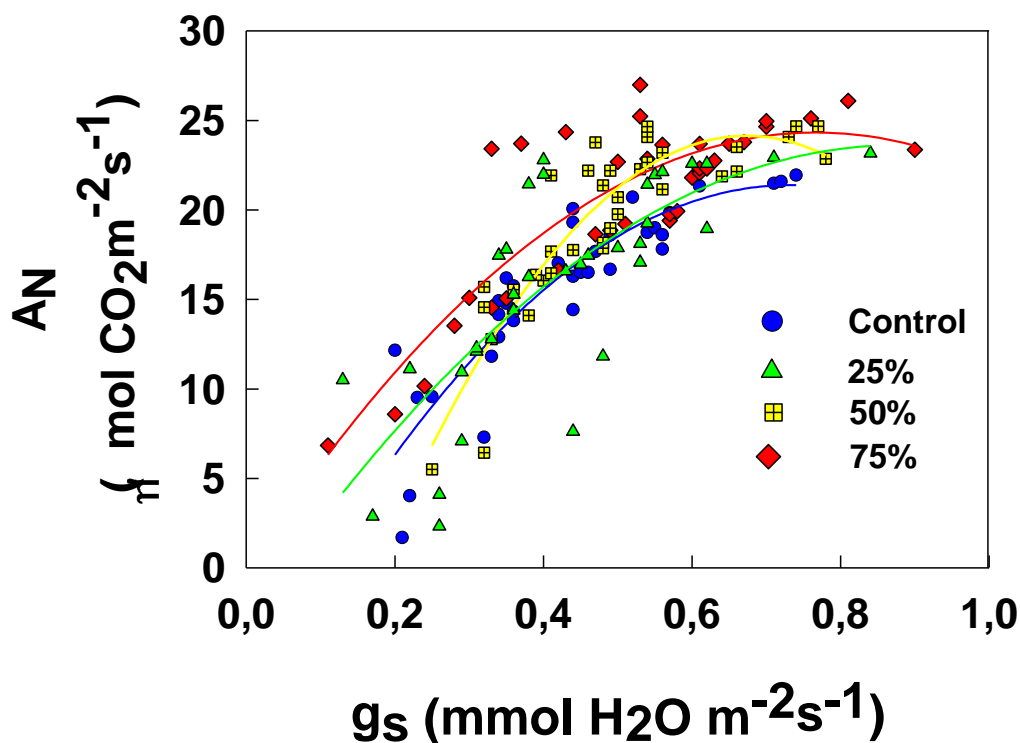


Figura 9. Relación entre la conductancia estomática (g_s) y la fotosíntesis (A_N) en plantas de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: (Control: \circ), (25%: \triangle), (50%: \square) y (75%: \diamond), en edad reproductiva-fructificación. Los modelos que describen las relaciones son los siguientes: **Control** ($R^2=0,79$, $y=2,9+31,7*g_s-53,3*(g_s-0,43)^2$), **25%** ($R^2=0,56$, $y=3,2+31,3*g_s-34,8*(g_s-0,43)^2$), **50%** ($R^2=0,80$, $y=4+34,4*g_s-96,5*(g_s-0,5)^2$) y **75%** ($R^2=0,72$, $y=0,9+20,8*g_s-41,7*(g_s-0,5)^2$). Todos los modelos presentan significancia del $p \leq 0,0001$. El conjunto de datos representan los datos obtenidos durante 3 cursos diurnos a los 23 días (Junio), 90 días (Setiembre), y 146 días (Octubre) después de iniciados los tratamientos, en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela, Costa Rica, 2014.

La información obtenida durante los tres cursos diurnos, mostró diferencias significativas en la relación A_N/g_s a causa de un incremento en la defoliación (Figura 9). Se observó un efecto compensatorio por defoliaciones mayores al 50%, se mostró una mayor actividad fotosintética con incrementos en las tasas de asimilación de CO_2 . No se presentó un aumento significativo en la conductancia estomática con respecto al control, la relación A_N/g_s más alta se agrupa con un nivel de defoliación del 75%. Los modelos de ajuste

presentan variaciones en la predicción de los datos por el nivel de defoliación, llegando a ser el control y el 50% de defoliación los tratamientos con mejor ajuste en sus modelos de regresión, seguido por el tratamiento de 75%, sin embargo se presentan diferencias significativas ($p \leq 0,0001$) entre los niveles de defoliación.

4.4 Diferenciación floral

El inventario de la morfología floral fue evaluado durante 159 días una vez iniciados los tratamientos (Figura 10). Se obtuvo un registro del desarrollo floral y fructificación de las plantas de papaya con niveles de defoliación del 25%, 50%, 75% y el control. Las variables evaluadas incluyeron el desarrollo de botones, flores perfectas, flores estaminadas y cantidad de frutos. Los resultados del ANDEVA mostraron un efecto significativo ($p < 0.05$) de la interacción del tiempo y los niveles de defoliación en todas las variables evaluadas en la morfología floral y el rendimiento de la planta (Figura 11).

El efecto de la defoliación que se reflejó en el desarrollo de la planta y en el intercambio de gaseoso (Figura 8 y 9). Así como alteraciones en el parámetro de la morfología floral (Figura 10). Las defoliaciones igual o mayores al 50% presentaron incrementos en la formación y desarrollo de botones florales, flores totales, flores estaminadas (Figura 11c), esterilidad floral y frutos con disminución en el número de carpelos (DNC). Además, se presentó una tendencia a sostener un mayor porcentaje de axilas con 1 fruto, sin embargo, muestran disminuciones en la cantidad de flores perfectas y número de frutos.

Defoliaciones del 50 y 75% obtuvieron incrementos del 26 y 16% en la formación de botones florales (Figura 10). Para estos mismos niveles de defoliación, el número de flores totales muestra una tendencia a ser superior, siendo significativa a los 129 dit (244 ddt). Asimismo, las defoliaciones igual o mayores al 50% mostraron incrementos en las flores perfectas en los primeros 61 dit (181ddt), para luego presentar una tendencia decreciente que se extendió hasta finalizar la evaluación, con una disminución alrededor del 28%.

Las defoliaciones igual o mayores al 50% provocaron un incremento en la cantidad de las flores estaminadas (Figura 10) a partir de los 61 ddt (181ddt), comportamiento que se extendió hasta los 129 dit (244 ddt), y para la última evaluación se presentó una disminución del 50%. El aumento en las flores estaminadas a partir de los 61dit (181ddt) provocó un incremento en el porcentaje de esterilidad floral, con una diferencia máxima del 21% a los 129dit (244 ddt). A partir de los 159 dit (279 ddt) se observó una disminución significativa en la formación de flores perfectas y estaminadas.

El efecto de la defoliación también influyó en la formación de frutos (Figura 10). No hubo diferencias significativa en cuanto a la producción de frutos entre el control y el nivel de defoliación de 25%, presentando una producción estimada de 71 frutos por planta al final del ciclo evaluativo. Al contrario, defoliaciones igual o mayores al 50% presentaron una disminución significativa del 49% en el rendimiento, con un aproximado de 33 frutos por planta. Todos los niveles de defoliación tuvieron frutos con disminución en el número de carpelos (DNC), sin embargo las defoliaciones igual o mayores al 50% exhibieron un 15% del total de frutos, y niveles de defoliación menores al 25% constituyeron solo un 3% del total de frutos.

La distribución de los frutos en la planta estuvo afectada por los incrementos en los niveles de defoliación (Figura 10). Niveles de defoliación del 25% y control conservaron por encima del 50% a 2 frutos/axila es decir más de 18 axilas con 2 frutos, asimismo el tratamiento Control mostró 38% de 3 frutos/axila lo que corresponde a más de 9 axilas que sostienen 3 frutos. Por el contrario el efecto de la defoliación influyó en la partición de recursos lo que provocó que las defoliaciones igual o mayores al 50% mostrarán 78% con 1 fruto/axila alrededor de 26 axilas que sostienen un fruto, y menos del 20% con 2 frutos/axila es decir cerca de 4 axilas en la planta que sostiene 2 frutos.

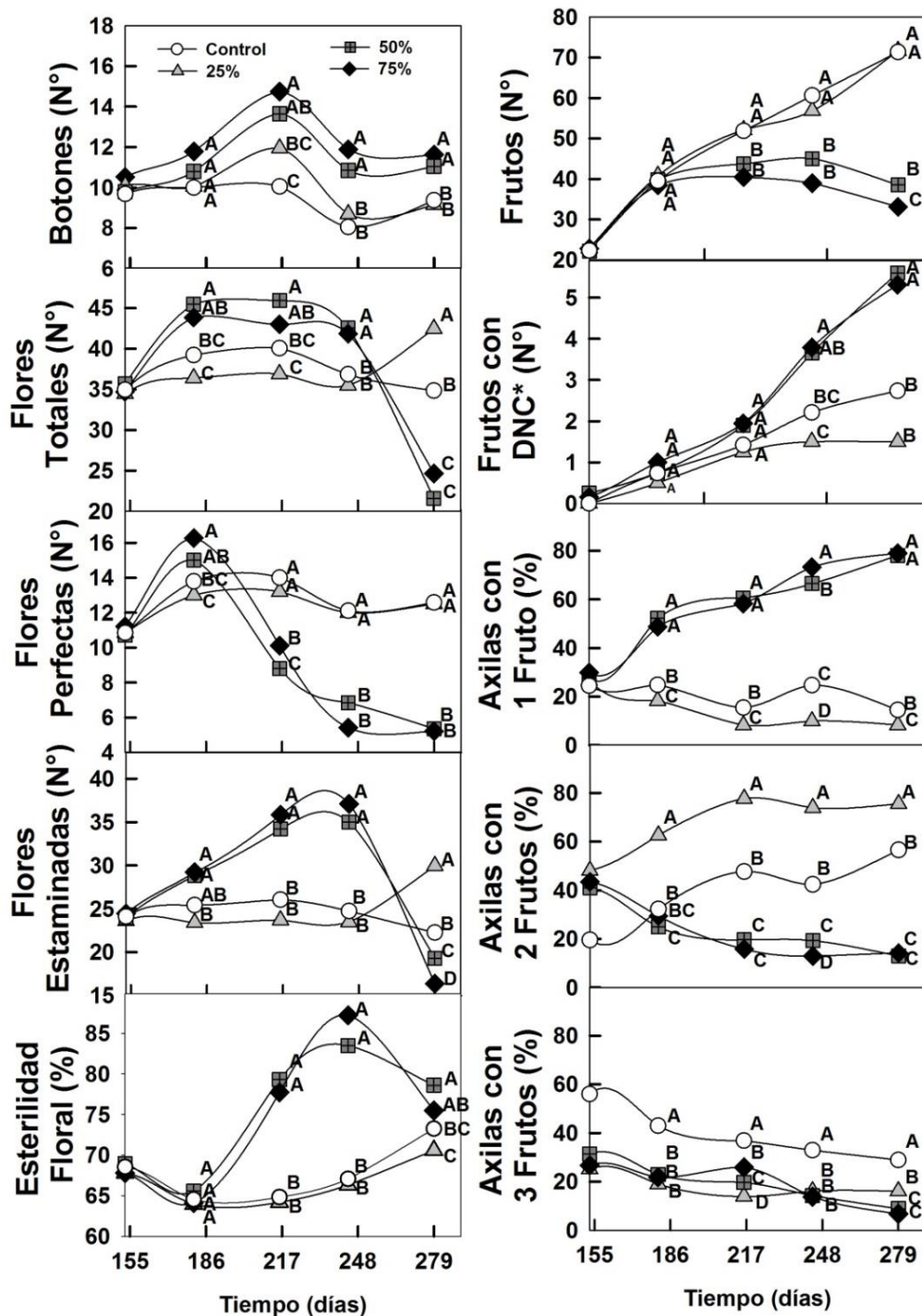


Figura 10. Expresión sexual y determinación del rendimiento de plantas de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: (Control: ○), (25%: △), (50%: □) y (75%: ◆), en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela, Costa Rica. 2015. DNC: Disminución en el número de carpelos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, según la prueba de Tukey ($p < 0.05$).

(A)**(B)****(C)**

Figura 11. Flores de plantas papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, **(A)** Flor femenina, **(B)** Flor hermafrodita, **(C)** Flor hermafrodita con esterilidad femenina completa. En las flores situadas a la derecha los pétalos fueron removidos para facilitar su caracterización.

