



COLEGIO DE POSTGRADUADOS
INSTITUCION DE ENSEÑANZA E INVESTIGACION EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

FISIOLOGÍA VEGETAL

**RESPUESTAS AGRONÓMICAS Y
FISIOLÓGICAS DE FRIJOL AL ALUMINIO**

RODOLFO LANDA CONTRERAS

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

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2008

La presente tesis titulada: **“Respuestas agronómicas y fisiológicas de frijol al aluminio”** realizada por el alumno: **Rodolfo Landa Contreras**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS

POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
FISIOLOGÍA VEGETAL

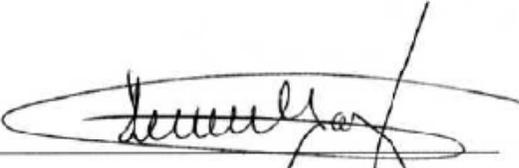
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERA



Dra. Libia Iris Trejo-Téllez

ASESOR



Dr. Fernando Carlos Gómez Merino

ASESOR



Dr. Bernardo Villar Sánchez

ASESORA



M.C. Cecilia García Osorio

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO, ABRIL 2008

RESPUESTAS AGRONÓMICAS Y FISIOLÓGICAS DE FRIJOL AL ALUMINIO

Rodolfo Landa Contreras, M.C

Colegio de Postgraduados, 2008

El frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) es base en la alimentación y fuente importante de ingresos para millones de personas. En México, gran parte de la producción de frijol se desarrolla en climas tropicales donde los suelos ácidos con altos contenidos de aluminio (Al^{3+}) son frecuentes, lo que altera el metabolismo vegetal. El objetivo de esta investigación fue evaluar las respuestas agronómicas y fisiológicas de 10 variedades mexicanas de frijol tropical [factor A: Tacaná (TA); INIFAP (INF); Jamapa (JA); Veracruz (VE); Tropical (TR); Grijalva (GR); 8025 (8025); Medellín (ME); Cotaxtla 91 (Co91); y Sesentano (SE)] que provoca la exposición al Al^{3+} , como $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ en solución de Steiner (factor B: 0, 25, 50, 75 y 100 μM) en hidroponía, en un experimento completamente al azar con arreglo factorial 10X5. Los resultados indican que la concentración de 25 μM redujo el diámetro en un 7% y que la variedad 8025 mostró un diámetro 37% mayor a las demás. El número de vainas amarradas se redujo un 21% en plantas tratadas con 25 μM , mientras que el número de semillas por planta disminuyó un 20%. En tanto, la variedad 8025 desarrolló 11 semillas más que JA. Por lo tanto, el rendimiento se afectó un 22% en plantas tratadas con 25 μM Al^{3+} . Como efecto de la aplicación de Al^{3+} , la longitud de raíz se redujo un 19% durante la fase del experimento; sin embargo, se tuvo un incremento del 32 y 21.6% a los 12 y 24 después de tratamientos respectivamente en la INF. Así mismo, el volumen radical se redujo en un 31% durante los primeros 24 días por efecto del suministro de Al en la solución. Por efecto de variedad, fueron la INF y 8025 las que registraron un incremento del orden de 30 y 37%, respectivamente respecto a la TR. En relación al análisis nutrimental en tejido vegetal, el contenido de K en raíz se redujo en promedio un 21% en plantas tratadas con Al^{3+} , mientras que las variedades INF y 8025 incrementaron el contenido de este en un 29% en tallo y raíz, con relación al TA y Co91. El Ca en hoja se redujo un 32.3% en plantas tratadas con 50 μM Al^{3+} , mientras que en tallo dicha reducción fue del 20% a 100 μM Al^{3+} en la solución. El tallo, el Mg decreció un 25% ante la adición de Al^{3+} , en tanto que las variedades JA y 8025 registraron los valores más altos de Ca. El Mn en raíz se redujo un 32% en plantas tratadas con Al^{3+} , en tanto que la variedad ME incrementó un 33% el contenido de este elemento. El contenido de B decreció en la planta a partir en tratamientos que incluían una concentración de Al^{3+} superior a los 25 μM . Por último, la mayor acumulación de Al se registró en las variedades GR, VE y JA con un 71.5% mayor de este elemento en hoja y tallo y un 36% más de este elemento en raíz respecto a Co91 y TA.

RESPONSES AGRONOMICS AND PHYSIOLOGYS OF BEAN TO ALUMINUM

Rodolfo Landa Contreras, M.C

Colegio de Postgraduados, 2008

The bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is base in of food and an important source of incomes for millions of people. In Mexico, great part of the bean production is developed in tropical regions where acid soils with high levels of aluminum (Al^{3+}) are frequently found, which alters plants metabolism. The objective of this investigation was to evaluate the agronomic and physiologic responses of 10 Mexican varieties of tropical bean [factor A: Tacaná (TA); INIFAP (INF); Jamapa (JA); Veracruz (VE); Tropical (TR); Grijalva (GR); 8025 (8025); Medellín (ME); Cotaxtla 91 (Co91); and Sesentano (SE)] that cause the exposition to Al^{3+} , as $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ in solution of Steiner (factor B: 0, 25, 50, 75 and 100 μM) in hidroponics, in a totally randomized experiment with a factorial arrangement 10X5. Results indicate that the concentration of 25 μM Al^{3+} reduced the diameter in 7% and that the variety 8025 showed a diameter 37% bigger to the other ones. The number of full sheaths decreased 21.4% in plants treated with 25 μM Al^{3+} , while the number of seeds for plant decreased 20%. Furthermore the variety 8025 developed 11 seeds more than JA. Therefore, the yield was reduced 22% in plants treated with 25 μM Al^{3+} . As effect of the application of Al^{3+} , root length decreased 19%; however, this variable had an increment of 32 and 21.6% respectively 12 and 24 after treatments, respectively, in the INF variety. Likewise, the radical volume decreased in 31% during the first 24 days as effect of the supply of Al^{3+} in the solution. As an effect of varieties, INF and 8025 were the varieties that showed an increase of 30 and 37% respectively, regarding the TR variety. Concerning the plant tissue nutrimental analysis, the K content in root decreased 21% on average in plants treated with Al^{3+} , while the varieties INF and 8025 increased the content of this in 29% in stem and root, with in relation to TA and Co91. Calcium accumulation in leaf decreased 32.3% in plants treated with 50 μM Al^{3+} , while in stem this reduction was of 20% in plants treated with 100 μM Al^{3+} . The Mg fell 25% with the addition of Al^{3+} in stem, as long as the varieties JA and 8025 registered the highest values of Mg. The Mn in root decreased 32% in plants treated with Al^{3+} , as long as the variety ME increased 33%. Treatments including Al^{3+} concentrations higher than 25 μM Al^{3+} decreased B content in plant tissue. Lastly, the highest accumulation of Al was observed in GR, VE and JA with 71.5% more content in leaf and stem and 36% more content in root regarding to the Co91 and TA varieties.

“EL VERDADERO VALOR DE UN SER HUMANO ESTA EN SU CAPACIDAD DE DESPRENDERSE DE SI MISMO... EL HOMBRE DEBE VALORARSE POR LOS BENEFICIOS QUE APORTE A OTRAS PERSONAS Y NO POR LOS BIENES QUE RECIBE DE LOS DEMAS”

A. EINSTEIN

“RINDE AL MAXIMO. PORQUE SI OFRECES AL MUNDO LO MEJOR DE TI, MUY PRONTO EL MUNDO TE DARÁ LO MEJOR QUE PUEDA BRINDARTE”

J. E. MALAKARA

“HAY HOMBRES QUE LUCHAN UN DÍA Y SON BUENOS; HAY OTROS QUE LUCHAN TODO EL AÑO Y SON MEJORES, LOS QUE LUCHAN MUCHOS AÑOS Y SON MUY BUENOS; PERO HAY LOS QUE LUCHAN TODA UNA VIDA ESOS SON LOS IMPRESINDIBLES”

BERTOLT BRECHT

EL MUNDO ESTÁ EN LAS MANOS DE AQUELLOS QUE TIENEN EL CORAJE DE SOÑAR Y DE CORRER EL RIESGO DE VIVIR SUS SUEÑOS.

PAULO COELHO

A MI MADRE...

DEDICATORIAS

A mi Mamá: Concepción Contreras Espinosa

Por enseñarme todas las cosas importantes de nuestro mundo y mi lugar en el, por compartir conmigo todos los valores que te hacen especial; la bondad, el perdón, la honestidad, la perseverancia y principalmente la paciencia. Eres la base sobre la cual se ha formado mi personalidad. Gracias por alentarme a mantenerme siempre en pie, por asegurarme que podría alcanzar el éxito en cualquier cosa que me propusiera si creía en mi, como tu lo hacías. Me mostraste un mundo de amor y maravillas, me enseñaste a encontrar mi propio camino y me has hecho mucho mas feliz de lo que puedas imaginarte y hoy comprendo cuantas cosas he logrado es gracias a ti mamá y quisiera tener más de una vida para devolverte todo lo que me has dado. ¡Te quiero mucho!

A mis hermanos: Nallely Landa Contreras Enrique Landa Contreras

Porque a pesar de las diferencias entre nosotros, siempre tendré una parte de ustedes. ¡Los quiero mucho!

A mi abuelita: Felicitas Espinosa Peña (A la memoria)

¡Que recordaré con amor siempre! que aunque ya no está, se sentiría orgullosa.

A mis sobrinos: Emmanuel; Enrique; Emilio

Con cariño.

A todos los que forman parte importante en mi vida y en la vida de mi familia.

AGRADECIMIENTOS

A Dios

Por darme lo necesario para crecer, desarrollarme y continuar adelante en el duro camino de la vida.

Al Colegio Postgraduados

Por los conocimientos y momentos únicos brindados en mi estancia.

A la Dra. Libia Iris Trejo-Téllez

Por su amistad, paciencia, generosidad y confianza depositada en mí; por hacerme sentir importante, enseñarme y creer que podía hacer la diferencia.

Al Dr. Fernando Carlos Gómez-Merino

Por el apoyo incondicional e interés mostrado en la realización de esta investigación.

Al Dr. Bernardo Villar Sánchez

Por proporcionar la materia prima para llevar a buen fin este trabajo.

A la MC. Cecilia García Osorio

Por su colaboración en la realización de esta investigación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)

Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología (COMECYT)

Por la oportunidad y el apoyo económico otorgado en la culminación de mis estudios de postgrado.

Y a todos mis Maestros que formaron parte en mi formación como ser humano y profesional. A los Amigos por los momentos compartidos.

Que Dios Los Bendiga a todos

CONTENIDO

	Página
ÍNDICE DE CUADROS	xi
ÍNDICE DE FIGURAS	xix
I. INTRODUCCIÓN	1
II. OBJETIVOS	2
III. HIPÓTESIS	2
IV. REVISIÓN DE LITERATURA	3
4.1 Cultivo de frijol	3
4.1.1 Importancia del frijol.....	3
4.1.2 Generalidades del cultivo.....	4
4.1.3 Rendimiento de semilla y sus componentes.....	4
4.1.4 Requerimientos de cultivo.....	6
4.1.4.1 Temperatura.....	6
4.1.4.2 Humedad.....	6
4.1.4.3 Nutrición.....	7
4.2 El aluminio y la importancia de su estudio	7
4.3 Características fisico-químicas del aluminio	10
4.3.1 Especiación del aluminio en solución acuosa.....	10
4.3.2. Química del aluminio y pH.....	11
4.4 Distribución del aluminio en la raíz	14
4.5 Aluminio en el apoplasto	16
4.5.1 Pared celular.....	16
4.5.2 Membrana plasmática.....	17
4.6 Transporte del aluminio	19
4.7 Translocación del aluminio dentro de la planta	21
4.8 Alteraciones del aluminio en el simplasto	21
4.8.1 Alteraciones en la transmisión de señales.....	22
4.8.2 Alteraciones en el citoesqueleto.....	22
4.8.3 Alteraciones en la funcionalidad del calcio.....	24
4.8.4 Formación de callosa.....	25
4.8.5 Efectos sobre el DNA.....	26
4.9 Alteraciones nutritivas	28
4.9.1 Interacción Al-Ca.....	29
4.9.2 Interacción Al-K.....	30
4.9.3 Interacción Al-Fe.....	31
4.9.4 Interacción Al-P.....	32
4.10 Tolerancia al aluminio	33

	Página
4.10.1 Genética de resistencia al aluminio	34
4.10.2 Cambio del pH rizosférico	35
4.10.3 Mucílago	35
4.10.4 Capacidad de Intercambio Catiónico (CIC)	36
4.10.5 Compartimentalización.....	36
4.10.6 Exudación de ácidos orgánicos	37
V. MATERIALES Y MÉTODOS	42
5.1 Localización geográfica del área experimental	42
5.2 Descripción del material experimental	42
5.3 Diseño de tratamientos	43
5.4 Diseño Experimental	43
5.5 Manejo del cultivo	45
5.5.1 Fase de almácigo.....	45
5.5.2 Plántulas en hidroponía.....	45
5.5.3 Control fitosanitario.....	46
5.6 Variables evaluadas	47
5.6.1 Variables agronómicas.....	47
5.6.1.1 Altura de planta.....	47
5.6.1.2 Diámetro de tallo	47
5.6.1.3 Número de hojas.....	47
5.6.1.4 Número de flores.....	48
5.6.1.5 Número total de vainas	48
5.6.1.6 Número vainas amarradas	48
5.6.1.7 Peso de biomasa seca de vainas	48
5.6.1.8 Número de semillas/planta	48
5.6.1.9 Rendimiento (g planta ⁻¹)	48
5.6.1.10 Peso individual de semilla	48
5.6.2 Variables fisiológicas	49
5.6.2.1 Longitud de raíces.....	49
5.6.2.2 Volumen de raíces	49
5.6.2.3 Unidades SPAD.....	49
5.6.2.4 Análisis nutrimental	50
5.6.2.5 Patrones de acumulación de aluminio	50
5.7 Análisis estadístico	50
VI. RESULTADOS.....	51
6.1. Variables agronómicas.....	51
6.1.1. Altura de planta	51
6.1.2. Diámetro de tallo	56
6.1.3. Número de hojas.....	61
6.1.3. Número de flores.....	66

	Página
6.1.4. Número total de vainas	68
6.1.5 Numero vainas amarradas	70
6.1.6 Peso de biomasa seca de vainas	71
6.1.7. Número de semillas/planta.....	73
6.1.8. Rendimiento (g planta ⁻¹)	75
6.1.9. Peso individual de semilla.....	77
6.2. Variables fisiológicas	79
6.2.1. Longitud raíz.....	79
6.2.2. Volumen de raíz	84
6.2.3. Unidades SPAD.....	89
6.2.4 Análisis nutrimental.....	94
6.2.5. Acumulación de aluminio en raíces.....	125
VII. DISCUSIÓN	136
7.1 Respuesta en la morfología <i>in planta</i>	136
7.1.1. Altura de planta.....	136
7.1.2. Diámetro de tallo.....	136
7.1.3. Número de hojas y flores.....	137
7.1.4. Número de vainas.....	137
7.1.5. Rendimiento.....	137
7.2 Respuesta en la Fisiología <i>in planta</i>.....	137
7.2.1. Longitud raíz.....	137
7.2.2. Volumen raíz.....	138
7.2.3. Unidades SPAD.....	138
7.2.4. Patrones de acumulación de Al en raíces.....	138
7.3 Respuesta al análisis nutrimental.....	139
7.3.1. Fosforo (P).....	139
7.3.2. Potasio (K).....	139
7.3.3. Calcio (Ca).....	140
7.3.4. Magnesio (Mg).....	141
7.3.5. Hierro (Fe).....	141
7.3.6. Cobre (Cu).....	142
7.3.7. Zinc (Zn).....	142
7.3.8. Manganeso (Mn).....	143
7.3.9. Boro (B).....	143
7.3.10. Aluminio (Al).....	143
VIII. CONCLUSIONES	144
IX. LITERATURA CITADA.....	147

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro	Título	Página
1	Clasificación de los niveles de aluminio intercambiable en el suelo.	14
2	Variedades de frijol evaluadas y algunas de sus características.	42
3	Tratamientos evaluados.	43
4	Concentración de la solución nutritiva de Hoagland y Arnon 1/3.	45
5	Concentración de la solución nutritiva de Steiner para macronutrientes.	46
6	Concentración de micronutrientes (Baca, 1983).	46
7	Calendario de aplicación de productos fitosanitarios para el control de plagas y enfermedades.	47
8	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre la altura de planta.	51
9	Altura de planta (cm), 12 días después de la aplicación de tratamientos.	52
10	Altura de planta (cm), 24 días después de la aplicación de tratamientos.	53
11	Altura de planta (cm), 36 días después de la aplicación de tratamientos.	54
12	Altura de planta (cm), 48 días después de la aplicación de tratamientos.	55
13	Altura de planta (cm), 60 días después de la aplicación de tratamientos.	56
14	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre diámetro de tallo (cm).	57

Cuadro	Título	Página
15	Diámetro de tallo (cm), 12 días después de la aplicación de tratamientos.	58
16	Diámetro de tallo (cm), 24 días después de la aplicación de tratamientos.	58
17	Diámetro de tallo (cm), 36 días después de la aplicación de tratamientos.	59
18	Diámetro de tallo (cm), 48 días después de la aplicación de tratamientos.	60
19	Diámetro de tallo (cm), 60 días después de la aplicación de tratamientos.	61
20	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre el número de hojas por planta.	62
21	Número de hojas por planta 12 días después de la aplicación de tratamientos.	63
22	Número de hojas por planta 24 días después de la aplicación de tratamientos	64
23	Número de hojas por planta 36 días después de la aplicación de tratamientos.	64
24	Número de hojas por planta 48 días después de la aplicación de tratamientos.	65
25	Número de hojas por planta 60 días después de la aplicación de tratamientos.	66
26	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre el número de flores por planta.	67
27	Número de flores por planta en variedades de frijol tratadas con distintas concentraciones de Al^{3+} .	68
28	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre el número total de vainas por planta.	69

Cuadro	Título	Página
29	Número total de vainas por planta en variedades de frijol tratadas con distintas concentraciones de Al ³⁺ .	69
30	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al ³⁺ y variedad) sobre el número de vainas amarradas por planta.	70
31	Número de vainas amarradas por planta en variedades de frijol tratadas con distintas concentraciones de Al ³⁺ .	71
32	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al ³⁺ y variedad) sobre el peso de biomasa seca de vainas por planta.	72
33	Peso de biomasa seca de vainas por planta en variedades de frijol tratadas con distintas concentraciones de Al ³⁺ .	73
34	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al ³⁺ y variedad) sobre el número de semillas por planta.	74
35	Número de semillas por planta en variedades de frijol tratadas con distintas concentraciones de Al ³⁺ .	75
36	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al ³⁺ y variedad) sobre el peso de semillas secas por planta.	76
37	Peso de semillas por planta en variedades de frijol tratadas con distintas concentraciones de Al ³⁺ .	77
38	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al ³⁺ y variedad) sobre el peso individual de semilla.	78
39	Peso individual de semilla (g) en variedades de frijol tratadas con distintas concentraciones de Al ³⁺ .	79
40	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al ³⁺ y variedad) sobre la longitud de raíz (cm).	80
41	Longitud de raíces (cm), 12 días después de la aplicación de tratamientos.	81

Cuadro	Título	Página
42	Longitud de raíces (cm), 24 días después de la aplicación de tratamientos.	82
43	Longitud de raíces (cm), 36 días después de la aplicación de tratamientos.	82
44	Longitud de raíces (cm), 48 días después de la aplicación de tratamientos.	83
45	Longitud de raíces (cm), 60 días después de la aplicación de tratamientos.	84
46	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre el volumen radical (mL).	85
47	Volumen de raíces (mL), 12 días después de la aplicación de tratamientos.	86
48	Volumen de raíces (mL), 24 días después de la aplicación de tratamientos.	87
49	Volumen de raíces (mL), 36 días después de la aplicación de tratamientos.	87
50	Volumen de raíces (mL), 48 días después de la aplicación de tratamientos.	88
51	Volumen de raíces (mL), 60 días después de la aplicación de tratamientos.	89
52	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre las unidades SPAD.	90
53	Unidades SPAD a los 12 días después de la aplicación de tratamientos.	90
54	Unidades SPAD a los 24 días después de la aplicación de tratamientos.	92
55	Unidades SPAD a los 36 días después de la aplicación de tratamientos.	92

Cuadro	Título	Página
56	Unidades SPAD a los 48 días después de la aplicación de tratamientos.	93
57	Unidades SPAD a los 60 días después de la aplicación de tratamientos.	94
58	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al ³⁺ y variedad) sobre la concentración nutrimental de P (mg kg ⁻¹).	95
59	Concentración de P (mg kg ⁻¹) en hoja por interacción de los factores de estudio.	96
60	Concentración de P (mg kg ⁻¹) en tallo por interacción de los factores de estudio.	97
61	Concentración de P (mg kg ⁻¹) en raíz por interacción de los factores de estudio.	97
62	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al ³⁺ y variedad) sobre la concentración nutrimental de K (mg kg ⁻¹).	98
63	Concentración de K (mg kg ⁻¹) en hoja por interacción de los factores de estudio.	99
64	Concentración de K (mg kg ⁻¹) en tallo por interacción de los factores de estudio.	100
65	Concentración de K (mg kg ⁻¹) en raíz por interacción de los factores de estudio.	100
66	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al ³⁺ y variedad) sobre la concentración nutrimental de Ca (mg kg ⁻¹).	101
67	Concentración de Ca (mg kg ⁻¹) en hoja por interacción de los factores de estudio.	102
68	Concentración de Ca (mg kg ⁻¹) en tallo por interacción de los factores de estudio.	103

Cuadro	Título	Página
69	Concentración de Ca (mg kg^{-1}) en raíz por interacción de los factores de estudio.	103
70	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre la concentración nutrimental de Mg (mg kg^{-1}).	104
71	Concentración de Mg (mg kg^{-1}) en hoja por interacción de los factores de estudio.	105
72	Concentración de Mg (mg kg^{-1}) en tallo por interacción de los factores de estudio.	106
73	Concentración de Mg (mg kg^{-1}) en raíz por interacción de los factores de estudio.	106
74	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre la concentración nutrimental de Fe (mg kg^{-1}).	107
75	Concentración de Fe (mg kg^{-1}) en hoja por interacción de los factores de estudio.	108
76	Concentración de Fe (mg kg^{-1}) en tallo por interacción de los factores de estudio.	109
77	Concentración de Fe (mg kg^{-1}) en raíz por interacción de los factores de estudio.	109
78	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre la concentración nutrimental de Cu (mg kg^{-1}).	110
79	Concentración de Cu (mg kg^{-1}) en hoja por interacción de los factores de estudio.	111
80	Concentración de Cu (mg kg^{-1}) en tallo por interacción de los factores de estudio.	112
81	Concentración de Cu (mg kg^{-1}) en raíz por interacción de los factores de estudio.	112

Cuadro	Título	Página
82	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al ³⁺ y variedad) sobre la concentración nutrimental de Zn (mg kg ⁻¹).	113
83	Concentración de Zn (mg kg ⁻¹) en hoja por interacción de los factores de estudio.	114
84	Concentración de Zn (mg kg ⁻¹) en tallo por interacción de los factores de estudio.	115
85	Concentración de Zn (mg kg ⁻¹) en raíz por interacción de los factores de estudio.	115
86	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al ³⁺ y variedad) sobre la concentración nutrimental de Mn (mg kg ⁻¹).	116
87	Concentración de Mn (mg k ⁻¹) en hoja por interacción de los factores de estudio.	117
88	Concentración de Mn (mg kg ⁻¹) en tallo por interacción de los factores de estudio.	118
89	Concentración de Mn (mg kg ⁻¹) en raíz por interacción de los factores de estudio.	118
90	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al ³⁺ y variedad) sobre la concentración nutrimental de B (mg kg ⁻¹).	119
91	Concentración de B (mg kg ⁻¹) en hoja por interacción de los factores de estudio.	120
92	Concentración de B (mg kg ⁻¹) en tallo por interacción de los factores de estudio.	121
93	Concentración de B (mg kg ⁻¹) en raíz por interacción de los factores en estudio.	121

Cuadro	Título	Página
94	Efecto de los factores de estudio (concentración de Al ³⁺ y variedad) sobre la concentración nutrimental de Al (mg kg ⁻¹).	122
95	Concentración de Al (mg kg ⁻¹) en hoja por interacción de los factores de estudio.	123
96	Concentración de Al (mg kg ⁻¹) en tallo por interacción de los factores de estudio.	124
97	Concentración de Al (mg kg ⁻¹) en raíz por interacción de los factores de estudio.	124

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Título	Página
1	Cambio de coloración en flores de hortensia [<i>Hydrangea macrophylla</i> (Thunb. Ex Murray) Ser.], después de la aplicación de Al.	8
2	Solubilidad de óxidos e hidróxidos de Al en función del valor de pH del suelo.	11
3	Distribución mundial de suelos ácidos.	13
4	Efecto del Al en el crecimiento radical en dos genotipos de trigo que difieren en la tolerancia a metal en el locus <i>Alt1</i> .	15
5	Síntomas visuales de toxicidad por Al en hojas de arroz.	29
6	Diagrama simplificado de los mecanismos de desintoxicación del Al en plantas superiores.	40
7	Distribución física de los tratamientos en el área experimental.	44
8	Módulos hidropónicos utilizados durante la fase experimental.	45
9	Determinación de la longitud y volumen de raíces.	49
10	Aspecto de raíces de frijol tratadas con diferentes concentraciones de Al a los 23 días, después del inicio de tratamientos y 54 días después de la siembra.	125
11	Tinción con eriocromo cianina R de raíces de frijol de la variedad Tacana tratadas con distintas concentraciones de Al ³⁺ .	126
12	Tinción con eriocromo cianina R de raíces de frijol de la variedad Inifap tratadas con distintas concentraciones de Al ³⁺ .	127

Figura	Título	Página
13	Tinción con eriocromo cianina R de raíces de frijol de la variedad Jamapa tratadas con distintas concentraciones de Al ³⁺ .	128
14	Tinción con eriocromo cianina R de raíces de frijol de la variedad Veracruz tratadas con distintas concentraciones de Al ³⁺ .	129
15	Tinción con eriocromo cianina R de raíces de frijol de la variedad Tropical tratadas con distintas concentraciones de Al ³⁺ .	130
16	Tinción con eriocromo cianina R de raíces de frijol de la variedad Grijalva tratadas con distintas concentraciones de Al ³⁺ .	131
17	Tinción con eriocromo cianina R de raíces de frijol de la variedad 8025 tratadas con distintas concentraciones de Al ³⁺ .	132
18	Tinción con eriocromo cianina R de raíces de frijol de la variedad Medellín tratadas con distintas concentraciones de Al ³⁺ .	133
19	Tinción con eriocromo cianina R de raíces de frijol de la variedad Cotaxtla 91 tratadas con distintas concentraciones de Al ³⁺ .	134
20	Tinción con eriocromo cianina R de raíces de frijol de la variedad Sesentano tratadas con distintas concentraciones de Al ³⁺ .	135

I. INTRODUCCIÓN

El frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) es una de las leguminosas más importantes en el mundo como fuente de proteínas, fibra dietética, minerales y vitaminas. Y forma parte de la dieta habitual para satisfacer las necesidades básicas del organismo.

A nivel internacional, el frijol es la leguminosa alimenticia más importante para cerca de 300 millones de personas, que en su mayoría viven en países en desarrollo.

Los líderes productores de frijol son la India, Brasil, China, Estados Unidos y México, países en los que gran parte de la producción de este cultivo se desarrolla en suelos ácidos con problemas por altas concentraciones de aluminio.

En plantas de frijol tratadas con $50 \mu\text{M Al}^{3+}$, presentaron tasas crecimiento que menores que oscilaban entre 0.05 cm h^{-1} y 0.20 cm h^{-1} respecto a plantas control. Así mismo se observó una ligera disminución no significativa del crecimiento en raíces de maíz expuestas al Al^{3+} , donde las tasas de crecimiento se mantuvieron constantes entre 0.13 y 0.16 cm^{-1} (Garzón, 2003).

El establecimiento de experimentos de campo pudieran ser efectivos pero son costosos y requieren una mayor inversión de tiempo. Un sistema de selección rápido y confiable para discriminar genotipos sensitivos y tolerantes sería el establecimiento de las plantas en soluciones nutritivas con concentraciones distintas de Al^{3+} en la misma, lo que permitirá una evaluación precisa de las variaciones en la arquitectura y desarrollo en los distintos cultivares, pudiendo satisfacer las necesidades y exigencias de la sociedad.

II. OBJETIVOS

- Evaluar el efecto de cinco concentraciones de Al^{3+} en indicadores agronómicos y fisiológicos de 10 variedades de frijol.
- Evaluar el efecto de cinco concentraciones de Al^{3+} en la acumulación de macro y micronutrientes en tejido vegetal.

III. HIPÓTESIS

- El incremento en la concentración de Al^{3+} modificara las respuestas agronómicas y fisiológicas del frijol.
- La presencia de Al^{3+} en la solución nutritiva, ocasionará alteraciones en la absorción de macro y micronutrientes en tejido vegetal.

IV. REVISIÓN DE LITERATURA

4.1 Cultivo de frijol

El frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) es una de las leguminosas más importantes en el mundo pues es fuente de proteínas, fibra, minerales y vitaminas. Se consume tanto en vainas como grano seco y existen, distintas preferencias por parte del consumidor en cuanto a tamaño, color, forma y brillo de la semilla. Además de su importancia para la alimentación humana, tiene interés agrícola ya que posee acción fertilizante, debido a la simbiosis con bacterias del género *Rhizobium*. Se ha comprobado también que ciertos componentes de la semilla pueden ser efectivos en el combate contra el cáncer (Hernández, 2006). Sin embargo, debido a la susceptibilidad del cultivo a plagas y enfermedades y, no pudiendo satisfacer los requerimientos de una población en constante crecimiento, es necesaria la mejora genética para obtener variedades superiores con rendimiento estable y cualidades mejoradas, que puedan satisfacer las necesidades y exigencias de la sociedad (Rodiño, 2000).

4.1.1 Importancia del frijol

A nivel internacional, el frijol es la leguminosa alimenticia más importante para cerca de 300 millones de personas, que en su mayoría viven en países en desarrollo. Es considerado como la segunda fuente de proteína en África Oriental y del Sur y la cuarta en Sudamérica. Este cultivo tiene gran importancia económica, pues genera ingresos para millones de pequeños agricultores, a tal grado que el valor de la producción mundial anual es de alrededor de 11 mil millones de dólares (CIAT, 2001).

A nivel mundial los líderes productores de frijol son la India, Brasil, China, Estados Unidos y México. No obstante, México, India y Brasil figuran dentro de los países importadores de frijol. La mayor parte de la producción nacional

de frijol se obtiene en los estados de Zacatecas, Durango, Chihuahua, Sinaloa, Nayarit, Guanajuato, Chiapas, San Luis Potosí y Puebla. (SIAP, 2006)

El frijol ha sido un cultivo asociado al desarrollo de las culturas prehispánicas, representa para nuestro país junto con el maíz una tradición productiva y de consumo. Es cultivado en todas las regiones de México bajo todas las condiciones edáficas y climáticas.

4.1.2 Generalidades del cultivo

El frijol pertenece al género *Phaseolus* y recibe el nombre científico de *Phaseolus vulgaris*. De acuerdo Strasburger (1994) su enclave taxonómico es:

- Clase: Dicotyledoneae
- Subclase: Rosidae
- Superorden: Fabanae
- Orden: Fabales
- Familia: Fabaceae
- Subfamilia: Papilionoidae

Hasta la actualidad se han descrito 38 especies dentro del género *Phaseolus*, de las cuales cinco fueron las especies domesticadas por los pueblos precolombinos: *P. vulgaris* L. (frijol común), *P. coccineus* L. (frijol de España), *P. lunatus* L. (frijol de Lima), *P. polyanthus* Greenman y *P. acutifolius* A. Gray, siendo *P. vulgaris* la especie más importante en el mundo, la cual ocupa un 80% de la superficie cultivada (Debouck, 1999).

La especie *Phaseolus vulgaris* L. pertenece a la subclase de las Rosidae y al superorden de las Fabaceas, caracterizadas por un carpelo único y que dan una legumbre polispérmica.

4.1.3 Rendimiento de semilla y sus componentes

Las variedades de frijol con hábito de crecimiento indeterminado producen mayor rendimiento de semilla que las variedades de tipo determinado; este

mayor rendimiento se atribuye a periodos reproductivos más largos y mayor número de días a madurez fisiológica (Beaver y Kelly, 1994). Un ciclo de cultivo más largo conduce a una mayor acumulación de biomasa, la que combinada con un alto índice de cosecha propiciando un mayor rendimiento. El rendimiento potencial de los diferentes cultivares de frijol, rara vez se alcanza en regiones sujetas a deficiencias hídricas y de nutrición intermitentes durante el ciclo de las plantas. Por ejemplo se ha observado que las reducciones en el rendimiento en estas condiciones, se deben principalmente a la disminución en el índice de área foliar que repercute directamente en el número de vainas por planta (Acosta-Gallegos y Kohashi-Shibata, 1989).

En otras especies como la soya, el rendimiento de semilla está relacionado con un mayor número de vainas y alta acumulación de biomasa (Frederick *et al.*, 1991). Dapaah *et al.* (1999), observaron una relación positiva y significativa entre el peso de 100 semillas y el rendimiento en dos ciclos de cultivo de frijol bajo condiciones de riego, y esto fue atribuido a un bajo número de semillas por vaina. Otros estudios en frijol indican que el tamaño de semilla está asociado positivamente con el rendimiento en germoplasma de zonas templadas, debido a un mayor tamaño de los órganos y tejidos de la planta (White e Izquierdo, 1991). El establecimiento de las vainas es el factor principal para incrementar el rendimiento en frijol, observándose que el número de vainas varía fuertemente, mientras el número de semillas por vaina y particularmente el tamaño de la semilla presentan comparativamente, cambios más pequeños entre ambientes y tratamientos (Stocker, 1974). Esto sugiere que las plantas aparentemente ajustan el tamaño de la demanda (número de vainas) a la fuente disponible y, entonces, se satisface la demanda tan rápido como sea posible; lo que influye en la senescencia rápida del dosel foliar (White y Singh, 1991). Tanaka y Fujita (1979) observaron que el rendimiento tuvo alta correlación con el número de vainas y el número de semillas por planta y una correlación negativa con el peso de 1000 semillas. White e Izquierdo (1991) determinaron que en zonas tropicales, el peso de 100 semillas estuvo relacionado negativamente con el rendimiento ($r^2 = -0.15$, $P < 0.01$ y $r^2 = -0.49$,

P<0.01) y por el contrario, en zonas frías el peso de 100 semillas estuvo asociado positivamente con el rendimiento de semilla ($r^2 = 0.41$, P<0.01); ésta relación positiva puede atribuirse a que mayor tamaño de semilla corresponde a un mayor tamaño de órganos y tejidos que interceptan mayor cantidad de radiación solar y permiten un mejor establecimiento de las plántulas. Otros trabajos han mostrado que el rendimiento tiene relación positiva con número de vainas, índice de área foliar y biomasa (Acosta-Gallegos y Kohashi-Shibata, 1989).

4.1.4 Requerimientos de cultivo

4.1.4.1 Temperatura

El frijol crece en temperaturas promedio de 15 a 27 °C, con una gran amplitud de tolerancia variaciones térmicas entre variedades; la temperatura óptima para el crecimiento del frijol es 25 °C; en general las bajas temperaturas retardan el crecimiento mientras que las altas temperaturas lo aceleran (Masaya y White, 1991). Las temperaturas extremas pueden causar esterilidad de flores o inhibición de la floración; la planta de frijol puede soportar temperaturas extremas (5 °C o 40 °C) por periodos cortos de tiempo, pero sí las temperaturas extremas, se mantienen por un tiempo prolongado, las plantas pueden sufrir daños irreversibles (Masaya y White, 1991).

4.1.4.2 Humedad

El estrés provocado por el déficit de agua es un fenómeno muy extendido en las zonas productoras de frijol, alcanzándose pérdidas en el rendimiento del 10-100% (White, 1988). Requiere de 350 a 400 mm durante el ciclo y prospera en regiones con precipitación anual entre 600 y 2000 mm. Son convenientes 110-180 mm entre siembra y floración, lluvias durante la floración provocan caídas de flor; 50-90 mm durante la floración e inicio de la fructificación. Las épocas más críticas por la necesidad de agua son 15 días antes de la floración y 18-22

días antes de la maduración de las primeras vainas. Los 15 días previos a la cosecha, deberían se secos. Las necesidades de agua durante el periodo vegetativo son de 300 a 500 mm. Puede permitirse hasta un agotamiento de 40 a 50% del total de agua disponible en el suelo durante el desarrollo del cultivo (Doorenbos y Kassam, 1979).