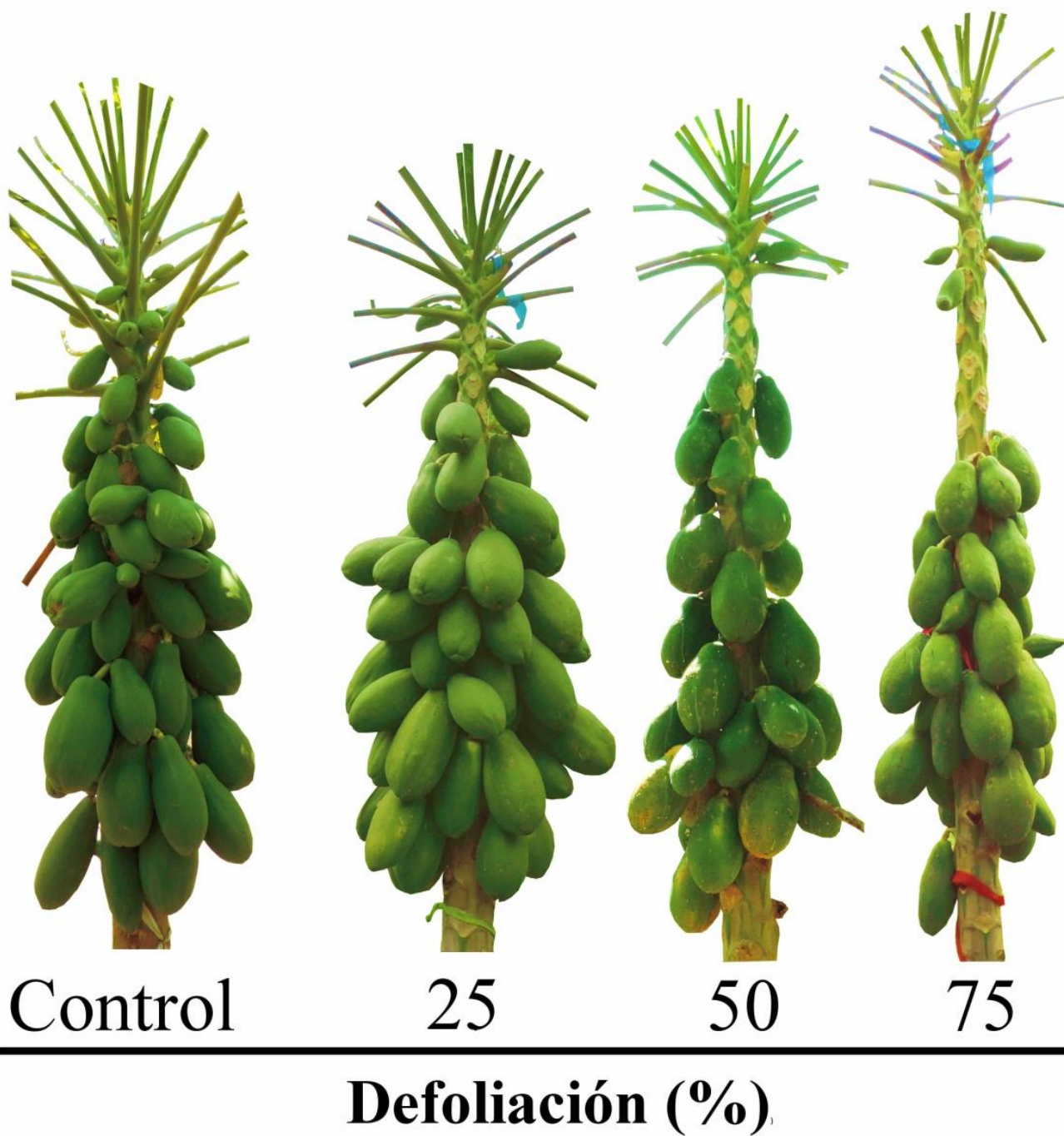


Figura 12. Distribución y características de frutos de plantas de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: Control, 25%, 50%, 75%, a los 273 días después de trasplante. En la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela, Costa Rica. 2014.

Las flores hermafroditas pueden presentar esterilidad o masculinización (Figura 11.C), sus flores son muy parecidas a las masculinas, y su corola es gamopétala, por lo que presenta forma tubular, no posee ovario fértil, este es filamentososo y no funcional (Jiménez *et al.* 2014)

La defoliación permanente a partir de la etapa reproductiva en las plantas de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, indujo cambios morfológicos y fisiológicos donde la planta con defoliaciones igual o mayor al 50% muestran una disminución considerable de frutos, con una distribución disminuida gradualmente hacia la región apical, provocada por incrementos en la esterilidad floral y aborto de frutos, por tanto se exhibió el soporte mayoritario de 1 fruto/axila (Figura 12).

4.5 Componentes de rendimiento y características de los frutos

La planta de papaya al someterse a defoliaciones donde se removieron hasta el 75% de sus hojas por periodos prolongados, muestran cambios en sus patrones de crecimiento (Figura 7), incrementos en su capacidad fotosintética (Figura 8), y alteraciones en su morfología floral con un principal aumento en la esterilidad floral (Figura 10 y 11). También hay cambios durante la formación del fruto, donde se mostró una disminución significativa en los parámetros de °brix, el peso, el largo, el ancho y el grosor del fruto, la firmeza de la epidermis y pulpa, el volumen, la materia seca y densidad del fruto (Figura 13).

Las principales variaciones de los parámetros evaluados son estadísticamente significativos ($p < 0,05$) a partir del 25% de defoliación, sin embargo, los parámetros de calidad del fruto se ven comprometidos comercialmente con porcentajes de defoliación mayores o iguales al 50%. Un nivel de defoliación del 75% mostró una reducción del volumen de 2 litros a 0.74 litros (~34%), y los niveles de defoliación del 50 y 75% muestra

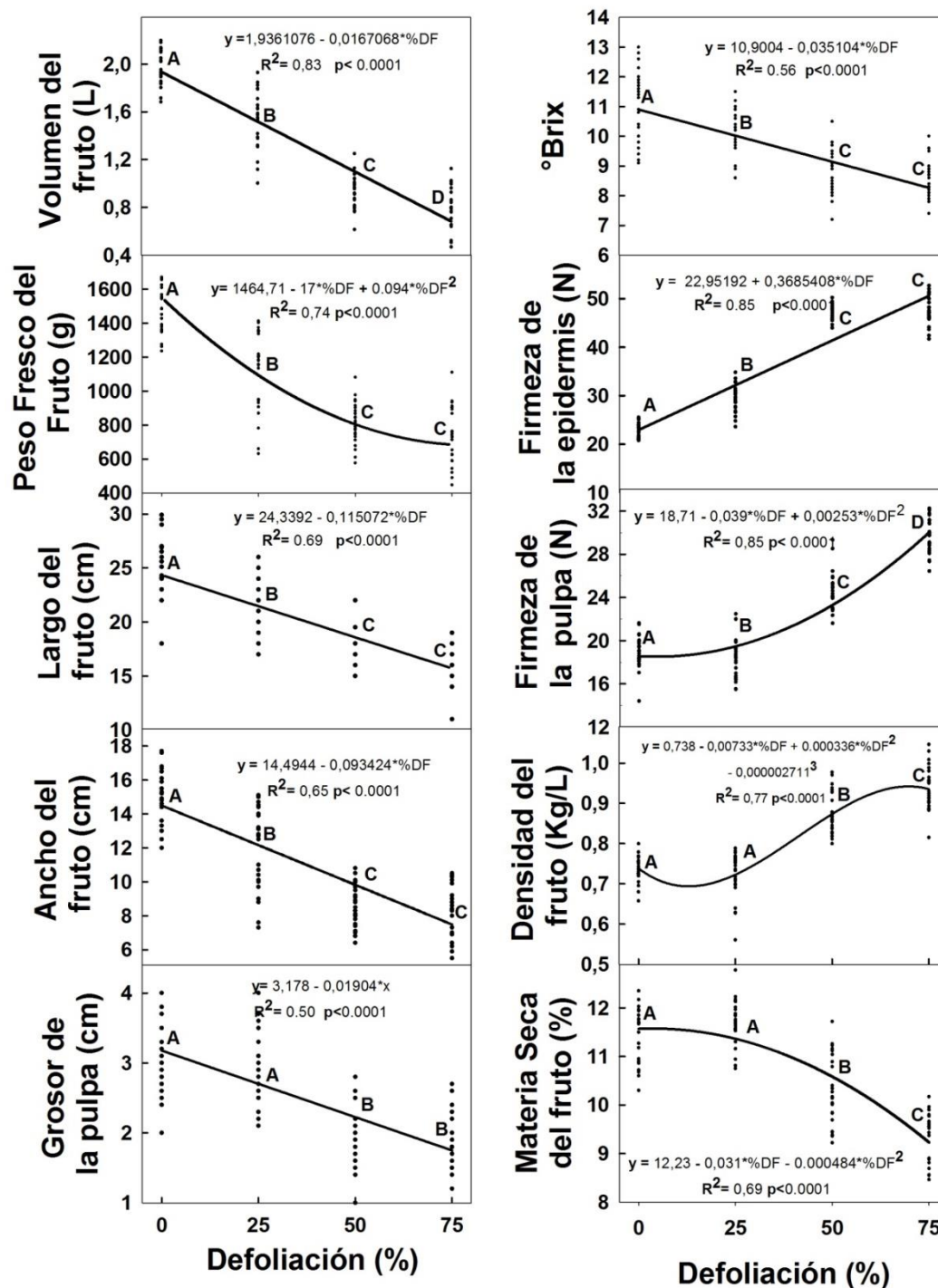


Figura 13. Dimensiones y calidad de los frutos provenientes de plantas de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: 0% (Control), 25%, 50% y 75%, en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela. Costa Rica, 2014. Las

letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, según la prueba de Tukey ($p < 0.05$).

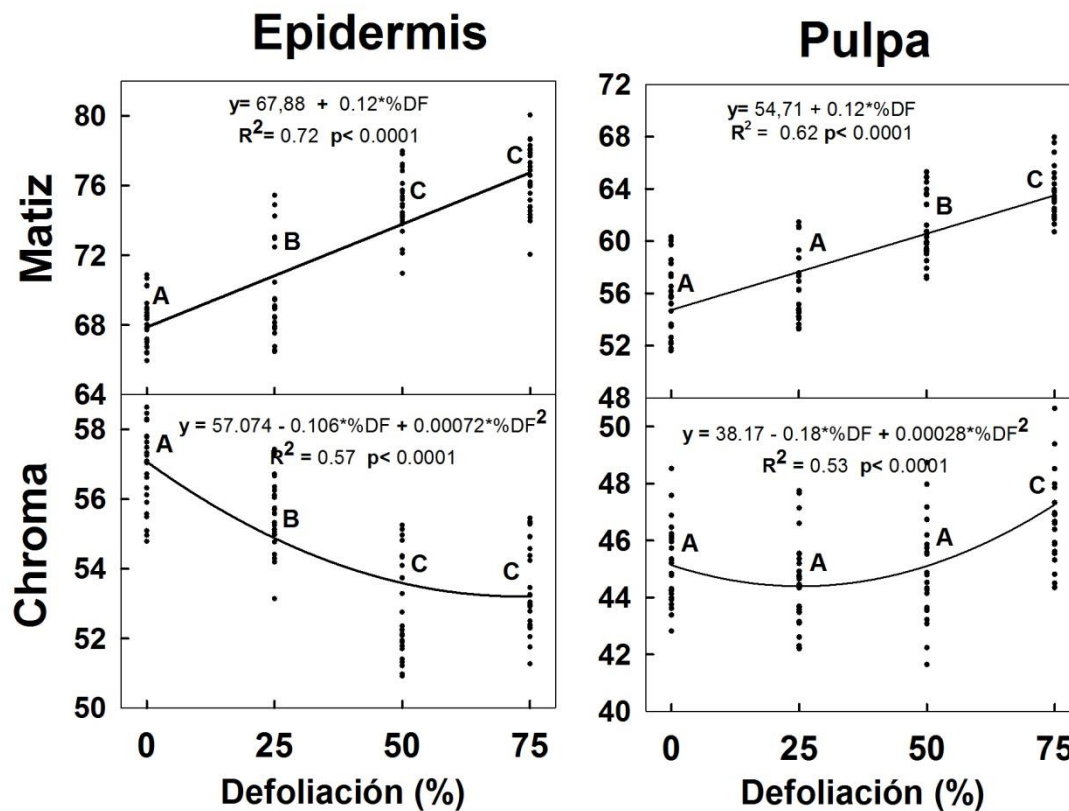


Figura 14. Componentes “Matiz” y “Chroma”, de la epidermis y la pulpa de frutos de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, provenientes de plantas sometidas a cuatro porcentajes e defoliación: 0% Control, 25%, 50% y 75%, en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela. Costa Rica, 2014. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, según la prueba de Tukey ($p < 0.05$).

disminuciones del peso del fruto alrededor de 750 gramos respecto al Control (~54%), una reducción del largo y largo del fruto del (~30%), asimismo se muestra una disminución importante de 2.5 grados Brix, y la. El fruto al disminuir su tamaño aumentó en su densidad

y su firmeza de epidermis y pulpa, como resultado se obtienen frutos pequeños, sin ablandar y con reducido dulzor.

En los frutos se observó un cambio en la coloración de la epidermis y de la pulpa, se muestran colores más pálidos en cuanto el nivel de defoliación se incrementa. Los componentes “Matiz” y “Chroma” mostraron con respecto al nivel de defoliación un efecto significativo ($p < 0,05$) en los modelos de regresión simple y múltiple (Figura 14), y en el análisis de varianza con la prueba de Tukey.

El componente matiz tanto en la epidermis como en la pulpa mostró una tendencia creciente con el aumento de la defoliación, y mediante el análisis de medias indicó que a partir del 25% de defoliación hay diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$), sin embargo, defoliaciones igual o mayores al 50% muestran los mayores valores con respecto al control. El matiz en la pulpa muestra también una tendencia creciente con el nivel de defoliación, pero es a partir del 50% de defoliación donde se encuentran las diferencias significativas, y el nivel de defoliación del 75% es el que presenta el mayor valor.

El componente chroma a diferencia del matiz, en la epidermis presenta una tendencia decreciente con el aumento de la defoliación, y se indican diferencias significativas a partir del 25% de defoliación ($p < 0,05$), y defoliaciones igual o mayores al 50% presentan los menores valores. El chroma en la pulpa no muestra ninguna tendencia, aun así, el nivel de defoliación del 75% presenta el mayor valor con respecto al control.

El diagrama del cambio del color (Figura 15), mostró en la epidermis que a mayor nivel defoliación se obtuvo un color más amarillento con baja intensidad, y en la pulpa mostró un cambio de color naranja a un naranja con tonalidades amarillas.

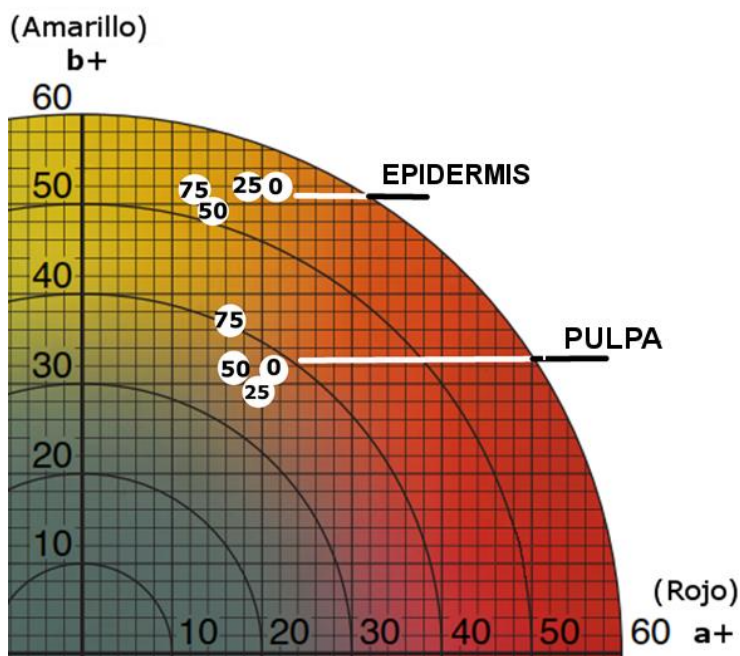


Figura 15. Diagrama del espacio de color y cromaticidad para los componentes “Matiz” y “Chroma”, para la epidermis y pulpa de frutos de plantas de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, provenientes de plantas sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: 0% (Control), 25%, 50% y 75%. Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela. Costa Rica, 2014.

El incremento en el nivel de defoliación causó en el fruto una serie de cambios en el color en la pulpa y la epidermis con un efecto significativo ($p < 0,05$) (Figura 14). Las diferencias de largo y ancho de la fruta, así como el grosor de la pulpa y la pigmentación, pueden observarse en la (Figura 16).

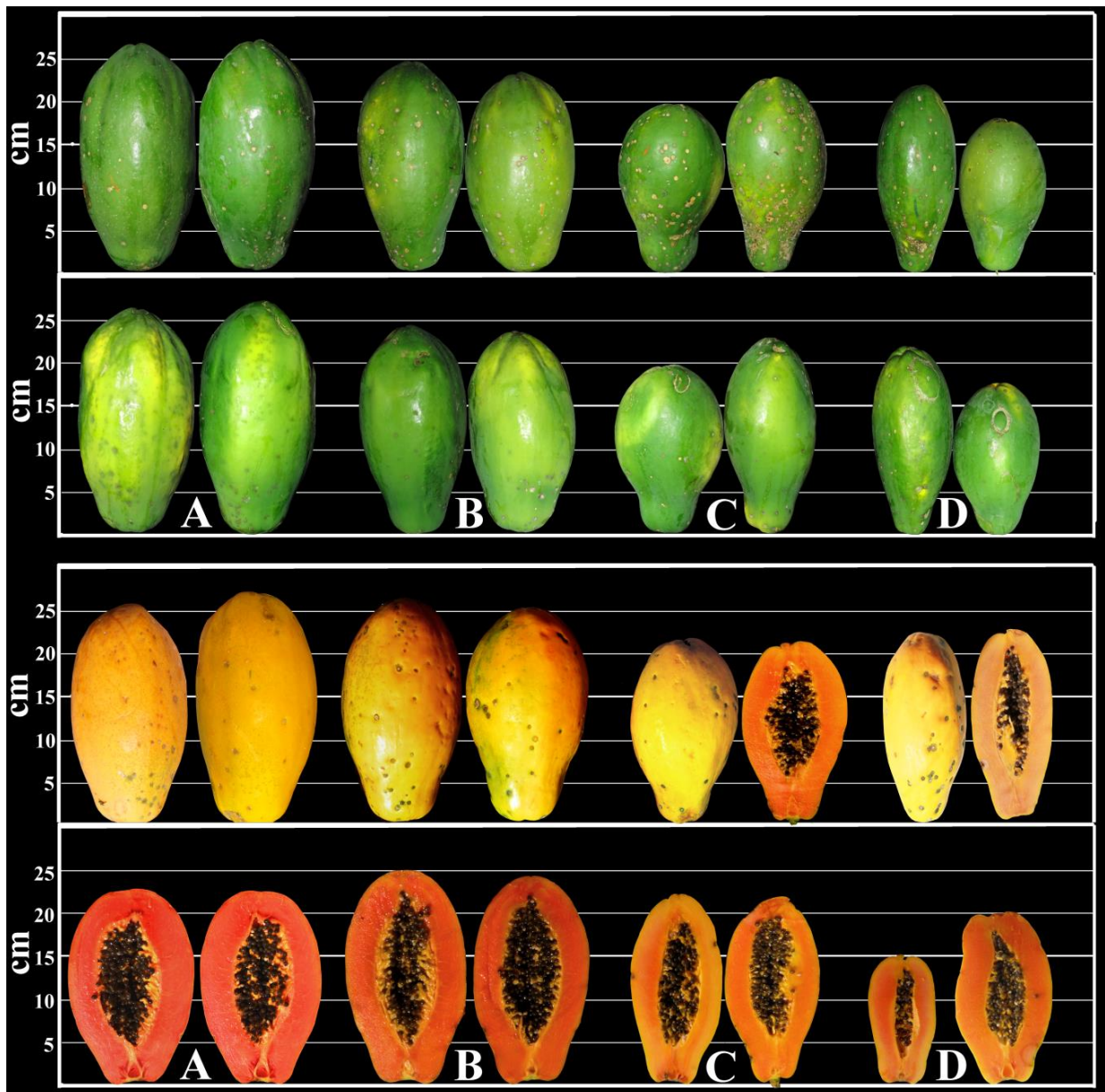


Figura 16. Frutos de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, provenientes de plantas sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: (A) Control, (B) 25%, (C) 50%, (D) 75%, en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela. Costa Rica, 2014.

4.6 Cosecha y rendimiento

La defoliación causó un cambio en el crecimiento de la planta, en la morfología floral y la formación de los frutos. Se presentó una diferencia de cosecha de 12 días (Figura 18) con respecto al Control y el 25% de defoliación. El 50% de los frutos de los niveles de defoliación del 50 y 75% de defoliación fueron cosechados entre los 20 y 26 días de haber iniciado la cosecha, mientras que los frutos provenientes del Control y 25% de defoliación mostraron tan solo el 10% de los frutos cosechados. El periodo de evaluación de cosecha finalizó a los 55 días con un 100% (~31 frutos) de frutos cosechados por los niveles de defoliación del 50 y 75%, y el 26% (~19 frutos) de los frutos cosechados por el control y 25% de defoliación.

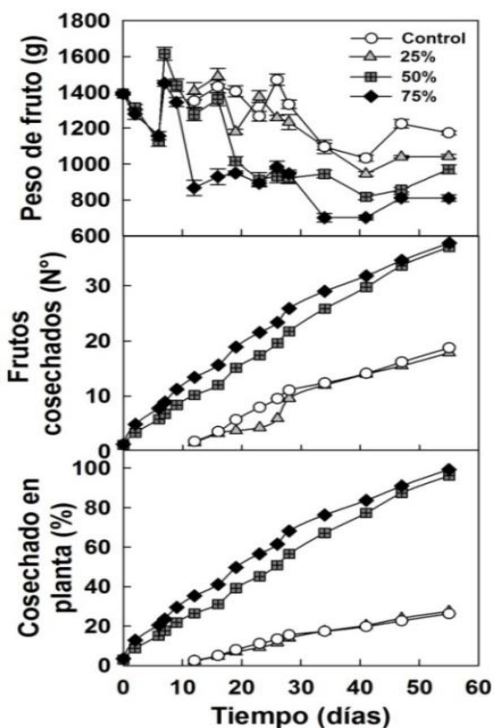


Figura 17. Cosecha y rendimiento de plantas de papaya (*Carica papaya*) híbrido Pococí, sometidas a cuatro porcentajes de defoliación: (Control: ○), (25%: △), (50%: □) y (75%: ◆), en la Estación Experimental Fabio Baudrit, Alajuela, Costa Rica. 2014. Los tratamientos de 50 y 75% de defoliación iniciaron cosecha 12 días antes, y se cosecharon el 100% de los frutos en la planta a los 55 días.

DISCUSION

La pérdida del área foliar es perjudicial porque reduce el área de captación de radiación fotosintéticamente activa, la tasa fotosintética y el crecimiento y porque los órganos foliares deben ser remplazados a un alto costo energético (Falihzade 2013). Con la reducción de la fotosíntesis decrece la disponibilidad de carbohidratos y se desencadenan una serie de ajustes bioquímicos, fisiológicos y estructurales que permiten compensar en alguna medida los efectos del estrés y alcanzar un nuevo estado de homeostasis (Grime 2006). En la planta de papaya esta recuperación del área foliar ocurre a costa del esfuerzo reproductivo, ya que estimula la producción de flores estaminadas y se reduce el número de flores por axila, que desde el punto de vista agronómico resultan en reducciones en la producción de frutos y en el rendimiento (Iglesias *et al.* 2002).

La planta de papaya es un cultivo modelo en el ajuste y regulación de recursos en las relaciones fuente:sumidero, debido a que puede soportar el desarrollo de las etapas fenológicas de crecimiento, reproducción y de fructificación al mismo tiempo (Campostrini y Glenn, 2007). Los tejidos fotosintéticos cumplen la necesidad de suplir la demanda de fotoasimilados hacia los tejidos y órganos sumideros, por tanto el crecimiento de la planta se encuentra limitado por la actividad de la fuente y la capacidad de adaptación y regulación a los cambios por los factores ambientales o endógenos (Ying 2009).