4.1.4.3 Nutrición

Entre los factores edáficos, un factor limitante es la baja fertilidad del suelo en general, y en particular, la deficiencia de nitrógeno y fósforo (Singh, 1999). Además de las concentraciones de aluminio y manganeso (Wortmann *et al.*, 1998), que pueden llegar a niveles muy elevados siendo tóxicos para las plantas. También son importantes las deficiencias en Potasio y Hierro, provocando esta última una clorosis, sobre todo en suelos con pH elevado. Lo que ocasionaría una pérdida en el rendimiento del 30-100%.

4.2 El aluminio y la importancia de su estudio

El aluminio, considerado ya uno de los más fuertes reductores del crecimiento vegetal en suelos ácidos (Foy *et al.*, 1978), incrementa mucho su disponibilidad en zonas de pH por debajo de 5, o bien en suelos orgánicos con un pH próximo a 7 (Hargrove, 1986). Así, el pH del suelo es uno de los factores más importantes que determinan la disponibilidad del metal. Se estima que un 40% de la superficie cultivable del planeta y quizá un 70% del suelo utilizado para la producción de alimentos, son zonas ácidas y, por tanto, sujetas a la toxicidad por este metal (Haung, 1984). En zonas ácidas, el aluminio es uno de los factores más importantes que determinan las especies de plantas y su distribución.

Hay que tener en cuenta que al mismo tiempo que aumenta la disponibilidad de ciertos elementos al disminuir el pH, disminuye la de otros que son esenciales para el desarrollo de la planta, como pueden ser Mg y Ca (Poscherieder *et al.*, 1992)

Si bien el Aluminio no es considerado un micronutriente, puede asumir un rol interesante en algunas reacciones bioquímicas. Cuando hortensias [*Hydrangea macrophylla* (Thunb. ex Murray) Ser] son tratadas con Al, el color de las flores puede cambiar a lila azulado (Figura 1). Lo anterior ocurre como consecuencia de la absorción de grandes cantidades de Al. Aparentemente el color azul puede ser atribuido a la formación de un complejo coloidal o a la combinación libre del pigmento delfinidina y Al (Naumann, 2001).



Figura 1. Cambio de coloración en flores de hortensia. [*Hydrangea macrophylla* (Trunb. Ex Murray) Ser.], después de la aplicación de Al. El Al, se aplica al medio y el color de las flores pasa de rosa a lila azulado (GartenDatenbank, 2005).

Existen algunos reportes en los cuales el crecimiento de la planta ha sido estimulado por bajas concentraciones de aluminio. Respuestas positivas a Al en el crecimiento radical han sido reportadas a concentraciones menores de 40 μM de Al (Asher, 1991; Clune y Copeland 1999); mientras que concentraciones menores a 185 μM , incrementan de manera significativa la expansión foliar en *Betula pendula* Roth (Kidd y Proctor, 2000). También ha sido reportado que el Al no afecta la germinación de la semillas, si no por el contrario ayuda en el desarrollo de la nueva raíz y el establecimiento de la plántula (Nosko *et al.*, 1988). Otros de los efectos benéficos del Al pueden estar relacionados con la

reducción de la absorción de un segundo elemento presente en el ambiente radical a concentraciones potencialmente tóxicas, por ejemplo P, Cu y Mn. Sin embargo, en la mayoría de los casos en los cuales ha sido reportado un efecto positivo del Al en el crecimiento de las plantas, la información es insuficiente para establecer algún efecto indirecto del Al en la disminución de la toxicidad de otro elemento (Suthipradit *et al.*, 1990).

Foy (1984) considera que el Al incrementa la disponibilidad del hierro (Fe) en suelos calcáreos y la fracción de Fe biológicamente activo en la planta; y que puede bloquear las cargas negativas en las paredes celulares y en consecuencia aumentar la absorción de fósforo (P).

Garzón (2003) encontró que uno de los primeros síntomas visibles en cuanto a la toxicidad por Al es la disminución en la elongación de la raíz. La inhibición del crecimiento radical producida por el Al puede manifestarse tras sólo 30 minutos de tratamiento, de manera que constituye un factor claro y rápido a la hora de definir el grado de tolerancia de la planta a los diferentes tratamientos con este metal.

Las respuestas comunes del vástago a la presencia de Al abarcan cambios celulares y ultra-estructurales en hojas, incremento en las tasas de resistencia a la difusión, reducción en la apertura estomatal, disminución de la actividad fotosintética, llegando a presentarse clorosis e incluso necrosis en hojas, disminución del tamaño y número de hojas y una disminución en la producción de biomasa aérea (Thornton *et al.*, 1986).

Muchos de los cationes monoméricos de Al se unen a diversos ligandos inorgánicos y orgánicos, tales como PO_4^{3-} , SO_4^{2-} , F^- , aniones orgánicos, proteínas y lípidos (Kinraide, 1991), afectando un gran número de procesos bioquímicos y fisiológicos, y consecuentemente han sido propuestos un gran número de mecanismos de toxicidad por aluminio.

4.3 Características físico-químicas del aluminio

El Al es un metal trivalente, pertenece al grupo III A del tercer periodo de la tabla periódica de los elementos y tiene un peso atómico de 25.98 y un número atómico de 13. Debido a su baja densidad (2.699 g cm^{-3} a 20°C), no se incluye en el grupo de metales pesados. Es blanco, ligero, blando, dúctil, maleable y de elevada conductibilidad. Es el metal más abundante en la corteza terrestre y el tercero entre todos los elementos, después del oxígeno y el silicio (CRC Handbook of Chemistry and Physics, 2004-2005).

La química del Al es bastante compleja. Debido a su alta carga iónica y su pequeño radio atómico, es capaz de reaccionar con otros metales que se encuentran en el suelo en forma soluble, y se han descrito una larga variedad de quelaciones y reacciones de hidrólisis.

4.3.1 Especiación del aluminio en solución acuosa

El aluminio se encuentra en forma de Al (III) altamente hidratado en solución acuosa. Las soluciones acuosas de las sales de Al son ácidas debido a la hidrólisis del Al. Este ión de poco volumen y mucha carga, ejerce un fuerte campo eléctrico que atrae a los electrones, alejándolos de las moléculas de agua vecinas que se convierten en dadoras de protones (Martín, 1988). La solubilidad y por tanto la especie química del Al en el suelo se encuentra estrechamente relacionada con el valor del pH del mismo (Figura 2).

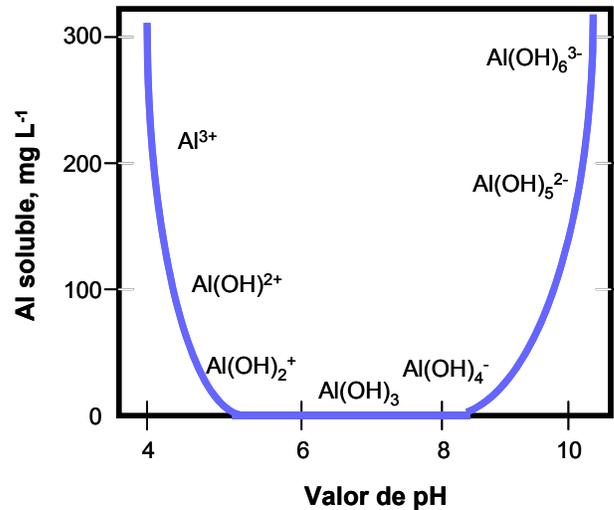


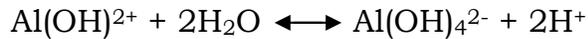
Figura 2. Solubilidad de óxidos e hidróxidos de Al en función del valor de pH del suelo (Haynes, 1984).

4.3.2. Química del aluminio y pH

El Al es un elemento anfótero que puede actuar como catión $\text{Al}(\text{H}_2\text{O})^{3+}$ en medio ácido y como anión en medio básico. El punto de pH al cual se da la variación es 5. Cuando el pH es inferior a 5 el ión se encuentra mayoritariamente en forma de complejo hexahidrato octaédrico. Cuando disminuye el pH las cargas de protones van disminuyendo y las cargas positivas del Al forzan la hidrólisis de las moléculas de H_2O .

En estudios el Al en un medio muy ácido, se presenta en forma iónica (Al^{3+}), o bien en forma de monómero, $\text{Al}(\text{OH})^{2+}$ y $\text{Al}(\text{OH})_2^+$. A valores de pH entre 3.5-5.0 aumentan mucho los polímeros de hidróxidos de Al llegando a una concentración máxima. Cuando el pH es superior a 5, tanto las formas monoméricas como los polímeros de hidróxidos disminuyen mucho e incrementan los niveles de hidróxidos de Al altamente básicos que son muy insolubles y precipitan fácilmente por lo que son muy poco disponibles para la planta y, por tanto, no tienen mucho efecto sobre ésta.

Las reacciones que encontramos son las siguientes:



A pH neutro el Al se encuentra en la forma insoluble $\text{Al}(\text{OH})_3$ (gibbsite). Según Wagatsuma y Kaneko (1987), las formas iónicas polimerizadas son las mejor absorbidas por las plantas. Plantas tratadas con polímeros de Al presentaron los síntomas típicos de toxicidad por Al, mientras que en los tratamientos con Al en forma monomérica y $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$, no se reconoció ningún síntoma característico de la toxicidad por Al.

La toxicidad por Al difiere marcadamente con la forma química de Al con la que trabaja. La toxicidad por Al se ha visto que se produce a valores de pH bajos, donde predominan las formas poliméricas de hidróxidos de Al. De todas formas, el margen de pH donde podemos detectar la máxima toxicidad por Al depende tanto de la especie con la que trabajemos como con la variedad empleada.

Los suelos ácidos ocupan alrededor del 40% de la superficie terrestre (3.95×10^9 ha) y en América Latina los suelos con problemas de acidez representan el 66% del área cultivable en el mundo (Baligar y Ahlrichs, 1998). En México existen 14 millones de hectáreas de suelos ácidos, las cuales se ubican en los estados del sureste (Investigación y Desarrollo, 2003). La Figura 3, muestra la distribución global de los suelos ácidos. Es importante destacar las áreas marcadas con rojo, las cuales representan a los suelos con valores de pH entre 3.5 y 4.5, en los que existen problemas de toxicidad por Al en plantas.

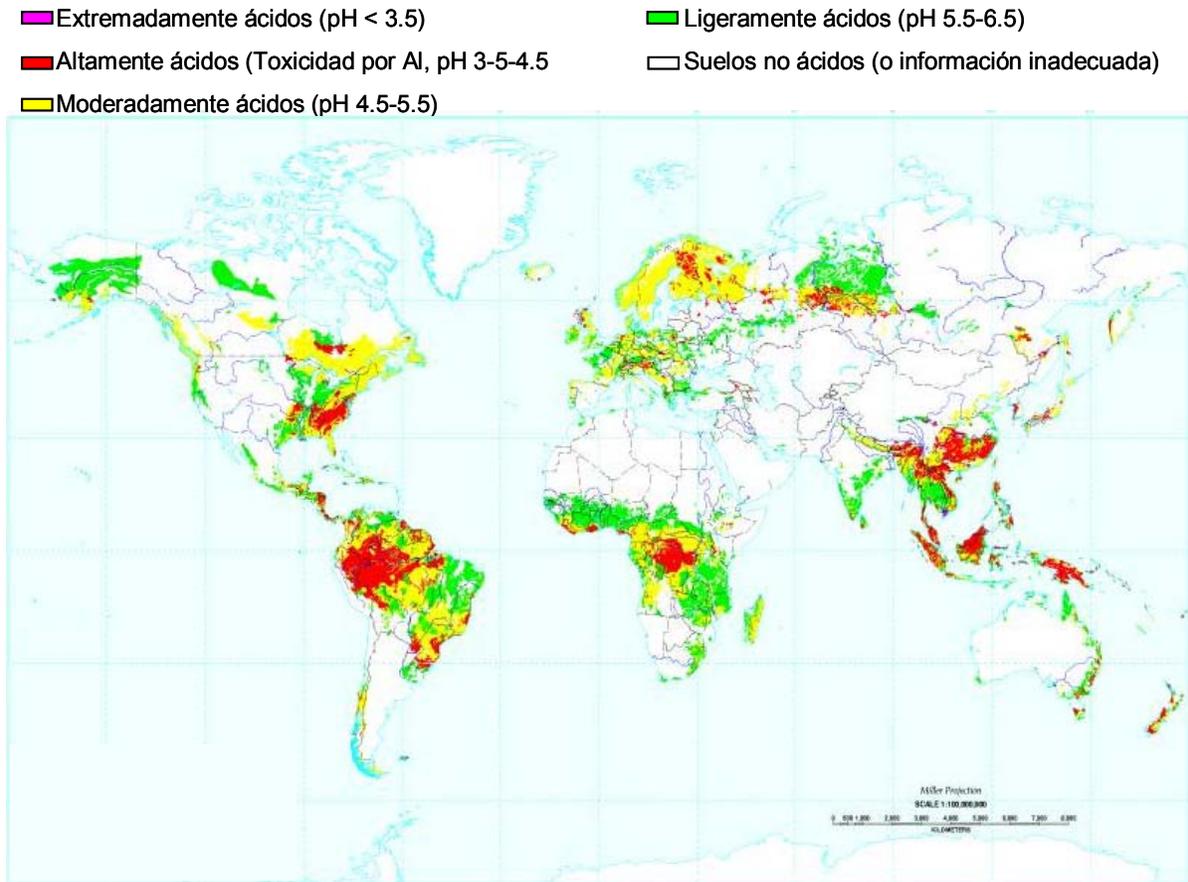


Figura 3. Distribución mundial de suelos ácidos (Schaffert *et al.*, 1999).

Para definir el contenido de Al en los suelos, son empleados los parámetros Al intercambiable y porcentaje de saturación de Al (PSA). El Al intercambiable es la cantidad de los sitios de intercambio catiónico que son ocupados por el Al. En el porcentaje de saturación de Al, el Al intercambiable es expresado en función del porcentaje que representa dentro del complejo de intercambio catiónico. En el Cuadro 1 presentada una clasificación del contenido de Al en los suelos, de acuerdo a Morand (2001).

Cuadro 1. Clasificación de los niveles de Al intercambiable en el suelo.

Al intercambiable/CIC (%)	Clasificación
< 5	muy bajo
5-10	bajo
10-15	moderado
15-35	alto
> 35	muy alto

En lo que respecta a las plantas, éstas son clasificadas en dos categorías en función a la absorción de Al:

- 1) Acumuladoras de Al, cuando poseen concentraciones iguales o mayores a 1,000 mg kg⁻¹ en sus hojas (Jansen *et al.*, 2000), ejemplo de este tipo son las hojas viejas de té (*Camelia sinensis* L.) las cuales pueden acumular Al en concentraciones de 30,000 mg kg⁻¹ en base a peso seco (Matsumoto *et al.*, 1976); y
- 2) Plantas excluyentes de Al, las cuales no absorben Al.

4.4 Distribución del aluminio en la raíz

Para entender la toxicidad por Al sobre los vegetales, es necesario elucidar su localización tanto a nivel de tejido como a nivel celular. Existen numerosos lugares de acción potenciales del Al, cuya identificación ayudaría a la selección de genotipos con mayor resistencia a este metal.

La inhibición de la elongación de la raíz es uno de los primeros síntomas visibles en la planta tras la aplicación externa de Al (Llugany *et al.*, 1995).

La concentración de Al en la raíz depende de la diferente sensibilidad de las plantas al metal y que la disminución del crecimiento se relaciona con el contenido de éste en la raíz, ya que muchas plantas más tolerantes poseen mecanismos de exclusión del metal (Yamamoto *et al.*, 1994).

El Al se acumula en los ápices de las raíces, incluyendo la caliptra y las zonas meristemáticas y de elongación, como han mostrado estudios realizados por

diversos autores (Delhaize *et al.*, 1993; Sasaki *et al.*, 1997), aplicando técnicas de tinción con hematoxilina en diferentes variedades de trigo.

Lazoft *et al.* (1996) demostraron que el Al se acumula preferentemente en las células de la capa externa de la raíz de soya, con una rápida absorción en los primeros 30 minutos seguida de una disminución del radio de absorción. Tras 18 horas de tratamiento, el aluminio se podía observar también en las capas más internas de la raíz siempre en una concentración menor.

El síntoma más visible de la toxicidad provocada por el Al en plantas es la inhibición del crecimiento de raíces y parte aérea; siendo patente de manera más rápida en las raíces (Figura 4); mientras que la parte aérea es menos afectada (Chang *et al.*, 1999). La falta de crecimiento en raíces es el resultado de la inhibición en la elongación de las células. Usualmente las raíces son robustas y quebradizas y las puntas de las raíces y las raíces laterales se engrosan y pueden llegar a tornarse café (Mossor-Pietraszewska *et al.*, 1997). Asimismo, las raíces se vuelven ineficientes en la absorción tanto de nutrimentos como de agua. Las plántulas son más susceptibles que plantas viejas.



Figura 4. Efecto del Al en el crecimiento radical en dos genotipos de trigo que difieren en la tolerancia al metal en el locus *Alt1*. Las plántulas fueron desarrolladas en una solución conteniendo 0.2 mM CaCl_2 y 10 μM Al durante 5 días (Delhaize *et al.*, 1993).

4.5 Aluminio en el apoplasto

Debido a la rapidez con que el Al produce la disminución del crecimiento radical, muchos autores han definido el apoplasto como primer punto de ataque del metal y han determinado que entre un 30 y un 90% del total del Al es absorbido y se emplaza en el apoplasto. El hecho de que la inhibición se produzca en minutos junto con la hipótesis de que el Al penetra en la célula muy lentamente ha llevado a la teoría de que el catión se acumula tanto en la pared como en la membrana celular. El grado con el que el Al se une depende de la capacidad de intercambio catiónico (CIC) de la raíz, resultante de las cargas negativas de las pectinas, proteínas y fosfolípidos de la pared celular y de la membrana plasmática.

Plantas con poca electronegatividad (poca presencia de cargas negativas en su superficie) suelen ser más resistentes. Baja CIC en la raíz caracteriza a plantas adaptadas a suelos con elevada cantidad de Al (Blamey *et al.*, 1990). Sin embargo no parece que haya variación en la concentración de Al en la parte aérea entre las plantas sensibles y las tolerantes debido a esta diferencia de CIC (Kennedy *et al.*, 1986).

4.5.1 Pared celular

Rengel (1996) indican que más del 95% del Al asociado a las raíces de las plantas y que es el responsable del rápido e irreversible desplazamiento del calcio de la pared. Observaciones ultraestructurales llevadas a cabo por Vázquez *et al.* (1999) muestran que en plantas de maíz tratadas con Al se produce un engrosamiento de la pared celular y una alteración en los cationes tanto a nivel apoplástico como simplástico durante las primeras 4 horas de exposición al metal en la variedad tolerante C525 M. Este engrosamiento puede ser debido a un desplazamiento de los iones de calcio de la misma. El Al es un gran competidor del calcio, ya que tiene preferencia por donantes de electrones que contienen O₂.

Es posible entonces que el Al tenga una mayor capacidad de unión a las pectinas que el calcio produciendo un aumento en la rigidez de la pared impidiendo la expansión celular. Plantas de maíz demuestran que células con mayor cantidad de pectinas presentan una mayor sensibilidad al Al (Smochhls y Horst, 2000). La unión del Al a otros constituyentes de la membrana como enzimas, extensinas o xiloglucanos probablemente no afecten las propiedades físicas de la pared pero sí su funcionalidad. Existen evidencias de que la modificación de la carga iónica de la membrana afecta la absorción de otros cationes (Rengel, 1990) y aniones (Nichol *et al.*, 1993). Es posible también que el Al afecte la extrusión de microfibrillas de celulosa debido al aumento de la rigidez de la membrana plasmática evitando el movimiento de las proteínas relacionadas con este proceso de extrusión, o quizás interactuando con las microfibrillas directamente.

La acumulación de Al en la pared varia dependiendo de la fuente de Al suministrada, pero no varia con el pH de la solución y el tiempo de saturación depende de la especie. Taylor *et al.* (2000) mostraron que la pared celular en *Chara corallina*, se satura al cabo de tres horas. Esta saturación había sido definida en la mayoría de los casos como de 30 minutos (Mc Donalds-Stephens *et al.* 1995), de manera que la interacción de este metal con la pared celular puede que incluya algo más que un simple intercambio pasivo de cationes.

4.5.2 Membrana plasmática

Wagatsuma *et al.* (1987) señalaban que sólo tras una exposición prolongada al Al, éste penetraba a través de la membrana plasmática, actuando como barrera a la entrada del metal al citosol. Sin embargo recientes estudios han probado que esta sugerencia no es del todo correcta y han demostrado la presencia de Al en el citosol en periodos cortos de tiempo (Lazoft *et al.*, 1994).

Kochian (1991) describe cómo en plantas expuestas a tratamientos con aluminio el flujo de los cationes (Ca^{2+} , NH_4^+ y K^+) se reduce y el flujo de los aniones (NO_3^- y PO_4^{3-}) aumenta, explicando esta modificación a través de un

mecanismo dónde el Al se uniría a los fosfolípidos de membrana formando una capa cargada positivamente que impediría o dificultaría el transporte de los cationes y facilitaría el de los aniones.

El calcio actúa como mensajero secundario en la transducción de señales desde el medio exterior que rodea la planta a elementos del metabolismo de ésta (Triwavas y Gilroy, 1991) y se encuentra implicado sobretodo en la expansión celular. Diversos estudios han demostrado cómo el Al puede bloquear los canales de calcio en la membrana plasmática evitando la entrada de calcio al simplasma (Piñeros y Testeer, 1995).

La interacción del Al con la membrana es la inducción de la síntesis de 1,3 β -glucano (callosa). La formación de callosa es una respuesta de la planta a cualquier tipo de estrés, incluyendo el mecánico, biofísico, químico y biológico, capaz de afectar a la integridad o funcionalidad de la membrana plasmática (Schreiner, 1992; Stone, 1984).

El Al puede unirse a la carga negativa de las cabezas de fosfolípidos, al enlace fosfodiéster de la fosfatidil serina o bien a las proteínas de membrana como la calmodulina. La carga negativa de la membrana, debida a la presencia de fosfolípidos, ha hecho que esta estructura haya sido descrita por gran número de autores como el primer punto de ataque del Al, así como de otros metales (Haug, 1984).

Zhao *et al.* (1987) encontraron que el Al se une a la membrana plasmática e incrementa la permeabilidad de las células de la raíz de *Quercus rubra* a la urea, metil-urea y etil-urea y disminuye la permeabilidad a los lípidos y el agua. Un aumento en la rigidez de la membrana puede afectar al metabolismo, tanto en el simplasto como en el apoplasto.

Gunsé *et al.* (2000) reportaron que las enzimas responsables de la síntesis del etileno (ácido 1-aminociclopropano 1-carboxílico sintasa y ácido 1-aminociclopropano-1 carboxílico oxidasa, ACC sintasa y ACC oxidasa respectivamente) localizadas en la membrana no fueron afectadas (al menos funcionalmente) en dos variedades de maíz, una sensible y otra tolerante, después de un tratamiento con Al. De estos resultados se puede concluir que el

Al no afecta la membrana, pero se puede afirmar que al menos no interacciona en la zona donde se encuentran estas enzimas, ya que no se encontró variación en la producción de etileno.

4.6 Transporte del aluminio

La falta de marcadores radiactivos de Al y pruebas de fluorescencia es una de las principales razones que dificultan el estudio del transporte del Al, al interior celular. Gran fracción de este metal permanece en el apoplasto, lo que dificulta la medición de la aparente pequeña cantidad de catión que penetra. Por esta razón, parece que la mayoría de estudios llevados a cabo a este respecto se encuentran sobreestimados al no existir un mecanismo de desorción del Al apoplástico 100% eficiente.

Se cree que la absorción de Al es típicamente bifásica con una rápida absorción no lineal seguida de una fase linear más lenta (Zhang y Taylor, 1989). Estudios como los realizados con *Chara corallina* por Taylor *et al.* (2000) en los que hallaron que, tras una larga exposición al metal (5-7 días), las concentraciones de Al en el interior celular eran del rango de 5-70 μM . Estos estudios en los que se extrae la pared celular por microcirugía evitando mediciones ambiguas del metal, se encuentra que el transporte a través de la membrana se produce tras solo 30 minutos de exposición y además éste no es afectado por los modelos predichos de Al en solución dependientes del pH, de manera que la absorción del metal podría estar relacionada con transportadores ligados a la concentración de protones. Sin embargo, el mecanismo por el que el Al cruza la membrana no ha sido todavía identificado.

Debido a la gran carga negativa en el interior de la membrana, es también posible que el transporte se produzca por mecanismos de gradiente de potencial electroquímico. Sin embargo, debido a la fuerte interacción del Al con los lípidos de membrana es probable que este transporte sea muy bajo.

Haung (1984) señaló tres vías de entrada al aluminio:

- Por simple permeabilidad a través de la membrana.
- A través de estructuras lipídicas micelares inducidas por el propio Al.
- A través de transportadores unidos a fosfolípidos de la membrana o a otros agentes quelantes.

En animales ha sido especulado que el Al penetra por el sistema de transporte del hierro (Fe). Aunque es poco probable en dicotiledóneas donde el Fe es absorbido en forma Fe^{2+} (Kochian, 1991), es posible que esto suceda en plantas monocotiledóneas donde el Fe se absorbe en forma de complejo Fe^{3+} -sideróforo. Se produce una liberación por parte de la planta de fitosideróforos (aminoácidos no proteinógenos), los cuales forman complejos muy estables con el Fe. Como segundo componente de esta estrategia hay un transportador constitutivo de la membrana y muy específico, el cual transfiere el Fe (II) unido a los fitosideróforos al citoplasma. En plantas dicotiledóneas este transportador no existe; sin embargo, en situaciones de deficiencia de Fe, hay una respuesta en la que aumenta la actividad de una reductasa en la membrana plasmática de las células de la rizodermis. La actividad de esta reductasa es estimulada por un pH bajo provocada por los protones bombeados por una ATP-asa de la misma membrana y reduce la forma de Fe (III) a Fe (II). El Fe (III) se une a agentes quelantes secretados por células de la raíz antes de ser reducido. Existe un transportador en la membrana para este Fe reducido. Así, en ambos casos se podría pensar en un transporte del Al muy parecido a estos dos casos. Sin embargo, la absorción de Al no requiere energía como en el caso del hierro (Wagatsuma, 1983; Taylor *et al.*, 2000). El flujo de Al a través de una bomba específica es poco probable debido a la elevada concentración de protones en el exterior y la poca actividad de Al en el citoplasma. La posibilidad de que el transporte se produzca a través de los canales de calcio es plausible ya que el Al inhibe la absorción de calcio (Ca) bloqueando el canal (Huang *et al.*, 1992). Liu y Luan (2001), demuestran como el Al penetra al interior de células guarda de *Arabidopsis* a través de los canales de Ca. También se ha sugerido la penetración del Al a través de los canales de magnesio (Mg), ya que también su

transporte al interior celular es inhibido debido al similar diámetro de ambos cationes (MacDiarmid y Gardner, 1996).

4.7 Translocación del aluminio dentro de la planta

Diferentes muestras de xilema de diferentes plantas acumuladoras han sido analizadas para examinar las diferentes formas de translocación del Al. Así, se ha visto como la translocación en plantas de té se hace en forma de Al-F. Watanabe *et al.* (1998) la translocación de Al desde la raíz a la parte aérea en plantas de *Melastoma malabathricum* se realizaba en forma de Al-citrato (1:1) en plantas cuyas semillas en Al-suficientes y en forma de Al-malato en plantas cuyas semillas Al-deficientes. Esto sugiere que *M. malabathricum* aumenta la síntesis de citrato en presencia de Al, formado un complejo Al-citrato cuya estabilidad es superior al complejo Al-malato. En *Fagopyrum esculentum*, también se ha demostrado que la forma de translocación del Al es en forma de citrato principalmente y la aplicación de Al no afecta a la concentración de citrato y malato en el apoplasto (Ma *et al.*, 1997).

4.8 Alteraciones del aluminio en el simplasto

Aún en variedades resistentes a la toxicidad por Al, se encuentra acumulación de éste a nivel vacuolar (Vazquez, 1999). Una vez que el Al ha cruzado la membrana plasmática se produce un cambio muy marcado en las condiciones químicas; entre estas, la más importante es la diferencia de pH, de 4.5 en el apoplasto a 7.0 en el citoplasma. A este pH, en ausencia de ligandos orgánicos precipitaría en su mayoría en forma de $\text{Al}(\text{OH})_3$ o en forma de fosfatos de Al, de manera que en el citoplasma se encontraría en un rango de concentración del orden de 10^{-12} molar (Martin, 1992).

El citrato sería la molécula que mayoritariamente quelaría el Al (Ohman y Martin 1994). Sin embargo, una proporción pequeña pero potencialmente significativa se uniría a ligandos orgánicos que contienen fósforo como el ATP,

GTP, etc. y solutos con múltiples grupos carboxílicos como péptidos, proteínas, etc. Es poco probable que estos complejos sean citotóxicos; sin embargo, permitirían el transporte libre del metal en la célula y en la planta hasta su unión a otros ligandos orgánicos más afines (Jones y Kochian, 1995).

4.8.1 Alteraciones en la transmisión de señales

Uno de los lugares definidos con más afinidad sería el lípido fosfatidil inositol difosfato (PIP₂) que se encuentra en la membrana plasmática y está relacionado con la transducción de señales y en la regulación del citoesqueleto. Parece que el Al posee una capacidad de unión a la fosfolipasa muy superior al Ca y mayor que a la de los ácidos orgánicos (Kochian, 1995). A pesar de que esta señal origina una cascada de mensajeros secundarios (Ca²⁺, IP₃), se cree que el lugar donde interfiere el Al sería en el primer paso en la formación de IP₃. Además el Al puede afectar la funcionalidad del enzima fosfolipasa C, sustituyendo al Ca en los lugares de unión a dicha enzima. El Al actuaría activando el metabolismo del inositol fosfato (Lee y Yuspa, 1991), por lo que el aumento de Ca en el citoplasma podría ser causa de esta activación dándose la liberación de Ca desde la vacuola.

4.8.2 Alteraciones en el citoesqueleto

El Al provoca una rápida y dramática rigidificación de la red de actina (Grabsky y Schindler, 1995). Esta rigidificación podría deberse a una unión del Al, al ADP o al ATP, a su interferencia con la F-actina o a su interacción con la profilina. Tratamientos con Al en plantas de *Triticum turgidum* L. provocan una alteración en la estructura y una disfuncionalidad en los procesos mitóticos y en el aparato citocinético, principalmente alterando los procesos de formación y destrucción de los microtúbulos (Frantzios *et al.*, 2000). Por lo tanto los daños producidos por el metal a este nivel serían los siguientes:

1. Produciría un retraso en la despolimerización de los microtúbulos en todas las fases del ciclo celular.
2. Alteraría la capacidad de los microtúbulos para formar sistemas bipolares durante la mitosis.
3. Afectaría a los microtúbulos en la separación de cromosomas durante la metafase.
4. Trastornaría la polimerización de tubulina, ya que se observa una formación atípica de microtúbulos en la exposición de las plantas a Al.

Los principales efectos por los que el Al puede producir estas alteraciones en la estructura y funcionalidad de los microtúbulos son:

- a) Inhibición de la actividad de la calmodulina: el Al posee una capacidad de unión a la calmodulina tres veces superior al Ca, lo cual provocaría un cambio conformacional de la proteína que inhibiría su capacidad para activar otras enzimas (Siegel y Haug, 1983).
- b) Inhibición de la señal del fosfatidil inositol trifosfato (Kochian, 1995).
- c) Alteración de la homeostasis del Ca (Rengel, 1996).

La cada vez más evidente existencia de un continuum pared celular-membrana plasmática-citoesqueleto en las células de las plantas sugiere que estos efectos adversos en el citoesqueleto podrían originarse desde el exterior celular (Horst *et al.*, 1999).

Blancaflor *et al.* (1998) reportaron efectos inducidos por Al en los microtúbulos y microfilamentos de actina en la elongación de células del ápice de la raíz en maíz, y relacionaron la inhibición en el crecimiento inducida por Al con la estabilización de los microtúbulos en la zona central de elongación. Con respecto a reguladores del crecimiento (auxinas, ácido giberélico y etileno), aparentemente el Al interactúa directa o indirectamente con los factores que influyen la organización del citoesqueleto, tales como los niveles en citosol de Ca^{2+} (Jones *et al.*, 1998), de Mg^{2+} y calmodulina (Grabsky *et al.*, 1998),

potencial eléctrico de la superficie celular (Takabatake y Shimmen, 1997), y composición de lípidos en el plasmalema (Zhang *et al.*, 1997).

4.8.3 Alteraciones en la funcionalidad del calcio

El Ca actúa como mensajero secundario en la transducción de diferentes señales desde el medio exterior que rodea la célula a elementos del metabolismo de la misma, siendo estas señales iniciadas por el inositol trifosfato (Trewavas y Gilroy, 1991).

Aunque ya se ha señalado cómo el Al trastorna la homeostasis del Ca bloqueando los canales desde el exterior de la célula, se argumenta también que una vez en el citoplasma es capaz de bloquear estos mismos canales internamente. Se cree que la distorsión de la homeostasis del Ca es uno de los primeros síntomas de la toxicidad por Al. Jones *et al.* (1998) manifestó que la concentración de Ca citosólico tras un tratamiento con Al fue disminuida en células tabaco. Ma *et al.* (2002) mediante microscopía confocal muestran un aumento en las concentraciones de Ca en el citosol de células radicales de *Secale cereale* a medida que aumentan las concentraciones de tratamientos con Al. Las concentraciones de Ca eran mayores en plantas intactas que en protoplastos al ser sometidos a igual tratamiento, lo cual podría deberse a una interacción de diferentes especies catiónicas de Al con la pared celular. De cualquier manera, el aumento o disminución del Ca citosólico podría alterar los procesos metabólicos dependientes de Ca, los cuales están directa o indirectamente relacionados con la regulación de la división celular y la elongación (Delhaize y Ryan, 1995).

La distorsión de los niveles de calcio puede explicar síntomas observados por toxicidad del aluminio (Rengel y Zhang, 2003), ya que el calcio está implicado en procesos, puesto que actúa como mensajero secundario juntamente con la calmodulina activando y desactivando ciertas enzimas. La calmodulina es un polipéptido de 17 kDa y cuatro puntos de unión con el calcio y la unión del calcio a la proteína es necesaria para su actividad, ya que determina su

conformación. Se calcula que el aluminio tiene una afinidad diez veces mayor que el calcio en cuanto a la unión con la calmodulina (Larkin, 1987) y parece que disminuye un 30% la región α -hélice (Siegel y Haung, 1983).

Trabajando en los efectos del Al sobre la germinación de granos de polen y su reversión con quelantes (Ma, 1999; 2000), consideran que existe calmodulina apoplástica extracelular implicada en la transducción de señales al interior de la célula que podría resultar afectada por la presencia de Al en solución.

También el Ca se relaciona con procesos mitóticos, citocinesis y crecimiento polar. Uno de los efectos más estudiados del Al es que el cese del crecimiento radical coincide con la desaparición de figuras mitóticas. La replicación de DNA ocurre durante la fase S del ciclo celular y va seguida de la mitosis. Si bloqueamos esta primera fase no se da la segunda. La proteína relacionada con esta dependencia es la p34^{cdc2} (Broek *et al.*, 1991). Esta proteína es activada por desfosforilación de los residuos de fosfotirosina y fosfotreonina. Este proceso de activación es muy probable que requiera un incremento del Ca citosólico (Marmé, 1989), por lo tanto, esta distorsión en la replicación celular puede ser uno de los efectos indirectos de la interferencia del Al en la homeostasis del Ca. También la falta de Ca puede provocar problemas en la formación del huso durante la profase y en la necesaria despolimerización de los microtúbulos en la metafase o principio de la anafase para la separación de las cromátidas (Wolniak, 1988).

4.8.4 Formación de callosa

Un aumento en el Ca citosólico sería un prerrequisito para la formación de callosa (1,3, β -glucano), cuya producción puede relacionarse a cualquier tipo de estrés al que la planta esté sometida, ya sea físico, químico, bioquímico o biológico (Kauss, 1985). La formación de este β -glucano es muy sensible al estrés producido por Al y, al igual que la disminución del crecimiento radical, se ha considerado uno de los parámetros que determinan la sensibilidad de las respuestas de las plantas a los diferentes tratamientos por Al, siendo su

formación proporcional al grado de estrés al que ésta se halle sometida (Llugany *et al.*, 1994, Massot *et al.*, 1999). Horst (1995) apuntó la acumulación de callosa en plantas de soja en tratamientos tan bajos de Al como de 5 μM , después de tan solo 10 minutos de tratamiento.

La callosa es sintetizada por una (1-3) β -D-glucano sintasa localizada en la membrana plasmática y activada por iones Ca, lo cual podría deberse a la liberación de Ca de los lugares de unión a la pared celular producida por la sustitución de Al.

El Ca puede no ser la única señal que active la producción de callosa, pues una alteración en la estructura de la membrana plasmática podría ser importante (Jacob y Nothcote, 1985). Ya que la callosa es liberada por la membrana plasmática al apoplasto, se encuentran aposiciones alrededor de los plasmodesmos en la pared celular de las plantas tratadas con Al, lo cual ha sido considerado como una especie de sello que impediría la entrada de agua y el transporte a través de los plasmodesmos (Yim y Bradford, 1998). Este hecho ha sido considerado también como un mecanismo de defensa de la planta frente al proceso de pérdida de pared celular (Eklund y Eliasson, 1990).