La manipulación de las relaciones fuente:sumidero en papaya ha sido objeto de estudio, comprendiendo las estrategias de recuperación y respuesta por parte de las plantas en sus etapas de crecimiento vegetativo, reproductivo y fructificación. (Zhou *et al.* 2000; Fontes *et al.* 2008; Hung *et al.* 2013). Por ejemplo, la remoción de flores permitió disminuir la cantidad de sumideros, lo cual desvió mayores recursos a los sumideros restantes, y como resultado se obtienen frutos con mayores cualidades para el mercado (Hung *et al.* 2013). Según Machado *et al.* (2006) las plantas de papaya con regímenes de humedad de suelo del 25% a capacidad de campo mostraron una disminución en su capacidad

fotosintética, lo cual compromete su desarrollo vegetativo. La remoción de los frutos viejos en plantas de papaya promovió el desarrollo de frutos más grandes, con mayor cantidad de sólidos solubles, bajas tasas de respiración del fruto y menor tiempo de maduración para cosecha. Por último Zhou *et al.* (2000) realizaron defoliaciones en las plantas de papaya que se mantuvieron por tiempos prolongados, lo que afectó el desarrollo de flores y frutos con reducciones en los sólidos solubles y disminuciones en el rendimiento.

5.1 Crecimiento y desarrollo

En la planta de papaya los requerimientos de nutrimentos presentan su mayor demanda entre los 200 y 250 días después del trasplante, debido al desarrollo y aumento en la cantidad de sumideros como las estructuras florales, los frutos en formación y el crecimiento vegetativo (Fallas y Bertsch 2014; Jiménez *et al.* 2008). Esto concuerda con los resultados obtenidos en este trabajo. De acuerdo al comportamiento presentado por la planta a la defoliación aplicada, los cambios significativos tuvieron lugar durante desarrollo de estructuras florales y frutos. Según Khan *et al.* (2007) para estimular el crecimiento después de un evento de estrés biótico o abiótico, las plantas priorizan la translocación de fuentes de carbono y nitrógeno. La activación de las fases de crecimiento y los mecanismos fisiológicos después de sufrir algún tipo de estrés, permite la adaptación y la supervivencia. De acuerdo con Collin *et al.* (2000), la defoliación provoca un crecimiento compensatorio a partir de cambios morfológicos y fisiológicos con el objetivo de restaurar los tejidos y órganos afectados.

El crecimiento compensatorio mostrado en este experimento responde a las necesidades de la planta por reponer el tejido afectado, con el objetivo de no comprometer su desarrollo. Son diversos los mecanismos que influyen en la reestructuración, lo que implica la reasignación de reservas, la síntesis de hormonas y la señalización por los niveles de azúcares. En este experimento la planta de papaya como primera respuesta a defoliaciones del 50% y 75%, presentó una disminución en el grosor del tallo, y un

incremento posterior en la de altura de la planta (Figura 7). Este evento implicó una reasignación de recursos en la planta. Según Gifford y Marshall (1973), la defoliación provoca una reducción en el crecimiento de la raíz y la translocación de asimilados como el nitrógeno a los brotes y hojas. Se ha mostrado una relación entre las hojas, el cambium y el meristema apical. Las hojas son fuente de carbohidratos para el cámbium y son fuente de inhibición para el meristema apical, pero al defoliarse la planta, la actividad del cámbium cambial disminuye mientras que la del meristema se mejora (Collin *et al.* 2000). De acuerdo con McNaughton (1983), la defoliación provoca cambios en la biosíntesis y metabolismo de hormonas, especialmente la relación de auxinas/citoquininas. Según este autor, una disminución de auxinas producidas en las hojas lo relaciona con un aumento en la producción de citoquininas en las raíces, lo cual promueve la división celular en los tejidos que antes crecían más lento, y acelera la activación de meristemas al estimular la brotación. Los azúcares también pueden regular mecanismos específicos de desarrollo, debido a su requerimiento en los procesos de división y diferenciación celular. La defoliación limita la fuente de recursos, como la sacarosa, cuya disminución estimula el incremento en la asimilación de CO₂ y la conductancia estomática; esto estimula que el flujo de fotoasimilados aumente hacia los tejidos sumideros y se promuevan los mecanismos para la síntesis de hexosas (Eveland y Jackson, 2011). Un crecimiento vegetativo y compensatorio producto de la defoliación, fue registrado en *Leymus chinensis* (Zhao *et al.* 2008) y *Trifolium repens* (Marriot y Haystead, 1990), o como consecuencia por el ajuste en la competición de la luz (Järemo *et al.* 1996).

Los incrementos obtenidos en el índice de verdor por defoliaciones del 50 y 75% (Figura 7), se encuentran relacionados con el comportamiento compensatorio en la actividad fotosintética de ambos tratamientos (Cuadro 2). De acuerdo con Yordanov *et al.* (2008) al inducir la defoliación en el frijol (*Phaseolus vulgaris*) se presentó un efecto compensatorio en el verdor de las hojas y en la actividad fotosintética. El estudio demostró un enriquecimiento de los tilacoides en la grana y un aumento en el tamaño de la plastoquinona, lo que estimuló la aceleración en la cadena de transporte de electrones en los

fotosistemas I y II, por lo que causa una mayor actividad de la rubisco en las reacciones del ciclo de Calvin-Benson. Por tanto, se sugiere que la planta de papaya a causa de la defoliación y a la demanda de carbono por parte de los sumideros, concentra una mayor pigmentación en las hojas como respuesta a la mayor actividad de la rubisco.

En general, la planta de papaya tiene la capacidad de presentar un crecimiento compensatorio, mediante la activación de mecanismos diversos que se regulan de acuerdo con las condiciones endógenas. Se debe considerar que su respuesta es acelerada para no comprometer los tejidos ni órganos en formación, y puede limitarse por la falta de recursos en eventos de estrés prolongados.

5.2 Intercambio gaseoso

La asociación entre la disminución de la cantidad de hojas provocada por la defoliación y la gradual exigencia de carbohidratos por los sumideros en formación, tuvo un efecto significativo en la actividad fotosintética de la planta de papaya, al estimular la capacidad en el intercambio gaseoso. La asimilación del CO_2 (A_N) muestra incrementos del 21% por defoliaciones iguales o mayores al 50%. Este comportamiento se denomina “fotosíntesis compensatoria”. Respuestas similares se han obtenido con incrementos del 26% en la A_N causado por defoliaciones manuales en *Agropyron cristatum*, *Psuedoroegnaria spicata* (Hamerlynck *et al.* 2016), del 36% en *Eucalyptus globulus* (Eyles *et al.* 2016) y por herbivoría en alfalfa (JiangTao *et al.* 2011). Se sugieren diversos mecanismos ligados al incremento en la actividad fotosintética, entre ellos la removilización de nitrógeno y su equilibrio con el carbono. Otros mecanismos compensatorios son el aumento en la clorofila en los tejidos fotosintéticos; un gradiente fuente:sumidero con una creciente demanda de fotoasimilados; incrementos en la conductancia estomática; la actividad de la Rubisco y la anhidrasa carbónica, además de la

mayor acción de otras enzimas como la invertasa que son reguladas por la concentración de carbohidratos en la planta (Khan, 2002; Chikov, 2011).

La defoliación altera la relación carbono:nitrógeno, debido a que se reduce el suministro de carbono a la planta. Como mecanismo de respuesta se reasignan las reservas disponibles hacia los tejidos y órganos sumideros, con el objetivo de reponer el tejido dañado o removido. Para mantener el crecimiento de las hojas se requiere una gran cantidad de nitrógeno, este puede provenir de las raíces o ser aprovechado mediante la optimización de la actividad fotosintética (Khan *et al.* 2007). Anteriormente se mencionó como el reverdecimiento de la hoja relacionado con una translocación de nitrógeno enriqueció la actividad de los tilacoides de la grana por tanto se acelera la cadena transportadora de electrones, por lo que se incrementa la actividad de la rubisco (Yordanov *et al.* 2008). La demanda de carbohidratos por los tejidos sumideros, estimula un gradiente de difusión desde los tejidos fotosintéticos, provocando una reducción de las concentraciones de carbohidratos en el mesófilo. Estas condiciones generan una baja actividad enzimática, por tanto se reduce la síntesis de sacarosa, y al acumularse la sacarosa en el líquido apoplástico disminuye la osmolaridad del medio; por tanto aumenta así la turgencia de las células guarda, lo que ocasiona una apertura estomática y como resultado se aumenta la transpiración y se eleva la concentración de CO₂ (Chikov, 2011; Proels y Hückelhoven. 2014; Chikov, 2015; Kocal *et al.* 2008). Las mediciones en el intercambio gaseoso en este experimento mostraron a los 23 días un incremento significativo en la fotosíntesis por defoliaciones del 50 y 75%, esto hace sugerir que se activan mecanismos en la apertura estomática como el anteriormente descrito.

El incremento del gradiente de fotoasimilados en la dirección fuente:sumidero es también regulado por la actividad de las invertasas y de la sacarosa sintetasa, y es la invertasa vacuolar la que regula la importación de sacarosa. El gradiente provocado por la demanda de fotoasimilados de los sumideros genera un incremento en el consumo de energía de la maquinaria fotosintética, por lo tanto se acelera la asimilación de CO₂. Al no

acumularse hexosas en la células fotosintéticas, ocurre un transporte de fotoasimilados vía apoplasto y simplasto en el floema hacia las células de los tejidos sumideros. Este transporte por el floema es posible debido a que se reducen los carbohidratos de reserva y por esta razón disminuye la turgencia en los tejidos, por tanto se facilita las vías de transporte. Además el floema permite la acumulación y movilización de fotoasimilados mediante el co-transporte de sacarosa hacia los tejidos y órganos sumideros para su consumo (Turgeon, 1989; Scholas *et al.* 1996).

Para este experimento el aumento en el nivel de defoliación obtuvo un incremento en la asimilación de CO₂ sin un aumento significativo en la conductancia (Figura 9). Este comportamiento sugiere una mayor actividad fotosintética a partir de un incremento en los mecanismos bioquímicos de las células, estimulado por un gradiente mayor fuente:sumidero. Así la descarga y exportación de carbohidratos no permite su acumulación en los tejidos fotosintéticos ni del floema, por ello se acelera el consumo de CO₂ por las reacciones fotoquímicas (enriquecimiento de tilacoides, y mayor actividad de la Rubisco).

El efecto compensatorio en la actividad fotosintética en la planta de papaya es posible en cuanto la demanda de carbohidratos por los sumideros sea significativa. El desarrollo de estructuras florales y la formación de los frutos, demandan a la planta utilizar estrategias para obtener los recursos suficientes para su continuo desarrollo.

5.3 Morfología floral

Las defoliaciones del 50 y 75%, causaron un estrés gradual que estimuló un incremento en la tasa de formación de flores totales (Figura 10), relacionado a un crecimiento vegetativo. De acuerdo a Wada y Takeno (2010) este comportamiento se produce cuando la planta se encuentra sujeta a algún tipo de estrés, lo cual al comprometer su crecimiento y desarrollo acelera los mecanismos fisiológicos para la translocación de reservas y suministros a las regiones en crecimiento.

Como primera respuesta a niveles de defoliación igual o mayores al 50% se presenta el incremento de su capacidad fotosintética mediante un evento de “fotosíntesis compensatoria”, relacionado a una optimización en la fase bioquímica de la fotosíntesis. Luego se observó la translocación preferencial de recursos del tallo hacia las hojas nuevas, con el objetivo de compensar las faltantes. Al mismo tiempo se presentó un incremento del número de flores como consecuencia indirecta del mayor crecimiento de la planta. Al estimular la producción de nudos, se produce un mayor número de flores. Es probable que la aparición de flores sin ovario responda a una limitación energética, debido a que la actividad enzimática para la síntesis de sacarosa se redujo. Al no lograr equilibrar sus relaciones fuente:sumidero se limita la formación de nuevos frutos, debido a la escasez de recursos, por lo que soporta el mínimo de frutos por axila, y por este motivo el rendimiento se comprometió.