La peroxidación de lípidos es un evento temprano seguido inmediatamente a la exposición a Al y parece en cierto modo afectar la producción de callosa inducida por Al, pero no afecta la inhibición de la elongación de raíz inducida por Al (Yamamoto *et al.*, 2001). En comparación, la pérdida de la integridad en el plasmalema es un evento tardío relacionado y al parecer es una consecuencia de agrietamientos en la raíz formados por la inhibición de la elongación radical.

4.8.5 Efectos sobre el DNA

A pesar del hecho de que la acumulación del Al en vacuolas o la quelación puedan ser factores que determinen cierta tolerancia al Al, no todo el Al es eficientemente detoxificado, por tanto, puede interferir con elementos celulares como el DNA.

Se ha demostrado que el Al inhibe la división celular y se asocia al DNA en diferentes plantas (Aimi y Murakama, 1964; Morimura y Matsumoto, 1978). Una de las razones más plausibles por las que el Al se uniría al núcleo celular sería que éste es uno de los órganos celulares con mayor carga negativa debido a los grupos fosfatos que contiene, por lo que el Al podría ser transportado al núcleo celular a través de sus poros (Naora *et al.*, 1961)

Se ha observado que en plantas tratadas con Al, el número de células en mitosis disminuye a las dos horas de tratamiento, es muy bajo a las 4 horas (Tepper *et al.*, 1989) y se reduce significativamente a las 5 ó 6 horas de exposición al Al (Clarkson, 1965).

El Al tiene capacidad de unirse al DNA tanto *in vivo* como *in vitro*. Algunos autores afirman que el Al se une a la cromatina disminuyendo su actividad. El 73% del Al encontrado en el núcleo estaba unido a la cromatina, y de éste 73% se halló que el 94% de este catión se encontraba unido al DNA. Esta preferencia del Al por el DNA frente al resto de proteínas asociadas al material genético fue demostrado también *in vitro* (Matsumoto *et al.*, 1977). A partir de investigaciones posteriores de estos mismos autores (Morimura y Matsumoto, 1978), se dedujo que el Al se unía al ácido DNA a través del grupo fosfato de forma similar a otros cationes como Mg, Ca y Mn. El Al puede unirse también a otros ácidos nucleicos como el RNA ribosómico y el transferente, aunque con menos afinidad (Matsumoto y Hirasawa, 1976). Esta unión del Al, al DNA puede provocar cambios estructurales que dificulten la expresión celular, ya que ésta se encuentra regulada por varios factores incluyendo la estructura de la cromatina. En algunos estudios se ha detectado ya acumulación de Al tras solo 5 minutos de exposición (Bennet *et al.*, 1985), lo que corrobora el hecho que señalan ciertos estudios en referencia a una rápida capacidad para penetrar en la célula.

A pesar de esta capacidad de unión no se sabe con certeza si es esto lo que inhibe la división celular. Sampson *et al.* (1965) encontraron replicación del

DNA incluso 48 horas después de haberse iniciado el tratamiento en *Hordeum vulgare*, a pesar de que el número de figuras mitóticas se había reducido a cero a las 24 h de exposición.

Además, Anderson y Wallace (1984) observaron que se producía ante la inhibición del crecimiento radical la inhibición de la replicación del DNA, sugiriendo que la interferencia con el DNA no sería la causa por la que se inhibe, al menos al principio, la elongación de la raíz. Por tanto, parece que lo que mejor explicaría la interferencia en la división celular sería la influencia que ejerce el Al sobre la homeostasis del Ca, ya que éste, como se ha comentado anteriormente, influye sobre la proteína P34^{cdc2} y sobre la anafase.

La reducción del crecimiento en raíz observado en presencia de Al resulta probablemente tanto de la inhibición en la elongación celular como de la inhibición en la división celular (Marschner, 1995). Durante las fases iniciales de la inhibición del crecimiento de la raíz, las interacciones del Al con la elongación celular deben jugar un papel primario, mientras que la inhibición de la división celular y en la síntesis de DNA juega una función en el crecimiento sostenido de la raíz después de las primeras 24 h de exposición al metal (Kochian, 1995).

4.9 Alteraciones nutritivas

Uno de los efectos mas conocidos del Al es el desorden nutritivo que provoca. La toxicidad por Al normalmente disminuye la concentración de ciertos elementos en las plantas. La disminución de la absorción catiónica puede ser correlacionada con la inhibición del crecimiento radical, ya que sobre todo cationes como el K⁺ cuya acumulación contribuye a la expansión celular ven afectada su absorción en presencia de Al. Sin embargo, esta interferencia depende de la especie estudiada como del genotipo. Así, parece ser que mientras los contenidos de N, K, Mg, Fe y Mn permanecen casi inalterados, el contenido en P y Ca es altamente afectado en los tratamientos con Al.

Estudios con plantas hiperacumuladoras de Al revelan que la acumulación de Al en las hojas restringe la acumulación de otros elementos minerales, lo cual sugiere que plantas que acumulan Al han desarrollado mecanismos eficientes para usar bajas concentraciones de otros elementos esenciales para crecer en suelos ácidos (Osaka *et al.*, 1998).

En vástago los síntomas visuales de toxicidad por Al son principalmente: clorosis internerval que va desde el amarillo-naranja hasta el blanco en hojas, el amarillamiento internerval en casos severo puede ser precedido por muerte en las puntas y márgenes de las hojas, las hojas que presentan toxicidad por Al son generalmente quebradizas (Figura 5).



Figura 5. Síntomas visuales de toxicidad por Al en hojas de arroz. A). Clorosis internerval que va desde el naranja hasta el amarillo en arroz. B) Presencia de quemaduras en los márgenes de las hojas (Dobermann y Fairhurst, 2000).

4.9.1 Interacción Al-Ca

Es bien conocido el efecto antagonista del Ca en la toxicidad por Al. Una elevada cantidad de Ca evita la entrada de éste en la raíz y la inhibición del

crecimiento radical (Matsumoto *et al.* 1996). El Ca actúa también de manera antagonica en cuanto a la permeabilidad de la membrana.

La controversia acerca de si el Al aumenta o disminuye la concentración de Ca intracelular se refleja en la disparidad de los estudios realizados y sus resultados, indicando algunos una disminución de éste a través del bloqueo de los canales (Rengel, 1992) y otros un aumento de la concentración citosólica del catión (Ma *et al.*, 2002).

La toxicidad por Al respecto al calcio no se produciría a través del bloqueo de los canales. Debido a la baja correlación existente entre la inhibición del crecimiento radical y la reducción del influjo de Ca en *Arabidopsis* encontrada por Schofield *et al.* (1998), se concluyó que la toxicidad por Al no era causada por una limitación en la disponibilidad de calcio. Han demostrado que el Al desplaza al calcio en los lugares de unión en el citoplasma. Posible desplazamiento del Ca y sustitución de éste por Al en la pared celular puede ser suficiente para producir alteraciones en el normal desarrollo celular.

4.9.2 Interacción Al-K

El potasio (K) es el único catión monovalente esencial para las plantas. Aunque la mayoría de las plantas requieren cantidades relativamente elevadas de K, ningún metabolito vegetal que requiera este elemento ha sido aislado. Debido a que no se cree necesaria una cantidad tan elevada tan solo para un papel catalítico, se ha sugerido la necesidad del K para mantener un ambiente iónico apropiado y para preservar la estructura celular tridimensional necesaria. Parece que también está implicado en el transporte a través del floema. (Barceló *et al.*, 2003).

Lance y Pearson (1969) observaron que disminuía la absorción de este elemento en plantas de algodón; corroborado por investigaciones en arroz Foy *et al.* (1978).

Cumming y Ecbert (1986) menciona que en maíz es más afectado el transporte de K que su absorción. La inhibición ocurre rápidamente y puede ser

parcialmente reversible una vez se retira el tratamiento de Al (Schroeder *et al.*, 1994), apoyando la hipótesis de un bloqueo exterior por parte del Al de los canales de K.

Liu y Luan (2001) menciona que la inhibición de la absorción de K por parte del Al en células guarda de *Arabidopsis.*, a través de un bloqueo interno inhiben la absorción de K siendo proporcional a la concentración de Al aplicada; así una concentración de 10 μM de Al inhibe aproximadamente el 50% de la absorción de K y una concentración de 50 μM inhibiría la absorción de K por célula en un 79%. En cebada se produce una estimulación en la absorción de K en las raíces al ser tratadas con 200 μM de Al (Malkanthi *et al.*, 1995).

4.9.3 Interacción Al-Fe

El hierro (Fe) funciona como componente estructural (citocromo oxidasa, catalasa, peroxidasa y ferredoxina) y cofactor enzimático en las plantas. Aproximadamente el 75% del Fe celular se encuentra en los cloroplastos, esencial para la síntesis de clorofila (Barceló *et al.*, 2003). El tratamiento a las raíces de las plantas con Al reduce la concentración de Fe y produce síntomas típicos de clorosis (Otsuka, 1969).

La absorción de Fe se caracteriza por estar constituida por dos estrategias (I y II). La I, característica de la mayoría de las dicotiledóneas y la II, típica tan solo de gramíneas. Esta última requiere la exudación de fitosideróforos. A este respecto Chang *et al.* (1998) encontraron que la biosíntesis de éstos y la exudación podían ser inhibidas por tratamientos con Al en plantas de trigo. Sin embargo, la solubilización del Fe y su absorción no eran alteradas. Esta inhibición se producía a altas concentraciones de aluminio (20 μM) y tras 24 horas de tratamiento, de manera que no parece que sea el Al el que directamente bloquee el transporte de Fe al interior celular y sea más una consecuencia secundaria de los efectos producidos por éste.

4.9.4 Interacción Al-P

La forma en la que el fósforo (P) se encuentre en el suelo dependería del pH; así, se favorece la absorción de este elemento cuando las condiciones son ácidas, encontrándose entonces mayoritariamente en forma $H_2PO_4^-$. El P no necesita ser reducido en el interior de la célula para ser incorporado a compuestos orgánicos. Forma parte de los ácidos nucleicos, adenosin-fosfatos (AMP, ADP, ATP) y piridín nucleótidos (NADP) por tanto participa en las reacciones energéticas, procesos anabólicos y transferencia de características hereditarias. Su deficiencia provoca severas alteraciones del metabolismo y por ende en el desarrollo vegetal (Marschner, 1995; Barceló *et al.*, 2003).

Uno de los síntomas observados en las plantas expuestas a tratamientos con Al es una pigmentación más oscura, un verde más intenso se relaciona con una deficiencia de P (Lee y Pritchard 1984)

En ciertas variedades de trigo y tomate la tolerancia al Al coincide con la habilidad para tolerar bajos niveles de P en la solución nutritiva. Lee y Pitchard (1984), observaron disminuciones significativas en el contenido en P en todos los órganos estudiados de *Trifolium repens*. En el rango de pH entre 4.5 y 7, observando una fuerte interacción entre Al y P, incrementándose así la cantidad de P inmovilizado en la raíz y disminuyendo el P disponible en la parte aérea, donde se dan síntomas por deficiencia de P. El Al concentra la cantidad de P en la raíz y lo disminuye en la parte aérea (Cuming y Ecbert, 1986).

Façanha y Okorokova-Façanha (2002), estudiando en maíz los efectos producidos por los fluoruros de Al (supuestamente ligeramente menos tóxicos que el $AlCl_3$) en la absorción de P, indican que promueven una disminución de la absorción y este efecto es antagonizado aumentando la concentración de P.

A su vez, se ensayó la inhibición de la ATP-asa de la membrana plasmática por parte de los fluoruros de Al, observándose que estos complejos también inhibían gran parte de su acción, necesaria para la adquisición de P, ya que éste es absorbido por la planta a través de un proceso cotransporte con

requerimiento de energía generada por un gradiente de protones creado por esta H⁺-ATP-asa.

En plantas hiperacumuladoras se ha encontrado ciertos efectos benéficos del Al sobre el aumento del crecimiento de la planta. Esta mejora en el crecimiento fue acompañada por un aumento de las concentraciones de P en los tejidos (Osaki *et al.*, 1997).

4.10 Tolerancia al aluminio

Las respuestas del sistema radical y en general, de toda la planta, frente a la toxicidad por Al, varía considerablemente dependiendo de la especie e incluso de la variedad que se estudie (Barceló y Poschenrieder, 2002).

La respuesta de las plantas frente a cualquier estrés se divide en estrategias de evasión y estrategias de tolerancia, lo cual es aplicable también al estrés por Al.

Mecanismos de evasión:

- Exclusión de moléculas de bajo peso molecular para la quelación del Al apoplástico.
- Modificación del pH rizosférico.
- Unión del Al a la pared celular.
- Disminución de la permeabilidad de la membrana a la penetración de Al.
- Unión del Al, al mucílago asociado al ápice de la raíz.

Mecanismos de tolerancia:

- La quelación del Al con moléculas orgánicas en el interior celular
- Unión del Al a proteínas en el citoplasma
- Compartimentación celular del Al.

Estos mecanismos y han sido principalmente especulados, debido a que la inhibición del crecimiento radical es uno de los primeros efectos observados en la toxicidad por Al, este factor se viene usando ampliamente como indicador de

la tolerancia al metal (Howeler y Cadavid, 1976; Baligar *et al.*, 1990), teniendo en cuenta este factor se han clasificado diferentes variedades de maíz según su tolerancia (Llugany *et al.*, 1995). Otro factor es la acumulación de callosa, que es casi proporcional a la cantidad de Al (Zhang *et al.*, 1994; Massot *et al.*, 1999) Una parte significativa de la investigación sobre la toxicidad provocada por metales en plantas, ha sido enfocada a los mecanismos de fitotoxicidad por Al y resistencia a Al, indicando la importancia agronómica de este problema (Kochian, 1995). Adicionalmente, entre especies y genotipos dentro de una especie varían ampliamente en la tolerancia a este metal.

4.10.1 Genética de resistencia al aluminio

La tolerancia al Al está genéticamente controlada, al menos parcialmente, por lo que es posible el desarrollo de variedades con una elevada tolerancia al metal, utilizando técnicas de manipulación citogenéticas. Por esta razón es importante el estudio de cuáles son los cromosomas implicados en estos mecanismos.

Aniol y Gustafson (1984), describió que en la variedad de trigo Chinese Spring., con una tolerancia media a Al, los genes implicados se encontraban en los brazos de los cromosomas 6AL, 7AS, 2DL, 3DL, 4D1, y 4DB y en el cromosoma 7D. Ma (2000) demostró que el brazo corto del cromosoma 3R es el portador de genes relacionados con la exclusión de citrato y malato en triticale. Así mismo se sustituyeron los genes ST22 y ST2 se observó como la inhibición del crecimiento radical era mayor en ST22 al igual que se producía una menor liberación de ácidos orgánicos, directamente implicados con la tolerancia a la toxicidad por Al. También se comprobó la especificidad de estos genes estudiando el efecto de otros metales.

4.10.2 Cambio del pH rizosférico

Un mecanismo de defensa de la planta al estrés por Al, es la inducción de un aumento del pH en la rizosfera, ya que la solubilidad del catión es fuertemente dependiente del pH de la solución. Así, si se aumenta el pH se disminuye la solubilidad del Al y por tanto se reducen los efectos. Blamey *et al.*, (1983), encontró que un aumento en el pH de 4.2 a 4.6 disminuye en un 26% la solubilidad del Al. Degenhardt *et al.* (1998) describieron diferencias en la tolerancia de dos variedades de *Arabidopsis* basada únicamente en este hecho.

4.10.3 Mucílago

El meristemo y la parte del ápice de la raíz, que parecen ser los sitios primarios del ataque del Al, están recubiertos por una capa de mucílago de un grosor de 50 μm a 1 mm. El mucílago consiste en grandes moléculas de peso molecular igual o superior a 2×10^6 Da. En su composición forman una mezcla compleja en la que predominan los hidratos de carbono. Abundantes azúcares son la glucosa, galactosa y arabinosa y en menor cantidad ácidos urónicos. Entre las diferentes funciones que se atribuyen al mucílago, están la de crear un nicho protegido para multiplicación de las bacterias y para la acumulación de exudados solubles de la raíz, y su participación en la transferencia de nutrientes a las raíces, ya que las cargas negativas podrían jugar un papel en el intercambio catiónico directo entre las micelas del suelo y las raíces. Estas mismas cargas negativas son las que podrían proteger la raíz frente al Al, excluyéndolo y manteniéndolo en el apoplasto.

Horst *et al.* (1982), reportaron que cuando el mucílago se retiraba periódicamente de la raíz el crecimiento radical se inhibía considerablemente frente a tratamientos con Al, lo que señala su carácter protector contra la toxicidad por Al. Como han mostrado tinciones con hematoxilina, no parece que el mucílago se una al Al, si no que se difundiría muy lentamente a través de este, además de la presencia de ácidos orgánicos en el mismo, quelarían al metal antes de que llegara a la superficie celular (Henderson y Ownby, 1991).

4.10.4 Capacidad de Intercambio Catiónico (CIC)

La unión de Al en el apoplasto parece ser debida a la presencia de cargas negativas en este último. Plantas con poca electronegatividad, medida en forma de CIC, (poca presencia de cargas negativas en su superficie) suelen ser más resistentes. Una baja CIC en la raíz caracteriza a plantas adaptadas a suelos con elevada cantidad de Al, tal como en variedades de algodón que presentaban una CIC más baja, acumulaban más Al. (Blamey y Breem, 1990; Kennedy *et al.* 1986). La unión del Al a la membrana plasmática es uno de los mayores factores de toxicidad por Al, debido a la presencia de grupos fosfato y carboxilo cargados negativamente.

Wagatsuma *et al.* (1995), encontraron que la negatividad de las superficies celulares de las plantas más tolerantes a Al, poseen un potencial de membrana más negativo que las menos tolerantes. Si este mecanismo se establece como mecanismo de tolerancia, una diferencia en la composición lipídica de las membranas celulares de las diferentes plantas con diferente tolerancia debería ser encontrada. Estudios realizados con *Triticum aestivum* no se encuentra una diferencia en la composición lipídica entre plantas tolerantes y sensibles (Zhang *et al.*, 1997). Esto puede ser debido a que el pH de la raíz puede variar enormemente de una zona a otra y, además, varía según el estado de desarrollo de ésta (Grauer, 1992).

4.10.5 Compartimentalización

El aislamiento del Al en lugares donde la planta no es sensible a sus efectos se ha considerado también un mecanismo de tolerancia. Es común que el Al se haya localizado en muchas células epidérmicas de la hoja en especies hiperacumuladoras; Células donde no se realiza la fotosíntesis se acumulan otros metales (Zn, Ni) en plantas acumuladoras (Küpper *et al.*, 1999).

Watanabe *et al.*, (1998) observó Al monomérico en el interior de las hojas de *Melastoma malabathricum*, sugiriendo que el Al se encontraba en los lugares ácidos de la célula como la vacuola. Así mismo se reportó que el Al alcanzaba

las vacuolas y los cloroplastos en *Richeria grandis*, otra especie hiperacumuladora (Cuenca *et al.*, 1991)

4.10.6 Exudación de ácidos orgánicos

El Al señalan que éste debe interactuar con el ápice de la raíz para producir los primeros efectos de disminución del crecimiento. Ryan *et al.* (1993), mostraron como en trigo y en maíz se inhibía su crecimiento radical al ser expuestos a concentraciones tóxicas de Al en los primeros 5 mm de la raíz.

Comparando variedades de trigo resistentes y tolerantes al Al se encontró que las variedades más sensibles acumulaban mucha más cantidad de Al en la raíz que las variedades más tolerantes frente a un mismo tratamiento, mientras que no se encontraba ninguna diferencia en la zona de crecimiento de la raíz (Rincón y Gonzales, 1992).

Uno de los más importantes mecanismos de resistencia al Al es la exudación de moléculas de bajo peso molecular al apoplasto (Barceló y Poschenrieder, 2002). El Al es muy tóxico para las plantas y se une a la membrana plasmática, a la pared celular, y al DNA u otros componentes intracelulares una vez está en el citoplasma. Dentro de los mecanismos que la planta desarrolla para evitar este estrés, la reducción de su acción tóxica mediante la quelación de este ión con diferentes compuestos en el apoplasto de la raíz, es uno de ellos. Las diferentes moléculas exudadas a la rizósfera protegen las partes sensibles de la raíz quelando el ión tóxico Al^{3+} , por medio de la formación de complejos no tóxicos para la planta.

Este mecanismo no solo se desarrolla en el apoplasto, pues la planta también puede quelar el Al dentro de la célula para evitar que este se una a componentes vitales celulares. Uno de los candidatos a la quelación del Al son los ácidos orgánicos, que la planta sintetiza en gran cantidad en la fotosíntesis. Miyasaka *et al.* (1991) reportó que las raíces de las variedades de frijol más tolerantes al estrés por Al liberaban 70 veces más citrato que en ausencia de Al; por el contrario, las más sensibles solo liberaban 10 veces más citrato en

presencia de Al que las controles. En trigo se ha demostrado que variedades más tolerantes exudan hasta 5 o 10 veces más malato que las más sensibles (Delhaize *et al.*, 1993). La exudación de malato era específica para el Al y que además se producía en la parte terminal de la raíz (entre los 5 y 10 mm desde el ápice). Ryan *et al.* (1995), encontraron una clara correlación entre la liberación de malato y la tolerancia al metal en trigo.

La inducción que produce el Al para la síntesis de malato no estimula la formación *de novo* de malato, ya que no se encuentra diferencia en la actividad en la fosfoenol piruvato carboxilasa y en la NADP-malato deshidrogenasa entre las variedades más tolerantes y las más sensibles (Ryan *et al.* 1995), de manera que parece que la característica determinante para la tolerancia al Al parece ser más la capacidad de exudación que la formación de malato.

Los canales aniónicos descritos en la membrana plasmática de células de diferentes plantas, están relacionados con importantes procesos, entre ellos, la regulación de la turgencia celular, el movimiento de estomas, la adquisición de nutrientes, y el control del potencial de membrana. El malato se encuentra en forma de anión divalente en el citoplasma y el movimiento de malato fuera de la célula se produciría a través de un proceso pasivo debido a la elevada diferencia de potencial negativo a través de la membrana. Delhaize *et al.* (1995) propusieron el eflujo de malato a través de un canal aniónico en la membrana plasmática que era estimulado por la presencia de Al. Se sugirieron distintos modelos funcionales del canal:

- I. El Al interactúa directamente con una proteína del canal causando un cambio en la conformación aumentando la cobertura y conductancia del canal.
- II. El Al interactúa con la membrana misma o con un receptor específico produciendo una activación del canal a través de una serie de mensajeros secundarios.
- III. El Al penetra en el citoplasma produciendo una estimulación desde el citoplasma a través de un mensajero secundario o uniéndose a una

Parece ser, además, que esta estimulación de la exudación de malato es acompañada también por una estimulación de un el flujo de iones K^+ . El Al parece que bloquea parcialmente el canal de entrada de K, regulando así el cambio en el potencial de membrana producido por la exudación de ácidos orgánicos (Gassmann y Schoroeder, 1994). El K produce una despolarización de la membrana similar a la que producirían tratamientos con Al, sin embargo, no se produce una exudación de malato, por lo que este hecho puede ser parte del proceso, pero no ser suficiente para la estimulación de la exudación del ácido (Papernik y Kochian, 1997).

La exudación de malato parece típica en plantas de trigo, mientras que el citrato es más común en plantas de maíz, pero no es exclusivo de éstas. La exclusión de ácido cítrico por parte de la especie tolerante *Cassia tora* también se ha observado en tratamientos con 50 μM de $AlCl_3$ durante las primeras 4 horas de tratamiento, lo que sugiere la actuación de unos mecanismos de inducción (Ma *et al.*, 1997).

Otro de los ácidos orgánicos encontrados en los mecanismos de tolerancia desarrollados por las plantas frente al Al es el Oxálico. En plantas de trigo con alta tolerancia a Al se encontró una rápida exudación de ácido oxálico tras su exposición a tratamientos con $AlCl_3$. Esta exclusión, al igual que en estudios anteriores, se producía en los últimos 10 mm de la raíz (Zheng *et al.*, 1998).

Sin embargo, ciertos autores han señalado la exudación de ácidos orgánicos como una parte integrada a un mecanismo mucho más amplio de tolerancia a la toxicidad por Al. No está claro si las cantidades de ácidos orgánicos liberados por las plantas sería un mecanismo adecuado para la clasificación de los diferentes genotipos en cuanto a la mayor o menor tolerancia al Al.

Un mecanismo constitutivo de exudación de ácidos orgánicos supondría un gasto energético muy elevado para la planta. No existe tampoco un patrón general en términos de cantidad, duración y especie exudada por la planta ni una explicación o evidencia clara de la estimulación o la forma en que el Al desencadenaría este proceso. Este mecanismo puede ser parte importante de la resistencia de las plantas frente a este estrés.

Algunos mecanismos han sido propuestos para explicar la resistencia de algunas especies a Al. Estos mecanismos pueden ser divididos en dos tipos, dependiendo si el sitio de la desintoxicación del Al es en el interior o exterior del simplasto (Figura 6).

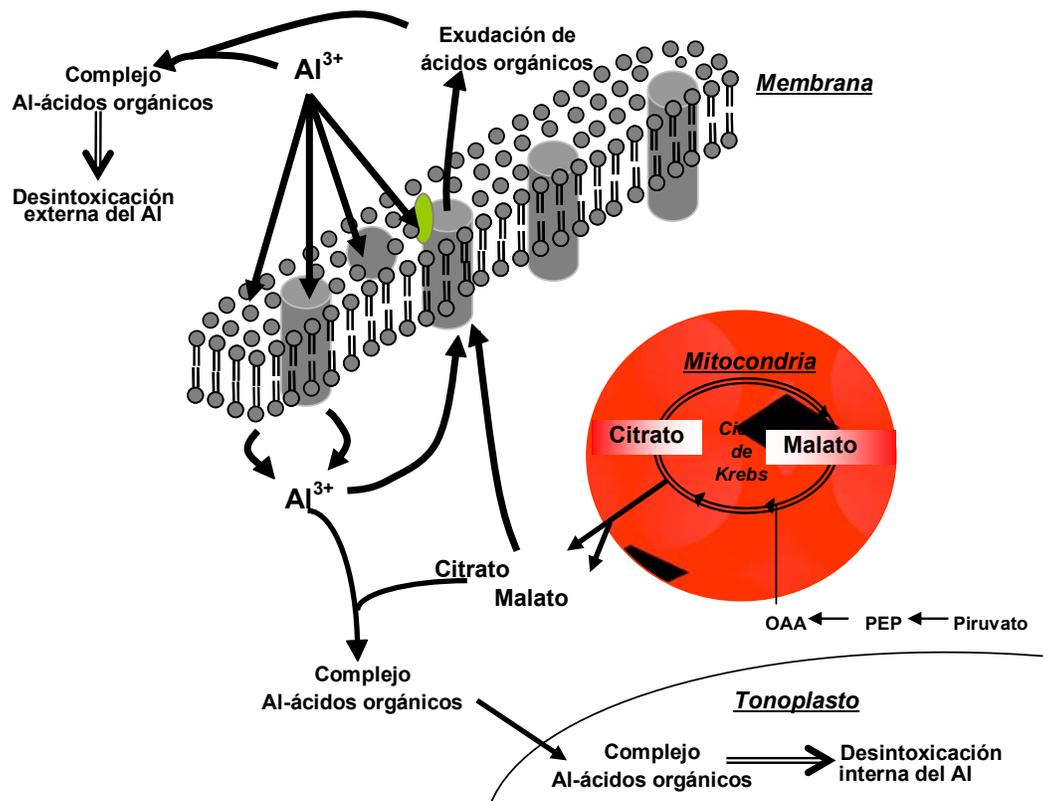


Figura 6. Diagrama simplificado de los mecanismos de desintoxicación del Al en plantas superiores (Kochian *et al.*, 2004)

Los mecanismos que facilitan la exclusión del Al desde el simplasto de las células de la raíz (mecanismos de exclusión de Al), pueden incluir la

inmovilización del Al en la pared celular, permeabilidad selectiva a Al en el plasmalema, exudación de ligandos quelatantes, exudación de fósforo y excreción de Al (Taylor, 1991; Kochian *et al.*, 2004).

Algunos mecanismos potenciales de tolerancia después de que el Al ha entrado al simplasma (mecanismos internos de desintoxicación del Al) incluyen la quelación del Al en el citosol, compartimentalización en vacuolas, proteínas que se unen a Al, evolución de enzimas tolerantes a Al e incrementos en la actividad de determinadas enzimas (Ma *et al.*, 1997).

V. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Localización geográfica del área experimental

El presente trabajo se realizó en el invernadero del Área de Nutrición Vegetal del Colegio Postgraduados, en Montecillo Edo. de México; localizado a 19° 29' latitud norte, 98° 53' longitud oeste y una altitud de 2250 msnm; con clima C (w_o) (w) b (i) g, cuya temperatura media anual es de 15 °C y una oscilación térmica de 5.8 °C (García, 1988)

5.2 Descripción del material experimental

El criterio de selección de las variedades de frijol empleadas fue su adaptación a climas tropicales; donde de manera predominante se encuentran suelos ácidos, y en consecuencia concentraciones tóxicas de Al³⁺ en nuestro país. Las variedades seleccionadas y algunas de sus características principales se detallan en el Cuadro. 2

Cuadro 2. Variedades de frijol evaluadas y algunas de sus características.

Cultivares (Clave establecida)	Hábito de crecimiento	Madurez fisiológica
1. Tacaná (Ta)	Ind. arbustivo (II)	77-118
2. INIFAP (INF)	Ind. arbustivo (II)	72-118
3. Jamapa (JA)	Ind. arbustivo (II)	80-114
4. Veracruz (VE)	Ind. arbustivo (II)	80-100
5. Tropical (TR)	Ind. arbustivo (II)	70-75
6. Grijalva (GR)	Ind. arbustivo (II)	90
7. 8025 (8025)	Ind. postrado (III)	105-111
8. Medellín (ME)	Ind. arbustivo (II)	93-119
9. Cotaxtla 91 (Co91)	Ind. arbustivo (II)	93-120
10. Sesentano (SE)	Ind. arbustivo (II)	90-100

*Las cultivares mencionados son de raza mesoamericana, variedades mejoradas y el color de su testa es negra.

5.3 Diseño de tratamientos

El área total en el experimento fue de 30 m². En este experimento fue evaluada la respuesta de diez variedades de frijol a diferentes concentraciones de Al; las concentraciones probadas fueron: 0, 25, 50, 75 y 100 µM; el Al fue abastecido en forma de AlCl₃·6H₂O, en solución nutritiva con pH 4.2, para garantizar que el Al permaneciera en su forma iónica Al³⁺. La combinación de las variedades y concentraciones evaluadas en el experimento se indican en el cuadro 3, generando 50 tratamientos.

Cuadro. 3 Tratamientos evaluados

Factor A (Variedad)		Factor B (Concentración Al³⁺, µM)	
N	1. Tacaná (TA)	N	0
	2. INIFAP (INF)		
I	3. Jamapa (JA)	I	25
	4. Veracruz (VE)		
V	5. Tropical (TR)	V	50
	6. Grijalva (GR)		
E	7. 8025 (8025)	E	75
	8. Medellín (ME)		
L	9. Cotaxtla 91 (Co91)	L	100
	10. Sesentano (SE)		

5.4 Diseño Experimental

Se utilizó un diseño completamente al azar (DCA), con arreglo factorial (10X5). Los factores fueron 10 variedades y 5 concentraciones de Al³⁺. La unidad experimental fue una maceta de 3 L de capacidad conteniendo 4 plantas con 2 repeticiones; de esta manera se tuvieron 8 plantas por tratamiento. Los datos fueron analizados en System Analytic Statistical (SAS V 9.1). Y su modelo estadístico descrito por Rodríguez. (1991) es:

$$y_{ijk} = M + \alpha_i + B_j + \alpha B_{ij} + \epsilon_{Eijk}$$

Donde:

α_i = Efecto del factor A en su nivel. $i = 1, 2, 3, \dots, a$

B_j = Efecto del factor B en su nivel. $j = 1, 2, 3, \dots, b$

$(\alpha, B)_{ij}$ = Efecto conjunto de los niveles.

$k = 1, 2, 3, \dots, \text{repeticiones.}$

Las concentraciones de Al en estudio se asignaron en forma aleatoria por cada variedad Figura 7.



Figura 7. Distribución física de los tratamientos en el área experimental.

5.5 Manejo del cultivo

5.5.1 Fase de almácigo

Las semillas de las distintas variedades de frijol fueron sembradas en charolas plásticas conteniendo 30 cm³ de agrolita. Estas fueron regadas con agua destilada hasta la aparición de las hojas cotiledonares. Los 10 días posteriores fueron regadas con la solución de Hoagland y Arnon a 1/3 (Cuadro 4).

Cuadro 4. Concentración de la solución nutritiva de Hoagland y Arnon a 1/3.

Ion	NO ₃ ⁻	H ₂ PO ₄ ⁻	SO ₄ ⁻	K ⁺	Ca ⁺²	Mg ⁺²	NH ₄ ⁺
Concentración (mol _c m ⁻³)	4.67	0.33	1.33	3.00	2.00	1.33	0.33

5.5.2 Plántulas en hidroponía

Plántulas de 10 días de edad y de tamaño similar, fueron establecidas en macetas de 3 L de capacidad, sostenidas con hule espuma en los orificios de las tapas de las macetas (Figura 8).



Figura 8. Módulos hidropónicos utilizados durante la fase experimental.

La concentración de la solución nutritiva se presenta empleada en el Cuadro 5, a esta se le adicionó una mezcla de micronutrientes (Cuadro 6), donde el Mn, Cu y Zn se suministraron en forma de sulfatos; B como H_3BO_3 ; y el Fe como quelato (Fe-EDTA) de acuerdo al método descrito por Steiner y Van Winden, (1970) y Baca, (1983). Las plantas fueron mantenidas bajo estas condiciones por cinco días (fase de aclimatación); para posteriormente dar inicio con los tratamientos (adición del aluminio a la solución nutritiva en cada una de las concentraciones a evaluar).

Cuadro 5. Concentración de la solución nutritiva de Steiner y Van Widen para macronutrientes.

Ion	NO₃⁻	H₂PO₄⁻	SO₄⁻	K⁺	Ca⁺²	Mg⁺²	NH₄⁺
Concentración (mol _c m ⁻³)	1.0	0.005	1.25	0.5	1.0	0.25	1.0

Cuadro 6. Concentración de micronutrientes (Baca, 1983).

Micronutriente	Mn	Cu	B	Zn	Fe
Concentración (mg L ⁻¹)	1.600	0.110	0.865	0.023	5.000

5.5.3 Control fitosanitario

Se realizó en función de las plagas y enfermedades que se presentaron durante el periodo del experimento (Cuadro. 7).

Posteriormente se efectuaron aplicaciones de los productos antes descritos (Cuadro 7). Para el caso de mosquita blanca se realizó el 24/10/06, 06/11/06, 29/11/06, 7/12/06, así mismo para roya 4/12/06, 22/12/06; el día 26 de octubre la aplicación se hizo combinando el clorotalonil y carbendazim, dando una segunda aplicación de este último el 9/12/06 y una aplicación preventiva el 12/12/06 de carbendazim (carbendex) a razón de 1.5 g L⁻¹.

Cuadro 7. Calendario de aplicación de productos fitosanitarios para el control de plagas y enfermedades.

Plaga o enfermedad	Control	Aplicación	Dosis
Mosquita blanca (<i>Bemisia tabaci</i>)	Imidacloprid (Confidor)	17/Oct/06	0.7 mL L ⁻¹ agua
Roya (<i>Uromyces phaseoli</i>)	Clorotalonil (Bravo720)	26/Oct/06	1 mL L ⁻¹
Mancha foliar (<i>Cercospora</i> spp)	Benomilo 50% (Antraz)	8/Nov/06	2 g L ⁻¹
Araña roja (<i>Tetranychus urticae</i>)	Abamectina (Agrimex 1.8%)	8 y14/Dic/06	1.5 mL L ⁻¹

5.6 Variables evaluadas

5.6.1 Variables agronómicas

5.6.1.1 Altura de planta

La medición se realizó con metro, a partir del nivel de la tapa de la maceta. Esta medición se realizó cada 12 días con el objetivo de conocer la cinética de crecimiento, durante los 60 días posteriores a la aplicación de tratamientos, dando inicio el 26/10/06.

5.6.1.2 Diámetro de tallo

Se midió cada 12 días durante los 60 días posteriores a la aplicación de tratamientos, utilizando un vernier sobre la base del tallo.

5.6.1.3 Número de hojas

Se medió cada 12 días durante los 60 días posteriores a la aplicación de tratamientos; el conteo se realizó de manera individual por planta.

5.6.1.4 Número de flores

El conteo de flores se realizó día 15/11/06, a los 25 días de haber dado inicio con los tratamientos, y un segundo conteo 64 días posteriores a la siembra. Debido a la desuniformidad en la floración entre las variedades.

5.6.1.5 Número total de vainas

Se efectuó al final de fase la experimental a los 110-115 días después de la siembra (10/01/07).

5.6.1.6 Número vainas amarradas

Se realizó a los 115 a 120 días posteriores al establecimiento, una vez conocido el total de vainas (15-16/01/07).

5.6.1.7 Peso de biomasa seca de vainas

Se realizó a los 115 a 120 días posteriores al establecimiento, en una báscula electrónica digital OHAUS, 1500D (15-16/01/07).

5.6.1.8 Número de semillas/planta

Una vez conocido el numero total de vainas amarradas/planta esto fue a los 115- 120 después del establecimiento del experimento (15-16/01/07).

5.6.1.9 Rendimiento (g planta⁻¹)

Una vez obtenido el peso de los granos vaina⁻¹ en cada una de las plantas.

5.6.1.10 Peso individual de semilla

Fue una medición indirecta una vez conocido el peso de los granos vaina⁻¹.

5.6.2 Variables fisiológicas

5.6.2.1 Longitud de raíces

Se determinó cada 12 días a partir del inicio de los tratamientos con una regla (Figura 9); durante los 60 días posteriores a la aplicación de tratamientos.

5.6.2.2 Volumen de raíces

Se determinó cada 12 días, utilizando el método de desplazamiento de un volumen conocido sobre una probeta graduada (Figura 9); durante los 60 días posteriores a la aplicación de tratamientos.



Figura 9. Determinación de la longitud y volumen de raíces.

5.6.2.3 Unidades SPAD

Se determinó cada 12 días, durante los 60 días posteriores a la aplicación de tratamientos, como cuantificación indirecta de la clorofila y como método no destructivo, las mediciones se tomaron en hojas maduras del ápice de crecimiento hacia la base de la planta; utilizando un SPAD 502 marca Minolta.

5.6.2.4 Análisis nutrimental

La determinación de los contenidos de P, K, Ca, Mg, Fe, Cu, Mn, B se cuantificaron en hoja, tallo y raíz, mediante digestión húmeda del material seco con una mezcla de ácidos perclórico y nítrico (Alcántar y Sandoval, 1999). Los extractos obtenidos fueron leídos en un equipo de espectroscopia de emisión atómica de inducción por plasma ICP-AES VARIAN™ Liberty II, esta determinación se hizo a los 30 después de iniciados los tratamientos.

5.6.2.5 Patrones de acumulación de aluminio

Se realizó mediante tinción con eriocromo cianina R, aplicando 50 mL de eriocromo al 0.1%, con 30 minutos de agitación en las raíces en estudio para posteriormente ser lavadas con agua destilada y por 5 minutos más de agitación se determinaba la escala de tinción de acuerdo al método descrito por Trejo-Téllez (2004).

5.7 Análisis estadístico

Los resultados obtenidos del PROC ANOVA se procesaron utilizando la prueba de rango múltiple de Tukey ($p \leq 0.05$) lo que permitió comparar las diferencias entre los tratamientos de manera individual, aplicada a todas las variables.

VI. RESULTADOS

6.1. Variables agronómicas

6.1.1. Altura de planta

Los datos de la variable altura de planta en función de los factores evaluados en este experimento (concentración de Al³⁺ y variedad), son mostrados en el Cuadro 8.

Cuadro 8. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al³⁺ y variedad) sobre la altura de planta (cm).

Factores	Días de tratamiento				
	12	24	36	48	60
Concentración					
0 μM Al ³⁺	13.01 ab	17.03 b	25.93 a	34.20 a	35.08 bc
25 μM Al ³⁺	12.21 b	14.76 c	22.20 b	26.98 b	29.38 c
50 μM Al ³⁺	13.61 a	17.79 ab	28.23 a	35.03 a	42.95 a
75 μM Al ³⁺	13.88 a	18.28 ab	28.23 a	33.80 a	38.23 ab
100 μM Al ³⁺	14.04 a	18.79 a	28.34 a	34.48 a	37.53 ab
Variedades					
Tacaná	12.38 b	15.60 c	25.42 b	29.55 cd	32.85 cd
Inifap	12.66 ab	17.82 abc	27.85 ab	37.20 bc	42.60 bc
Jamapa	13.00 ab	16.12 bc	25.25 b	27.75 d	30.50 d
Veracruz	12.85 ab	17.15 abc	24.58 b	27.25 d	29.70 d
Tropical	13.77 ab	16.78 abc	26.58 ab	31.35 cd	33.80 cd
Grijalva	14.00 ab	17.41 abc	24.25 b	27.15 d	27.85 d
8025	14.53 a	18.63 a	30.65 a	46.70 a	59.75 a
Medellín	13.45 ab	18.73 a	25.93 b	28.20 cd	30.20 d
Cotaxtla 91	12.69 ab	16.71 abc	24.60 b	28.40 cd	31.95 cd
Sesentano	14.17 ab	18.35 ab	30.43 a	45.40 ab	47.10 b

Letras distintas en cada columna para los factores, indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$). Valores con sombras gris y verde en cada columna por factor identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Se observa que las plantas tratadas con 100 μM de Al³⁺ en la solución nutritiva, tuvieron la mayor altura en los primeros 24 (días después de tratamiento), superando al testigo en 10.3%; no es consistente a lo largo de los

periodos de muestreo pues cambió en el cuarto y quinto muestreo, en donde la media más alta se registró en la concentración de 50 $\mu\text{M Al}^{3+}$, las plantas de este tratamiento tuvieron una altura mayor a la del testigo en 0.82 y 7.86 cm a los 48 y 60 ddt, respectivamente, lo que representa una diferencia del orden de 2.35 y 18.3%, respectivamente. La menor altura en todos los muestreos se registró en la concentración de 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$. En lo que a variedades respecta, se observa que la variedad 8025 presenta la mayor altura de planta a lo largo del experimento, mientras que las variedades Tacaná y Grijalva las de menor altura. Al analizar los datos de altura de planta considerando la interacción de los factores evaluados y por fecha de muestreo; se observa que a los 12 ddt (Cuadro 9), las variedades no presentan diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) al ser tratadas con las distintas concentraciones de Al^{3+} (observación por hileras). Sin embargo, se presentaron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) entre la mayor y la menor alturas de planta; la mayor en la variedad Sesentano al ser tratada con una concentración de 100 $\mu\text{M Al}^{3+}$; mientras que la menor en la variedad Medellín en el tratamiento control; superando la primera en 35.5% a esta última.

Cuadro 9. Altura de planta (cm), 12 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	12.25abcd	11.30 cd	10.88 d	13.68 abcd	13.78 abcd
Inifap	11.75 bcd	11.15 cd	13.43 abcd	14.93 abcd	12.05 abcd
Jamada	13.93abcd	12.38 abcd	14.88 abcd	11.88 bcd	11.95 abcd
Veracruz	13.55abcd	12.38 abcd	12.38 abcd	12.75 abcd	13.20 abcd
Tropical	13.68abcd	12.13 abcd	12.88 abcd	14.88 abcd	15.30 abcd
Grijalva	12.50abcd	12.38 abcd	13.83 abcd	15.13 abcd	16.18 ab
8025	15.38abcd	12.63 abcd	14.50 abcd	15.03 abcd	15.13 abcd
Medellín	10.80 d	14.43 abcd	15.93 abc	13.18 abcd	12.90 abcd
Cotaxtla91	12.95abcd	12.25 abcd	12.05 abcd	13.05 abcd	13.13 abcd
Sesentano	13.30abcd	11.18 cd	15.33 abcd	14.30 abcd	16.75 a

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el Cuadro 10, se presentan los datos de altura de planta registrados a los 24 ddt. Se observa que la variedad Sesentano con una concentración de 100 $\mu\text{M Al}^{3+}$, mantiene la mayor altura de planta mostrada en el muestreo anterior (12 ddt). Es importante destacar que esta variedad es la única que muestra diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) al ser tratadas con las distintas concentraciones de Al^{3+} . Estos resultados indican que en esta variedad en particular, altas concentraciones de Al tienen efectos positivos sobre el crecimiento de vástago.

En este muestreo (24 ddt), la menor altura de planta se registró en la variedad Tropical tratada con 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$, superada ésta en 45.5% por la media más alta, antes referida. No obstante, no existen diferencias estadísticas significativas ($p > 0.05$) en las alturas registradas en esta variedad con las distintas concentraciones de Al^{3+} evaluadas. Lo anterior indica que las bajas alturas registradas en ésta, no son atribuibles a la presencia de aluminio en la solución nutritiva.

Cuadro 10. Altura de planta (cm), 24 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	15.25bcdef	12.75 f	15.25 bcdef	16.63 bcdef	18.00 bcdef
Inifap	17.25bcdef	15.65 bcdef	17.93 bcdef	19.88 ab	18.38 bcdef
Jamada	17.25bcdef	15.60 bcdef	18.00 bcdef	15.63 bcdef	14.13 cdef
Veracruz	16.00bcdef	13.50 cdef	18.75 bcdef	18.75 bcdef	18.75 bcdef
Tropical	17.30bcdef	13.00 ef	17.13 bcdef	17.30 bcdef	19.18abcde
Grijalva	17.13bcdef	15.05 bcdef	16.75 bcdef	18.75 bcdef	19.38 abcd
8025	20.00 ab	15.00 bcdef	18.00 bcdef	19.88 ab	20.25 ab
Medellín	16.63bcdef	17.55 bcdef	20.83 bcdef	20.13 ab	18.50 bcdef
Cotaxtla91	17.13bcdef	15.38 bcdef	16.23 ab	17.38 bcdef	17.38 bcdef
Sesentano	16.38bcdef	14.13 cdef	19.00 bcdef	18.38 bcdef	23.88 a

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

A los 36 ddt (Cuadro 11), se observa la misma tendencia que en los dos muestreos anteriores en la variedad Sesentano tratada con 100 μM de Al^{3+} , siendo las plantas en este tratamiento más altas en 38.39% a las plantas de su respectivo control. La menor altura se registró en este muestreo en el tratamiento con 25 μM de Al^{3+} en la variedad Veracruz, la cual fue superada por la mayor altura registrada en este muestreo en 53.5%.

Cuadro 11. Altura de planta (cm), 36 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración μM Al^{3+}				
	0	25	50	75	100
Tacaná	26.13bcdef	18.88 ef	29.25 abcde	25.63 bcdef	27.25 bcdef
Inifap	26.50bcdef	25.75 bcdef	28.13 a-f	31.00 abcd	27.63 bcdef
Jamapa	27.75 a-f	23.38 bcdef	26.00 bcdef	24.63 bcdef	24.50 bcdef
Veracruz	24.25bcdef	18.00 f	26.88 bcdef	27.38 bcdef	26.38 bcdef
Tropical	27.25bcdef	19.25 ef	29.13 bcdef	29.13 bcdef	28.13 bcdef
Grijalva	23.25bcdef	22.75 bcdef	23.38 bcdef	26.88 bcdef	25.00 a-f
8025	29.75abcde	26.25 bcdef	30.75 abcd	33.25 ab	33.25 ab
Medellín	22.25bcdef	25.50 bcdef	27.00 bcdef	27.88 a-f	27.00 bcdef
Cotlaxtla91	24.25bcdef	21.75 cdef	27.00 bcdef	24.50 bcdef	25.50 bcdef
Sesentano	27.88 a-f	20.25 def	33.00 ab	32.00 abc	38.75 a

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el muestreo realizado a los 48 ddt (Cuadro 12), se observa que en la variedad Sesentano en el tratamiento con 100 μM Al^{3+} , no se presentó la mayor altura de planta; sino en la variedad 8025 en el mismo tratamiento. No obstante, no existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) entre éstos, puesto esta la última superó en 13%. Si bien la variedad 8025, mostró la mayor altura de plantas en el tratamiento con 100 μM Al^{3+} , no existen diferencias estadísticas significativas entre este y el resto de las concentraciones de Al^{3+} evaluadas ($p > 0.05$).

Cuando la variedad 8025 se desarrolló en una concentración de 100 $\mu\text{M Al}^{3+}$, superó la altura de las plantas de la variedad Veracruz tratadas con una concentración de 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$, que presentó la menor altura en este muestreo, en un 64.2%.

Cuadro 12. Altura de planta (cm), 48 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	30.50 cdefg	22.50 g	32.00bcdefg	31.00 cdefg	31.75bcdefg
Inifap	36.50 a-g	43.25 a-g	36.50 a-g	37.50 a-g	32.25bcdefg
Jamada	30.25 cdefg	25.50 efg	30.00 cdefg	26.50 cdefg	26.50 cdefg
Veracruz	26.00 efg	20.75 g	29.00 cdefg	31.25 cdefg	29.25 cdefg
Tropical	33.50 a-g	21.75 g	33.25 a-g	35.75 a-g	32.50bcdefg
Grijalva	26.50 cdefg	26.50 cdefg	24.75 efg	28.50 cdefg	29.50cdefg
8025	51.50 abc	33.75 a-g	47.75abcdef	42.50 a-g	58.00 a
Medellín	24.50 efg	28.50 cdefg	31.00 cdefg	29.00 cdefg	28.00cdefg
Cotaxtla 91	26.25 defg	24.50 efg	37.50 a-g	28.00 cdefg	25.75 efg
Sesentano	56.50 ab	22.75 efg	48.50abcde	48.00 abcde	51.25 abcd

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Como se muestra en el Cuadro 13, a los 60 ddt, las plantas de la variedad 8025 tratadas con 50 $\mu\text{M Al}^{3+}$ presentan la mayor altura; y supera a la altura registrada en las plantas de la variedad Veracruz tratadas con 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$ (menor altura registrada en este muestreo), en 71.8%. Es evidente, que las bajas alturas registradas en la variedad Veracruz, no son atribuibles a la presencia de Al, puesto que entre el control y los tratamientos conteniendo Al no existieron diferencias estadísticas significativas ($p > 0.05$).

Cuadro 13. Altura de planta (cm), 60 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	32.50 cdef	25.00 ef	41.00 bcdef	31.00 def	34.75 cdef
Inifap	42.00 bcdef	45.75 abcdef	41.00 bcdef	44.25 bcdef	40.00 cdef
Jamapa	30.75 def	27.50 ef	33.00 cdef	30.00 def	31.25 cdef
Veracruz	26.50 ef	21.25 f	33.00 cdef	35.75 cdef	32.00 cdef
Tropical	30.00 def	21.50 ef	42.00 bcdef	39.15 cdef	36.00 cdef
Grijalva	27.50 ef	26.25 ef	26.00 cdef	32.50 cdef	27.00 ef
8025	53.50 abcde	43.50 bcdef	75.50 a	61.75 ab	55.00 abcde
Medellín	24.50 ef	31.50 cdef	31.50 cdef	32.50 cdef	31.00 def
Cotaxtla 91	29.00 ef	26.50 ef	44.75 bcdef	31.25 cdef	28.25 ef
Sesentano	54.50 abcde	25.00 ef	61.75 abc	34.25 cdef	60.00 abcd

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

6.1.2. Diámetro de tallo

Los resultados obtenidos en diámetro de tallo por concentración y variedades evaluados son mostrados en el Cuadro 14, donde se observa que no existe una respuesta definida en función de las concentraciones de Al^{3+} a las que fueron sometidas las plantas de las distintas variedades de frijol evaluadas. Por el contrario, al analizar los resultados por variedades, se observa que en la mayoría de las evaluaciones realizadas, la variedad Cotaxtla 91 tuvo plantas con mayor diámetro de tallo, mientras que, la variedad 8025 las de menor diámetro de tallo; con excepción a la última evaluación (60 ddt) donde si bien la variedad Cotaxtla 91 no presentó el mayor valor de diámetro de tallo, ésta no fue estadísticamente distinta a la variedad Sesentano en la cual se registraron los mayores valores de diámetro.

Cuadro 14. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al³⁺ y variedad) sobre diámetro de tallo (cm).

Factores	Días después de tratamiento				
	12	24	36	48	60
Concentración					
0 µM Al ³⁺	0.372 a	0.426 a	0.506 a	0.543 a	0.549 a
25 µM Al ³⁺	0.345 b	0.385 b	0.475 b	0.513 a	0.511 b
50 µM Al ³⁺	0.388 a	0.420 a	0.509 a	0.513 a	0.544 a
75 µM Al ³⁺	0.386 a	0.431 a	0.532 a	0.543 a	0.546 a
100 µM Al ³⁺	0.370 a	0.423 a	0.506 a	0.523 a	0.538 ab
Variedades					
Tacaná	0.383 ab	0.420 abc	0.538 a	0.572 a	0.572 abc
Inifap	0.368 abc	0.415 abc	0.486 bcd	0.493 bc	0.523 cd
Jamapa	0.387 ab	0.435 ab	0.538 a	0.577 a	0.587 a
Veracruz	0.356 bc	0.403 bc	0.471 cd	0.501 bc	0.522 cd
Tropical	0.372 abc	0.413 abc	0.522 ab	0.529 ab	0.558 abc
Grijalva	0.374 abc	0.421 abc	0.499 abc	0.523 ab	0.533 bcd
8025	0.343 c	0.393 c	0.446 d	0.461 c	0.461 e
Medellín	0.390 ab	0.430 ab	0.545 a	0.564 a	0.559 abc
Cotaxtla 91	0.391 a	0.441 a	0.547 a	0.574 a	0.576 ab
Sesentano	0.359 abc	0.403 bc	0.466 cd	0.495 bc	0.487 de

Letras distintas en cada columna por factor de estudio, indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde en cada columna por factor identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el cuadro 15 son presentados los resultados obtenidos en diámetro de tallo a los 12 ddt considerando la interacción de los factores de estudio. En la variedad Jamapa con una concentración de 50 µM Al³⁺, el diámetro de planta fue mayor en 31.1% al registrado en plantas de la variedad Sesentano con una concentración de 25 µM Al³⁺; la primera con la media más alta y la segunda con el menor valor de diámetro registrado.

Cuadro 15. Diámetro de tallo (cm), 12 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	0.38 abc	0.33 bc	0.41 abc	0.41 abc	0.40 abc
Inifap	0.36 abc	0.35 abc	0.39 abc	0.38 abc	0.37 abc
Jamapa	0.39 abc	0.34 bc	0.45 a	0.41 abc	0.36 abc
Veracruz	0.34 bc	0.33 bc	0.35 abc	0.40 abc	0.37 abc
Tropical	0.42 ab	0.34 bc	0.38 abc	0.38 abc	0.36 abc
Grijalva	0.38 abc	0.36 abc	0.37 abc	0.40 abc	0.37 abc
8025	0.35 abc	0.35 abc	0.35 abc	0.34 bc	0.33 bc
Medellín	0.38 abc	0.40 abc	0.40 abc	0.39 abc	0.39 abc
Cotaxtla 91	0.40 abc	0.37 abc	0.41 ab	0.40 abc	0.38 abc
Sesentano	0.34 bc	0.31 c	0.38 abc	0.38 abc	0.38 abc

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

A los 24 ddt (Cuadro 16), se mantiene el menor valor de diámetro de tallos en la variedad Sesentano; mientras que, el mayor en la variedad Cotaxtla 91. La diferencia entre ambos valores es de 0.13 cm. En el Cuadro 9, se evidencia de nueva cuenta la influencia que el factor variedad tuvo sobre los resultados.

Cuadro 16. Diámetro de tallo (cm), 24 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	0.41abcdef	0.36 ef	0.44 abcdef	0.47 abc	0.43 abcdef
Inifap	0.41abcdef	0.41 abcdef	0.42 abcdef	0.43 abcdef	0.42 abcdef
Jamapa	0.47 ab	0.38 bcdef	0.45 abcd	0.45 abcde	0.42 abcdef
Veracruz	0.39abcdef	0.36 ef	0.39 abcdef	0.47 abc	0.41 abcdef
Tropical	0.45 abcd	0.38 cdef	0.42 abcdef	0.40 abcdef	0.42 abcdef
Grijalva	0.44abcdef	0.40 abcdef	0.42 abcdef	0.41 abcdef	0.44 abcdef
8025	0.40abcdef	0.37 def	0.39 abcdef	0.37 def	0.43 abcdef
Medellín	0.43abcdef	0.44 abcdef	0.45 abcde	0.44 abcdef	0.39 abcdef
Cotlaxtla91	0.46 abcd	0.41 abcdef	0.42 abcdef	0.48 a	0.45 abcd
Sesentano	0.41abcdef	0.35 f	0.41 abcdef	0.42 abcdef	0.43 abcdef

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

En el cuadro 17 se presentan los valores registrados de diámetro de tallo a 36 ddt. La variedad Medellín a una concentración de 50 μM Al^{3+} superó el diámetro de tallo en 0.19 cm al diámetro de la variedad Sesentano a una concentración de 25 μM Al^{3+} , ésta última con el menor valor de diámetro de tallo.

Cuadro 17. Diámetro de tallo (cm), 36 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración μM Al^{3+}				
	0	25	50	75	100
Tacaná	0.49abcdefg	0.44 efg	0.60 ab	0.60 ab	0.57 abcde
Inifap	0.49abcdefg	0.52 abcdefg	0.44 efg	0.50abcdefg	0.49abcdefg
Jamapa	0.58 abcd	0.49 abcdefg	0.53abcdefg	0.58 abc	0.51abcdefg
Veracruz	0.47 bcdefg	0.41 g	0.49abcdefg	0.52abcdefg	0.47 bcdefg
Tropical	0.55 abcdef	0.49 abcdefg	0.53abcdefg	0.51abcdefg	0.54abcdefg
Grijalva	0.51abcdefg	0.49 abcdefg	0.48abcdefg	0.52abcdefg	0.50abcdefg
8025	0.45 efg	0.45 defg	0.45 defg	0.45 efg	0.44 efg
Medellín	0.51abcdefg	0.54 abcdef	0.60 a	0.55 abcdef	0.53abcdefg
Cotaxtla91	0.57 abcde	0.51 abcdefg	0.50abcdefg	0.59 abc	0.57 abcde
Sesentano	0.46 cdefg	0.41 g	0.47abcdefg	0.52abcdefg	0.47 cdefg

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el cuadro 18 (diámetro de planta a los 48 ddt), se observa que a pesar de que las diferencias estadísticas no son significativas ($p > 0.05$) en función de la concentración de aluminio suministrada (ver medias en hileras), es importante notar que en cinco variedades, el mayor diámetro de tallo se obtuvo en el tratamiento testigo en tanto que en dos de ellas, en el tratamiento con la menor concentración de aluminio (25 μM). Lo anterior indica que la variable diámetro de tallo no se afecta de manera significativa por la presencia del metal. Para el tratamiento testigo la variedad Jamapa mostró un diámetro de tallo superior a

la variedad 8025 a una concentración de 50 $\mu\text{M Al}^{3+}$ en alrededor 0.21 cm, así mismo Cotaxtla 91 incremento en un 19.6%, por adición de 75 $\mu\text{M Al}^{3+}$ en la solución a 8025. No existiendo diferencias estadísticas entre las concentraciones.

Cuadro 18. Diámetro de tallo (cm), 48 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	0.57 abcde	0.53 abcde	0.57 abcde	0.56 abcde	0.64 abc
Inifap	0.49 cde	0.48 cde	0.49 abcde	0.52 abcde	0.49 cde
Jamapa	0.65 a	0.53 abcde	0.55 abcde	0.61 abcd	0.54 abcde
Veracruz	0.50 abcde	0.46 de	0.52 abcde	0.53 abcde	0.49 bcde
Tropical	0.59 abcde	0.48 de	0.52 abcde	0.54 abcde	0.52 abcde
Grijalva	0.56 abcde	0.52 abcde	0.50 abcde	0.52 abcde	0.52 abcde
8025	0.45 abcde	0.51 abcde	0.44 e	0.46 de	0.45 e
Medellín	0.56 abcde	0.59 abcde	0.57 abcde	0.55 abcde	0.56 abcde
Cotaxtla 91	0.56 abcde	0.58 abcde	0.54 abcde	0.65 ab	0.54 abcde
Sesentano	0.51 abcde	0.47 de	0.51 abcde	0.50 abcde	0.49 abcde

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

A los 60 ddt (Cuadro 19), la variedad Jamapa sin adición de Al mantiene el valor más alto de diámetro de tallo superando en 0.21 cm al menor valor, registrado en la variedad Sesentano tratada con una concentración de 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$. No obstante la no existencia de efecto de concentración de Al, en esta fecha de evaluación, en cuatro variedades el mayor diámetro de tallo es registrado en el tratamiento testigo y en tres de ellas los menores valores de diámetro de tallo fueron determinados en las plantas tratadas con la concentración de aluminio más alta evaluada en esta investigación.

Cuadro 19. Diámetro de tallo (cm), 60 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	0.55 a-h	0.55bcdefgh	0.57 a-h	0.58 abcdef	0.61 abc
Inifap	0.53 a-h	0.51bcdefgh	0.57 a-h	0.51bcdefgh	0.51bcdefgh
Jamapa	0.65 a	0.53 a-h	0.62 ab	0.60 abcde	0.53 a-h
Veracruz	0.51 a-h	0.50bcdefgh	0.54 a-h	0.56 a-h	0.50bcdefgh
Tropical	0.58 a-h	0.51 a-h	0.57 a-h	0.57 a-h	0.56 a-h
Grijalva	0.56 a-h	0.49bcdefgh	0.52 a-h	0.55 a-h	0.55 a-h
8025	0.48 cdefgh	0.44 gh	0.47 defgh	0.45 fgh	0.46 fgh
Medellín	0.54 a-h	0.58 a-h	0.55bcdefgh	0.57 a-h	0.56 a-h
Cotaxtla 91	0.61 abcd	0.56 a-h	0.53 a-h	0.61 abcd	0.58abcdefg
Sesentano	0.50 a-h	0.44 h	0.51 a-h	0.47 efgh	0.52 a-h

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

6.1.3. Número de hojas

En el cuadro 20 se presentan los datos obtenidos en el indicador número de hojas en respuesta a los factores de estudio en esta investigación. Es importante destacar el efecto positivo de la concentración de Al^{3+} sobre el número de hojas en la evaluación realizada a los 12 ddt, no es observado en los muestreos posteriores. En lo que respecta a variedad, se observan diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) en todas las evaluaciones realizadas. Es evidente que la Grijalva tuvo el mayor número de hojas a lo largo del experimento; mientras que la Veracruz el menor en la mayoría de los muestreos realizados.

Cuadro 20. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al³⁺ y variedad) sobre el número de hojas por planta.

Factores	Días después de tratamiento				
	12	24	36	48	60
Concentración					
0 µM Al ³⁺	9.48 bc	22.70 a	42.23 a	55.43 a	62.63 a
25 µM Al ³⁺	8.80 c	19.43 b	36.38 b	48.90 b	56.18 b
50 µM Al ³⁺	10.48 abc	24.50 a	43.20 a	55.13 a	62.98 a
75 µM Al ³⁺	11.18 ab	24.65 a	41.98 a	53.60 ab	59.98 ab
100 µM Al ³⁺	11.95 a	24.53 a	42.83 a	54.53 a	63.68 a
Variedades					
Tacaná	9.75 bc	19.85 c	37.80 b	49.75 b	57.40 b
Inifap	9.95 bc	22.80 bc	41.55 b	53.55 b	60.75 b
Jamapa	8.85 c	20.10 c	38.25 b	50.75 b	59.90 b
Veracruz	9.00 c	21.05 bc	37.05 b	48.60 b	55.65 b
Tropical	10.65 bc	25.25 ab	42.95 b	56.30 ab	64.55 ab
Grijalva	14.00 a	29.25 a	50.95 a	64.30 a	72.70 a
8025	12.15 ab	23.90 bc	42.60 b	55.65 ab	63.90 ab
Medellín	9.90 bc	24.25 bc	40.05 b	52.20 b	59.40 b
Cotaxtla 91	9.55 bc	20.80 bc	40.45 b	52.15 b	59.35 b
Sesentano	9.95 bc	24.35 bc	41.55 b	51.90 b	57.40 b

Letras distintas en cada columna por factor de estudio, muestran diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde en cada columna por factor identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el Cuadro 21 se observan los resultados de la evaluación del número de hojas a los 12 ddt. Las variedades Jamapa y 8025 presentan el mayor número de hojas en el tratamiento testigo. Sin embargo, la variedad Grijalva muestra el mayor número de hojas con una concentración de 100 µM Al³⁺. Las variedades Inifap, Veracruz, Cotaxtla 91 y Sesentano mostraron al igual que la variedad Grijalva, el mayor número de hojas en el tratamiento con el mayor contenido de aluminio en la solución nutritiva.

Cuadro 21. Número de hojas por planta 12 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	9.75 abcd	6.00 d	11.25 abcd	11.25 abcd	10.50 abcd
Inifap	9.75 abcd	10.50 abcd	9.00 abcd	10.00 abcd	10.50 abcd
Jamapa	10.50 abcd	7.50 cd	9.00 abcd	8.25 bcd	9.00 abcd
Veracruz	8.25 bcd	6.75 d	9.00 abcd	9.75 abcd	11.25 abcd
Tropical	10.50 abcd	9.75 abcd	9.75 abcd	12.00 abc	11.25 abcd
Grijalva	10.50 abcd	12.00 abcd	15.75 ab	15.00 abcd	16.75 a
8025	12.75 abcd	12.00 abcd	12.00 abcd	12.00 abcd	12.00 abcd
Medellín	7.50 cd	10.50 abcd	9.25 abcd	14.00 abcd	8.25 bcd
Cotaxtla 91	7.75 bcd	7.00 cd	7.50 cd	9.00 abcd	16.50 a
Sesentano	7.50 cd	6.00 d	12.25 abcd	10.50 abcd	13.50 abcd

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

A los 24 ddt (Cuadro 22), la variedad Grijalva registró nuevamente el mayor número de hojas del experimento en el tratamiento con la mayor concentración de aluminio; esta respuesta se presenta también en la variedad Tropical. En la variedad Jamapa se mantienen la tendencia de los resultados obtenidos en el muestreo anteriormente presentado, con el mayor número de hojas en el tratamiento carente de Al.

En el cuadro 23 se muestran los resultados de la evaluación del número de hojas por planta registrados a los 36 ddt. En el tratamiento con una concentración de $50 \mu\text{M Al}^{3+}$ en la solución, la variedad Grijalva presenta el mayor número de hojas (alrededor de 57); mientras que en la variedad Tacana se contabilizó el menor número de hojas (cerca a 25); diferencia entra ambas mayor al 50%. Las variedades 8025 y Cotaxtla 91 son las únicas que en esta evaluación presentaron mayor número de hojas en el tratamiento testigo.

Cuadro 22. Número de hojas por planta 24 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	21.00 abcde	12.00 e	24.00abcde	22.00abcde	20.25abcde
Inifap	19.50 abcde	23.75abcde	24.00abcde	22.00abcde	24.75 abcd
Jamapa	23.25 abcde	16.75 cde	21.50abcde	20.25abcde	18.75 bcde
Veracruz	20.25 abcde	12.75 de	25.00 abcd	25.50 abc	21.75abcde
Tropical	28.00 abc	21.25abcde	24.50 abcd	25.50 abc	27.00 abc
Grijalva	27.75 abc	26.25 abc	29.25 ab	31.25 a	31.75 a
8025	23.50 abcde	22.50abcde	23.25abcde	24.75 abcd	25.50 abc
Medellín	21.00 abcde	23.00abcde	27.00 abc	27.75 abc	22.50abcde
Cotaxtla 91	21.00 abcde	18.00 bcde	18.00bcde	23.25abcde	23.75abcde
Sesentano	21.75 abcde	18.00 bcde	28.50 abc	24.25abcde	29.25 ab

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Cuadro 23. Número de hojas por planta 36 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	42.75 abc	24.75 d	41.25 abc	42.00 abc	38.25 abc
Inifap	39.75 abc	47.25 abc	40.50 abc	36.75 abc	43.50 abc
Jamapa	39.00 abc	34.50 bcd	44.25 abc	34.50 bcd	39.00 abc
Veracruz	39.00 abc	25.50 cd	40.50 abc	42.75 abc	37.50 abc
Tropical	45.75 abc	38.25 abc	42.75 abc	41.50 abc	46.50 abc
Grijalva	48.00 ab	42.75 abc	57.00 a	53.00 ab	54.00 ab
8025	47.25 abc	39.00 abc	39.00 abc	43.50 abc	44.25 abc
Medellín	34.50 bcd	39.75 abc	45.75 abc	43.50 abc	36.75 abc
Cotaxtla 91	44.25 abc	36.75 abc	38.25 abc	44.00 abc	39.00 abc
Sesentano	42.00 abc	35.25 abc	42.75 abc	38.25 abc	49.50 ab

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

A los 48 ddt (Cuadro 24), plantas de la variedad Grijalva crecidas en solución conteniendo $50 \mu\text{M Al}^{3+}$ mantuvo el mayor número de hojas, superando a la variedad Tacaná en el tratamiento con $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ en 39 hojas; este último

presentó el menor número de hojas en esta evaluación. Solo las variedades Tropical y Sesentano presentaron el mayor número de hojas en el tratamiento con la mayor concentración de aluminio evaluada; por el contrario las variedades Tacana y 8025 presentan mayor número de hojas en el tratamiento sin aluminio.

Cuadro 24. Número de hojas por planta 48 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	57.0abcd	36.0 d	51.5 abcd	55.5 abcd	48.75 bcd
Inifap	51.8 abcd	60.0 abcd	50.25 bcd	51.0 abcd	54.75 abcd
Jamapa	51.8 abcd	45.75 bcd	58.75 abcd	44.25 bcd	53.25 abcd
Veracruz	51.0abcd	38.25 cd	51.75 abcd	52.5 abcd	49.5 bcd
Tropical	59.3 abcd	51.75 abcd	54.75 abcd	55.75 abcd	60.0 abcd
Grijalva	63.75 ab	56.25 abcd	75.0 a	65.0 ab	61.5 abc
8025	61.5 abc	51.0 abcd	50.25 bcd	57.0 abcd	58.5 abcd
Medellín	46.5 bcd	52.5 abcd	60.0 abcd	52.5 abcd	49.5 bcd
Cotaxtla 91	57.0 abcd	49.5 bcd	49.5 bcd	54.5 abcd	50.25 bcd
Sesentano	54.8 abcd	48.0 bcd	49.5 bcd	48.0 bcd	59.25 abcd

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En la evaluación del número de hojas realizada a los 60 ddt (Cuadro 25), nuevamente la variedad Grijalva con $50 \mu\text{M Al}^{3+}$ presenta la media más alta, superando en 40 hojas a la variedad Tacaná con una concentración de $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ que presentó el menor número de hojas.

Cuadro 25. Número de hojas por planta 60 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	65.25 abc	43.50 c	59.00 abc	63.00 abc	56.25 abc
Inifap	57.75 abc	66.75 abc	57.75 abc	58.50 abc	63.00 abc
Jamapa	58.50 abc	51.75 bc	69.75 abc	52.50 bc	63.75 abc
Veracruz	57.00 abc	45.75 bc	59.25 abc	57.75 abc	58.50 abc
Tropical	66.75 abc	60.00 abc	61.50 abc	64.00 abc	70.50 abc
Grijalva	73.50 ab	62.25 abc	84.00 a	72.50 ab	71.25 abc
8025	69.75 abc	59.25 abc	56.25 abc	64.50 abc	69.75 abc
Medellín	52.50 bc	60.00 abc	70.50 abc	54.75 abc	59.25 abc
Cotaxtla 91	63.75 abc	57.00 abc	57.75 abc	59.75 bc	58.50 abc
Sesentano	61.50 abc	55.50 abc	54.00 bc	52.50 bc	66.00 abc

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

6.1.3. Número de flores

La fase de floración inició entre los 23 y los 52 ddt. La primera variedad en florecer fue la Sesentano, mientras que la última fue la Cotaxtla 91. Las flores fueron cuantificadas cuando el 85% de las flores de las 10 variedades en estudio abrieron. En el Cuadro 26 se muestran los efectos de los factores estudiados en esta investigación (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre el número de flores por planta.

De la misma manera que en las variables presentadas en los apartados anteriores, no se observa efecto significativo que pueda ser atribuido a la concentración de aluminio en la solución nutritiva. A pesar de que en el testigo se presentó el mayor número de flores y de que en el tratamiento con la mayor concentración evaluada ($50 \mu\text{M Al}^{3+}$) registró el menor número de flores. También se observa que plantas crecidas en solución conteniendo una concentración de $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ tiene 16.7% menos flores que el testigo.

Cuadro 26. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre el número de flores por planta.

Factores	Número de flores
Concentración	
0 $\mu\text{M Al}^{3+}$	21.07 a
25 $\mu\text{M Al}^{3+}$	17.55 b
50 $\mu\text{M Al}^{3+}$	19.65 ab
75 $\mu\text{M Al}^{3+}$	20.98 a
100 $\mu\text{M Al}^{3+}$	20.08 ab
Variedades	
Tacaná	17.10 a
Inifap	19.60 a
Jamapa	20.80 a
Veracruz	20.35 a
Tropical	21.10 a
Grijalva	21.85 a
8025	22.25 a
Medellín	18.15 a
Cotaxtla 91	18.80 a
Sesentano	18.65 a

Letras distintas en cada factor indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$). Valores con sombras gris y verde en cada factor identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Al analizar el factor variedad, no se observan diferencias estadísticas significativas ($p > 0.05$) en el número de flores que éstas presentaron. La diferencia entre la media más alta y la más baja de número de flores (variedades Grijalva y Tacaná, respectivamente) fue aproximadamente de 5.