Entre los 90dit (216 ddt) y los 124dit (244ddt) se observó un incremento en la esterilidad floral en los tratamientos de 50 y 75% de defoliación (Figura 10). Este comportamiento responde a una estrategia de la planta para sobrellevar el estrés inducido por la defoliación y por la reducida cantidad de carbohidratos en sus tejidos. Se debe considerar que la esterilidad floral tuvo su máximo valor cuando los primeros frutos en formación llevaban alrededor de 124 días desde la antesis (alrededor de 35 días antes de iniciar la cosecha). Según a Zhou *et al.* (2000) la mayor acumulación de azúcares en el fruto tiene inicio entre los 20-30 días antes de cosecha, por tanto en esta etapa las plantas se encuentran sujetas a una alta exigencia de carbohidratos por los sumideros. Esto puede explicar el porqué durante esta etapa las plantas sometidas a mayor defoliación presentaron problemas para diferenciar ovarios en flores.

De acuerdo a Zhao (2016) la alta sensibilidad del desarrollo reproductivo de las plantas al estrés abiótico puede estar asociada con la alteración del metabolismo de la sacarosa. En plantas de maíz un periodo de sequía ocasionó un desbalance en el llenado de carbohidratos en la mazorca, sobre todo el almidón. El aborto de los ovarios apicales se presenta debido a la dependencia de las estructuras florales a las reservas en los tejidos, y a

la reducida actividad enzimática (McLaughlin y Boyer, 2004). El papel de las hexosas en la formación del ovario es fundamental ya que son moléculas de señalización para la división celular. La aplicación de sacarosa en el cultivo de maíz bajo condiciones de sequía, no pudo revertir la esterilidad floral, debido a la reducida disponibilidad de invertasas encargadas de la síntesis de sacarosa, afectando la formación del ovario por la reducida fuente de energía (Ruan *et al.* 2010).

El incremento floral que presentan las defoliaciones del 50 y 75% puede ser consecuencia de un evento compensatorio relacionado con la translocación de carbohidratos hacia el crecimiento del tallo y la producción de hojas nuevas, tal y como se ha reportado en casos de herbivoría (McNaughton, 1983). La esterilidad floral presentada en este experimento por las plantas de papaya, pudo ser estimulada por la alta competencia de carbohidratos y la poca disponibilidad de los mismos. Esta competencia pudo haber limitado la cantidad de energía disponible para el proceso de diferenciación de los ovarios. En este sentido, se demostró que la alteración de las relaciones fuente:sumidero redujo significativamente la cantidad de azúcares destinados a la floración en maíz y kiwi (Cruz *et al.* 2010; Oury *et al.* 2016),

5.4 Formación y distribución de frutos en la planta

Durante la formación y llenado de frutos se observó una disminución en la capacidad de la planta para formar frutos nuevos entre los 90dit (216 ddt) y los 124dit (244ddt). Los niveles de defoliación del 50 y 75% presentaron una reducción en la capacidad de soportar 3 frutos/axila y 2 frutos/axila, por lo que se mantiene en mayor porcentaje 1 fruto/axila. La partición de recursos por parte de la planta en los niveles de defoliación mayores o igual al 50% llega a un punto crítico a los 159 dit (279ddt). Por tanto, la planta mostró una disminución en la formación de flores perfectas y estaminadas.

Se forma similar, la aparición de flores con disminución en el número de carpelos afectó la calidad de frutos.

De acuerdo a Zhou *et al.* (2000) el estímulo y estrés generado por la defoliación, presentó una disminución evidente en la calidad del fruto. La partición de recursos en la planta hacia la numerosa cantidad de sumideros provocó una reducción en la concentración de azúcares en los frutos. Este autor registra una alta actividad de enzimas invertasas entre los 20-30 días antes de la cosecha, lo cual sugiere que esta etapa es relevante para el llenado del fruto y la acumulación de azúcares.

Los ajustes en los componentes de calidad del fruto fueron proporcionales a la extensión de la defoliación. Niveles de defoliación mayores al 50% presentaron frutos más pequeños, firmes y densos, debido a que el ablandamiento del fruto está relacionado con la disolución de polisacáridos solubles en agua y despolimerización de las pectinas por la síntesis simultánea de enzimas pectinolíticas hacia los azúcares acumulados por el fruto en su formación (Zhou *et al.* 2003). Producto de la defoliación se obtuvieron resultados similares en la calidad del fruto en *Colliguaya odorifera* (Poiani y del Pozo, 1986), *Cornus florida* (Boyd y Pitzer, 1991), *Capsicum annum* L., *Carica papaya* (Zhou *et al.* 2000), *Vaccinium corymbosum* (Ye y Chiang, 2001), *Lolium perenne* (Arias, 2009), y *Glycine max* (Islam, 2015).

La maduración precoz de los frutos provenientes de defoliaciones igual o mayores al 50%, fue probablemente el resultado de una alteración en el metabolismo de la maduración provocado en un principio por la reducida acumulación de carbohidratos en el fruto, la activación temprana de la síntesis de etileno y un aumento en la respiración, procesos que afectan también la síntesis de carotenoides y xantofilas (Schweiggert *et al.* 2011b). Se debe considerar que las plantas defoliadas permitieron mayor penetración de la luz hacia los frutos, y de acuerdo a Solovchenko *et al.* (2006) que experimentaron un aumento de la temperatura, una disminución en la clorofila y la retención o un aumento en el contenido total de carotenoides, lo que ocasionó una maduración temprana en la epidermis del fruto.

La calidad se vio afectada significativamente, la partición de fotoasimilados por la defoliación provocó una reducida concentración de azúcares en el fruto y la alteración del metabolismo en el llenado. Se obtuvo un fruto de menor tamaño y reducido desarrollo, que al madurar no ablandó, además mostro tonalidades pálidas tanto en la pulpa como en la epidermis. Como resultado final, el rendimiento se comprometió y no logró alcanzar las características que exige el mercado.

La papaya tiene la capacidad de mostrar adaptaciones compensatorias bajo la influencia de algún tipo de estrés biótico o abiótico, la facilidad de movilizar recursos y priorizar su desarrollo le permite responder rápidamente a los cambios en su entorno. La diversidad de respuestas muestra por excelencia el fluido manejo en sus relaciones fuente:sumidero.

CONCLUSIONES

La pérdida del área foliar en plantas de papaya muestra un efecto compensatorio caracterizado por ajustes del crecimiento, cambios en la expresión sexual, la formación de frutos y la actividad fotosintética.

- La planta de papaya toleró niveles de defoliación del 25% sin afectación de las variables evaluadas. Niveles mayores de defoliación, indujeron en la planta de papaya a cambios significativos en el metabolismo y diferenciación de los tejidos y órganos.
- De acuerdo al comportamiento presentado por la planta a la defoliación aplicada, los cambios significativos tuvieron lugar durante desarrollo de estructuras florales y frutos.
- Estos cambios implicaron aumentos en la altura, reducciones en el diámetro del tallo, e incrementos consecuentes en la producción de hojas y en el verdor de las mismas.

- El incremento en la altura y en la producción de hojas por defoliaciones del 50 y 75% se encuentran relacionados con la capacidad de la planta en translocar recursos hacia los tejidos u órganos de primera necesidad en condiciones de estrés.
- Los incrementos obtenidos en el índice de verdor por defoliaciones del 50 y 75% se encuentran relacionados con el comportamiento compensatorio en la actividad fotosintética de ambos tratamientos.
- Niveles de defoliación del 50 y 75% mostraron un efecto significativo en la actividad fotosintética de la planta de papaya, al estimular la capacidad en el intercambio gaseoso inclusive a tres semanas de iniciados los tratamientos.
- El aumento en el nivel de defoliación obtuvo un incremento en la asimilación de CO₂ sin un aumento significativo en la conductancia. Este comportamiento sugiere una mayor actividad fotosintética a partir de un incremento en los mecanismos bioquímicos de las células, estimulados por un gradiente mayor fuente:sumidero.
- El agotamiento de las reservas producto de la interacción de la alta defoliación y los crecientes órganos sumideros, mostró el efecto negativo sobre la expresión sexual y posterior desarrollo de los frutos.
- Defoliaciones igual o mayores al 50% provocaron incrementos en el número de flores totales, en las flores estaminadas, en la esterilidad floral y en los frutos con DNC, en cambio hubo una disminución en las flores perfectas, en los frutos por planta, y en la cantidad de frutos por axila.
- Los niveles de defoliación del 50 y 75% presentaron un incremento del número de flores como consecuencia indirecta del mayor crecimiento de la planta. Al estimular la producción de nudos, se produce un mayor número de flores. Este crecimiento vegetativo ocurre a costa del esfuerzo reproductivo, ya que estimula la producción de flores estaminadas y se reduce el número de flores perfectas por axila. Es probable que la aparición de flores con disminución en el número de carpelos y sin ovario responda a una limitación energética, debido al reducido suministro de carbohidratos producto de la defoliación.

- La calidad de los frutos se vio afectada significativamente, la partición de fotoasimilados por defoliaciones igual o mayores al 50% provocó una reducida concentración de azúcares en el fruto y la alteración del metabolismo en el llenado. Se obtuvo un fruto de menor tamaño y reducido desarrollo, que al madurar no ablandó, además mostro tonalidades pálidas tanto en la pulpa como en la epidermis.
- La maduración precoz de los frutos provenientes de defoliaciones igual o mayores al 50%, fue probablemente el resultado de una alteración en el metabolismo de la maduración provocado en un principio por la reducida acumulación de carbohidratos en el fruto.
- El rendimiento fue perjudicado por los niveles de defoliación del 50 y 75%, disminuyendo hasta en un 50% la carga de frutos en la planta, además la esterilidad floral y el desprendimiento de frutos producto de la defoliación provocó la disminución de frutos por axila de la planta.
- La planta de papaya (*Carica papaya L.*) es una especie modelo en sus relaciones fuente:sumidero, debido a que puede soportar el crecimiento vegetativo, reproductivo y de fructificación al mismo tiempo, además en condiciones de estrés producto de la defoliación la planta tiene la capacidad ajustar estrategias de crecimiento, de formación de estructuras florales y formación de frutos que se adapten a eventos con un reducido suministro de fotoasimilados.

LITERATURA CITADA

1. Adams, W; Muller, O; Cohu, C. y Demmig, B. 2013. May photoinhibition be a consequence, rather than a cause, of limited plant productivity?. *Photosynthesis Research* 117(1-3): 31-44.
2. Ainsworth, E. y Bush, D. 2011. Carbohydrate export from the leaf: a highly regulated process and target to enhance photosynthesis and productivity. *Plant Physiology* 155(1): 64-69.
3. Allan, P. 2001. Seasonal variations in carbohydrate content of *Carica papaya* plants. *South African Journal of Plant and Soil* 18(2): 47-49.
4. Almeida, D. y Huber, D. 1999. Apoplastic pH and inorganic ion levels in tomato fruit: a potential means for regulation of cell wall metabolism during ripening. *Physiologia Plantarum* 105(3): 506-512.
5. Almeida, F; Marinho, C; Souza, E; y Grippa, S. 2003. Sexual expression of papaya tree affected by depth of irrigation in the North Region of Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Fruticultura* 25(3): 383-385.
6. Anderson, J; Badruzsaufari, E; Schenk, P; Manners, J; Desmond, O; Ehlert, C. y Kazan, K. 2004. Antagonistic interaction between abscisic acid and jasmonate-ethylene signaling pathways modulates defense gene expression and disease resistance in Arabidopsis. *The Plant Cell* 16(12): 3460-3479.
7. Anten, N. y Ackerly, D. 2001. Canopy-level photosynthetic compensation after defoliation in a tropical understorey palm. *Functional Ecology* 15(2): 252-262.
8. Arango, L; Román, C; Salamanca, C; Almansa, E; Bernal, J; León, G. y Bilbao, P. 2010. El cultivo de la papaya en Los Llanos Orientales de Colombia. *Technical Assistance Manual*. CORPOICA. Colombia. 100 p.
9. Arias, J. 2009. Efecto de la frecuencia de defoliación y adición de nitrógeno sobre la producción de fitomasa, dinámica de crecimiento y calidad nutritiva de *Lolium perenne* L. durante el crecimiento otoñal. Tesis de Maestría. Universidad Austral de Chile. Valdivia, Chile. 70 p.