En el cuadro 27 se muestran los efectos de la interacción de la concentración de aluminio y la variedad sobre el número de flores. El mayor número de flores fue registrado en la variedad Jamapa seguida de las variedades Tropical y 8025; en todos los casos en el tratamiento testigo. A diferencia de otras variables, ninguna variedad presentó el mayor número de flores en el tratamiento con 100 $\mu\text{M Al}^{3+}$. La variedad Tacana tuvo el menor número de flores en el tratamiento conteniendo 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$; este mismo comportamiento se observa en otras seis variedades (Jamapa, Veracruz, Tropical, Grijalva, 8025 y Cotaxtla 91).

Cuadro 27. Número de flores por planta en variedades de frijol tratadas con distintas concentraciones de Al^{3+} .

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	17.5 ab	11.5 b	19.3 ab	19.5 ab	17.8 ab
Inifap	17.5 ab	20.0 ab	22.8 ab	17.5 ab	20.3 ab
Jamapa	27.5 a	17.5 ab	18.3 ab	20.3 ab	20.5 ab
Veracruz	21.0 ab	15.0 ab	23.5 ab	20.8 ab	21.5 ab
Tropical	26.5 a	16.8 ab	18.5 ab	24.5 ab	19.3 ab
Grijalva	22.0 ab	20.3 ab	22.5 ab	22.8 ab	21.8 ab
8025	24.8 ab	18.5 ab	20.5 ab	23.0 ab	19.0 ab
Medellín	15.0 ab	17.5 ab	19.3 ab	20.0 ab	19.0 ab
Cotaxtla 91	18.0 ab	16.0 ab	18.3 ab	21.8 ab	20.0 ab
Sesentano	21.0 ab	22.5 ab	13.8 ab	19.8 ab	16.3 ab

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

6.1.4. Número total de vainas

En el Cuadro 28, se resume el efecto de los factores de estudio en el número total de vainas. Se observa que no existen diferencias significativas ($p \leq 0.05$) por efecto del factor concentración de aluminio en la solución nutritiva; se nota sin embargo un incremento de 2 vainas/planta del testigo, respecto al tratamiento con una concentración de $25 \mu\text{M Al}^{3+}$, contrario a los resultados obtenidos en el factor variedad, donde Veracruz supera estadísticamente en un 35.47% a la variedad Sesentano.

Respecto al efecto entre la interacción de factores en el número total de vainas por planta (Cuadro 29), la comparación de medias muestra que el tratamiento sin adición de aluminio en la variedad Tropical incrementó en un 65.4%, respecto al tratamiento con una concentración de $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ suministrado a la variedad Jamapa, lo que significó un decremento de 8 vainas.

Cuadro 28. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al³⁺ y variedad) sobre el número total de vainas por planta.

Factores	Número de vainas
Concentración	
0 μM Al ³⁺	8.93 a
25 μM Al ³⁺	7.33 a
50 μM Al ³⁺	8.58 a
75 μM Al ³⁺	8.75 a
100 μM Al ³⁺	8.65 a
Variedades	
Tacaná	8.50 ab
Inifap	8.30 ab
Jamada	8.15 ab
Veracruz	10.15 a
Tropical	9.85 a
Grijalva	8.75 ab
8025	8.70 ab
Medellín	8.20 ab
Cotaxtla 91	8.20 ab
Sesentano	6.55 b

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Cuadro 29. Número total de vainas por planta en variedades de frijol tratadas con distintas concentraciones de Al³⁺.

Variedades	Concentración μM Al³⁺				
	0	25	50	75	100
Tacaná	9.00 ab	7.00 ab	7.25 ab	10.00 ab	9.25 ab
Inifap	9.00 ab	9.00 ab	6.75 ab	9.00 ab	7.75 ab
Jamapa	9.00 ab	4.50 b	9.75 ab	8.75 ab	8.75 ab
Veracruz	12.00 ab	6.00 ab	11.00 ab	9.75 ab	12.00 ab
Tropical	13.00 a	8.00 ab	9.75 ab	9.00 ab	9.50 ab
Grijalva	6.75 ab	6.75 ab	8.25 ab	8.00 ab	9.50 ab
8025	10.25 ab	8.50 ab	8.75 ab	8.00 ab	8.00 ab
Medellín	6.25 ab	8.25 ab	8.75 ab	9.75 ab	8.00 ab
	7.50 ab	9.50 ab	7.75 ab	9.00 ab	7.25 ab
Sesentemo	6.50 ab	5.75 ab	7.75 ab	6.25 ab	6.50 ab

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

6.1.5 Numero vainas amarradas

En el Cuadro 30 se muestra el efecto de los factores de estudio sobre el número de vainas amarradas por planta. Se observa que la concentración de aluminio en la solución nutritiva tiene efectos significativos ($p > 0.05$), pues el testigo muestra 21.45% mas vainas amarradas que el tratamiento a una concentración de 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$. Cuando se analiza el factor variedad se observa que la Tropical mostró incrementó alrededor de 2 vainas por planta más que Sesentano.

Cuadro 30. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre el número de vainas amarradas por planta.

Factores	
Concentración	
0 $\mu\text{M Al}^{3+}$	7.225 a
25 $\mu\text{M Al}^{3+}$	5.675 b
50 $\mu\text{M Al}^{3+}$	7.15 a
75 $\mu\text{M Al}^{3+}$	6.875 ab
100 $\mu\text{M Al}^{3+}$	7.175 a
Variedades	
Tacaná	7.2 a
Inifap	6.5 a
Jamapa	5.75 a
Veracruz	7.55 a
Tropical	7.75 a
Grijalva	6.8 a
8025	7.05 a
Medellín	6.8 a
Cotaxtla 91	7.15 a
Sesentano	5.65 a

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Respecto al efecto de la interacción de factores sobre el número de vainas amarradas por planta (Cuadro 31), se observa un incremento de la variedad

Tropical cerca de 6 vainas sin adición de aluminio sobre Jamapa a una concentración de 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$, reduciéndose el número de vainas en un 21% en el caso de Jamapa y Sesentano en las concentraciones de 50, 75 y 100 $\mu\text{M Al}^{3+}$, respecto a Tropical en el tratamiento testigo.

Cuadro 31. Número de vainas amarradas por planta en variedades de frijol tratadas con distintas concentraciones de Al^{3+} .

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacana	7.00 a	5.75 a	6.75 a	7.25 a	9.25 a
Inifap	7.50 a	5.25 a	6.00 a	7.75 a	6.00 a
Jamapa	6.00 a	4.00 a	6.50 a	5.50 a	6.75 a
Veracruz	8.00 a	4.50 a	8.50 a	7.25 a	9.50 a
Tropical	10.50 a	5.00 a	8.00 a	8.75 a	6.50 a
Grijalva	5.75 a	6.75 a	8.00 a	6.25 a	7.50 a
8025	8.25 a	4.75 a	8.00 a	6.75 a	7.50 a
Medellín	5.50 a	7.50 a	6.50 a	7.00 a	7.50 a
Cotaxtla 91	7.75 a	8.25 a	7.50 a	6.50 a	5.75 a
Sesentano	6.00 a	5.00 a	5.75 a	5.75 a	5.75 a

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

6.1.6 Peso de biomasa seca de vainas

En el Cuadro 32 se muestra el efecto de los factores de estudio sobre el peso de biomasa seca de las vainas (con grano). Es posible observar que no existen diferencias significativas ($p > 0.05$) por efecto del factor concentración de aluminio en la solución nutritiva; a diferencia de los resultados obtenidos en el factor variedad.

Cuadro 32. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre el peso de biomasa seca de vainas por planta.

Factores	Biomasa seca de vaina, g
Concentración	
0 $\mu\text{M Al}^{3+}$	8.35 a
25 $\mu\text{M Al}^{3+}$	6.63 a
50 $\mu\text{M Al}^{3+}$	7.07 a
75 $\mu\text{M Al}^{3+}$	7.45 a
100 $\mu\text{M Al}^{3+}$	8.32 a
Variedades	
Tacaná	8.76 a
Inifap	7.40 ab
Jamapa	5.46 b
Veracruz	9.27 a
Tropical	7.07 ab
Grijalva	6.43 ab
8025	8.14 ab
Medellín	7.67 ab
Cotaxtla 91	8.02 ab
Sesentano	7.46 ab

Letras distintas en cada factor indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$). Valores con sombras gris y verde en cada factor identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Al analizar el efecto de la interacción de los factores sobre el peso de la biomasa seca de vainas (Cuadro 33) se observa que la concentración con 100 $\mu\text{M Al}^{3+}$ suministrada a la variedad Tacana superó en 8 g a Jamapa a la cual se le suministró una concentración de 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$. Sin embargo entre variedades Veracruz y Tacaná superaron en un 39.4% el peso de las vainas sobre Jamapa y en donde la concentración con 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$ redujo en un 20.7%.

Esta tendencia fue disminuyendo conforme la concentración fue mayor, de tal manera que con la adición de 100 $\mu\text{M Al}^{3+}$ el peso de las vainas/planta se redujo solo en un 0.45%, en comparación con el testigo (Cuadro 32).

Cuadro 33. Peso de la biomasa seca de las vainas por planta en variedades de frijol tratadas con distintas concentraciones de Al^{3+} .

Variedades	Concentración $\mu M Al^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	7.88 ab	8.15 ab	7.33 ab	8.05 ab	12.38 a
Inifap	7.58 ab	7.03 ab	7.33 ab	7.8 ab	7.25 ab
Jamapa	6.28 ab	4.05 b	4.75 ab	4.68 ab	7.55 ab
Veracruz	9.93 ab	7.00 ab	8.68 ab	8.70 ab	12.03 ab
Tropical	11.68 ab	4.25 ab	6.00 ab	7.00 ab	6.30 ab
Grijalva	6.13 ab	6.28 ab	6.70 ab	5.88 ab	7.18 ab
8025	10.23 ab	5.95 ab	7.90 ab	7.93 ab	8.68 ab
Medellín	5.40 ab	7.85 ab	7.58 ab	8.73 ab	8.75 ab
Cotaxtla 91	8.93 ab	9.28 ab	8.20 ab	8.33 ab	5.38 ab
Sesentano	9.53 ab	6.425 ab	6.25 ab	7.40 ab	7.68 ab

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

6.1.7. Número de semillas/planta

Los resultados por efecto de los factores de estudio en esta investigación para el número de semillas por planta son presentados en el Cuadro 34. Se observan diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) por efecto del factor concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva. Sin embargo, los resultados no muestran tendencia atribuible a éste factor. El mayor número de semillas por planta es registrado en el tratamiento con $100 \mu M$ de Al^{3+} , seguido del testigo. En el análisis por variedades se observan diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$), siendo las variedades 8025 y Medellín las de mayor y menor número de semillas por planta, respectivamente.

Cuadro 34. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre el número de semillas por planta.

Factores	Número de semillas por planta
Concentración	
0 $\mu\text{M Al}^{3+}$	29.025 a
25 $\mu\text{M Al}^{3+}$	23.15 b
50 $\mu\text{M Al}^{3+}$	28.775 ab
75 $\mu\text{M Al}^{3+}$	31.35 a
100 $\mu\text{M Al}^{3+}$	31.85 a
Variedades	
Tacaná	30.55 ab
Inifap	24.70 ab
Jamapa	22.90 b
Veracruz	28.75 ab
Tropical	28.25 ab
Grijalva	30.30 ab
8025	33.45 a
Medellín	31.20 ab
Cotaxtla 91	29.70 ab
Sesentano	28.50 ab

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Al observar el efecto de la interacción de los factores y niveles estudiados (Cuadro 35), pueden clasificarse las respuestas en tres grupos. Las variedades con mayor número de semillas por planta en el tratamiento testigo, entre las que se encuentran Inifap, Tropical y 8025; en un segundo grupo, aquellas que presentan el mayor número de semillas por planta en el tratamiento con la mayor concentración de Al^{3+} evaluada, las variedades Veracruz, Jamapa, Grijalva y Sesentano; y un tercer grupo, en el cual no se muestra tendencia definida por la concentración de Al^{3+} . La variedad Tacaná con una concentración de 100 $\mu\text{M Al}^{3+}$ registró el mayor número de semillas por planta, mientras que, la variedad Veracruz con una concentración de 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$ presentó el menor número de semillas por planta, el cual es inferior en casi 62% a la primera.

Cuadro 35. Número de semillas por planta en variedades de frijol tratadas con distintas concentraciones de Al^{3+} .

Variedades	Concentración $\mu M Al^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	25.25 ab	28.25 ab	28.25 ab	34.50 ab	43.25 a
Inifap	26.75 ab	23.25 ab	24.75 ab	24.25 ab	24.50 ab
Jamapa	25.25 ab	17.25 ab	22.75 ab	22.50 ab	26.75 ab
Veracruz	27.25 ab	16.50 b	30.25 ab	34.75 ab	35.00 ab
Tropical	40.50 ab	17.75 ab	25.75 ab	32.75 ab	24.50 ab
Grijalva	25.75 ab	29.75 ab	30.75 ab	31.50 ab	33.75 ab
8025	39.50 ab	23.25 ab	34.75 ab	33.50 ab	36.25 ab
Medellín	22.25 ab	32.00 ab	31.75 ab	36.00 ab	34.00 ab
Cotaxtla 91	29.50 ab	27.25 ab	32.50 ab	33.00 ab	29.50 ab
Sesentano	28.25 ab	23.00 ab	26.25 ab	30.75 ab	34.25 ab

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

6.1.8. Rendimiento (g planta⁻¹)

En el Cuadro 36 se muestra el efecto de los factores concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva y variedad sobre el rendimiento. Se observa que a pesar de existir diferencias estadísticas entre las concentraciones de Al^{3+} evaluadas ($p \leq 0.05$), éstas no muestran una tendencia definida. El mayor peso de semillas se registró en el tratamiento con $100 \mu M Al^{3+}$, seguido del tratamiento testigo, existiendo entre éstos una diferencia en peso mínima (menos de 0.3 g); mientras que, el menor peso se observó con el tratamiento con $25 \mu M Al^{3+}$. Estos resultados se relacionan en forma directa con los obtenidos en número de semillas (apartado 6.1.7).

En lo que a variedades respecta no se observan diferencias estadísticas significativas en el peso de semillas por planta ($p > 0.05$). La media más alta en peso de semillas se registró en la variedad 8025, la cual superó al menor peso de semilla obtenido en la variedad Jamapa en 33.2%.

Cuadro 36. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre el peso de semillas secas por planta.

Factores	Peso de semillas, g
Concentración	
0 μM Al^{3+}	5.84 ab
25 μM Al^{3+}	4.56 b
50 μM Al^{3+}	5.27 ab
75 μM Al^{3+}	5.72 ab
100 μM Al^{3+}	6.10 a
Variedades	
Tacaná	5.88 a
Inifap	5.48 a
Jamapa	4.06 a
Veracruz	5.87 a
Tropical	5.18 a
Grijalva	5.16 a
8025	6.08 a
Medellín	5.81 a
Cotaxtla 91	5.81 a
Sesentano	5.68 a

Letras distintas en cada factor indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$). Valores con sombras gris y verde en cada factor identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el cuadro 37 se muestra el efecto de la interacción de los factores de estudio sobre el rendimiento (peso de semillas por planta). En éstos resultados se observa que no existieron diferencias estadísticas significativas entre tratamientos ($p > 0.05$). Las variedades Tacaná, Jamapa, Veracruz, Grijalva y Medellín tuvieron su mayor rendimiento (peso de semillas por planta) con el tratamiento con la mayor cantidad de Al^{3+} evaluada (100 μM), mientras que la variedad Cotaxtla 91, es la única que muestra el menor rendimiento con esta concentración de aluminio. Las variedades con mayor rendimiento en el tratamiento testigo fueron la Tropical, la 8025 y la Sesentano, siendo la primera de ellas la más sensible a la presencia de aluminio en la solución

nutritiva; las reducciones oscilan entre el 70 y 35% en los tratamientos con 25 y 75 $\mu\text{M Al}^{3+}$ respectivamente, en comparación con el testigo.

Cuadro 37. Peso de semillas por planta en variedades de frijol tratadas con distintas concentraciones de Al^{3+} .

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	5.10 a	4.58 a	5.03 a	6.28 a	8.40 a
Inifap	5.60 a	5.20 a	4.98 a	5.95 a	5.65 a
Jamapa	4.23 a	3.13 a	3.75 a	3.70 a	5.50 a
Veracruz	5.83 a	3.75 a	5.60 a	6.55 a	7.63 a
Tropical	8.05 a	3.08 a	4.78 a	5.20 a	4.78 a
Grijalva	5.20 a	4.85 a	5.40 a	4.68 a	5.68 a
8025	7.08 a	4.53 a	5.98 a	6.20 a	6.60 a
Medellín	4.00 a	5.88 a	5.95 a	6.55 a	6.68 a
Cotaxtla 91	6.30 a	5.78 a	6.45 a	6.40 a	4.13 a
Sesentano	7.00 a	4.88 a	4.80 a	5.70 a	6.00 a

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

6.1.9. Peso individual de semilla

El peso individual de semilla (Cuadro 38), no se correlaciona en forma directa con el rendimiento obtenido por planta (Cuadro 36) pues existió mayor influencia del número de semillas sobre el rendimiento, que del peso individual de éstas. En cuanto a la concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva, no se observan efectos significativos ($p > 0.05$), a pesar de que el mayor peso individual de semilla se registró en el tratamiento testigo. Sin embargo la diferencia entre éste y el resto de los tratamientos es mínima (0.01 y 0.02 g). Entre variedades, existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$). En la variedad Inifap se registró el mayor peso individual de semilla, y la variedad Jamapa el menor, siendo la diferencia entre éstas de 0.7 g, lo que representa el 27.5%.

Cuadro 38. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al³⁺ y variedad) sobre el peso individual de semilla.

Factores	Peso de cada semilla, g
Concentración	
0 µM Al ³⁺	0.20 a
25 µM Al ³⁺	0.19 a
50 µM Al ³⁺	0.18 a
75 µM Al ³⁺	0.18 a
100 µM Al ³⁺	0.19 a
Variedades	
Tacaná	0.18 bc
Inifap	0.23 a
Jamapa	0.16 c
Veracruz	0.21 ab
Tropical	0.18 bc
Grijalva	0.17 bc
8025	0.18 abc
Medellín	0.19 abc
Cotaxtla 91	0.20 abc
Sesentano	0.20 abc

Letras distintas en cada factor muestran diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$). Valores con sombras gris y verde en cada factor identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

El Cuadro 39 muestra los resultados de la interacción de los factores de estudio sobre el peso individual de semilla. Se observa que no existen diferencias estadísticas significativas entre tratamientos ($p > 0.05$). Las variedades Tropical, Grijalva, Cotaxtla 91 y Sesentano presentan el mayor peso individual de semilla en el tratamiento testigo; mientras que las variedades Tacaná, Jamapa, Veracruz y Medellín, en el tratamiento con 100 µM Al³⁺ registraron el mayor peso individual de semilla.

Cuadro 39. Peso individual de semilla (g) en variedades de frijol tratadas con distintas concentraciones de Al³⁺.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	0.17 a	0.18 a	0.17 a	0.18 a	0.19 a
Inifap	0.22 a	0.23 a	0.21 a	0.25 a	0.23 a
Jamapa	0.17 a	0.14 a	0.16 a	0.16 a	0.20 a
Veracruz	0.21 a	0.23 a	0.20 a	0.19 a	0.23 a
Tropical	0.20 a	0.17 a	0.18 a	0.16 a	0.19 a
Grijalva	0.21 a	0.17 a	0.18 a	0.14 a	0.16 a
8025	0.18 a	0.19 a	0.18 a	0.19 a	0.18 a
Medellín	0.18 a	0.18 a	0.19 a	0.18 a	0.20 a
Cotaxtla 91	0.21 a	0.21 a	0.20 a	0.19 a	0.16 a
Sesentano	0.25 a	0.21 a	0.18 a	0.18 a	0.18 a

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

6.2. Variables fisiológicas

6.2.1. Longitud raíz

La longitud de raíz fue medida en cinco ocasiones a lo largo del experimento, en intervalos de 12 días (Cuadro 40); en todas estas mediciones existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) en las distintas concentraciones de aluminio evaluadas. En la mayoría de los muestreos, la mayor longitud de raíz fue registrada en el tratamiento con 50 μM de Al³⁺; solo en el último (60 ddt) la mayor longitud de raíz fue registrada en el tratamiento con 100 μM Al³⁺. Por efecto de variedades existieron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) en los muestreos realizados a los 12, 24 y 36 ddt. La variedad Inifap mostró la raíz más larga en los cuatro primeros muestreos; mientras que en la menor longitud de raíz se presentó en cada una de las evaluaciones realizadas en distintas variedades.

Cuadro 40. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al³⁺ y variedad) sobre la longitud de raíz (cm).

Factores	Días después de tratamiento				
	12	24	36	48	60
Concentración					
0 µM Al ³⁺	7.53 ab	12.76 ab	14.35 b	14.88 b	14.75 b
25 µM Al ³⁺	6.167 c	9.15 c	11.65 c	12.54 c	12.68 c
50 µM Al ³⁺	10.35 a	14.19 a	16.69 a	17.40 a	17.34 a
75 µM Al ³⁺	8.95 ab	13.36 ab	16.40 a	16.03 ab	17.10 a
100 µM Al ³⁺	8.80 ab	12.69 b	16.25 a	16.73 a	17.38 a
Variedades					
Tacaná	8.06 ab	11.28 b	14.33 a	14.50 a	14.95 a
Inifap	9.41 a	14.33 a	16.08 a	16.58 a	16.15 a
Jamapa	8.77 ab	11.25 b	14.53 a	15.85 a	16.55 a
Veracruz	8.22 ab	12.75 ab	14.70 a	15.30 a	15.30 a
Tropical	8.81 ab	11.23 b	15.38 a	15.15 a	16.10 a
Grijalva	7.92 ab	12.43 ab	14.70 a	16.20 a	16.20 a
8025	8.69 ab	12.08 ab	14.31 a	15.40 a	15.60 a
Medellín	8.38 ab	13.35 ab	15.15 a	14.80 a	14.65 a
Cotaxtla 91	6.38 b	12.43 ab	15.53 a	15.85 a	16.03 a
Sesentano	8.97 a	13.20 ab	16.00 a	15.50 a	16.95 a

Letras distintas en cada columna por factor de estudio, indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde en cada columna por factor identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

La interacción de los factores estudiados (concentración de Al³⁺ y variedades) a los 12 ddt se presentan en el Cuadro 41. La mayor longitud de raíz se presentó en la variedad Veracruz con el tratamiento con 50 µM de Al³⁺; mientras que la menor longitud se registró en esta misma variedad con 25 µM de Al³⁺; la primera superó a la segunda en casi cuatro veces. En las variedades Tacaná, Inifap, Jamapa, Tropical, 8025 y Medellín, también se observa un efecto positivo de una concentración moderada de aluminio (50 µM) sobre la longitud de raíz.

Cuadro 41. Longitud de raíces (cm), 12 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	5.13 defg	4.63 efg	12.75 a	9.63 a-g	8.18 a-g
Inifap	8.33 a-g	10.38 a-f	11.50 abcd	8.25 a-g	8.60 a-g
Jamapa	10.08 a-f	6.58 a-g	11.05 a-e	8.38 a-g	7.75 a-g
Veracruz	5.33 c-g	3.38 g	12.88 a	8.88 a-g	10.63 a-f
Tropical	8.88 a-g	6.43 a-g	11.75 abc	8.38 a-g	8.63 a-g
Grijalva	5.75 a-g	6.60 a-g	9.25 a-g	8.13 a-g	9.88 a-g
8025	9.00 a-g	6.38 a-g	9.75 a-g	9.63 a-g	8.63 a-g
Medellín	8.00 a-g	8.10 a-g	9.70 a-g	8.50 a-g	7.58 a-g
Cotaxtla 91	7.00 a-g	4.70 efg	5.58 c-g	7.63 a-g	7.00 a-g
Sesentano	7.85 a-g	4.50 fg	9.25 a-g	12.13 ab	11.13 a-e

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

A los 24 ddt se presentaron diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) en la longitud de raíz (Cuadro 42). En esta evaluación, al igual que en la realizada a los 12 ddt, la variedad Veracruz con $50 \mu\text{M Al}^{3+}$ tuvo la menor longitud de raíz; asimismo en las variedades Tacaná, Veracruz, Grijalva y Medellín se registró la mayor longitud de raíz con esta misma concentración de aluminio. Solo las variedades Jamapa y Cotaxtla 91 mostraron inhibición en el crecimiento radical con la mayor concentración de Al^{3+} evaluada en el experimento.

La variedad Inifap con una concentración de $50 \mu\text{M Al}^{3+}$ a los 36 después de la adición con aluminio, nuevamente presentó la mayor longitud de raíz (Cuadro 43); la cual fue más larga en casi 13 cm a la raíz más corta registrada en esta evaluación y que correspondió a la variedad Tacana con una concentración de $25 \mu\text{M Al}^{3+}$. En este muestreo ninguna variedad mostró la menor longitud en el tratamiento con $100 \mu\text{M Al}^{3+}$.

Cuadro 42. Longitud de raíces (cm), 24 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	12.13 a-h	6.88 gh	14.00 a-e	11.50 b-h	11.88 b-h
Inifap	13.63 a-e	10.88 b-h	17.75 a	14.13 abcd	15.25 abcd
Jamapa	12.75 b-h	10.38 c-h	10.88 b-h	12.38 a-g	9.88 d-h
Veracruz	14.50 b-h	6.63 h	15.00abcd	12.88 b-h	14.75 abcd
Tropical	12.38 a-g	7.50 fgh	12.00 b-h	13.00 b-h	11.25 b-h
Grijalva	11.50 b-h	12.00 b-h	14.63abcd	12.00 b-h	12.00 b-h
8025	11.75 b-h	8.38 efgh	14.25abcd	14.50 b-h	11.50 b-h
Medellín	12.50 a-g	12.00 b-h	15.25abcd	12.50 a-g	14.50 b-h
Cotaxtla 91	13.63 a-e	9.88 d-h	12.50 a-g	16.50 ab	9.63 defg
Sesentano	12.88 b-h	7.00 gh	15.63 abc	14.25 abcd	16.25 ab

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Cuadro 43. Longitud de raíces (cm), 36 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	14.63 a-h	7.25 g	15.88 a-h	16.50 a-h	17.38 abcd
Inifap	14.50 a-g	12.88 a-g	20.00 a	15.75 a-h	17.25 a-e
Jamapa	14.50 a-g	13.38 a-g	13.63 a-g	14.50 a-g	16.63 a-h
Veracruz	15.25 a-h	10.63 cdefg	17.00 a-h	13.63 a-g	17.00 a-h
Tropical	12.38 b-g	10.00 efg	17.75 abcd	19.63 ab	17.13 a-e
Grijalva	12.00 c-g	14.75 a-h	17.13 a-e	16.13 a-h	13.88 a-g
8025	15.00 a-h	9.75 fg	15.93 a-h	18.50 abc	12.38 b-g
Medellín	14.63 a-h	12.50 b-g	16.75 a-h	15.00 a-h	16.88 a-h
Cotaxtla91	14.38 a-g	13.00 a-g	16.75 a-h	17.75 abcd	15.75 a-h
Sesentano	16.25 a-h	12.38 b-g	16.13 a-h	17.00 a-h	18.25 abc

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

La longitud de raíz determinada a los 48 ddt, mostró diferencias estadísticas entre tratamientos ($p \leq 0.05$), como se observa en el Cuadro 44; y se mantiene la tendencia registrada en la evaluación anterior; las variedades Tacana e Inifap, la primera con 25 y la segunda con 50 $\mu\text{M Al}^{3+}$ tuvieron la raíz más larga y más corta, respectivamente. La diferencia en longitud de raíz en las variedades mencionadas es de 12.5%. Es importante destacar que en la variedad Tacaná en el tratamiento con 50 $\mu\text{M Al}^{3+}$, la raíz tuvo un crecimiento mayor en 14.4% a la registrada en el tratamiento testigo.

Cuadro 44. Longitud de raíces (cm), 48 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	15.25 abcd	8.00 d	16.50 abc	15.50 abc	17.25 abc
Inifap	16.00 abc	13.38 abcd	19.50 a	16.50 abc	17.50 abc
Jamada	15.75 abc	15.00 abcd	16.00 abc	14.25 abcd	18.25 ab
Veracruz	16.00 abc	12.25 abcd	17.75 ab	13.75 abcd	16.75 abc
Tropical	13.00abcd	10.25 cd	18.00 ab	18.75 ab	16.00 abc
Grijalva	13.25 abcd	17.25 abc	18.50 ab	15.50 abc	16.50 abc
8025	15.75 abc	11.50 bcd	17.00 abc	18.25 ab	14.50 abcd
Medellín	13.50 abcd	12.25 abcd	17.75 ab	13.25 abcd	17.25 abc
Cotaxtla 91	14.25 abcd	13.25 abcd	17.25 abc	17.50 abc	17.00 abc
Sesentano	16.00 abc	12.25 abcd	15.75 abc	17.00 abc	16.50 abc

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

La tendencia mostrada en la longitud de raíz cambió al realizar el último muestreo (Cuadro 45), observándose la mayor longitud de raíz en la variedad Tropical con una concentración de 50 $\mu\text{M Al}^{3+}$, superando a la variedad Tacaná con una concentración de 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$ en 61%, ésta última con la menor longitud de raíz de este muestreo. Se observa también que en las variedades Tacaná, Jamapa, Veracruz y Cotaxtla 91, se determinó la mayor longitud de raíz en el tratamiento conteniendo 100 $\mu\text{M Al}^{3+}$, indicando un efecto positivo de este elemento sobre el crecimiento de raíz.

Cuadro 45. Longitud de raíces (cm), 60 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	14.75 abcd	8.50 d	16.25 abcd	17.00 abc	18.25 abc
Inifap	15.25 abcd	12.50 cd	16.25 abcd	18.75 abc	18.00 abc
Jamapa	16.25 abcd	15.00 abcd	16.00 abcd	15.75 abcd	19.75 abc
Veracruz	14.50 abcd	12.50 cd	17.00 abc	15.50 abcd	17.00 abc
Tropical	12.50 cd	11.75 cd	21.75 a	18.50 abc	16.00 abcd
Grijalva	12.75 abc	16.00 abcd	18.75 abc	17.25 abc	16.25 abcd
8025	15.00 abcd	12.50 cd	17.00 abc	17.75 abc	15.75 abcd
Medellín	15.00 abcd	12.00 cd	17.25 abc	12.25 cd	16.75 abc
Cotaxtla 91	14.75 abcd	13.00 bcd	16.88 abc	17.50 abc	18.00 abc
Sesentano	16.75 abc	13.00 bcd	16.25 abcd	20.75 ab	18.00 abc

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

6.2.2. Volumen de raíz

Al igual que en el caso de longitud de raíz, en la variable volumen de raíz se realizaron cinco evaluaciones, en intervalos de 12 días a lo largo del experimento. En el cuadro 46 se muestra la influencia de los factores de estudio por separado sobre el volumen radical; y se observan diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$) por efecto de la concentración de aluminio en todas las evaluaciones; mientras que solo en las tres primeras (12 y 24 ddt) por efecto de variedad. En lo que a la concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva respecta, no se observa una tendencia clara de ésta sobre el volumen radical. Por variedades, en general, las variedades 8025 e Inifap, presentaron los mayores volúmenes de raíz en los distintos muestreos.

Cuadro 46. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al³⁺ y variedad) sobre el volumen radical (mL).

Factores	Días después de tratamiento				
	12	24	36	48	60
Concentración					
0 $\mu\text{M Al}^{3+}$	7.33 a	17.80 b	23.05 bc	24.90 ab	29.45 ab
25 $\mu\text{M Al}^{3+}$	5.53 b	11.75 c	18.50 c	22.45 b	25.64 b
50 $\mu\text{M Al}^{3+}$	8.65 a	21.35 a	26.08 ab	27.95 a	31.20 a
75 $\mu\text{M Al}^{3+}$	8.05 a	21.83 a	27.78 a	25.73 ab	31.05 a
100 $\mu\text{M Al}^{3+}$	8.40 a	19.35 ab	26.38 ab	27.35 ab	34.65 a
Variedades					
Tacaná	7.15 ab	17.20 ab	24.75 a	26.50 a	33.00 a
Inifap	8.65 a	22.40 a	29.30 a	29.90 a	31.75 a
Jamapa	7.80 ab	14.15 b	21.85 a	23.75 a	28.40 a
Veracruz	7.35 ab	18.85 ab	23.15 a	25.20 a	29.60 a
Tropical	6.10 b	15.00 b	22.25 a	22.80 a	29.35 a
Grijalva	7.65 ab	18.85 ab	25.85 a	25.45 a	30.25 a
8025	8.75 a	21.15 a	26.40 a	30.50 a	35.10 a
Medellín	7.55 ab	19.25 ab	22.15 a	23.25 a	28.34 a
Cotaxtla 91	6.45 ab	17.60 ab	23.00 a	24.45 a	29.95 a
Sesentano	8.45 a	19.70 ab	24.75 a	24.95 a	28.25 a

Letras distintas en cada columna por factor de estudio, indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde en cada columna por factor identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el Cuadro 47, se observan los volúmenes de raíz determinados 12 ddt. Las variedades Tacaná, Inifap y Jamapa mostraron los mayores valores de volumen radical con una concentración aluminio en la solución nutritiva de 50 μM . La única variedad con mayor volumen radical en el tratamiento testigo fue la 8025; mientras que el menor volumen radical se determinó en la variedad Tacana con una concentración de 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$.

Cuadro 47. Volumen de raíces (mL), 12 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	7.0 abcde	3.75 e	10.5 abc	6.5 abcde	8.0 abcde
Inifap	6.5 abcde	8.75 abcde	10.0 abcde	8.75 abcde	9.25 abcde
Jamapa	9.0 abcde	6.00 abcde	10.25 abcd	6.75 abcde	7.0 abcde
Veracruz	5.5 abcde	4.25 cde	8.75 abcde	9.5 abcde	8.75 abcde
Tropical	7.0 abcde	4.0 de	6.25 abcde	6.25 abcde	7.0 abcde
Grijalva	6.5 abcde	5.25 abcde	8.0 abcde	9.0 abcde	9.5 abcde
8025	11.5 a	6.5 abcde	9.5 abcde	8.5 abcde	7.75 abcde
Medellín	5.5 abcde	8.0 abcde	7.75 abcde	8.5 abcde	8.0 abcde
Cotaxtla 91	7.25abcde	4.25 cde	5.75 abcde	7.0 abcde	8.0 abcde
Sesentano	7.5 abcde	4.50 bcde	9.75 abcde	9.75 abcde	10.75 ab

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

A los 24 ddt (Cuadro 48), la variedad Inifap presentó el mayor valor en esta variable en el tratamiento con $50 \mu\text{M Al}^{3+}$, mientras que, en las variedades Veracruz, Grijalva y Sesentano tuvieron mayor volumen radical con la concentración de aluminio más alta evaluada en esta investigación. A diferencia de la evaluación anterior, en el testigo, ninguna variedad mostró el mayor volumen de raíces. Nuevamente, el menor volumen radical fue registrado en la concentración $25 \mu\text{M Al}^{3+}$, en la variedad Tacaná.

A los 36 ddt (Cuadro 49), se observaron diferencias estadísticas significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$) en el volumen de raíces; no obstante, no se observa una tendencia definida por la concentración de aluminio evaluada. La variedad Inifap presentó el volumen radical mayor con el tratamiento con $50 \mu\text{M Al}^{3+}$, de la misma manera que en la evaluación anterior a ésta. Esta variedad supera a la Veracruz crecida en solución conteniendo $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ en casi tres veces. Con excepción de la variedad Medellín, el menor volumen radical se presentó en las variedades con el tratamiento con $25 \mu\text{M Al}^{3+}$.

Cuadro 48. Volumen de raíces (mL), 24 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	16.8 abcd	6.25 dc	22.00 abc	18.50 abcd	22.5 ab
Inifap	20.0 abcd	15.25 bcd	32.50 a	25.75 ab	18.5 abcd
Jamapa	16.0 bcd	11.25 bcd	14.25 bcd	18.5 abcd	10.75 bcd
Veracruz	15.5 bcd	10.25 bcd	19.50 abcd	23.5 ab	25.5 ab
Tropical	15.25 bcd	5.75 d	17.25 abcd	20.0 abcd	16.75 abcd
Grijalva	19.75 abcd	14.25 bcd	19.50 abcd	19.75 abcd	21.0 abcd
8025	21.3 abcd	14.50 bcd	23.75 ab	25.75 ab	20.5 abcd
Medellín	14.75 bcd	17.25 abcd	22.75 ab	21.75 abc	19.75 abc
Cotaxtla 91	18.8 abcd	12.25 bcd	19.5 abcd	22.75 ab	14.75 bcd
Sesentano	20.0 abcd	10.50 bcd	22.5 ab	22.0 abcd	23.5 ab

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Cuadro 49. Volumen de raíces (mL), 36 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	25.00 ab	12.00 b	26.00 ab	28.00 ab	32.75 ab
Inifap	25.50 ab	26.25 ab	35.00 a	29.75 ab	30.00 ab
Jamapa	22.00 ab	16.75 ab	25.00 ab	24.00 ab	21.50 ab
Veracruz	25.50 ab	11.75 b	22.25 ab	28.50 ab	27.75 ab
Tropical	23.75 ab	12.00 b	19.25 ab	33.25 ab	23.00 ab
Grijalva	21.00 ab	26.75 ab	29.00 ab	25.00 ab	27.50 ab
8025	25.50 ab	19.25 ab	28.50 ab	31.75 ab	27.00 ab
Medellín	17.00 ab	22.25 ab	23.50 ab	22.50 ab	25.50 ab
Cotaxtla 91	21.00 ab	19.00 ab	26.50 ab	25.25 ab	23.25 ab
Sesentano	24.25 ab	19.00 ab	25.75 ab	29.75 ab	25.50 ab

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el muestreo realizado a los 48 ddt (Cuadro 50) no se observan diferencias estadísticas significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$). La variedad Inifap, en esta evaluación, mantuvo la tendencia del muestreo anterior, con el mayor

volumen radical en la concentración de 50 $\mu\text{M Al}^{3+}$. Las variedades Tropical y Veracruz tuvieron el menor volumen radical en esta evaluación y fueron superadas por la variedad Inifap en casi 57%.

Cuadro 50. Volumen de raíces (mL), 48 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	25.00 a	17.25 a	26.75 a	29.00 a	34.50 a
Inifap	29.00 a	26.50 a	39.50 a	24.50 a	30.00 a
Jamapa	21.75 a	22.25 a	29.50 a	20.75 a	24.50 a
Veracruz	26.00 a	17.00 a	31.00 a	23.00 a	29.50 a
Tropical	27.25 a	17.00 a	18.00 a	28.75 a	23.00 a
Grijalva	22.00 a	31.00 a	29.75 a	21.00 a	23.50 a
8025	31.00 a	23.50 a	33.50 a	33.50 a	31.00 a
Medellín	20.00 a	22.50 a	22.75 a	26.50 a	24.50 a
Cotaxtla 91	23.00 a	23.50 a	25.75 a	24.00 a	26.00 a
Sesentano	24.00 a	24.00 a	23.50 a	26.25 a	27.00 a

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En la última evaluación de volumen radical (Cuadro 51) realizada 60 ddt; se observan diferencias estadísticas entre tratamientos ($p \leq 0.05$); no obstante, no se muestra una tendencia clara en donde se atribuye que éstas son ocasionadas por las concentraciones de aluminio abastecidas a la solución nutritiva. La variedad Tacana con una concentración de 100 $\mu\text{M Al}^{3+}$ tuvo el volumen radical mayor; y con una concentración de 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$ el menor; existiendo una diferencia entre éstos de casi 57%. Es pertinente indicar que solo en la variedad Medellín registró el volumen radical mayor en el tratamiento testigo.

Cuadro 51. Volumen de raíces (mL), 60 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	30.50 ab	20.50 b	32.75 ab	35.75 ab	45.50 a
Inifap	31.00 ab	26.50 ab	32.75 ab	30.75 ab	37.75 ab
Jamapa	26.75 ab	23.75 ab	33.25 ab	26.75 ab	31.50 ab
Veracruz	28.00 ab	21.25 ab	29.00 ab	31.50 ab	38.25 ab
Tropical	29.50 ab	22.25 ab	31.00 ab	33.00 ab	31.00 ab
Grijalva	25.25 ab	35.25 ab	32.00 ab	27.00 ab	31.75 ab
8025	40.00 ab	28.25 ab	29.50 ab	40.75 ab	37.00 ab
Medellín	23.00 ab	28.68 ab	29.00 ab	24.50 ab	36.50 ab
Cotaxtla 91	28.00 ab	24.50 ab	38.25 ab	29.75 ab	29.25 ab
Sesentano	32.50 ab	25.50 ab	24.50 ab	30.75 ab	28.00 ab

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

6.2.3. Unidades SPAD

Las unidades SPAD fueron determinadas en intervalos de 12 días durante el experimento. El efecto de los factores de estudio (concentración de aluminio y variedades) sobre éstas se presenta en el Cuadro 52. Las concentraciones de aluminio no afectaron significativamente ($p > 0.05$) el valor de las unidades SPAD. Sin embargo si es posible observar un efecto de las distintas variedades evaluadas. Es interesante observar que a diferencia de otros indicadores evaluados en esta investigación, las unidades SPAD en el tratamiento con 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$, no son las de los valores más bajos. Es evidente la disminución de las unidades SPAD tanto por efecto del factor concentración de aluminio como del factor variedad, a medida que los días de tratamiento incrementa; lo anterior, probablemente debido al proceso natural de senescencia en las plantas.

Cuadro 52. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al³⁺ y variedad) sobre el valor de unidades SPAD.

Factores	Días después de tratamiento				
	12	24	36	48	60
Concentración					
0 µM Al ³⁺	43.54 a	41.92 a	36.50 a	36.85 ab	32.90 a
25 µM Al ³⁺	43.23 a	42.85 a	38.00 a	37.83 a	33.35 a
50 µM Al ³⁺	43.35 a	42.82 a	37.08 a	36.32 ab	33.45 a
75 µM Al ³⁺	44.88 a	42.64 a	36.56 a	35.43 b	32.95 a
100 µM Al ³⁺	43.67 a	42.59 a	36.74 a	35.90 ab	32.39 a
Variedades					
Tacaná	44.27 abc	43.70 abc	38.23 ab	36.72 abc	34.47 ab
Inifap	45.16 ab	44.51 ab	38.95 a	39.40 a	35.73 a
Jamapa	46.95 a	45.04 a	37.63 abc	36.48 abc	33.17 ab
Veracruz	41.82 c	40.06 d	35.45 bc	35.83 bc	32.29 ab
Tropical	44.02 abc	43.52 abc	37.28 abc	36.52 abc	33.91 ab
Grijalva	42.78 bc	42.04 bcd	37.41 abc	37.09 abc	31.88 ab
8025	44.00 abc	42.80 abcd	36.16 abc	36.16 abc	33.67 ab
Medellín	43.07 bc	40.56 d	34.98 c	34.20 c	31.33 ab
Cotaxtla 91	41.62 c	40.94 cd	35.01 c	34.49 bc	30.28 b
Sesentano	43.66 bc	42.48 abcd	38.68 a	37.78 ab	33.36 ab

Letras distintas en cada columna por factor de estudio, indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde en cada columna por factor identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

A los 12 ddt (Cuadro 53) los valores de unidades SPAD oscilaron entre 39.28 y 49.65. Estos valores fueron registrados en las variedades Jamapa y Cotaxtla 91, respectivamente, en el tratamiento con 100 µM Al³⁺. En este tratamiento las variedades Inifap, Grijalva y 8025 también presentan menor valor de unidades SPAD.

Cuadro 53. Unidades SPAD, a los 12 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	45.25 abc	40.55 bc	44.88 abc	45.25 abc	45.40 abc
Inifap	44.98 abc	46.03 abc	45.43 abc	47.10 abc	42.28 abc
Jamapa	47.30 abc	46.48 abc	43.30 abc	48.03 ab	49.65 a
Veracruz	41.85 abc	40.58 bc	41.63 abc	41.48 abc	43.48 abc
Tropical	45.85 abc	39.28 abc	43.98 abc	45.68 abc	44.63 abc
Grijalva	43.68 abc	43.40 abc	41.55 abc	43.98 abc	41.48 abc
8025	43.55 abc	44.38 abc	43.25 abc	45.55 abc	43.25 abc
Medellín	40.38 bc	44.38 abc	43.38 abc	42.80 abc	44.40 abc
Cotaxtla 91	40.18 abc	43.73 abc	42.83 abc	42.03 abc	39.28 c
Sesentano	42.35 abc	42.80 abc	43.28 abc	47.00 abc	42.88 abc

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Respecto a la interacción entre los factores de estudio a los 24 ddt (Cuadro 54) existieron diferencias estadísticas significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$). La variedad Jamapa con una concentración de $100 \mu\text{M Al}^{3+}$ en el segundo muestreo realizado mantuvo el mayor valor unidades SPAD, y de la misma manera la variedad Cotaxtla 91 el menor, pero en el tratamiento testigo. Esta variedad Jamapa superó estadísticamente 9.33 unidades SPAD a Cotaxtla 91 sin adición de aluminio, mostrando un comportamiento de igual manera Jamapa sobre Veracruz del 11% y donde la concentración con $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ supero numéricamente con un 2.2% al testigo.

En la evaluación de las unidades SPAD total realizada a los 36 ddt (Cuadro 55), se presentaron diferencias estadísticas significativas entre tratamientos ($p \leq 0.05$), pero éstas no muestran una tendencia que pueda ser relacionada con los tratamientos evaluados. El valor más alto se registró en la variedad Inifap con una concentración de $75 \mu\text{M Al}^{3+}$; en esta misma concentración se presentó el menor valor clorofila total en la variedad Cotaxtla 91. Las variedades Inifap y 8025 presentan menores unidades SPAD en el tratamiento testigo; mientras que las variedades Tacana y Tropical el valor más alto en dicho tratamiento. Es

importante destacar que en siete de las diez variedades, las unidades SPAD fueron mayores en el tratamiento con 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$.

Cuadro 54. Unidades SPAD a los 24 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	41.63abc	45.43 abc	44.30 abc	46.13 ab	43.33 abc
Inifap	43.28 abc	46.45 ab	46.28 ab	43.45 abc	43.08 abc
Jamapa	44.28 abc	45.43 abc	43.55 abc	44.53 abc	47.43 a
Veracruz	40.15 abc	40.83 abc	40.15 abc	39.53 abc	39.78 abc
Tropical	44.15 abc	41.63 abc	43.63 abc	43.38 abc	44.80 abc
Grijalva	43.85 abc	43.60 abc	41.13 abc	40.53 abc	41.10 abc
8025	41.85 abc	42.95 abc	42.95 abc	43.20 abc	43.03 abc
Medellín	39.00 bc	41.05 abc	40.75 abc	40.15 abc	41.83 abc
Cotaxtla 91	38.10 c	41.08 abc	43.80 abc	42.53 abc	39.20 bc
Sesentano	43.03 abc	42.38 abc	41.65 abc	43.00 abc	42.33 abc

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Cuadro 55. Unidades SPAD, a los 36 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	41.13 abc	37.08 abcd	37.00 abcd	37.18 abcd	38.75abcd
Inifap	35.10 abcd	38.00 abcd	41.53 ab	41.83 a	38.30abcd
Jamapa	37.08 abcd	40.63 abc	36.55 abcd	35.60 abcd	38.28abcd
Veracruz	34.15 abcd	40.03 abcd	33.43 bcd	36.18 abcd	33.45abcd
Tropical	39.40 abcd	35.00 abcd	37.50 abcd	36.73 abcd	37.88abcd
Grijalva	36.78 abcd	38.20 abcd	37.60 abcd	37.40 abcd	36.95abcd
8025	34.48 abcd	37.93 abcd	36.03 abcd	36.30 abcd	36.08abcd
Medellín	35.55 abcd	34.15 abcd	36.85 abcd	33.55 abcd	34.78abcd
Cotaxtla 91	33.13 cd	38.78 abcd	35.53 abcd	31.73 d	35.90abcd
Sesentano	38.20 abcd	40.18 abc	38.83 abcd	39.13 abcd	37.08abcd

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Las unidades SPAD determinadas a los 48 ddt (Cuadro 56), se observaron las mismas tendencias que en la evaluación anterior. Las variedades Inifap y la Cotaxtla 91, presentaron el mayor y el menor valor de unidades SPAD, respectivamente, en el tratamiento con una concentración de 75 $\mu\text{M Al}^{3+}$.

En el último muestreo realizado respecto a las unidades SPAD (Cuadro 57), no se observan diferencias estadísticas entre tratamientos ($p > 0.05$). Los valores oscilaron entre 27.53 y 39.57, y al igual que en las evaluaciones anteriores no existe una tendencia atribuible a los tratamientos.

Cuadro 56. Unidades SPAD, a los 48 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	39.60 abcd	38.53 abcd	34.00 abcd	34.20 abcd	37.25 abcd
Inifap	36.95 abcd	37.70 abcd	41.23 abc	43.03 a	38.08 abcd
Jamapa	37.68 abcd	40.28 abcd	35.50 abcd	32.68 bcd	36.25 abcd
Veracruz	37.37 abcd	38.83 abcd	32.15 cd	36.18 abcd	34.60 abcd
Tropical	38.23 abcd	36.90 abcd	35.08 abcd	35.28 abcd	37.13 abcd
Grijalva	36.00 abcd	35.85 abcd	41.58 ab	34.63 abcd	37.40 abcd
8025	36.80 abcd	37.18 abcd	36.18 abcd	35.55 abcd	35.08 abcd
Medellín	35.00 abcd	34.30 abcd	35.13 abcd	33.63 bcd	32.93 bcd
Cotaxtla 91	32.73 bcd	38.05 abcd	36.65 abcd	31.00 d	34.03 abcd
Sesentano	38.18 abcd	40.65 abc	35.68 abcd	38.15 abcd	36.25 abcd

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Cuadro 57. Unidades SPAD, a los 60 días después de la aplicación de tratamientos.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	33.95 a	34.18 a	36.05 a	34.18 a	34.00 a
Inifap	35.43 a	31.83 a	36.05 a	39.53 a	35.80 a
Jamapa	35.30 a	34.38 a	31.43 a	31.28 a	33.45 a
Veracruz	33.95 a	35.68 a	30.58 a	30.90 a	30.33 a
Tropical	35.05 a	33.15 a	32.30 a	35.58 a	33.48 a
Grijalva	27.53 a	32.03 a	35.33 a	31.10 a	33.43 a
8025	34.03 a	32.45 a	34.40 a	34.05 a	33.40 a
Medellín	31.68 a	28.68 a	34.45 a	30.78 a	31.08 a
Cotaxtla 91	28.78 a	32.93 a	32.78 a	28.00 a	28.90 a
Sesentano	33.28 a	38.25 a	31.13 a	34.13 a	30.00 a

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

6.2.4 Análisis nutrimental

Los resultados del análisis nutrimental *in planta* en función de los factores probados (concentración de Al^{3+} y variedad), en hoja, vástago y raíz, son mostrados en los siguientes cuadros. Así como las medias de la concentración en mg/kg de materia seca, obtenidas una vez realizado el ANVA en cada uno de los nutrimentos evaluados, su determinación se llevó a cabo a los 52 días después de la siembra o 23 días después de iniciar los tratamientos con Al^{3+} .

Respecto a la concentración de P en hoja, por efecto de los factores en estudio (Cuadro. 58), se observan diferencias significativas ($p \leq 0.05$) en plantas crecidas en solución conteniendo 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$ (10.69 mg kg^{-1} de P), incrementándose en un 63.2% respecto del testigo, mientras que la menor se observa a los 50 $\mu\text{M Al}^{3+}$ (6.02 mg kg^{-1}). En tallo no se observan diferencias estadísticas ($p > 0.05$) entre tratamientos, aunque la mayor acumulación de este nutrimento se presenta en plantas crecidas en solución conteniendo 100 $\mu\text{M Al}^{3+}$ (6.43 mg kg^{-1} de P). Por su parte en raíz la mayor acumulación de P se presenta en plantas sometidas al tratamiento con 75 $\mu\text{M Al}^{3+}$; en estas plantas el incremento en la acumulación de P es del orden de 38.3% respecto al testigo.

Al analizar el factor variedad, ni en hoja ni en tallo se observan diferencias significativas entre tratamientos ($p > 0.05$). Sin embargo, en tejido foliar la tendencia fue a acumularse más en P en la variedad Cotaxtla 91; mientras que en tallo la mayor acumulación se presentó en la variedad Tropical. En raíz si se observaron diferencias significativas ($p \leq 0.05$), siendo la Tropical la variedad que mayor acumulación de P en tejido (14.65 mg kg^{-1} de P) incremento del 83% respecto a la variedad Cotaxtla 91.

Cuadro 58. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre la concentración nutrimental de P (mg kg^{-1}).

Factores	Parte Vegetal		
	Hoja	Tallo	Raíz
Concentración			
0 $\mu\text{M Al}^{3+}$	6.55 ab	4.75 a	9.04 c
25 $\mu\text{M Al}^{3+}$	10.69 a	5.5 a	11.98 ab
50 $\mu\text{M Al}^{3+}$	6.02 b	5.2 a	8.53 c
75 $\mu\text{M Al}^{3+}$	7.62 ab	4.9 a	12.50 a
100 $\mu\text{M Al}^{3+}$	6.79 ab	6.43 a	10.24 bc
Variedades			
Tacaná	6.88 a	4.63 a	10.21 b
Inifap	8.02 a	5.10 a	10.8 b
Jamapa	6.93 a	5.74 a	11.49 ab
Veracruz	6.84 a	5.05 a	11.35 ab
Tropical	5.65 a	8.24 a	14.65 a
Grijalva	8.6 a	5.43 a	9.19 b
8025	7.71 a	5.11 a	10.55 b
Medellín	7.37 a	4.4 a	9.2 b
Cotaxtla 91	11.70 a	4.84 a	8 b
Sesentano	5.64 a	4.99 a	9.1 b

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

La interacción de los factores estudiados (concentración de Al^{3+} y variedades) se observan diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre tratamientos (Cuadro. 59). La mayor concentración de P en hoja fue obtenida en la variedad Cotaxtla

91 con un incremento de 26.6 mg kg⁻¹ sobre Veracruz a una concentración de 75 μM Al³⁺ en la solución nutritiva.

Cuadro 59. Concentración de P (mg kg⁻¹) en hoja por interacción de los factores de estudio.

Variedades	Concentración μM Al ³⁺				
	0	25	50	75	100
Tacaná	6.71 b	12.19 ab	3.97 b	7.4 b	4.13 b
Inifap	7.84 b	15.08 ab	5.61 b	4.9 b	6.64 b
Jamapa	7.2 b	7.79 b	6.17 b	6.83 b	6.63 b
Veracruz	4.95 b	11.37 ab	7.45 b	3.09 b	7.36 b
Tropical	5.4 b	6.33 b	6.54 b	3.66 b	6.32 b
Grijalva	8.57 ab	11.81 ab	9.97 ab	3.95 b	8.71 ab
8025	5.34 b	15.34 ab	4.14 b	4.98 b	8.76 ab
Medellín	6.53 b	10.25 ab	5.75 b	7.52 b	6.82 b
Cotaxtla 91	6.01 b	11.04 ab	4.39 b	29.69 a	7.37 b
Sesentano	6.94 b	5.72 b	6.22 b	4.16 b	5.16 b

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Para el tallo (Cuadro 60) la interacción de los factores muestra un incremento significativo ($p \leq 0.05$) en la acumulación de P en variedad Tropical con un incremento de 18.81 mg kg⁻¹ cuando fue sometida a 100 μM Al³⁺ respecto de la Tacaná a 50 μM Al³⁺. Aunque es decremento no fue significativo ($p > 0.05$) respecto a las demás interacciones.

La concentración de P en raíz por efecto de los factores de estudio (Cuadro 61). La variedad Tropical mostró diferencias estadísticas ($p \leq 0.05$) en la acumulación de este elemento en 14.28 mg kg⁻¹ a una concentración de 100 μM Al³⁺ respecto de la variedad Grijalva a 50 μM Al³⁺.

Cuadro 60. Concentración de P (mg kg⁻¹) en tallo por interacción de los factores de estudio.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	4.68 b	5.42 b	3.03 b	5.35 b	4.64 b
Inifap	6.66 b	4.58 b	5.3 b	5.03 b	3.92 b
Jamapa	5.37 b	7.09 b	6.38 b	5.91 b	3.93 b
Veracruz	4.6 b	5.01 b	5.5 b	5.59 b	4.57 b
Tropical	3.99 b	5.82 b	6.32 b	3.25 b	21.84 a
Grijalva	4.84 b	6.86 b	4.56 b	4.29 b	6.61 b
8025	4.96 b	4.52 b	5.71 b	6.35 b	4 b
Medellín	4.96 b	4.05 b	4.87 b	4.37 b	3.77 b
Cotaxtla 91	4 b	5.63 b	5.29 b	3.87 b	5.41 b
Sesentano	3.47 b	6 b	5.07 b	4.79 b	5.62 b

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Cuadro 61. Concentración de P (mg kg⁻¹) en raíz por interacción de los factores de estudio.

Variedades	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	9.67 a-e	9.99 a-e	8.35 a-e	15.41 abc	7.66 b-e
Inifap	9.13 a-e	10.91 a-e	9.8 a-e	11.5 a-e	12.63 a-e
Jamapa	9.94 a-e	16.76 a-e	9.78 a-e	12.26 a-e	8.72 a-e
Veracruz	8.73 a-e	12.92 a-e	11.22 a-e	12.48 a-e	11.39 a-e
Tropical	11.23 a-e	14.38 a-d	14.11 a-d	15.55 abc	17.98 a
Grijalva	7.5 b-e	11 a-e	3.7 e	14.56 a-d	9.2 a-e
8025	8.17 a-e	13.76 a-e	9.14 a-e	12.52 a-e	9.15 a-e
Medellín	10.67 a-e	7.51 b-e	8.66 a-e	11.29 a-e	7.84 b-e
Cotaxtla 91	7.06 b-e	11.26 a-e	4.5 de	8.45 a-e	8.79 a-e
Sesentano	8.29 a-e	11.3 a-e	6.06 cde	11 a-e	8.78 a-e

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el Cuadro 62 se observa que la concentración de K en hoja no es afectada significativamente ($p > 0.05$). Sin embargo, se observa un valor más alto en plantas tratadas con $100 \mu\text{M Al}^{3+}$. Entre variedades Veracruz acumuló más K en el tejido. Para el caso del tallo y raíz existen diferencias estadísticas ($p \leq 0.05$) en la acumulación de K en un 40% más en la variedad Tacaná e Inifap en tallo. En raíz a menor concentración de Al^{3+} mayor acumulación de K; se observó en la variedad Inifap un incremento del 24.4% respecto de Tacana.

Cuadro 62. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre la concentración nutrimental de K (mg kg^{-1}).

Factores	Parte Vegetal		
	Hoja	Tallo	Raíz
Concentración			
0 $\mu\text{M Al}^{3+}$	23.62 a	24.44 a	30.94 a
25 $\mu\text{M Al}^{3+}$	27.62 a	23.67 ab	25.88 bc
50 $\mu\text{M Al}^{3+}$	23.22 a	25.27 a	24.49 c
75 $\mu\text{M Al}^{3+}$	22.20 a	22.17 ab	30.01 ab
100 $\mu\text{M Al}^{3+}$	32.84 a	20.31 b	29.97 ab
Variedades			
Tacan	24.23 a	19.75 b	26.82 ab
Inifap	23.38 a	19.75 b	33.35 a
Jamapa	27.75 a	25.15 ab	27.52 ab
Veracruz	37.93 a	23.63 ab	31.78 a
Tropical	24.39 a	21.29 b	28.16 ab
Grijalva	28.77 a	23.35 ab	27.45 ab
8025	22.95 a	27.76 a	27.52 ab
Medellín	25.41 a	23.11 ab	28.59 ab
Cotaxtla 91	21.94 a	22.14 ab	24 b
Sesentano	22.23 a	23.03 ab	27.38 ab

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el Cuadro 63, se presenta la acumulación de K en hoja por efecto de los factores de estudio. Se observa, la variedad Veracruz a tratada con 100 $\mu\text{M Al}^{3+}$ acumuló alrededor de 6 veces más respecto a plantas testigo de la misma variedad.

Cuadro 63. Concentración de K (mg kg^{-1}) en hoja por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	24.18 b	28.37 b	17.52 b	29.04 b	22.03 b
Inifap	23.7 b	21.32 b	26.95 b	21.92 b	23.03 b
Jamapa	25.89 b	32.04 b	25.84 b	29.74 b	25.26 b
Veracruz	15.69 b	25 b	27.47 b	14.64 b	106.87 a
Tropical	26.06 b	34.23 b	27.18 b	12.85 b	21.65 b
Grijalva	30.64 b	40.42 ab	28.35 b	17.66 b	26.8 b
8025	21.65 b	25.27 b	20.62 b	19.78 b	27.41 b
Medellín	27.38 b	27.93 b	21.64 b	26.89 b	23.19 b
Cotaxtla 91	22.25 b	18.81 b	16.9 b	27.74 b	24.03 b
Sesentano	18.72 b	22.76 b	19.76 b	21.72 b	28.17 b

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el Cuadro 64 se observa que la acumulación de K en tallo la variedad Grijalva tratada a una concentración de 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$ la cual superó en 17.56 mg kg^{-1} a la variedad Jamapa tratada con 100 $\mu\text{M Al}^{3+}$ la cual mostró una menor acumulación de este elemento (14.1 mg kg^{-1}).

Al analizar el efecto de la interacción de los factores de estudio en la acumulación de K en raíz (Cuadro 65) se observa diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre tratamientos. Es evidente que las plantas de la variedad Inifap tratadas con 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$ fueron las que acumularon mayor cantidad de este elemento respecto de Cotaxtla 91 tratadas con 50 $\mu\text{M Al}^{3+}$, lo que significó un incremento de 28.25 mg kg^{-1} en el tejido analizado.

Cuadro 64. Concentración de K (mg kg⁻¹) en tallo por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	19.43 ab	19.26 ab	16.62 ab	22.55 ab	20.88 ab
Inifap	21.51 ab	18.8 ab	28.5 ab	24.2 ab	19.53 ab
Jamapa	30.96 ab	26.11 ab	31.28 a	23.31 ab	14.1 b
Veracruz	26.4 ab	22.59 ab	30.07 ab	20.02 ab	19.06 ab
Tropical	20.95 ab	23.32 ab	24.95 ab	17.35 ab	19.89 ab
Grijalva	24.46 ab	31.66 a	19.68 ab	18.22 ab	22.76 ab
8025	27.91 ab	24.51 ab	31.07 a	31.35 a	23.96 ab
Medellín	27.24 ab	26.06 ab	24.82 ab	21.35 ab	16.07 ab
Cotaxtla 91	24.6 ab	24.14 ab	21.84 ab	18.74 ab	21.38 ab
Sesentano	20.94 ab	20.24 ab	23.87 ab	24.65 ab	25.45 ab

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Cuadro 65. Concentración de K (mg kg⁻¹) en raíz por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	20.55 abc	20.48 abc	26.99 abc	34.01 ab	32.08 abc
Inifap	33.28 abc	40.21 a	26.09 abc	31.08 abc	36.07 ab
Jamapa	37.1 ab	24.15 abc	23.02 abc	29.36 abc	23.97 abc
Veracruz	36.98 ab	31.73 abc	27.21 abc	31.25 abc	31.74 abc
Tropical	33.66 abc	15.58 bc	31.48 abc	28.53 abc	31.56 abc
Grijalva	30.58 abc	23.64 abc	19.35 abc	31.28 abc	32.4 abc
8025	31.28 abc	21.77 abc	26.21 abc	27.53 abc	30.82 abc
Medellín	34.98 ab	28.5 abc	26.09 abc	32.5 abc	20.86 abc
Cotaxtla 91	23.39 abc	27.43 abc	11.96 c	27.6 abc	29.62 abc
Sesentano	27.55 abc	25.26 abc	26.52 abc	26.97 abc	30.62 abc

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Respecto al efecto de la concentración de Al³⁺ en la acumulación de Ca (Cuadro 66) se observa diferencias estadísticas ($p \leq 0.05$) en hoja se presentó en plantas tratadas con 100 la mayor acumulación de este nutrimento (18.18 mg kg⁻¹). Para el caso de tallo, se presentó un incremento en la acumulación de este elemento del 20.25% en plantas testigo respecto a plantas tratadas con 100 μM Al³⁺. En raíz no existieron diferencias estadísticas ($p > 0.05$) en los factores en de estudio. En cuanto al efecto del factor variedad Jamapa acumuló 3.96 mg kg⁻¹ más Ca en hoja respecto a Tacaná. En tallo la variedad 8025 incrementó la acumulación en un 45.6% más respecto a Tropical.

Cuadro 66. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al³⁺ y variedad) sobre la concentración nutrimental de Ca (mg kg⁻¹).

Factores	Parte Vegetal		
	Hoja	Tallo	Raíz
Concentración			
0 μM Al ³⁺	17.24 ab	20.64 a	6.41 a
25 μM Al ³⁺	18.13 a	18.61 ab	7.47 a
50 μM Al ³⁺	11.67 c	18.29 ab	4.62 a
75 μM Al ³⁺	14.22 bc	18.29 ab	6.56 a
100 μM Al ³⁺	18.18 a	16.46 b	5.78 a
Variedades			
Tacaná	11.92 b	16.39 ab	5.38 a
Inifap	17.21 a	18.59 ab	6.46 a
Jamapa	18.79 a	18.39 ab	5.36 a
Veracruz	16.49 ab	19.96 a	7.99 a
Tropical	14.76 b	14.64 b	5.1 a
Grijalva	16.34 ab	19.86 a	6.1 a
8025	15.24 ab	21.33 a	7.82 a
Medellín	18.72 a	19.51 a	5.32 a
Cotaxtla 91	15.03 ab	17.85 ab	7.35 a
Sesentano	14.39 ab	18 ab	4.83 a

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Al observar los resultados obtenidos sobre la acumulación de Ca en hoja (Cuadro 67), considerando la interacción de los factores de estudio, se observa que las plantas testigo de la variedad Jamapa acumularon 22.59 mg kg⁻¹ respecto de la variedad Grijalva tratadas a 50 µM Al³⁺.

Cuadro 67. Concentración de Ca (mg kg⁻¹) en hoja por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración µM Al ³⁺				
	0	25	50	75	100
Tacaná	6.02 de	13.75 a-e	8.73 cde	18.43 a-e	12.66 a-e
Inifap	26.28 ab	14.71 a-e	14.45 a-e	13.89 a-e	16.72 a-e
Jamapa	27.84 a	21.87 abc	8.3 cde	20.59 a-d	15.31 a-e
Veracruz	13.51 a-e	20.45 a-d	16.07 a-e	10.81 b-e	21.58 abc
Tropical	16.7 a-e	19.65 a-e	15.87 a-e	8.68 cde	12.9 a-e
Grijalva	20.85 a-d	21.78 abc	5.25 e	8.77 cde	25.06 ab
8025	15.58 a-e	18.64 a-e	8.82 cde	12.59 a-e	20.59 a-d
Medellín	18.72 a-e	21.82 abc	11.99 a-e	21.31 abc	19.74 a-e
Cotaxtla 91	15.31 a-e	12.91 a-e	14.06 a-e	17.43 a-e	15.44 a-e
Sesentano	11.58 a-e	15.74 a-e	13.21 a-e	9.63 cde	21.78 abc

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Al analizar la concentración de Ca en tallo (Cuadro 68) se observa que las plantas de la variedad 8025 crecidas en solución conteniendo 75 µM Al³⁺ acumularon 18.02 mg kg⁻¹ más Ca en el tejido respecto a la variedad Tropical crecida en solución que contenía 100 µM Al³⁺.

La acumulación de Ca en raíz (Cuadro 69) no muestra efectos significativos entre los tratamientos ($p > 0.05$). Sin embargo, las plantas de la variedad Cotaxtla 91 tratadas a 75 µM Al³⁺ acumularon mayor cantidad de este elemento (14.91 mg kg⁻¹) que la variedad Tacaná manejada a 100 µM Al³⁺ en el tejido radical.

Cuadro 68. Concentración de Ca (mg kg⁻¹) en tallo por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	18.97 a-d	17.7 a-d	9.39 cd	18.98 a-d	16.9 a-d
Inifap	22.21 a-d	14.09 a-d	19.83 a-d	18.19 a-d	18.62 a-d
Jamapa	21.76 a-d	17.53 a-d	18.19 a-d	19.77 a-d	14.7 a-d
Veracruz	22.76 a-d	21.24 a-d	19.32 a-d	17.94 a-d	18.53 a-d
Tropical	17.7 a-d	18.47 a-d	16.32 a-d	11.39 bcd	9.33 d
Grijalva	19.34 a-d	24.29 abc	16.62 a-d	14.33 a-d	24.73 ab
8025	23.94 a-d	17.29 a-d	21.8 a-d	27.35 a	16.26 a-d
Medellín	26.18 ab	16.01 a-d	24.62 ab	16.82 a-d	13.92 a-d
Cotaxtla 91	16.62 a-d	20.49 a-d	18.81 a-d	17.94 a-d	15.39 a-d
Sesentano	16.89 a-d	18.96 a-d	17.74 a-d	20.18 a-d	16.23 a-d

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Cuadro 69. Concentración de Ca (mg kg⁻¹) en raíz por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	7.47 a	5.78 a	4.6 a	6.46 a	2.56 a
Inifap	6.31 a	8.64 a	5.26 a	7.28 a	4.82 a
Jamapa	5.14 a	8.09 a	4.36 a	4.23 a	5 a
Veracruz	6.87 a	7.54 a	4 a	4.37 a	17.16 a
Tropical	5.87 a	5.54 a	3.89 a	4.7 a	5.31 a
Grijalva	6.07 a	8.15 a	7.95 a	4.41 a	3.77 a
8025	8.3 a	10.85 a	6.32 a	7.53 a	6.1 a
Medellín	6.72 a	7.82 a	3.5 a	4.53 a	4.01 a
Cotaxtla 91	5.8 a	6.76 a	2.83 a	17.47 a	3.91 a
Sesentano	5.5 a	5.51 a	3.46 a	4.58 a	5.1 a

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Cuadro 70. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al³⁺ y variedad) sobre la concentración nutrimental de Mg (mg kg⁻¹).

Factores	Parte Vegetal		
	Hoja	Tallo	Raíz
Concentración			
0 µM Al ³⁺	5.07 a	6.35 a	5.97 a
25 µM Al ³⁺	6.53 a	6.12 a	5.5 a
50 µM Al ³⁺	5.21 a	5.39 ab	4.17 a
75 µM Al ³⁺	7.7 a	5.21 ab	6.79 a
100 µM Al ³⁺	5.94 a	4.77 b	4.81 a
Variedades			
Tacaná	4.60 a	4.96 a	3.83 a
Inifap	5.48 a	5.33 a	7.11 a
Jamapa	10.73 a	5.1 a	4.44 a
Veracruz	5.79 a	6.86 a	6.04 a
Tropical	5.46 a	5.39 a	3.9 a
Grijalva	6.11 a	6.17 a	7.57 a
8025	6.32 a	5.51 a	5.97 a
Medellín	5.76 a	5.24 a	6.1 a
Cotaxtla 91	5.10 a	5.59 a	4.3 a
Sesentano	5.56 a	5.55 a	5.2 a

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el Cuadro 70 se observa que la acumulación de Mg por efecto de los factores de estudio no es afectada estadísticamente ($p > 0.05$) esta variable. Sin embargo, se observa por efecto de la concentración de Al³⁺ en hoja mayor acumulación de este elemento a 75 µM Al³⁺ (7.7 mg kg⁻¹), de igual forma para en el tejido radical (6.79 mg kg⁻¹). Para el caso de tallo se observa un incremento significativo ($p \leq 0.05$) en plantas testigo con un incremento del 24.9% con respecto a plantas tratadas con 100 µM Al³⁺. Por efecto de variedades en hoja Jamapa concentró 6.13 mg kg⁻¹, en tallo Veracruz con 1.9 mg kg⁻¹ y en raíz Grijalva con 3.74 mg kg⁻¹ con respecto a Tacaná.

En el Cuadro 71 se muestra la concentración de Mg en hoja por interacción de los factores de estudio. Se observa que la variedad Tacaná muestra un incremento significativo ($p \leq 0.05$) en la acumulación de este elemento en 28.28 mg kg⁻¹ en plantas tratadas a una concentración 75 $\mu\text{M Al}^{3+}$ respecto de la variedad Tacaná la cual concentró 1.31 mg kg⁻¹ de Mg en el tejido en estudio.

Cuadro 71. Concentración de Mg (mg kg⁻¹) en hoja por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	1.31 b	5.64 b	4.73 b	6.86 b	4.45 b
Inifap	5.54 b	5.23 b	5.84 b	5.4 b	5.39 b
Jamapa	7.42 b	6.58 b	4.97 b	29.59 a	5.09 b
Veracruz	3.78 b	6.28 b	5.99 b	5.65 b	7.25 b
Tropical	4.89 b	7.44 b	6.35 b	4.02 b	4.61 b
Grijalva	6.15 b	7.65 b	5.53 b	3.58 b	7.62 b
8025	6.14 b	9.02 b	4.51 b	4.57 b	7.36 b
Medellín	5.04 b	5.91 b	5.47 b	6.01 b	6.39 b
Cotaxtla 91	5.28 b	5.22 b	3.2 b	6.7 b	5.1 b
Sesentano	5.11 b	6.35 b	5.55 b	4.62 b	6.15 b

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el Cuadro 72, se muestran los resultados de la concentración de Mg en tallo. Se observa que plantas testigo de la variedad Veracruz acumularon 7.97 mg kg⁻¹ más que lo acumulado por Tacaná a 50 $\mu\text{M Al}^{3+}$. Se hace evidente que a menor concentración de Al en la solución existe una mayor acumulación de Mg para tejido en estudio.