10. Atkinson, N. y Urwin, P. 2012. The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *Journal of Experimental Botany* 63(10): 3523-3543.
11. Azevedo, I; Oliveira, J; da Silva, M; Pereira, T; Corrêa, S; Vargas, H. y Façanha, A. 2008. P-type H⁺-ATPases activity, membrane integrity, and apoplastic pH during papaya fruit ripening. *Postharvest biology and technology* 48(2): 242-247.
12. Barreto, G; Fabi, J; De Rosso, V; Cordenunsi, B; Lajolo, F; do Nascimento, J. y Mercadante, A. 2011. Influence of ethylene on carotenoid biosynthesis during papaya postharvesting ripening. *Journal of Food Composition and Analysis* 24(4): 620-624.
13. Bernier, G; Havelange, A; Houssa, C; Petitjean, A. y Lejeune, P. 1993. Physiological signals that induce flowering. *The Plant Cell* 5(10): 1147.
14. Bogantes, A; Mora, E; Umaña, G. y Loria, C. 2010. Guía para la Producción de la papaya en Costa Rica. (En línea). Costa Rica. Consultado 6 de octubre 2013. Formato PDF. Disponible en <http://www.mag.go.cr/bibliotecavirtual/a00321.pdf>
15. Bolouri M. y Van den Ende, W. 2013. Sugars, the clock and transition to flowering. *Frontiers in Plant Science* 4(22): 1-6.
16. Bote, A. y Jan, V. 2016. Branch growth dynamics, photosynthesis, yield and bean size distribution in response to fruit load manipulation in coffee trees. *Trees* 30(4): 1275–1285.
17. Bown, A; Hall, D. y MacGregor, K. 2002. Insect footsteps on leaves stimulate the accumulation of 4-aminobutyrate and can be visualized through increased chlorophyll fluorescence and superoxide production. *Plant Physiology* 129(4): 1430-1434.
18. Boyd, R; y Pitzer, T. 1991. Effects of experimental defoliation on infructescences of flowering dogwood, *Cornus florida* L.(Cornaceae). *Castanea* 56(2): 142-146.
19. Bron, I. y Jacomino, A. 2006. Ripening and quality of 'Golden' papaya fruit harvested at different maturity stages. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 18(3): 389-396.
20. Bron, I; Ribeiro, R; Azzolini, M; Jacomino, A; y Machado, E. 2004. Chlorophyll fluorescence as a tool to evaluate the ripening of 'Golden' papaya fruit. *Postharvest Biology and Technology* 33(2): 163-173.

21. Brummell, D. y Harpster, M. 2001. Cell wall metabolism in fruit softening and quality and its manipulation in transgenic plants. *Plant Molecular Biology* 47(1): 11-340.
22. Buisson, D. y Lee, D. 1993. The developmental responses of papaya leaves to simulated canopy shade. *American Journal of Botany* 947-952.
23. Campostrini, E. y Glenn, D. 2007. Ecophysiology of papaya: a review. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 19(4): 413-424.
24. Campostrini, E. y Yamanishi, O. 2001. Influence of mechanical root restriction on gas-exchange of four papaya genotypes. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 13(2): 129-138.
25. Chailakhyan, M. 1979. Genetic and hormonal regulation of growth, flowering, and sex expression in plants. *American Journal of Botany* 66(2): 717-736.
26. Chikov, V; Akhtyamova, G; Batasheva, S; Mikhailov, A; Khamidullina, L y Timofeeva, O. 2015. Effect of silencing of the apoplastic invertase gene on photosynthesis in tomato. *Russian Journal of Plant Physiology* 62(1): 39-44.
27. Chikov, V; Bakirova, G; Batasheva, S; Zamalieva, F; Salyakhova, G; Safiullina, G. y Khamidullina, L. 2011. Effect of insertion of apoplastic invertase gene on photosynthesis of potato plants grown at various light intensities. *Russian Journal of Plant Physiology* 58(5): 879-884.
28. Clemente, H. y Marler, T. 2001. Trade winds reduce growth and influence gas exchange patterns in papaya seedlings. *Annals of Botany* 88(3): 379-385.
29. Collin, P; Epron, D; Alaoui-Sosse, B. y Badot, P. 2000. Growth responses of common ash seedlings (*Fraxinus excelsior* L.) to total and partial defoliation. *Annals of Botany* 85(3): 317-323.
30. Consejo Nacional de Producción (CNP). 2016. Análisis del mercado de papaya. Servicio de información e inteligencia de los mercados. (En línea). Costa Rica. Consultado 29 de Julio 2016. Formato PDF. Disponible en https://docs.google.com/viewerng/viewer?url=https://simacr.go.cr/images/SIIM/sector_agricola/Frutas/papaya/2016/M_papaya_01_15-02-2016-1.pdf

31. Cruz, J; Woolley, D. y Famiani, F. 2010. Effects of defoliation on fruit growth, carbohydrate reserves and subsequent flowering of ‘Hayward’kiwifruit vines. *Scientia Horticulturae* 125(4): 579-583.
32. Devitt, L; Holton, T. y Dietzgen, R. 2005. Genes associated with fruit colour in *Carica papaya*: Identification through expressed sequence tags and colour complementation. In *I International Symposium on Papaya* 740: 133-140.
33. do Prado, S; Melfi, P; Castro, V; Broetto, S; Araújo, E; do Nascimento, J. y Fabi, J. 2016. Physiological Degradation of Pectin in Papaya Cell Walls: Release of Long Chains Galacturonans Derived from Insoluble Fractions during Postharvest Fruit Ripening. *Frontiers in Plant Science* 7: 1-11.
34. Evans, J. R. 2013. Improving photosynthesis. *Plant Physiology* 162(4): 1780-1793.
35. Eveland, A. y Jackson, D. 2011. Sugars, signalling, and plant development. *Journal of Experimental Botany* 63(9): 3367–3377.
36. Eyles, A; Pinkard, E; Davies, N; Corkrey, R; Churchill, K; O’Grady, A. y Mohammed, C. 2013. Whole-plant versus leaf-level regulation of photosynthetic responses after partial defoliation in *Eucalyptus globulus* saplings. *Journal of experimental botany* 64(6): 1625-1636.
37. Fabi J; Cordenunsi, B; Barreto, G; Mercadante, A; Lajolo, F. y Nascimento, J. 2007. Papaya fruit ripening: response to ethylene and 1methylcyclopropene (1-MCP). *Journal of Agriculture and Food Chemistry* 55: 6118-6123.
38. Falihzade, F; Mojadam, M. y Lack, S. 2013. The effect of source-sink restriction and plant density changes on the role of assimilate remobilization in corn grain yield. *International Journal of Agriculture and Crop Sciences* 5(20): 2459-2465.
39. Fallas, R; Bertsch, F; y Barrientos, M. 2014. Curvas de absorción de nutrientes en papaya (*Carica papaya* L.) cv. “Pococi” en las fases de crecimiento vegetativo, floración e inicio de cosecha. *Agronomía Costarricense* 38(2): 43-54.
40. Fontes, R; Santos, M; Falqueto, A; Silva, D; y Bacarin, M. 2008. Alterações fotossintéticas e de crescimento em plantas de mamoeiro em resposta a diferentes regimes hídricos. *Current Agricultural Science and Technology* 14(3): 182-187.

41. García, A; Fornes, F. y Guardiola, J. 1995. Leaf carbohydrates and flower formation in *Citrus*. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 120(2): 222-227.
42. Gibson, S. 2005. Control of plant development and gene expression by sugar signaling. *Current Opinion in Plant Biology* 8(1): 93-102.
43. Gifford, R. y Marshall, C. 1973. Photosynthesis and assimilate distribution in *Lolium multiflorum* Lam. following differential tiller defoliation. *Australian Journal of Biological Sciences* 26(3): 517-526.
44. Giri, A; Wunsche, H; Mitra, S; Zavala, J; Muck, A; Svatos, A. 2006. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. VII. Changes in the plant's proteome. *Plant Physiology* 142: 1621-1641.
45. Gómez, M; Lajolo, F. y Cordenunsi, B. 2002. Evolution of soluble sugars during ripening of papaya fruit and its relation to sweet taste. *Journal of food science*, 67(1), 442-447.
46. Grierson W. 2002. Fruit development, maturation, and ripening. In: M. Pessarakli (ed.). *Handbook of plant and crop physiology*. Marcel Dekker, Inc., Nueva York, Estados Unidos.
47. Grime, J. 2006. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley & Sons. England. 456 p.
48. Halford, N; Curtis, T; Muttucumar, N; Postles, J. y Mottram, D. 2011. Sugars in crop plants. *Annals of Applied Biology* 158(1): 1-25.
49. Hamerlynck, E; Smith, B; Sheley, R. y Svejcar, T. 2016. Compensatory Photosynthesis, Water-Use Efficiency, and biomass allocation of defoliated exotic and native bunchgrass seedlings. *Rangeland Ecology & Management* 69(3): 206-214.
50. Heineke, D; Wildenberger, K; Sonnewald, U; Willmitzer, L. y Heldt, H. 1994. Accumulation of hexoses in leaf vacuoles: studies with transgenic tobacco plants expressing yeast-derived invertase in the cytosol, vacuole or apoplasm. *Planta* 194(1): 29-33.

51. Helford Legros, S; Mialet, I; Caliman, J; Siregar, F; Clement, A. y Dingkuhn, M. 2009. Phenology and growth adjustments of oil palm (*Elaeis guineensis*) to photoperiod and climate variability. *Annals of botany* 104(6): 1171-1182.
52. Herrera, A; Rengifo, E. y Tezara, W. 2009. Respuestas ecofisiológicas a la inundación en árboles tropicales tolerantes de un igapó. *Revista Ecosistemas* 19(1): 37-51.
53. Hung, I; Chang, L; Wang, R. y Lin Tzong. 2013. Effects of defloration on vegetative and generative growth in papaya 'Tainung No.2'. *J. Journal Of The Taiwan Society For Horticultural Science* 59(3): 205-218.
54. Iglesias, D; Lliso, I; Tadeo F. y M. Talon. 2002. Regulation of photosynthesis through source:sink imbalance in citrus is mediated by carbohydrate content in leaves. *Physiology Plantarum* 116: 563-572.
55. Instituto Nacional de Estadísticas y Censos (INEC). 2014. VI censo nacional agropecuario, CENAGRO. (En línea). Costa Rica. Consultado 15 de Junio 2016. Formato PDF. Disponible en http://inec.cr/publicaciones?field_area_tematica_documento_tid=26
56. Islam, M. T. 2015. Effects of defoliation on photosynthesis, dry matter production and yield in soybean. *Bangladesh Journal of Botany* 43(3): 261-265.
57. Jacob, W; Holland, D; Goldschmidt, E; Riov. J. y Eyal Y. 1999 Chlorophyll breakdown by chlorophyllase: isolation and functional expression of the Chlase1 gene from ethylene-treated Citrus fruit and its regulation during development. *Plant Journal* 20(6): 653-661.
58. Järemo, J; Nilsson, P. y Tuomi, J. 1996. Plant compensatory growth: herbivory or competition?. *Oikos* 77(2): 238-247.
59. JiangTao, K; ShangLi, S; GuiXin, H. y KangKang, J. 2011. Comparison of compensatory photosynthesis between resistant and susceptible alfalfa clones as physiological response to damage by thrips. *Acta Entomologica Sinica* 54(8): 910-917.

60. Jiménez, G; Rodríguez, H; Vidales, J; Alcorta, E., Olivares, E., Hernández, J. y Ojeda-, M. 2008. Growth and nitrogen uptake curves *In: papaya grown under protected crop. In International Symposium on Soilless Culture and Hydroponics* 843: 97-102.
61. Jiménez, V; Mora E. y Gutiérrez, M. 2014. Biology of the papaya plant. In *Genetics and Genomics of Papaya* (pp. 17-33). Springer New York.
62. Kader, A. 2004. Recommendations for maintaining postharvest quality. Papaya produce facts. postharvest technology research information center, department of pomology University of California. 200 p.
63. Kazan, K. y Lyons, R. 2016. The link between flowering time and stress tolerance. *Journal of Experimental Botany* 67(1): 47-60.
64. Khan, N. 2002. Activities of carbonic anhydrase and ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase, and dry mass accumulation in *Brassica juncea* following defoliation. *Photosynthetica* 40(4): 633-634.
65. Khan, N; Singh, S; Nazar, R. y Lone, P. 2007. The source–sink relationship in mustard. *The Asian and Australasian Journal of Plant Science and Biotechnology* 1(1): 10-18.
66. Kocal, N; Sonnewald, U. y Sonnewald, S. 2008. Cell wall-bound invertase limits sucrose export and is involved in symptom development and inhibition of photosynthesis during compatible interaction between tomato and *Xanthomonas campestris* pv *vesicatoria*. *Plant Physiology* 148:1523-1536.
67. Koch, K. 1996. Carbohydrate-modulated gene expression In plants. *Annual Review of Plant Biology* 47(1): 509-540.
68. Koch, K. 2004. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. *Current Opinion in Plant Biology* 7(3): 235-246.