Las plantas de la variedad Grijalva crecidas en solución conteniendo 75 $\mu\text{M Al}^{3+}$ presenta una acumulación de Mg en raíz de 17.38 mg kg⁻¹ mayor a lo presente en plantas de la variedad Cotaxtla 91 a 50 $\mu\text{M Al}^{3+}$ (Cuadro 73).

Cuadro 72. Concentración de Mg (mg kg⁻¹) en tallo por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	5.83 ab	6.28 ab	3.02 b	5.38 ab	4.29 b
Inifap	6.11 ab	4.51 b	5.7 ab	5.25 ab	5.08 b
Jamapa	5.88 ab	5.2 ab	5.22 ab	5.59 ab	3.56 b
Veracruz	10.99 a	6.92 ab	5.87 ab	4.99 b	5.54 ab
Tropical	5.68 ab	6.54 ab	6.15 ab	4.08 b	4.48 b
Grijalva	5.7 ab	7.92 ab	4.98 b	4.72 b	7.51 ab
8025	6.29 ab	4.81 b	6.33 ab	5.82 ab	4.27 b
Medellín	6.77 ab	5.18 ab	5.64 ab	5.06 b	3.56 b
Cotaxtla 91	5.17 ab	7.19 ab	5.76 ab	5.35 ab	4.5 b
Sesentano	5.07 b	6.61 ab	5.25 ab	5.88 ab	4.93 b

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Cuadro 73. Concentración de Mg (mg kg⁻¹) en raíz por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	4.81 b	3.56 b	3.48 b	3.57 b	3.76 b
Inifap	6.43 ab	9.06 ab	5.29 b	5.8 b	8.97 ab
Jamapa	4.22 b	5.92 ab	2.56 b	5.93 ab	3.56 b
Veracruz	7.26 ab	6.27 ab	4.27 b	6.12 ab	6.27 ab
Tropical	4.76 b	2.6 b	3.18 b	4.72 b	4.3 b
Grijalva	6.44 ab	6.17 ab	3.54 b	18.66 a	3.01 b
8025	7.3 ab	5.38 b	6.32 ab	6.57 ab	4.27 b
Medellín	6.69 ab	7.42 ab	6.99 ab	4.15 b	5.23 b
Cotaxtla 91	6.3 ab	4.2 b	1.28 b	6.08 ab	3.62 b
Sesentano	5.5 b	4.4 b	4.79 b	6.26 ab	5.06 b

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Al analizar la concentración nutrimental de Fe (Cuadro 74) se observa que existen diferencias estadísticas ($p \leq 0.05$) por efecto del Al^{3+} en la solución nutritiva, en hoja las plantas crecidas en solución conteniendo $50 \mu M Al^{3+}$ acumularon 3 veces más de este elemento respecto de plantas testigo. En tallo el incremento fue del 58.9% y en raíz de 3.5 unidades respecto a plantas testigo. Por efecto de variedades, en hoja Grijalva superó estadísticamente ($p \leq 0.05$) en 5 unidades más de las acumuladas en Tacaná; caso contrario en tallo donde no se observan diferencias estadísticas ($p > 0.05$), sin embargo Veracruz incremento en un 40% el Fe acumulado y en raíz la variedad 8025 registró 2.25 unidades más por cada unidad en la variedad Cotaxtla 91.

Cuadro 74. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre la concentración nutrimental de Fe ($mg\ kg^{-1}$).

Factores	Parte Vegetal		
	Hoja	Tallo	Raíz
Concentración			
0 $\mu M Al^{3+}$	444.32 b	306.02 b	4784 b
25 $\mu M Al^{3+}$	412.96 b	431.7 a	17570 a
50 $\mu M Al^{3+}$	1323.03 a	486.43 a	6453 b
75 $\mu M Al^{3+}$	584.56 b	388.53 ab	15148 a
100 $\mu M Al^{3+}$	581.6 b	459.76 a	7916 b
Variedades			
Tacaná	377.7 b	364.89 a	11393 a
Inifap	527.6 b	390.32 a	10606 a
Jamapa	601.9 b	429.97 a	10683 a
Veracruz	488 b	476.69 a	9699 a
Tropical	411.8 b	340.7 a	12311 a
Grijalva	1940.8 a	444.35 a	8268 a
8025	620.8 b	438.95 a	17570 a
Medellín	691.5 b	388.92 a	7664 a
Cotaxtla 91	423.3 b	397.08 a	7451 a
Sesentano	609.5 b	473 a	8096 a

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Los resultados por efecto de la interacción entre factores (Cuadro 75) se observa diferencias estadísticas ($p \leq 0.05$). En el caso de la variedad Tropical disminuyó 2.5 unidades por cada unidad presente en hoja en la variedad Grijalva en plantas tratadas a $50 \mu\text{M Al}^{3+}$. Sin embargo, la acumulación de Fe mostró una tendencia proporcional a la adición Al^{3+} en las variedades en estudio.

Cuadro 75. Concentración de Fe (mg kg^{-1}) en hoja por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	366.4 b	418.1 b	318.1 b	457.6 b	328.5 b
Inifap	600.02 b	301.09 b	549.37 b	491.94 b	695.7 b
Jamapa	619.9 b	420.7 b	805.3 b	843.9 b	319.8 b
Veracruz	338.54 b	389.09 b	564.24 b	416.12 b	732.21 b
Tropical	206.5 b	467.74 b	467.62 b	503.41 b	413.51 b
Grijalva	301.12 b	483.09 b	7718.3 a	363.87 b	837.62 b
8025	412.9 b	648 b	745.4 b	416.3 b	881.3 b
Medellín	549.08 b	428.04 b	1190.4 b	493.81 b	796.07 b
Cotaxtla 91	528.1 b	221.6 b	302.3 b	720 b	344.5 b
Sesentano	520.6 b	352.08 b	569.39 b	1138.7 b	466.87 b

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Al observar el efecto de la interacción de los niveles estudiados en tallo (Cuadro 76) se observa que la variedad Grijalva muestra un incremento significativo ($p \leq 0.05$) en la acumulación de Fe en plantas tratadas a $100 \mu\text{M Al}^{3+}$ en 5 unidades por cada unidad acumulada en plantas testigo.

En el cuadro 77, se observa que en plantas de la variedad 8025 tratadas a una concentración de $75 \mu\text{M Al}^{3+}$ incrementó significativamente ($p \leq 0.05$) un 51% el Fe en el tejido radical respecto de plantas testigo de la Cotaxtla 91. Mostrándose que plantas tratadas a $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ se favoreció la acumulación de este elemento en dos unidades por cada unidad en plantas suministradas con $100 \mu\text{M Al}^{3+}$.

Cuadro 76. Concentración de Fe (mg kg⁻¹) en tallo por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	270.9 bc	537.8 abc	260.5 bc	370.8 abc	384.5 abc
Inifap	418.13 abc	220.27 bc	461.29 abc	381.33 abc	470.57 abc
Jamapa	426.3 abc	374.5 abc	732.9 ab	374.3 abc	241.9 bc
Veracruz	579.61 abc	397.91 abc	545.1 abc	355.34 abc	505.51 abc
Tropical	240.2 bc	463.79 abc	390.03 abc	293.62 bc	315.86 abc
Grijalva	177.38 c	545.57 abc	350.83 abc	295.74 bc	852.2 a
8025	310.9 abc	354.2 abc	593 abc	484.9 abc	451.8 abc
Medellín	205.91 bc	363.51 abc	547.38 abc	351.58 abc	476.2 abc
Cotaxtla 91	200.4 bc	505.9 abc	534.4 abc	399 abc	345.7 abc
Sesentano	230.49 bc	553.63 abc	449 abc	578.55 abc	553.34 abc

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Cuadro 77. Concentración de Fe (mg kg⁻¹) en raíz por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	6131 b	22298 ab	7799 b	15129 b	5611 b
Inifap	4174.1 b	22064 ab	7512.8 b	9507.2 b	9772.4 b
Jamapa	3493 b	21311 ab	8150 b	11436 b	9024 b
Veracruz	7850.2 b	18064 ab	6511.7 b	8952.1 b	7118.1 b
Tropical	5454.3 b	16671 ab	11726 b	11572 b	16132 ab
Grijalva	4613.4 b	14532 b	397.19 b	15717 b	6080.6 b
8025	5288 b	23037 ab	5606 b	48410 a	5511 b
Medellín	3275.4 b	12121 b	5522.2 b	12767 b	4636.4 b
Cotaxtla 91	3210 b	14364 b	3795 b	10297 b	5588 b
Sesentano	4352.6 b	11240 b	7508.4 b	7694.6 b	9686 b

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

La concentración nutrimental de Cu (Cuadro 78) se observa diferencias significativas a ($p \leq 0.05$), en los tejidos en estudio a las distintas concentraciones y en la variedades evaluadas. En hoja plantas tratadas a 100 $\mu\text{M Al}^{3+}$ registraron 2.56 mg kg^{-1} respecto a plantas testigo. Plantas a 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$ acumularon un 26.2% más Cu en tallo y 37.34% en tejido radical sobre plantas testigo. Con respecto al efecto por variedades, Grijalva en hoja incrementó en 49.8% a Tacaná; en tallo superó en un 50.8% a Medellín la acumulación de Cu; en raíz las diferencias fueron solo de 5 mg kg^{-1} de la variedad Jamapa sobre Grijalva la cual disminuyo en un 27.6%.

Cuadro 78. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre la concentración nutrimental de Cu (mg kg^{-1}).

Factores	Parte Vegetal		
	Hoja	Tallo	Raíz
Concentración			
0 $\mu\text{M Al}^{3+}$	9.63 bc	7.4 b	21.5 bc
25 $\mu\text{M Al}^{3+}$	9.93 b	9.34 a	29.55 a
50 $\mu\text{M Al}^{3+}$	9.78 bc	8.63 ab	16.35 d
75 $\mu\text{M Al}^{3+}$	8.20 c	8.10 ab	17.56 cd
100 $\mu\text{M Al}^{3+}$	12.19 a	8.48 ab	22.23 b
Variedades			
Tacaná	7.85 b	8.94 ab	22.11 a
Inifap	10.62 ab	9.30 a	23.4 a
Jamapa	11.63 a	8.43 ab	22.92 a
Veracruz	9.30 ab	8.10 ab	23.02 a
Tropical	8.13 b	8.82 ab	21.31 a
Grijalva	11.76 a	9.35 a	18.33 a
8025	10.06 a	8.35 ab	23.33 a
Medellín	11 a	6.20 b	20.84 a
Cotaxtla 91	9.91 ab	8.09 ab	20.16 a
Sesentano	9.22 ab	8.3 ab	18.96 a

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

La interacción de los factores en estudio (Cuadro 79) en la acumulación de Cu en hoja incrementó significativamente ($p \leq 0.05$) por parte de las plantas de la variedad Grijalva tratadas a $50 \mu\text{M Al}^{3+}$ en 12.63 mg kg^{-1} respecto a plantas variedad Veracruz a $75 \mu\text{M Al}^{3+}$.

Cuadro 79. Concentración de Cu (mg kg^{-1}) en hoja por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	5.85 dc	9.85 bcd	5.44 d	8.72 bcd	9.37 bcd
Inifap	12.2 a-d	10.8 a-d	9.3 bcd	7.69 bcd	13.1 a-d
Jamapa	13.8 abc	10.2 bcd	11.4 a-d	9.52 bcd	13.2 a-d
Veracruz	6.49 dc	10.09 bcd	11.02 a-d	5.64 d	13.23 a-d
Tropical	9.38 bcd	8.72 bcd	7.58 dc	6.21 dc	8.75 bcd
Grijalva	11 a-d	10.55 a-d	18.27 a	5.99 dc	12.99 dc
8025	8.86 bcd	10.4 a-d	7.34 dc	8.03 bcd	15.6 ab
Medellín	10.11 bcd	9.55 bcd	10.9 a-d	11.23 a-d	13.21 a-d
Cotaxtla 91	9.7 bcd	8.09 bcd	6.9 dc	11.07 a-d	13.77 abc
Sesentano	8.96 bcd	10.98 a-d	9.64 bcd	7.88 bcd	8.64 bcd

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el Cuadro 80, los resultados en la acumulación de Cu en tallo no observan diferencias significativas ($p > 0.05$). Sin embargo, plantas de Cotaxtla 91 tratadas a $25 \mu\text{M Al}^{3+}$, presentan un incremento de 8 mg kg^{-1} respecto de plantas testigo de la misma variedad.

En el caso de la acumulación de Cu en raíz, se observa un incremento significativo ($p \leq 0.05$) a una concentración de $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ en plantas de la variedad Inifap de 30.14 mg kg^{-1} respecto de plantas de la variedad Grijalva tratadas a $50 \mu\text{M Al}^{3+}$, en el entendido que la tendencia en la acumulación de Cu se dio a concentraciones bajas de Al^{3+} en la solución nutritiva.

Cuadro 80. Concentración de Cu (mg kg⁻¹) en tallo por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	6.94 a	10.58 a	6.99 a	11.5 a	8.69 a
Inifap	8.61 a	6.9 a	11.5 a	11.6 a	7.92 a
Jamapa	8.97 a	9.88 a	11.1 a	6.15 a	6 a
Veracruz	7.81 a	9.6 a	9.68 a	6.06 a	7.33 a
Tropical	8.81 a	9.8 a	7.94 a	5.79 a	11.75 a
Grijalva	9.22 a	8.73 a	7.94 a	8.81 a	12.07 a
8025	6.85 a	9.01 a	9.9 a	9.4 a	6.61 a
Medellín	5.61 a	8.09 a	5.84 a	6.6 a	4.86 a
Cotaxtla 91	4.18 a	12.17 a	8.16 a	7.54 a	8.37 a
Sesentano	7.01 a	8.59 a	7.18 a	7.51 a	11.22 a

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Cuadro 81. Concentración de Cu (mg kg⁻¹) en raíz por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	29 a-d	29.33 a-d	19.72 a-e	17.5 b-e	15 cde
Inifap	17.8 b-e	38.4 a	19.7 a-e	18.7 b-e	22.3 a-e
Jamapa	18.2 b-e	36.1 ab	19 c-e	15.1 cde	26.2 a-e
Veracruz	22.85 a-e	31.1 a-d	15.68 cde	16.69 cde	28.77 a-d
Tropical	20.12 a-e	25.54 a-e	14.83 de	14.43 de	31.62 a-d
Grijalva	21.68 a-e	24.04 a-e	8.26 e	17.96 b-e	19.74 a-e
8025	20 a-e	34 abc	18.6 b-e	21.9 a-e	22.1 a-e
Medellín	18.58 b-e	27.52 a-d	21.14 a-e	17.05 b-e	19.9 a-e
Cotaxtla 91	24.85 a-e	27.77 a-d	13.68 de	17.15 b-e	17.35 b-e
Sesentano	21.92 a-e	21.62 a-e	12.82 de	19.15 b-e	19.3 b-e

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el Cuadro 82, se observa por efecto de la concentración de Al³⁺, un incremento en la acumulación de Zn en el tejido foliar del 54%, así mismo en tallo en un 24% y en raíz en 92.3% en plantas tratadas a una concentración de 25 µM Al³⁺. Respecto a variedades, Tacaná fue significativamente (p ≤ 0.05) menor en la acumulación de Zn en hoja mostrando una disminución del 63.3% respecto a Grijalva, en un 45% en tallo y 96.4% en raíz respecto a Veracruz.

Cuadro 82. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al³⁺ y variedad) sobre la concentración nutrimental de Zn (mg kg⁻¹).

Factores	Parte Vegetal		
	Hoja	Tallo	Raíz
Concentración			
0 µM Al ³⁺	110.17 b	126.78 b	216.41 b
25 µM Al ³⁺	155.15 a	157.36 a	319.84 a
50 µM Al ³⁺	110.67 b	133.91 ab	166.28 b
75 µM Al ³⁺	100.67 b	132.54 ab	199.45 b
100 µM Al ³⁺	136.07 ab	127.12 b	202.06 b
Variedades			
Tacaná	101.59 c	109.44 b	164.06 b
Inifap	115.36 bc	150.85 ab	246.68 ab
Jamapa	133.42 abc	143.2 ab	236.94 ab
Veracruz	118.9 bc	158.74 a	322.28 a
Tropical	98.92 c	132.83 ab	189.84 b
Grijalva	165.85 a	155.2 a	182.37 b
8025	138 ab	135.92 ab	258.28 ab
Medellín	124.41 bc	118.57 ab	205.88 b
Cotaxtla 91	116.77 bc	115.39 ab	161.48 b
Sesentano	112.24 bc	135.25 ab	240.26 ab

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas (p ≤ 0.05).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el Cuadro 83, se observa que plantas de la variedad 8025 a una concentración de 25 µM Al³⁺ acumularon 217 mg kg⁻¹ más Zn en el tejido de la hoja respecto a plantas testigo de la variedad Tacaná.

Cuadro 83. Concentración de Zn (mg kg^{-1}) en hoja por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	69.14 f	128.2 b-f	86.02 def	132.4 b-f	92.13 def
Inifap	163 b-f	96.3 def	88.1 def	85.4 def	144 b-f
Jamapa	172 b-f	146 b-f	77 def	157 b-f	115 c-f
Veracruz	84.73 def	167 b-f	130 b-f	80.02 def	132.8 b-f
Tropical	88.34 def	117.9 c-f	115.6 c-f	70.41 ef	102.4 def
Grijalva	145.4 b-f	226 ab	210.1 abc	69.91 ef	177.9 bcd
8025	84.6 def	287 a	75.3 def	79.8 def	164 b-f
Medellín	98.56 def	144 b-f	82.37 def	122.3 b-f	174.8 b-e
Cotaxtla 91	103.5 def	92.14 def	133.2 b-f	128.03 b-f	126.95 b-f
Sesentano	92.19 def	147.2 b-f	109.1 c-f	81.82 def	130.8 b-f

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Plantas de la variedad Sesentano tratadas a $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ incrementaron la concentración de Zn en tallo en alrededor de 2.5, 2.75 y 3 unidades más sobre plantas de las variedades Medellín a $100 \mu\text{M}$, Tropical a $75 \mu\text{M}$, y Tacaná a $50 \mu\text{M}$ respectivamente, en donde la tendencia indica que concentraciones de Al^{3+} por arriba de los $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ la acumulación de tallo disminuyó (Cuadro 84).

La tendencia de disminución de la concentración de Zn observada en tallo, continúa en raíz (Cuadro 85). Plantas de la variedad Veracruz tratadas a $25 \mu\text{M}$ en la solución superaron en 9 veces el Zn en el tejido en estudio respecto de plantas de la variedad Cotaxtla 91 tratadas a $50 \mu\text{M Al}^{3+}$.

Cuadro 84. Concentración de Zn (mg kg⁻¹) en tallo por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	100.9 abc	110.3 abc	76.27 c	146.1 abc	113.6 abc
Inifap	174 abc	126 abc	159 abc	148 abc	147 abc
Jamapa	122 abc	198 abc	142 abc	161 abc	92.5 abc
Veracruz	210.6 ab	182.9 abc	140.8 abc	119.7 abc	139.8 abc
Tropical	98.26 abc	163.6 abc	170.3 abc	80.44 c	151.6 abc
Grijalva	129.5 abc	182.3 abc	133 abc	131.3 abc	199.9 abc
8025	120 abc	123 abc	127 abc	193 abc	116 abc
Medellín	125.5 abc	127.5 abc	141.6 abc	114 abc	84.17 bc
Cotaxtla 91	91.83 abc	142.58 abc	129.28 abc	100.94 abc	112.3 abc
Sesentano	94.3 abc	217.4 a	119.3 abc	130.7 abc	114.5 abc

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Cuadro 85. Concentración de Zn (mg kg⁻¹) en raíz por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	254.9 bcd	196.3 bcd	153.1 bcd	139 bcd	77.04 cd
Inifap	222 bcd	407 ab	201 bcd	187 bcd	217bcd
Jamapa	180 bcd	302 bcd	221 bcd	210 bcd	270 bcd
Veracruz	267.5 bcd	647.7 a	162.9 bcd	215.9 bcd	317.5 bcd
Tropical	192.1 bcd	164.2 bcd	137.4 bcd	239.1 bcd	216.5bcd
Grijalva	176.7 bcd	290.3 bcd	76.14 d	200.7 bcd	168 bcd
8025	243 bcd	377 abc	246 bcd	213 bcd	212 bcd
Medellín	219.5 bcd	278 bcd	204.2 bcd	178.3 bcd	149.4 bcd
Cotaxtla 91	200.06 bcd	204.04 bcd	69.4 d	155.97 bcd	177.96 bcd
Sesentano	208.1 bcd	332.2 bcd	191.7 bcd	254.8 bcd	214.4 bcd

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el Cuadro 86, se muestran los datos de la concentración de Mn por efecto de los factores de estudio, observándose diferencias estadísticas significativas a ($p \leq 0.05$). Para el caso de la hoja plantas tratadas a $100 \mu\text{M Al}^{3+}$ incrementaron su acumulación en un 41.6%. En raíz plantas testigo acumularon 46.3% más Mn con respecto a plantas con $100 \mu\text{M Al}^{3+}$. Por efecto de variedades, Jamapa incremento 47.7% sobre Tacaná en hoja; así mismo Cotaxtla 91 superó en un 49.1% a Medellín en raíz; registrándose un incremento no significativo ($p > 0.05$) por parte de Cotaxtla 91 de 369 mg kg^{-1} sobre Tacaná en tallo.

Cuadro 86. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre la concentración nutrimental de Mn (mg kg^{-1}).

Factores	Parte Vegetal		
	Hoja	Tallo	Raíz
Concentración			
0 $\mu\text{M Al}^{3+}$	641.76 ab	511.5 a	477.36 a
25 $\mu\text{M Al}^{3+}$	606.34 bc	451.37 a	376.52 bc
50 $\mu\text{M Al}^{3+}$	510.35 c	636.54 a	327.42 c
75 $\mu\text{M Al}^{3+}$	566.72 bc	465.21 a	439.7 ab
100 $\mu\text{M Al}^{3+}$	722.51 a	467.89 a	326.21 c
Variedades			
Tacaná	498.19 b	372.5 a	327.16 b
Inifap	640.1 ab	525.5 a	469.49 a
Jamapa	735.78 a	494.5 a	322.49 b
Veracruz	603.85 b	524.1 a	395.49 ab
Tropical	518.38 b	405.5 a	398.62 ab
Grijalva	664.06 ab	555.6 a	404.33 ab
8025	654.61 ab	522.5 a	394.37 ab
Medellín	727.51 a	448.5 a	470.66 a
Cotaxtla 91	553.26 b	741.8 a	315.64 b
Sesentano	498.19 b	474.6 a	396.17 ab

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Por efecto conjunto de la concentración y variedad sobre la concentración de Mn en hoja (Cuadro 87), se muestran diferencias significativas ($p \leq 0.05$) en los resultados observando que la acumulación de Mn en plantas de la variedad Grijalva disminuyó en alrededor 3 veces a una concentración de $75 \mu\text{M Al}^{3+}$, respecto a la variedad Jamapa la cual registro 964 mg kg^{-1} .

Cuadro 87. Concentración de Mn (mg kg^{-1}) en hoja por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	405.1 e-f	551.9 a-f	391.9 e-f	628.2 a-f	513.8 a-f
Inifap	958 a	437 def	568 a-f	526 a-f	712 a-f
Jamapa	964 a	711 a-f	551 a-f	910 a-d	544 a-f
Veracruz	468.9 b-f	609.6 a-f	585.4 a-f	489.6 a-f	865.7 a-e
Tropical	413.7 e-f	573 a-f	666 a-f	386.1 e-f	553.2 a-f
Grijalva	806.4 a-f	765.3 b	440 def	354.7 f	953.8 ab
8025	682 a-f	805 b	431 def	415 e-f	939 ab
Medellín	710.3 a-f	663.8 a-f	568.8 a-f	758.7 a-f	936.1 abc
Cotaxtla 91	601.41 a-f	496.06 a-f	377.69 f	695.88 a-f	595.24 a-f
Sesentano	408 e-f	450.8 c-e	523.5 a-f	503 a-f	612.9 a-f

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el Cuadro 88, se muestra la acumulación Mn (mg kg^{-1}) en tallo por interacción de los factores de estudio. Se observa que existen diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre tratamientos es menester destacar que plantas de la variedad Cotaxtla 91 tratadas a $50 \mu\text{M Al}^{3+}$ acumuló en promedio 7 veces más Mn en el tejido en estudio respecto a plantas de la variedad Medellín tratadas a $100 \mu\text{M Al}^{3+}$.

La acumulación de Mn en raíz (Cuadro 89) define que a una concentración de $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ en la variedad Inifap la acumulación se incrementa en 4 unidades más respecto de Cotaxtla 91 a $50 \mu\text{M Al}^{3+}$, indicando una disminución en la acumulación de dicho mineral ante la adición Al^{3+} en la solución nutritiva.

Cuadro 88. Concentración de Mn (mg kg⁻¹) en tallo por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	413.8 b	370.8 b	273.8 b	435 b	369.2 b
Inifap	734 ab	346 b	579 b	445 b	523 b
Jamapa	580 b	435 b	625 b	504 b	328 b
Veracruz	659.5 b	495.4 b	485.8 b	454 b	525.7 b
Tropical	463.6 b	481 b	408.9 b	300.4 b	373.4 b
Grijalva	472.4 b	656.3 b	508.4 b	384.7 b	756.1 ab
8025	539 b	381 b	545 b	701 b	445 b
Medellín	565.9 b	399 b	577.8 b	418.3 b	281.7 b
Cotaxtla 91	323.37 b	532.97 b	1896.2 a	450.19 b	506 b
Sesentano	362.9 b	415.8 b	465.8 b	558.5 b	570.2 b

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Cuadro 89. Concentración de Mn (mg kg⁻¹) en raíz por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	542.2 a-f	205.2 fg	314.8 b-g	276.9 d-g	296.7 b-g
Inifap	454 a-g	710 a	432 a-g	369 a-g	382 a-g
Jamapa	291b-g	421 a-g	315 b-g	381 a-g	205 fg
Veracruz	603.6 a-e	347.6 a-g	266.7 d-g	334.7 b-g	424.8 a-g
Tropical	464.9 a-g	224.3 fg	419 a-g	435.1 a-g	449.9 a-g
Grijalva	387.4 a-g	425.4 a-g	326.5 b-g	533.6 a-g	348.8 a-g
8025	480 a-g	446 a-g	359 a-g	440 a-g	247 efg
Medellín	644.6 ab	449.3 a-g	371.7 a-g	640 abc	247.8 efg
Cotaxtla 91	498.45 a-g	300.25 b-g	177.12 g	360.92 a-g	241.45 efg
Sesentano	407.7 a-g	235.8 fg	292.7 b-g	625.9 a-d	418.8 a-g

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Respecto a la acumulación de B (Cuadro 90) los datos muestran diferencias significativas ($p \leq 0.05$), tanto por efecto de la concentración donde la tendencia indica una acumulación mayor de B a concentraciones bajas de Al^{3+} , como por efecto de las variedades en estudio. En hoja plantas tratadas con $25 \mu M Al^{3+}$ registraron un incremento de 36.8%; en tallo del 15% y en raíz del 53%, sobre plantas tratadas con adición de Al^{3+} superior. Por efecto de variedades, Jamapa registró una acumulación del 42% mayor a Tacana en el tejido foliar; en tallo Grijalva incrementó en un 54% sobre Tropical y en raíz Inifap acumuló 26.6% más respecto de Sesentano.

Cuadro 90. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre la concentración nutrimental de B ($mg\ kg^{-1}$).

Factores	Parte Vegetal		
	Hoja	Tallo	Raíz
Concentración			
0 $\mu M Al^{3+}$	212.29 abc	211.6 a	161.15 b
25 $\mu M Al^{3+}$	252.06 a	241.96 a	192.32 a
50 $\mu M Al^{3+}$	184.21 c	239.78 a	127.98 c
75 $\mu M Al^{3+}$	208.99 bc	210.38 a	159.83 b
100 $\mu M Al^{3+}$	234.73 ab	214.22 a	125.64 c
Variedades			
Tacaná	176 b	190.76 bc	147.32 ab
Inifap	229.86 ab	225.39 abc	176.6 a
Jamapa	250 a	209.18 abc	158.1 ab
Veracruz	202.9 ab	249.25 ab	168.46 ab
Tropical	220.9 ab	177.1 c	158.39 ab
Grijalva	228.75 ab	272.9 a	150.76 ab
8025	226.51 ab	243.1 abc	146.63 ab
Medellín	238.6 ab	206.8 abc	143.2 ab
Cotaxtla 91	194.21 ab	234.51 abc	150.94 ab
Sesentano	216.75 ab	226.92 abc	139.49 b

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el Cuadro 91, se observa diferencias significativas ($p \leq 0.05$) en la acumulación de B por interacción de los factores de estudio. Registrando plantas testigo de la variedad Tacaná una disminución en la acumulación de B en hasta 2.5 unidades por cada unidad acumulada en Grijalva a $100 \mu\text{M Al}^{3+}$ en tejido foliar.

Cuadro 91. Concentración de B (mg kg^{-1}) en hoja por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	87.82 c	231.3 abc	144.3 abc	240.2 abc	176.4 abc
Inifap	275 abc	237 abc	206 abc	238 abc	193 abc
Jamapa	304 ab	239 abc	232 abc	277abc	198 abc
Veracruz	179.5 abc	219.6 abc	196.2 abc	151.7 abc	268 abc
Tropical	144.9 abc	311.5 a	259.2 abc	178.5 abc	210.4 abc
Grijalva	272.4 abc	275 abc	132.4 abc	148 abc	315.9 a
8025	217 abc	315 a	168 abc	154 abc	280 ab
Medellín	256.4 abc	255.7 abc	176.2 abc	257.2 abc	247.6 abc
Cotaxtla 91	219.35 abc	193.32 abc	113.9 bc	254.54 abc	189.94 abc
Sesentano	167 abc	243.6 abc	214.3 abc	190.4 abc	268.4 abc

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

La acumulación de B en tallo (Cuadro 92), estuvo regulada por una mayor concentración de Al en la solución ya que plantas de la variedad Grijalva tratadas a $100 \mu\text{M Al}^{3+}$ incrementaron hasta 4 veces más B del acumulado en la variedad Tropical a $75 \mu\text{M Al}^{3+}$.

En raíz (Cuadro 93), la acumulación de B fue mayor en plantas de la variedad Inifap crecidas en una solución conteniendo $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ las cuales superaron en 3.25 unidades más de este elemento que plantas de la variedad Tacana tratadas a $100 \mu\text{M Al}^{3+}$, lo cual difiere de los registros en cuadros anteriores, donde a mayor concentración de Al en la solución mayor fue la acumulación de B en tejido.

Cuadro 92. Concentración de B (mg kg⁻¹) en tallo por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	225.8 bc	235.5 bc	153 bc	194.1 bc	145.6 bc
Inifap	241 bc	170 bc	261 bc	235 bc	220 bc
Jamapa	200 bc	224 bc	244 bc	213 bc	166 bc
Veracruz	302.5 abc	255.9 bc	261.8 bc	204.9 bc	221.2 bc
Tropical	174.2 bc	257.9 bc	202.8 bc	114.9 c	135.5 bc
Grijalva	193.8 bc	308.4 ab	249 bc	146.5 bc	466.7 a
8025	211 bc	231 bc	277 abc	293 abc	203 bc
Medellín	209.4 bc	202.2 bc	260.1 bc	202.2 bc	160.1 bc
Cotaxtla 91	190.58 bc	280.99 abc	254.32 bc	229.41 bc	217.24 bc
Sesentano	168.9 bc	254.1 bc	234.6 bc	270.8 bc	206.2 bc

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Cuadro 93. Concentración de B (mg kg⁻¹) en raíz por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	199.8 a-e	202.2 a-d	126.2 c-f	136.2 b-f	72.21 f
Inifap	133 b-f	241 a	151 a-f	213 abc	145 a-f
Jamapa	112 c-f	203 a-d	126 c-f	144 a-f	175 a-f
Veracruz	189.7 a-e	234.9 ab	114.3 c-f	153 a-f	150.5 a-f
Tropical	147.3 a-f	188.2 a-e	147 a-f	158.8 a-f	150.7 a-f
Grijalva	158.6 a-f	182.4 a-e	143.1 a-f	174.5 a-f	95.31 ef
8025	144 a-f	165 a-f	116 c-f	200 a-d	107 def
Medellín	171.7 a-f	162.7 a-f	129.2 c-f	125.7 c-f	126.7 c-f
Cotaxtla 91	197.88 a-e	175.86 a-f	109.2 c-f	168.92 a-f	102.86 def
Sesentano	157.4 a-f	167.5 a-f	117.8 c-f	123.5 c-f	131.3 b-f

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En el Cuadro 94, se muestran los resultados por efecto de los factores de estudio para la acumulación de Al en los diferentes tejidos de la planta. Es posible notar efectos significativos ($p \leq 0.05$) observándose que a mayor concentración de Al en la solución mayor es su acumulación de este elemento en los tejidos en estudio.

Cuadro 94. Efecto de los factores de estudio (concentración de Al^{3+} y variedad) sobre la concentración nutrimental de Al ($mg\ kg^{-1}$).

Factores	Parte Vegetal		
	Hoja	Tallo	Raíz
Concentración			
0 $\mu M\ Al^{3+}$	130.11 b	130.69 c	112.6 c
25 $\mu M\ Al^{3+}$	136.71 b	121.7 c	901.3 bc
50 $\mu M\ Al^{3+}$	251.05 a	161.98 ab	1011.4 bc
75 $\mu M\ Al^{3+}$	129.02 b	184.78 a	3104.5 a
100 $\mu M\ Al^{3+}$	145.64 b	147.79 bc	1750.1 ab
Variedades			
Tacaná	138.6 b	122.28 c	1468.7 a
Inifap	135.83 b	154.64 abc	1319 a
Jamapa	156.24 b	129.1 c	2818.3 a
Veracruz	115.19 b	191.32 a	1238.5 a
Tropical	128.71 b	143.48 bc	1342.5 a
Grijalva	399.94 a	181.28 ab	1027.1 a
8025	127.1 b	167.92 abc	1441.1 a
Medellín	153.94 b	126.43 c	1308.9 a
Cotaxtla 91	111.69 b	145.32 abc	826.7 a
Sesentano	117.84 b	132.14 c	968.9 a

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

En hoja la mayor acumulación de Al se dió en plantas tratadas con 50 $\mu M\ Al^{3+}$ incrementando un 93%; mientras que en tallo se incrementó en un 41% y en raíz por cada 27 unidades presentes en plantas tratadas a 75 $\mu M\ Al^{3+}$ se registro una unidad en plantas testigo. Al analizar el factor variedad se observo que la variedad Grijalva acumuló 3.5 unidades más que Cotaxtla 91 en hoja,

mientras que en tallo Veracruz incrementó en 54% la acumulación Al respecto de la variedad Tacaná; manifestándose por parte de la variedad Jamapa un registro superior de 3.5 unidades respecto de Cotaxtla 91 en tejido radical.

Por efecto de la interacción de los factores de estudio la acumulación de Al en hoja (Cuadro 95) se observa un incremento significativo ($p \leq 0.05$) de la variedad Grijalva del 78.1% a una concentración de 50 $\mu\text{M Al}^{3+}$ respecto de plantas testigo de la variedad Veracruz.

Cuadro 95. Concentración de Al (mg kg^{-1}) en hoja por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	144.8 b	150.3 b	111.7 b	160.2 b	125.9 b
Inifap	154 b	97.5 b	146 b	128 b	154 b
Jamapa	187 b	168 b	145 b	171 b	111 b
Veracruz	74.52 b	94.35 b	140.7 b	102.7 b	163.7 b
Tropical	130.7 b	163.8 b	143.3 b	93.4 b	112.4 b
Grijalva	175.2 b	219.9 b	1327 a	88.07 b	189 b
8025	116 b	134 b	95.3 b	105 b	185 b
Medellín	134.1 b	133.6 b	145.5 b	176.2 b	180.3 b
Cotaxtla 91	100.77 b	93.07 b	92.32 b	141.38 b	130.91 b
Sesentano	84.25 b	112.6 b	163.4 b	125.3 b	103.6 b

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

La acumulación de Al en tallo (Cuadro 96) se observan diferencias significativas ($p \leq 0.05$) observando por parte de la variedad Veracruz a una concentración de 75 $\mu\text{M Al}^{3+}$ un incrementó de 5 veces más lo acumulado por la variedad Jamapa.