69. Lemoine, R; La Camera, S; Atanassova, R; Dédaldéchamp, F; Allario, T; Pourtau, N. y Faucher, M. 2013. Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. *Frontiers in Plant Science* 4(272): 1-21.
70. Letham, D. 1994. Cytokinins as phytohormones: sites of biosynthesis, translocation, and function of translocated cytokinin. *Cytokinins: chemistry, activity, and function*. CRC Press, Boca Raton, 80 p.
71. Machado, F; Campostrini, E; Yamanishi, O. y Fagundes, G. 2006. Variação sazonal das trocas gasosas em folhas de mamoeiro cultivado em condições de campo. *Bragantia, Campinas* 65(2): 185-196
72. Malo, S. y Campbell, C. 1986. The papaya. University of Florida, Cooperative Extension Service Fruits Crops Fact Sheet Gainesville. Fruit crops facts sheet United States. 45 p.
73. Manrique, G. y Lajolo, F. 2004. Cell-wall polysaccharide modifications during postharvest ripening of papaya fruit (*Carica papaya*). *Postharvest Biology and Technology* 33(1): 11-26.
74. Manzi, M; Borsani, O; Díaz, P. y Rivas, F. 2012. Relationship between flower intensity, oxidative damage and protection in Citrus under water stress conditions. In *XII International Citrus Congress*. 113-114 pp.
75. Marcelis, L; Heuvelink, E; Hofman-Eijer, L; Den Bakker, J. y Xue, L. 2004. Flower and fruit abortion in sweet pepper in relation to source and sink strength. *Journal of Experimental Botany* 55(406): 2261-2268.
76. Marcos, J; Rocha, N; Cenci, S; Cecon, P. y Bressan, R. 2003. Comparación entre las papayas var. Sunrise Solo y var. Golden, durante siete estados de madurez. *Revista Iberoamericana de Tecnología Postcosecha*, 5(2): 86-91.
77. Marriott, C. y Haystead, A. 1990. The effect of defoliation on the nitrogen economy of white clover: regrowth and the remobilization of plant organic nitrogen. *Annals of Botany* 66(4): 465-474.

78. Martelleto, L; Ribeiro, R; Martelleto, M; Vasconcellos, M. y Pereira, M. 2011. Expressão da esterilidade feminina e da carpeloidia em mamoeiro sob diferentes ambientes de cultivo protegido. *Revista Brasileira de Fruticultura* 33(4): 1185-1193.
79. McGuirre, R. 1992. Reporting of objective color measurements. *HortScience* 27(12):1254-1255.
80. McLaughlin, J; Boyer, J. 2004. Sugar-responsive gene expression, invertase activity, and senescence in aborting maize ovaries at low water potentials *Journal Annals of Botany* 94(5): 675-689.
81. McNaughton, S. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40(3): 329-336.
82. McNaughton, S. 1983. Physiological and ecological implications of herbivory. In *Physiological Plant Ecology III* (pp. 657-677). Springer Berlin Heidelberg.
83. Mehouachi, J; Serna, D; Zaragoza, S; Agusti, M; Talon, M. y Primo, E. 1995. Defoliation increases fruit abscission and reduces carbohydrate levels in developing fruits and woody tissues of *Citrus unshiu*. *Plant Science* 107(2): 189-197.
84. Meyer, G. 1998. Pattern of defoliation and its effect on photosynthesis and growth of goldenrod. *Functional Ecology* 12(2): 270-279.
85. Migliaccio, K; Schaffer, B; Crane, J. y Davies, F. 2010. Plant response to evapotranspiration and soil water sensor irrigation scheduling methods for papaya production in south Florida. *Agricultural Water Management* 97(10): 1452-1460.
86. Mora, E. y Bogantes, A. 2004. Evaluación de híbridos de papaya (*Carica papaya* L.) en Pococí, Limón, Costa Rica. *Agronomía Mesoamericana* 15(1): 39-44.
87. Morton, J. 1987. Papaya *Carica papaya* L. p. 336-346. In: *Fruits of Warm Climates*. Julia F. Morton, Miami, FL.
88. Nakasone, H. 1967. Papaya breeding in Hawaii. *Agronomía Tropical* 17: 391-399.
89. Navarro, Juan; Arauz, Felipe. 1999. Exactitud y repetibilidad de dos métodos para la evaluación de la severidad de enfermedades fúngicas en el fruto de la papaya (*Carica papaya*). *Agronomía Costarricense* 23(1): 89-96.

90. Nozue, K; Covington, M; Duek, P; Lorrain, S; Fankhauser, C; Harmer, S; y Maloof, J. N. 2007. Rhythmic growth explained by coincidence between internal and external cues. *Nature* 448(7151): 358-361.
91. Ohto, M; Onai, K; Furukawa, Y; Aoki, E; Araki, T. y Nakamura K. 2001. Effects of sugar on vegetative development and floral transition in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 127: 252–261.
92. Oury, V; Caldeira, C; Prodhomme, D; Pichon, J; Gibon, Y; Tardieu, F. y Turc, O. 2016. Is change in ovary carbon status a cause or a consequence of maize ovary abortion in water deficit during flowering?. *Plant physiology* 171(2):997-1008.
93. Parés, J; Basso, C. y Jáuregui, D. 2002. Momento de antesis, dehiscencia de anteras y receptividad estigmática en flores de lechosa (*Carica papaya* L.) cv. Cartagena amarilla. *Bioagro* 14(1), 17-24.
94. Patrick, W; Botha, F. y Birch, R. 2013. Metabolic engineering of sugars and simple sugar derivatives in plants. *Plant Biotechnology Journal* 11(2): 142-156.
95. Paull, R; Gross, K. y Qiu, Y. 1999. Changes in papaya cell walls during fruit ripening. *Postharvest Biology and Technology* 16(1): 79-89.
96. Pereira, T; de Almeida, P; de Azevedo, I; da Cunha, M; de Oliveirac, J; da Silvaa, M; Vargas, V. 2009. Chlorophyll fluorescence as a tool to evaluate the Gas diffusion in ‘Golden’ papaya fruit at different maturity stages ripening of ‘Golden’ papaya fruit. *Postharvest Biology and Technology* 54 (2): 123-130
97. Pfannschmidt, T. 2003. Chloroplast redox signals: how photosynthesis controls its own genes. *Trends in Plant Science* 8(1): 33-41.
98. Pilar, M; de Ancos, B; Gloria, M. y Monreal, M. 1996. Carotenoid Pigments and Colour of Hermaphrodite and Female Papaya Fruits (*Carica papaya* L) cv Sunrise During Post-Harvest Ripening. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 71(3): 351-358.
99. Plaut, Z; Mayoral, M. y Reinhold, L. 1987. Effect of altered sink: source ratio on photosynthetic metabolism of source leaves. *Plant Physiology* 85(3): 786-791.

100. Poiani, A, y del Pozo, A. 1986. Efectos de la defoliación experimental sobre la producción de semillas y el crecimiento de *Colliguaya odorifera* Mol., Euphorbiaceae. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 39-45.
101. Poorter, H. y Nagel, O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Functional Plant Biology*, 27(12), 1191-1191.
102. Prasad, S; Reddy, Y; Upreti, K. y Rajeshwara, A. 2014. Studies on Changes in Carbohydrate Metabolism in Regular Bearing and “Off” Season Bearing Cultivars of Mango (*Mangifera indica* L.) During Flowering. *International Journal of Fruit Science* 14(4): 437-459.
103. Proels, R. y Hückelhoven, R. 2014. Cell-wall invertases, key enzymes in the modulation of plant metabolism during defence responses. *Molecular plant pathology* 15(8): 858-864.
104. Ralph, P.J.; Gademann, R. 2005. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquatic Botany* 83(3): 222-237.
105. Ramírez, F; y Davenport, T. 2010. Mango (*Mangifera indica* L.) flowering physiology. *Scientia Horticulturae* 126(2): 65-72.
106. Reis, F. y Campostrini, E. 2008. Trocas gasosas e eficiência fotoquímica potencial em mamoeiro do grupo ‘formosa’ cultivado em condição de campo. *Bragantia* 67(4): 815-822.
107. Retuerto, R; Rodríguez, S; Fernández, L. y Obeso, J. 2003. Respuestas compensatorias de plantas en situaciones de estrés. *Revista Ecosistemas* 12(1): 1-7.
108. Rodríguez Pastor, M; Rodrigo, M. y Suárez, C. 2010. Comportamiento de los cultivares de papaya Sunset, Sunrise y de los genotipos Baixinho de Santa Amalia y BH-65 en la zona sur de la isla de Tenerife. *Revista Brasileira de Fruticultura. Jaboticabal* 32(4): 1105-1115.
109. Rolland, F; Baena, E. y Sheen, J. 2006. Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms. *Annual Review of Plant Physiology* 57: 675-709.

110. Ruan, Y. 2014. Sucrose metabolism: gateway to diverse carbon use and sugar signaling. *Annual Review of Plant Biology* 65: 33-67.
111. Ruan, Y; Jin, Y. y Yang Y. 2010. Sugar input, metabolism, and signaling mediated by invertase: Roles in development, yield potential, and response to drought and heat. *Journal Molecular Plant* 3(6): 942–955.
112. Saalau, E; Barrantes, W; Loría, C; Angulo, A. y Gómez, L. 2009. Identificación mediante PCR del sexo de la papaya (*Carica papaya* L.), híbrido Pococí. *Agronomía mesoamericana* 20(2): 311-317.
113. Salazar, D. 2012. Establecimiento de la escala de madurez y potencial de vida útil durante el almacenamiento de papaya (*Carica papaya* L.) híbrido Pococí. Tesis de Licenciatura, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
114. Sañudo, J; Labavitch, J; Greve, C; Osuna, T; Rangel, D., y Siller-Cepeda, J. 2009. Cell wall disassembly during papaya softening: role of ethylene in changes in composition, pectin-derived oligomers (PDOs) production and wall hydrolases. *Postharvest Biology and Technology* 51(2): 158-167.
115. Scholes, J; Bundock, N; Wilde, R. y Rolfe, S. 1996. The impact of reduced vacuolar invertase activity on the photosynthetic and carbohydrate metabolism of tomato. *Planta* 200(2): 265-272.
116. Schweiggert, R; Steingass, C; Heller, A; Esquivel, P. y Carle, R. 2011. Characterization of chromoplasts and carotenoids of red-and yellow-fleshed papaya (*Carica papaya* L.). *Planta* 234(5): 1031-1044.
117. Schweiggert, R; Steingass, C; Mora, E; Esquivel, P. y Reinhold, C. 2011b. Carotenogenesis and physico-chemical characteristics during maturation of red fleshed papaya fruit (*Carica papaya* L.). *Food Research International* 44: 1373-1380.
118. Shalit, A; Rozman, A; Goldshmidt, A; Alvarez, J; Bowman, J; Eshed, Y. y Lifschitz, E. 2009. The flowering hormone florigen functions as a general systemic

- regulator of growth and termination. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(20): 8392-8397.
119. ShangLi, K; GuiXin, S; y KangKang, J. 2011. Comparison of compensatory photosynthesis between resistant and susceptible alfalfa clones as physiological response to damage by thrips. *Acta Entomologica Sinica* 54(8): 910-917.
 120. Shimakawa, A; Shiraya, T; Ishizuka, Y; Wada, K; Mitsui, T. y Takeno, K. 2012. Salicylic acid is involved in the regulation of starvation stress-induced flowering in *Lemna paucicostata*. *Journal of Plant Physiology* 169(10): 987-991.
 121. Silpi, U; Lacoïnte, A; Kasempap, P; Thanysawanyangkura, S; Chantuma, P; Gohet, E. y Thaler, P. 2007. Carbohydrate reserves as a competing sink: evidence from tapping rubber trees. *Tree physiology* 27(6): 881-889.
 122. Silva, M; Oliveira, J; Vitória, A; Correa, S; Pereira, M; Camostrini, E; Santos, E; Cavalli, A. y Vargas, H. 2005. Correlation between ethylene emission and skin color changes during papaya (*Carica papaya* L.) fruit ripening. *The Journal of Physiology* (125): 877-879.
 123. Smeekens, S. 2000. Sugar-induced signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 51(1): 49-81.
 124. Smith, A; Stitt, M. 2007. Coordination of carbon supply and plant growth. *Plant, Cell & Environment* 30: 1126–1149.
 125. Solovchenko, A; Avertcheva, O. y Merzlyak, M. 2006. Elevated sunlight promotes ripening-associated pigment changes in apple fruit. *Postharvest Biology and Technology* 40(2): 183-189.
 126. Southwick, S. y Davenport, T. 1986. Characterization of water stress and low temperature effects on flower induction in citrus. *Plant Physiology* 81(1): 26-29.
 127. STAT, F. 2012. FAOSTAT-Statistical Database. Consultado 24 de marzo 2016. Disponible en <http://faostat.fao.org/beta/en/#home>
 128. Storey W. 1972. Why papayas fail to fruit?. Cooperative Extension Service. University of Hawaii. United States. 12 p.

129. Storey, W. 1941. Papaya production in the Hawaiian islands. Part 1. The Botany and Sex Relationships of the Papaya. In *Papaya Production in Hawaiian Islands. Hawaiian Agricola Experiment Station 87: 5-22.*
130. Strand, A; Hurry, V; Gustafsson, P. y Gardeström, P. 1997. Development of *Arabidopsis thaliana* leaves at low temperatures releases the suppression of photosynthesis and photosynthetic gene expression despite the accumulation of soluble carbohydrates. *The Plant Journal 12(3): 605-614.*
131. Striker, G; Insausti, P. y Grimoldi, A. 2008. Flooding effects on plants recovering from defoliation in *Paspalum dilatatum* and *Lotus tenuis*. *Annals of Botany 102(2): 247-254.*
132. Takeno, K. 2016. Stress-induced flowering: the third category of flowering response. *Journal of Experimental Botany 67(17): 4925-4934.*
133. Teixeira da Silva, J; Rashid, Z; Nhut, D; Sivakumar, D; Gera, A; Souza Jr, M. y Tennant, P. 2007. Papaya (*Carica papaya* L.) biology and biotechnology. *Tree and Forestry Science and Biotechnology 1(1): 47-73.*
134. Thumdee, S; Manenoi, A; Chen, N; Paull, R. 2010. Papaya fruit softening: role of hydrolases. *Tropical Plant Biology 32(2): 98-109.*
135. Torres, A; Campostrini, E; Azevedo, L; Souza, M; Ramalho, J. y Chaves, M. 2009. Morphological analysis and photosynthetic performance of improved papaya genotypes. *Brazilian Journal of Plant Physiology 21(3): 209-222.*
136. Torres, N; Campostrini, E; Oliveira, J. y Yamanishi, O. 2002. Portable chlorophyll meter for the quantification of photosynthetic pigments, nitrogen and the possible use for assessment of the photochemical process in *Carica papaya* L. *Brazilian Journal of Plant Physiology 14(3): 203-210.*
137. Turgeon, R. 1989. The sink-source transition in leaves. *Annual Review of Plant Biology 40(1): 119-138.*
138. Umaña, G; Loria, C; Gómez, J. 2011. Efecto del grado de madurez y las condiciones de almacenamiento sobre las características fisicoquímicas de la papaya híbrido Pococí. *Agronomía Costarricense 35(2): 61-73.*

139. Valero, D. y Serrano, M. 2010. Postharvest biology and technology for preserving fruit quality. CRC Press, United States. 255p.
140. Vallius, E., y Salonen, V. 2000. Effects of defoliation on male and female reproductive traits of a perennial orchid, *Dactylorhiza maculata*. *Functional Ecology* 14(6): 668-674.
141. Vargas, E; Espitia, E; Tiessen, A. y Déllano, P. 2013. Grain amaranths are defoliation tolerant crop species capable of utilizing stem and root carbohydrate reserves to sustain vegetative and reproductive growth after leaf loss. *Plos one* 8(7): 1-15.
142. Wada, K. y Takeno, K. 2013. Stress-induced flowering. *Plant Signaling & Behavior* 5(8): 944-947.
143. Wada, K; Yamada, M; Shiraya, T. y Takeno, K. 2010. Salicylic acid and the flowering gene FLOWERING LOCUS T homolog are involved in poor-nutrition stress-induced flowering of *Pharbitis nil*. *Journal of Plant Physiology* 167(6): 447-452.
144. Wang, R; Chang, J; Li, K; Lin, T. y Chang, L. 2014. Leaf age and light intensity affect gas exchange parameters and photosynthesis within the developing canopy of field net-house-grown papaya trees. *Scientia Horticulturae* 165: 365-373.
145. Weih, M; Bonosi, L; Ghelardini, L. y Rönnerberg-Wästljung, A. 2011. Optimizing nitrogen economy under drought: increased leaf nitrogen is an acclimation to water stress in willow (*Salix* spp.). *Annals of Botany*: 1-7.
146. White, T. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63(1): 90-105.
147. Wind, J; Smeekens, S. y Hanson, J. 2010. Sucrose: metabolite and signaling molecule. *Phytochemistry* 71(14): 1610-1614.
148. Wood, C; Pritchard, H; y Amritphale, D. 2000. Desiccation-induced dormancy in papaya (*Carica papaya* L.) seeds is alleviated by heat shock. *Seed Science Research* 10(2): 135-145.
149. Xu, M; Duan, W; Fan, P; Wu, B; Wang, L; Ma, L; Archbold, D; Li, S. 2013. Low-Sink Induced Stomatal Closure Alters Photosynthetic Rates of Source Leaves in

- Beans as Dependent on H₂O₂ and ABA Accumulation in Guard Cells. *Russian Journal of Plant Physiology* 61(3): 397-408.
150. Yeh, D. y Chiang, H. 2001. Growth and flower initiation in hydrangea as affected by root restriction and defoliation. *Scientia Horticulturae* 91(1): 123-132.
151. Ying Kwok. 2009. Breeding Plantation Tree Crops: Tropical Species, Breeding Papaya (*Carica papaya* L.), Chapter 4. Springer Science and Business Media. 121-159 pp.
152. Yordanov, I; Goltsev, V; Stefanov, D; Chernev, P; Zaharieva, I; Kirova, M. y Strasser, R. 2008. Preservation of photosynthetic electron transport from senescence-induced inactivation in primary leaves after decapitation and defoliation of bean plants. *Journal of Plant Physiology* 165(18): 1954-1963.
153. Zerpa, D; Esquivel, P; Mora, E; Sáenz, M; Herrera, R. y Jiménez, V. 2017. Transcription analysis of softening-related genes during postharvest of papaya fruit (*Carica papaya* L. 'Pococi' hybrid). *Postharvest Biology and Technology* 125: 42-51.
154. Zhao, J. 2016. Advances in Research on Invertase in Plant Development and Response to Abiotic and Biotic Stresses. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* 24(3): 352- 35.
155. Zhao, W; Chen, S. y Lin, G. 2008. Compensatory growth responses to clipping defoliation in *Leymus chinensis* (Poaceae) under nutrient addition and water deficiency conditions. *Plant Ecology* 196(1): 85-99.
156. Zhou, L. y Paull, R. 2001. Sucrose metabolism during papaya (*Carica papaya*) fruit growth and ripening. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 126(3): 351-357.
157. Zhou, L; Chen, C; Ming, R; Christopher, D. y Paull, R. 2003. Apoplastic invertase and its enhanced expression and post-translation control during fruit maturation and ripening. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 128(5): 628-635.

158. Zhou, L; Christopher, D; y Paull, R. 2000. Defoliation and fruit removal effects on papaya fruit production, sugar accumulation, and sucrose metabolism. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 125(5): 644-652.
159. Zhu, X; de Sturler, E; Long S. 2007. Optimizing the distribution of resources between enzymes of carbon metabolism can dramatically increase photosynthetic rate: a numerical simulation using an evolutionary algorithm. *Plant Physiology* 145: 513-526.

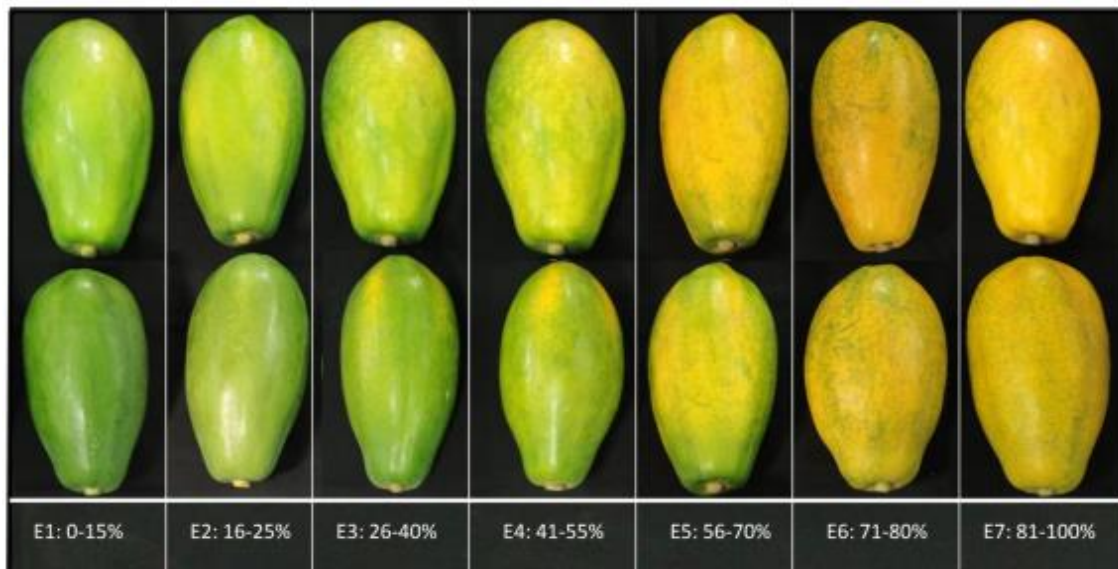
ANEXOS

Anexo 1. Promedios mensuales de datos climáticos de la EEAFBM (1995-2009).

Fabio Baudrit														
INSTITUTO METEOROLOGICO NACIONAL GESTION DE INFORMACION Y COMERCIALIZACION PROMEDIOS MENSUALES DE DATOS CLIMATICOS														
ESTACION	Fabio Baudrit	No.84187	Lat. 10° 01' N	Long. 84° 16' O	Altitud 840 m.									
Elementos	Periodos	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Setiem.	Octubr.	Noviem.	Diciem.	Anual
LLUVIA	1995-2009	7.9	12.0	22.2	68.0	297.7	242.4	161.4	179.6	310.6	318.9	167.1	35.8	1823.6
DIAS LLUVIA	1995-2009	3	3	4	8	24	24	20	20	26	27	19	10	188
TEM.MAX.	1995-2009	29.1	29.8	30.7	30.8	29.2	28.5	28.7	28.8	28.3	27.7	28.1	28.8	29.0
TEM.MIN.	1995-2009	18.4	18.5	18.8	19.2	19.2	19.0	18.9	18.8	18.6	18.8	18.6	18.3	18.8
TEM.MED.	1995-2009	23.8	24.2	24.8	25.0	24.2	23.8	23.8	23.8	23.5	23.3	23.4	23.6	23.9
VIENTO	1995-2009	15.8	17.0	15.0	12.2	7.3	6.3	6.7	5.9	5.5	5.8	8.4	11.3	9.8
HUMEDAD	1995-2009	68	65	66	71	85	88	86	87	91	91	85	77	80

Lluvia en Milímetros - 1Mm = 1 Litro por m². Viento en Kh del E/NE Temperaturas en Grados Celsius
 Elaboró: .Erak Humedad Relativa en % Dias Con Lluvia =>0,1 mm. Estación Automática operada por el IMN.

Anexo 2. Aspecto visual de frutos de papaya ‘Pococí’ para cada estado de madurez (E1, E2, E3, E4, E5, E6 y E7).



Fuente: (Salazar 2012).