En el Cuadro 97, se muestran los datos de la acumulación de Al en raíz por efecto de la interacción de factores. Se observa la variedad Jamapa incrementó hasta en 100 veces más la acumulación de este elemento en el tejido en estudio

a una concentración de 75 $\mu\text{M Al}^{3+}$ sobre plantas testigo de la variedad Grijalva.

Cuadro 96. Concentración de Al (mg kg^{-1}) en tallo por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	131.1 b-e	71.73 e	116 cde	166.3 b-e	126.3 b-e
Inifap	151 b-e	98.4 de	249 bc	130 b-e	145 b-e
Jamapa	148 b-e	116 cde	169 b-e	130 b-e	83.4 e
Veracruz	138.6 b-e	119.9 b-e	147.5 b-e	425.4 a	125.2 b-e
Tropical	107.8 de	85.37 e	142.5 b-e	149.9 b-e	231.8 b-e
Grijalva	129.9 bc	177.2 b-e	175.6 b-e	174.9 b-e	248.8 b-e
8025	153 b-e	132 b-e	160 b-e	250 b	145 b-e
Medellín	141.9 b-e	110.6 de	150.4 b-e	108.6 de	120.6 b-e
Cotaxtla 91	95.64 e	172.6 b-e	180.32 b-e	151.93 b-e	126.13 b-e
Sesentano	110.8 de	133.4 b-e	129.7 b-e	161 b-e	125.8 b-e

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

Cuadro 97. Concentración de Al (mg kg^{-1}) en raíz por interacción de los factores de estudio.

Variedad	Concentración $\mu\text{M Al}^{3+}$				
	0	25	50	75	100
Tacaná	112.8 b	590.5 b	1308 b	3688 ab	1644 b
Inifap	176 b	1756 b	1021 b	1930 b	1712 b
Jamapa	136 b	802 b	987 b	10100 a	2067 b
Veracruz	158.6 b	778.2 b	1178 b	1886 b	2192 b
Tropical	58.59 b	857.9 b	1511 b	1556 b	2728 b
Grijalva	102 b	870.5 b	96.59 b	2465 b	1601 b
8025	110 b	1123 b	1386 b	2947 b	1640 b
Medellín	144.4 b	934.5 b	1215 b	3023 b	1227 b
Cotaxtla 91	64.23 b	704.3 b	353.89 b	1869.4 b	1141.9 b
Sesentano	63.94 b	597.1 b	1057 b	1579 b	1547 b

Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$).

Valores con sombras gris y verde identifican las medias más baja y alta, respectivamente.

6.2.5. Acumulación de aluminio en raíces.

En la Figura 10 se observa el efecto de los tratamientos sobre el desarrollo de raíces después de los 23 días de aplicación de éstos. Las variedades Jamapa y Tropical, son las que muestran de forma más evidente la reducción en la masa radical con la mayor concentración de aluminio evaluada.



Figura 10. Aspecto de raíces de frijol tratadas con diferentes concentraciones de Al a los 23 días después del inicio de tratamientos y 54 días después de la siembra.

Después de la separación de las raíces, éstas fueron teñidas con eriocromo cianina R, para observar acumulación de aluminio. La cantidad e intensidad de la tinción fue clasificada empleando una escala basada en signos negativo y positivos; el primer caso indica ausencia de tinción, y a medida que el número de signos positivos aumenta, significa un incremento en la intensidad y cantidad de raíces teñidas. A continuación se muestran las figuras con los

resultados de las tinciones. Es notorio que las respuestas fueron diferentes en cada una de las variedades de frijol evaluadas. En algunas variedades se observó tinción en el tratamiento testigo, resultado no esperado, puesto que el colorante forma un compuesto de color rojo a púrpura en presencia de aluminio; por lo que, este resultado puede ser debido a la contaminación de las raíces al momento de la tinción o bien a la contaminación de la solución nutritiva dentro del invernadero.

En la Figura 11, se presentan los resultados de la tinción realizada en las raíces de la variedad Tacaná en la cual la tinción es más significativa a una concentración de 50 μM Al^{3+} , respecto a la concentración con 100 μM Al^{3+} . En el testigo no se presentó tinción. Se puede observar un crecimiento mayor en la raíz sometida a una concentración de 100 μM Al^{3+} .

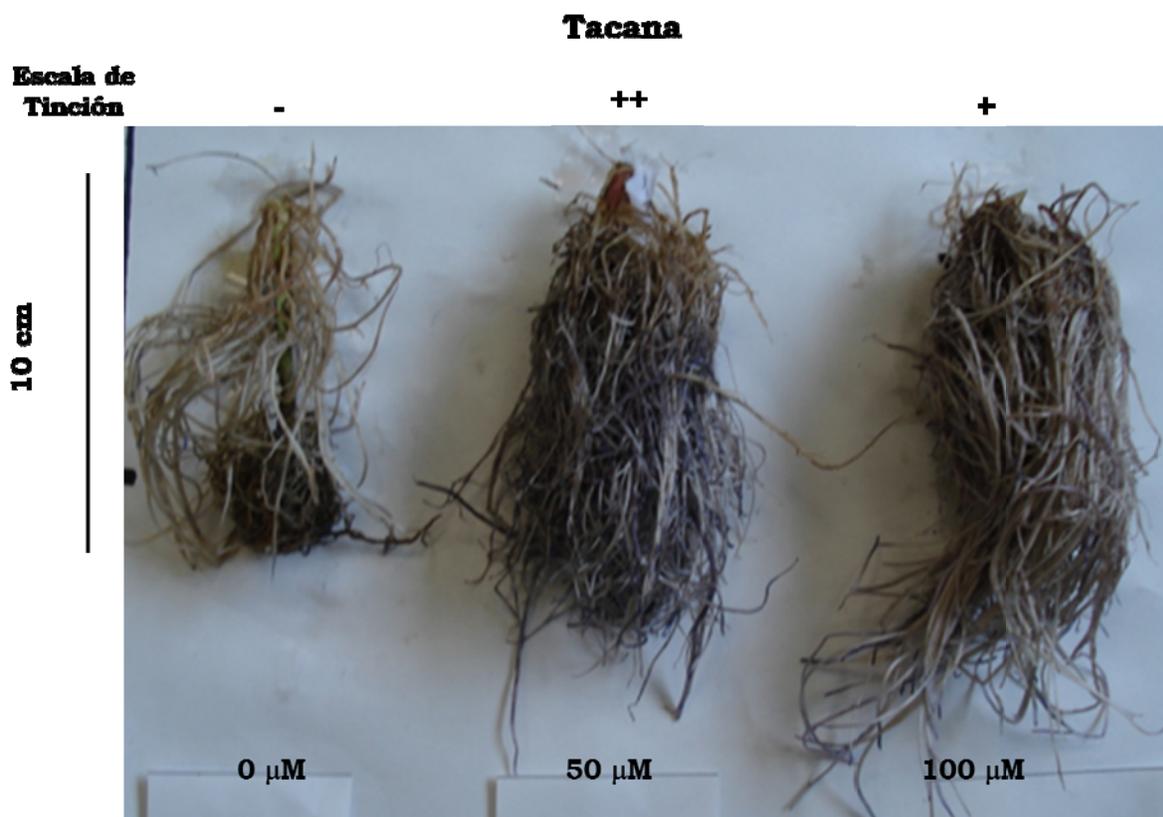


Figura 11. Tinción con eriocromo cianina R de raíces de frijol de la variedad Tacaná tratadas con distintas concentraciones de Al^{3+} .

En la variedad Inifap la tinción de las raíces se encuentra relacionada en forma positiva con la concentración de aluminio en la solución nutritiva. La acumulación de aluminio se observa en los ápices de las raíces. En esta variedad se presenta tinción en el testigo (Figura 12).

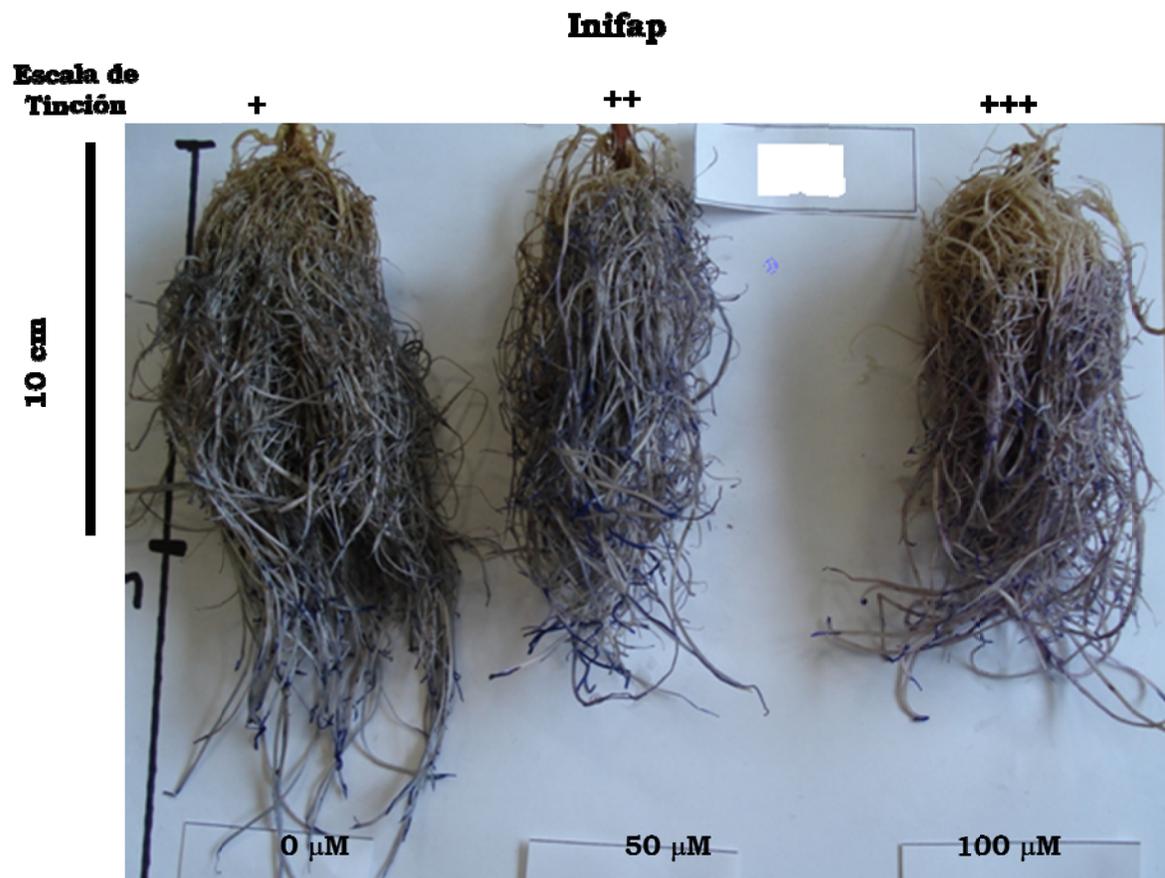


Figura 12. Tinción con eriocromo cianina R de raíces de frijol de la variedad Inifap tratadas con distintas concentraciones de Al^{3+} .

En la variedad Jamapa, se observa la mayor tinción en el tratamiento con 50 μM Al^{3+} , y un bajo crecimiento radical en el tratamiento con 100 μM Al^{3+} . Al igual que en la variedad Inifap, se observó tinción en el tratamiento testigo, aunque en menor cantidad (Figura 13).

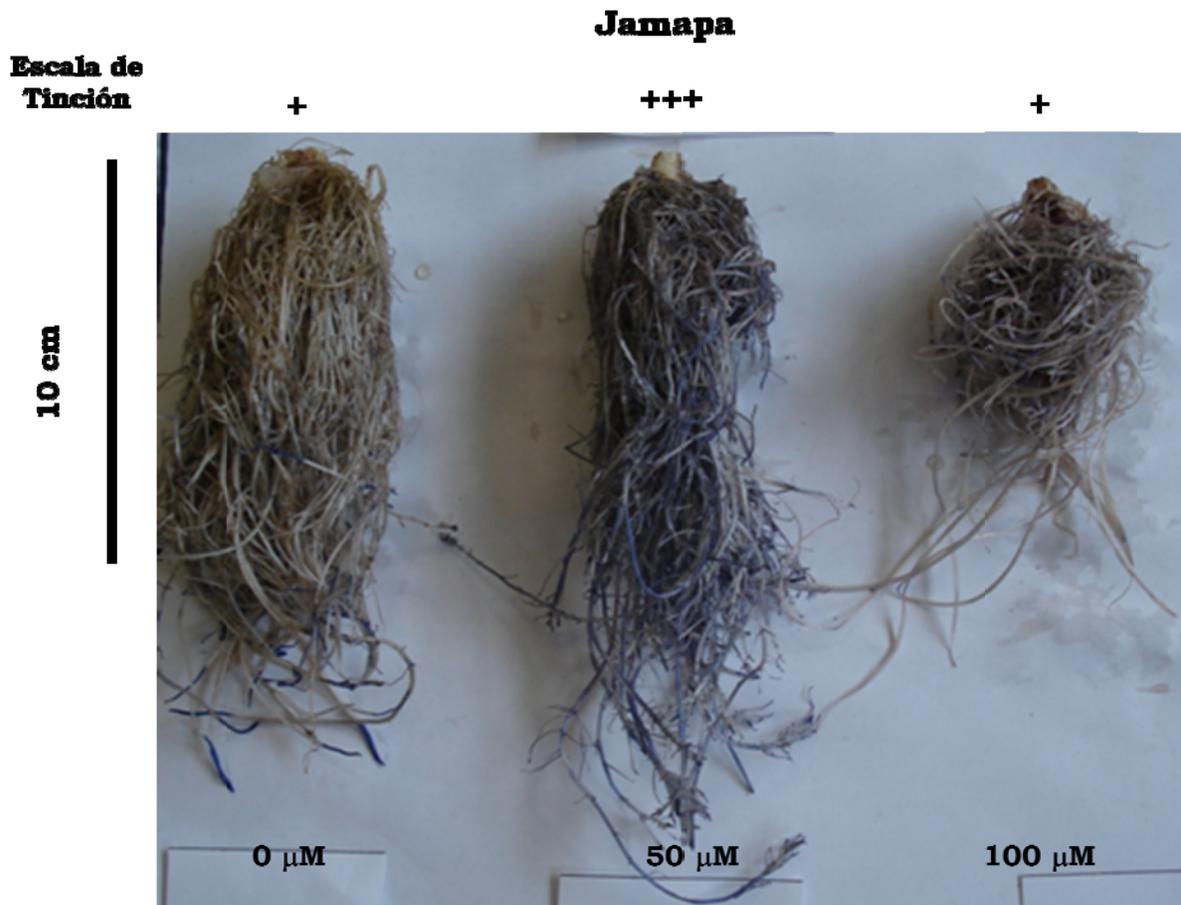


Figura 13. Tinción con eriocromo cianina R de raíces de frijol de la variedad Jamapa tratadas con distintas concentraciones de Al^{3+} .

En la variedad Veracruz la concentración con $50 \mu\text{M Al}^{3+}$ presenta una mayor distribución del aluminio a lo largo de toda la raíz, comparativamente con la raíz sometida a una concentración de $100 \mu\text{M Al}^{3+}$, con una ligera tinción sobre los ápices de las raíces del tratamiento testigo (Figura 14).

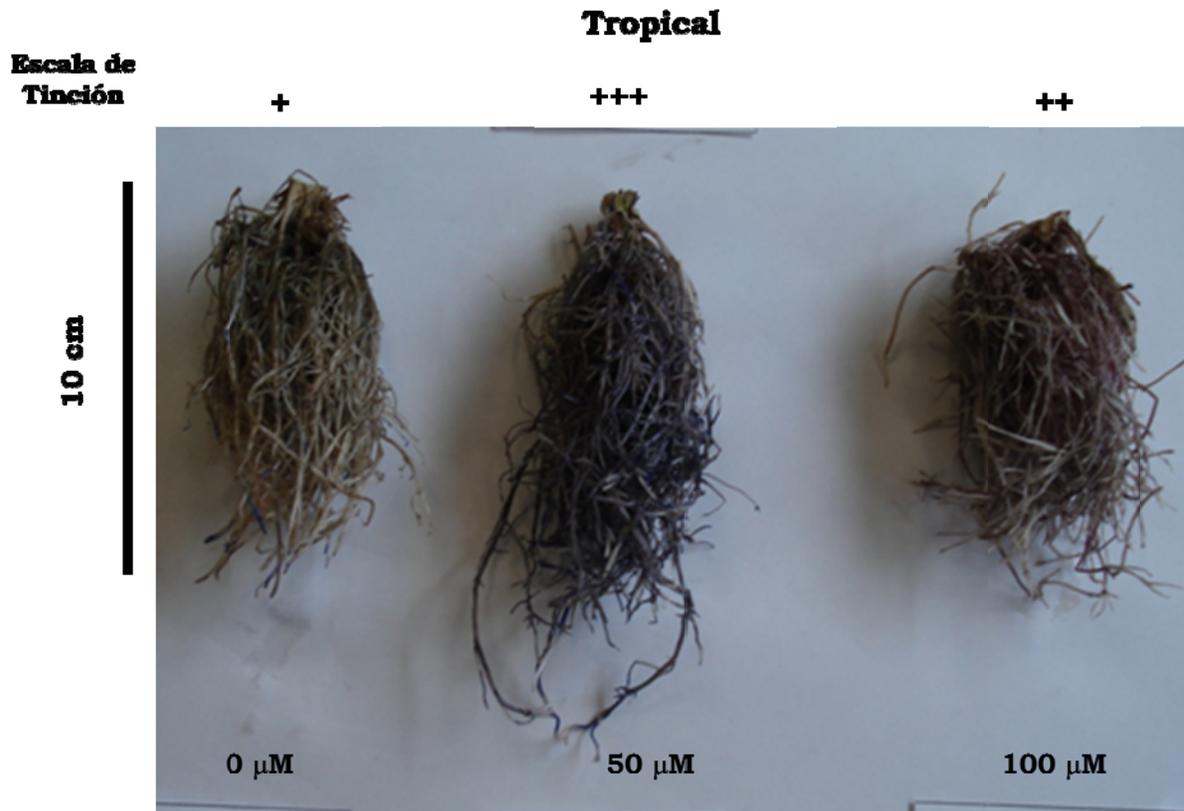


Figura 15. Tinción con eriocromo cianina R de raíces de frijol de la variedad Tropical tratadas con distintas concentraciones de Al^{3+} .

En la variedad Grijalva se observa una tinción más marcada en las raíces del tratamiento con 50 μM Al^{3+} , respecto de la concentración con 100 μM Al^{3+} , presentando una tinción en el tratamiento testigo además de una reducción en el crecimiento (Figura 16).

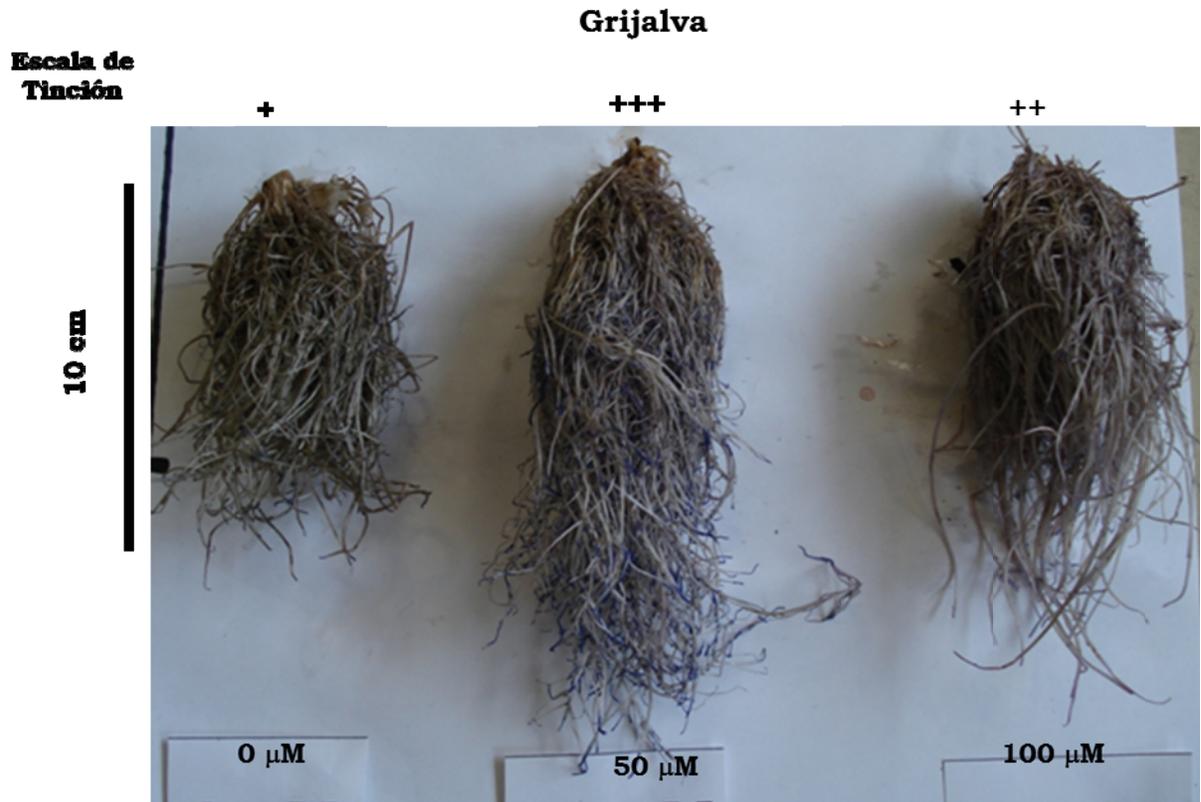


Figura 16. Tinción con eriocromo cianina R de raíces de frijol de la variedad Grijalva tratadas con distintas concentraciones de Al^{3+} .

En la Figura 17, la variedad 8025 no existe tinción para el tratamiento testigo, teniendo un crecimiento radical abundante y en donde la tinción en las raíces es más significativa a una concentración de $50 \mu\text{M}$ Al^{3+} , respecto a la concentración con $100 \mu\text{M}$ Al^{3+} , mostrando un crecimiento deteriorado.



Figura 17. Tinción con eriocromo cianina R de raíces de frijol de la variedad 8025 tratadas con distintas concentraciones de Al^{3+} .

La variedad Medellín muestra una tinción muy marcada sobre todo en los ápices radicales para ambos tratamientos 50 y 100 μM Al^{3+} , además de un crecimiento radical homogéneo, respecto al testigo el cual no presenta tinción alguna y su crecimiento se manifestó sin alteración (Figura 18).

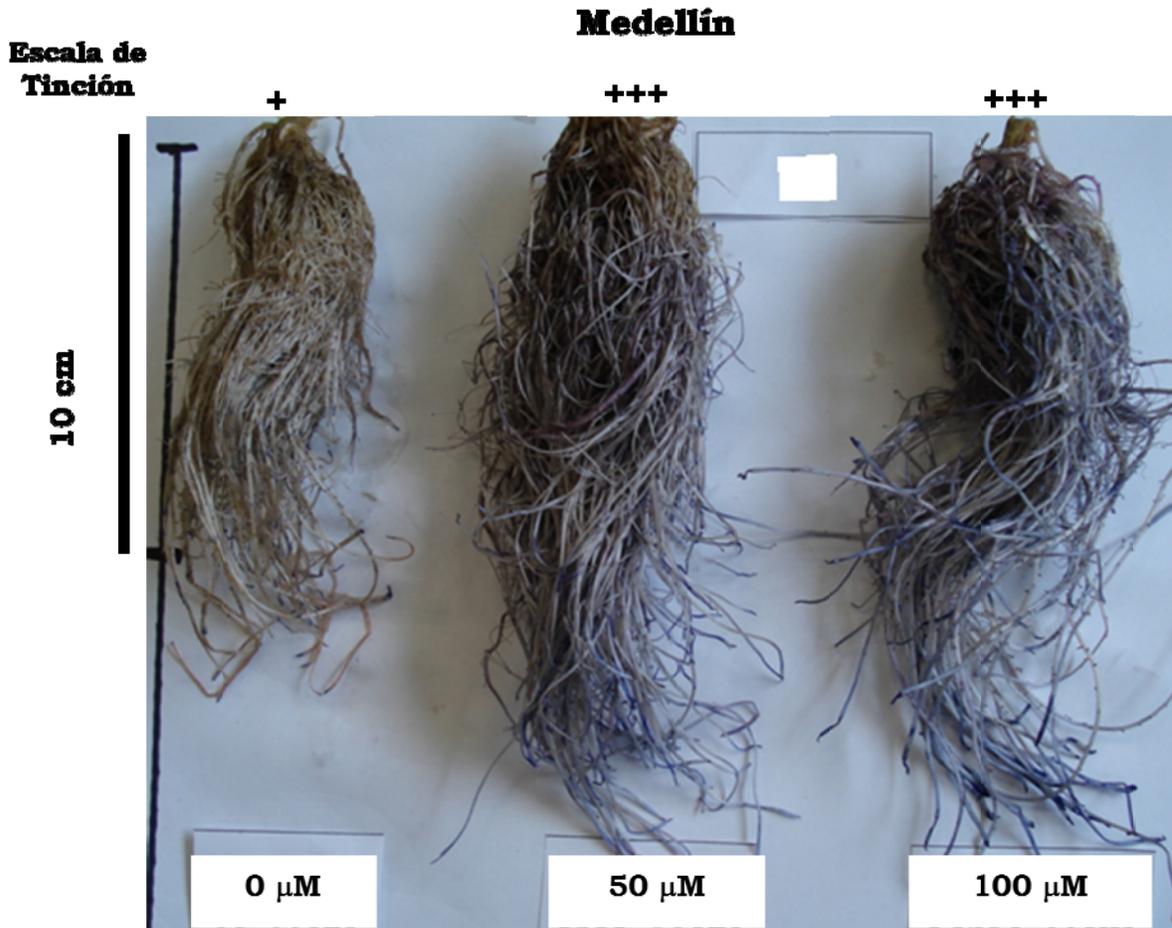


Figura 18. Tinción con eriocromo cianina R de raíces de frijol de la variedad Medellín tratadas con distintas concentraciones de Al^{3+} .

La Figura 19, la variedad Cotaxtla 91 muestra una tinción comparativamente superior en el tratamiento con una concentración de $50 \mu\text{M Al}^{3+}$, además de un crecimiento reducido y una coloración de raíz ennegrecida; respecto a la concentración con $100 \mu\text{M Al}^{3+}$, así como del testigo.

VII. DISCUSIÓN

Uno de los efectos más conocidos del Al es la inhibición del crecimiento radical, tanto de la elongación como de la división celular (Marschner, 1995). Al ser absorbido por la raíz, el aluminio ocasiona cambios celulares y ultraestructurales en hojas, incremento en las tasas de resistencia a la difusión, reducción en la apertura estomatal, disminución de la actividad fotosintética, llegando a presentarse clorosis e incluso necrosis en hojas, disminución del tamaño y número de hojas y una disminución en la producción de biomasa aérea (Thornton *et al.*, 1986), absorción, transporte y uso del agua, y de diferentes nutrimentos esenciales, ya sea por el daño causado en la raíz o por ejercer efectos antagónicos en la absorción nutrimental de Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , NO_3^- , y PO_4^{3-} (Nichol *et al.*, 1993; Ryan y Kochian, 1993); en consecuencia disminuciones importantes en el rendimiento.

7.1 Respuesta en la morfología *in planta*

7.1.1. Altura de planta. Se registró un efecto positivo la adición de Al^{3+} durante los 60 días de evaluación, mostrando un mejor comportamiento en la variedad 8025 y Sesentano; Contrario a lo observado en variedades de arroz (IR57311 y IR64) bajo diferentes concentraciones 200 y 400, registrándose un decremento a los 21 ddt del 18% a 400 μM Al^{3+} en la solución [Trejo-Téllez *et al.*, 2007(datos no publicados)]

7.1.2. Diámetro de tallo. No se observó un efecto respecto a la adición de Al^{3+} , excepto a una concentración de 25 μM Al^{3+} , donde hubo una reducción del crecimiento, presentándose un decremento después de los 48 ddt, ante la presencia de Al en la solución nutritiva, y en donde Jamapa y Cotaxtla 91 superaron a 8025. Registrándose en plántulas de arroz un mayor diámetro de la variedad IR57311 a una concentración de 200 μM Al^{3+} [Trejo-Téllez *et al.*,

2007 (datos no publicados)]. Otros estudios han demostrado en *Bracharia decumbens* que se ejerce mayor efecto en lo que respecta al sistema raíz, que en vástago (Rout *et al.*, 2001).

7.1.3. Número de hojas y flores. Se observó una reducción a una concentración de 25 μM Al^{3+} , durante los 60 días de evaluación, mostrándose un incremento a los 12 ddt a una concentración de 100 μM Al^{3+} , con la misma tendencia en el número de flores, registrándose los valores más altos en la variedad Grijalva y 8025.

7.1.4. Número de vainas. No existió un efecto por adición de Al^{3+} en la solución nutritiva sobre esta variable. Teniendo un decremento en el número de vainas amarradas a una concentración de 25 μM Al^{3+} . Registrándose un mayor número de vainas en las variedades Veracruz y Tropical.

7.1.5. Rendimiento. Se observó una reducción en el peso de biomasa seca de vainas, número de semillas/planta y por tanto se afectó el rendimiento ante la adición de Al^{3+} , registrando los valores más altos, la variedad Veracruz, 8025 y Inifap.

7.2 Respuesta en la Fisiología *in planta*

7.2.1. Longitud raíz. A partir de los 36 días después de tratamiento con Al, se observó un efecto positivo por adición de Al^{3+} respecto al testigo, mostrándose un incremento estadístico de la variedad Inifap. Contrario a lo manifestado en plantas de arroz, en donde la longitud de raíz fue 50% menor a 400 μM Al^{3+} a los 14 ddt, y 56% a los 21 ddt, comparado con plantas testigo [Trejo-Téllez *et al.*, 2007 (datos no publicados)]. Esto es debido a que la inhibición del crecimiento radical es uno de los primeros efectos en la toxicidad por Al, factor que se viene usando como indicador de tolerancia al metal (Howeler y Cadavid, 1976; Baligar *et al.*, 1990).

7.2.2. Volumen raíz. Se mostró un efecto positivo ante la adición de Al^{3+} sin ser estadísticamente significativo a una concentración de $75 \mu\text{M Al}^{3+}$, teniendo un incremento superior por parte de las variedades 8025 y Inifap. Contrario a lo observado en plantas de arroz, donde la variedad IR57311 mostro un decremento del 42.74% a 400 Al^{3+} 7 ddt, y del 54.76% a los 14 ddt, así mismo a 200 y $400 \mu\text{M}$ se redujo en un 48.31 y 75.28%, en IR57311 y IR64, respectivamente a los 21 ddt [Trejo-Téllez *et al.*, 2007 (datos no publicados)] resultado de la inhibición en la elongación y división celular (Mossor-Pietraszewska *et al.*, 1997). Manifestándose una ineficiencia en la absorción tanto de nutrientes como de agua, haciéndose más susceptibles las plántulas y plantas maduras. Estudios indican que el impacto del Al en la raíz va a depender de la sensibilidad y del tiempo de exposición y contenido del metal en la planta, no solo en raíz sino en numerosos lugares de acción cuya identificación ayudaría a la selección de genotipos con mayor resistencia ya que plantas más tolerantes poseen mecanismos de exclusión al metal. (Yamamoto *et al.*, 1994).

7.2.3. Unidades SPAD. La toxicidad por aluminio provoca una disminución en la absorción de ciertos elementos minerales en las plantas, correlacionada con la inhibición del crecimiento radical. No observándose diferencias entre los tratamientos aplicados, sin embargo conforme avanzaban los días en las plantas tratadas con Al, las unidades SPAD disminuyeron significativamente, teniendo a Jamapa y Inifap con los registros mas altos. Existiendo estudios que mencionan que a concentraciones de Al $10 \mu\text{M}$ se limita la fotosíntesis, causando un decremento en la conductancia estomática, afectándose los procesos de fijación de bióxido de carbono, en *Quercus glauca* (Akaya y Takenaka, 2004).

7.2.4. Patrones de acumulación de Al en raíces. Se observó una tinción de eriocromo de cianina R de intensidad superior en raíces de frijol tratadas con 50 y $100 \mu\text{M Al}^{3+}$ manifestándose un crecimiento menor, volumen limitado,

color blanquecino en la zona radical con raíces quebradizas y adelgazadas, respecto a plantas sin adición de Al^{3+} . De acuerdo con Taylor *et al.* (2000) mencionan que tras una larga exposición al metal (5-7 días) las concentraciones de Al en el interior celular eran del rango de 5-70 μM , acumulándose en los ápices de las raíces, incluyendo la caliptra, zonas meristematicas y de elongación. Siendo factor clave para definir el grado de tolerancia de la planta.

7.3 Respuesta al análisis nutrimental

7.3.1. Fosforo (P). Se observó un efecto positivo a la adición de 75 μM Al^{3+} , registrándose en las variedades Tropical y Cotaxtla 91 las concentraciones mas altas de P. Incremento que se presenta en genotipos P-eficientes, al ser mas tolerantes a la adición de Al, tal es el caso de *Glycine max*, el cual manifiesta una exudación mayor de ácidos orgánicos (implicados en mecanismos de defensa por quelación y mantenimiento de la homeostasis relacionada con el pH citoplasmático), estrategias utilizadas por las plantas para aumentar la disponibilidad de P, así como la acidificación de la rizosfera, exudación de fosfatasas, formación de raíces laterales (Marschner, 1995). Façanha y Okorokova-Façanha (2002), observaron que los efectos producidos por los fluoruros de aluminio en plantas de maíz en la absorción de PO_4 promueven una disminución en la absorción, efecto antagónico que aumenta la concentración de PO_4 . Contrario a lo reportado por Lee y Pitchard (1984), donde el contenido de P en todos los órganos estudiados de *Trifolium repens*; en un rango de pH entre 4.5 y 7, observaron una fuerte interacción Al-P, incrementándose la cantidad de P inmovilizado en la raíz, disminuyendo en la parte aérea (Cuming *et al.*, 1986).

7.3.2. Potasio (K). El Al crea un ambiente radical desfavorable para la absorción de K, observándose un decremento en el contenido de este elemento en raíz, lo que afecta la síntesis de proteínas, eficiencia en el uso del agua,

turgencia de células estomáticas, crecimiento celular, actividad fotosintética, flujo y translocación de asimilados, resistencia a plagas y enfermedades, uso de fertilizantes nitrogenados y en más de 80 enzimas que lo requieren para su activación. Rengel (1992) reporta un incremento del 43% (9425 ppm) en plantas control sobre las tratadas con Al y es posible el desplazamiento K y Ca por Al en la pared celular pudiendo ser suficiente para producir alteraciones en el desarrollo celular. Lance y Pearson (1969) observaron que disminuía la absorción de este en plantas de algodón, lo cual ha sido corroborado por investigaciones llevadas a cabo en arroz por Foy *et al.* (1978). La inhibición ocurre rápidamente y puede ser parcialmente reversible una vez retirada la adición de Al (Schroeder *et al.*, 1994), apoyando la hipótesis de un bloqueo exterior por parte del Al de los canales de K. No así en hoja y tallo en donde la concentración de K se favoreció ante la adición de Al³⁺, incrementándose de manera significativa en las variedades 8025 e Inifap. Se observa que un exceso de Al interfiere en la absorción y disponibilidad de Ca, Mg, Mn y Zn. (Malkanthi *et al.*, 1995) en cultivos de cebada en los que se produce una estimulación en la absorción de K en las raíces al ser tratadas las plantas con 200 µM Al³⁺.

7.3.3. Calcio (Ca). La distorsión de la homeostasis del Ca es uno de los primeros síntomas de la toxicidad por Al (Rout *et al.*, 2001). En esta investigación se registro un decremento significativo en la concentración de Ca en raíz ante la adición de Al³⁺ en la solución nutritiva, siendo la variedad Jamapa la que registro mayor acumulación. Al crecer plantas de arroz en soluciones conteniendo 0, 200, 400 µM Al³⁺ se observó que el Ca en plantas testigo (0 µM Al³⁺ en la solución nutritiva) mostraron un incremento del 40% respecto a plantas tratadas con Al³⁺ [Trejo-Téllez *et al.*, 2007(datos no publicados)]. El Al bloquea la absorción de Ca al interior celular en diferentes especies (Rengel y Elliot, 1992, Huang *et al.* 1992, Jones *et al.* 1998), e incluso parece que su translocación a la parte aérea de la planta es inhibida (Huang *et al.* 1992). Ocasionando una alteración en los procesos metabólicos

dependientes del catión, los cuales están directa o indirectamente relacionados con la regulación en la elongación y división celular (Delhaize y Ryan, 1995). Ello conduce a una disminución en el crecimiento radical y una serie de trastornos metabólicos posteriores relacionados, como efectos sobre proteínas que necesitan Ca, las cuales no pueden actuar como cofactor de otras, efectos sobre la polimerización de los microtúbulos, crecimiento de polen, estabilización de la pared celular, y estructura e integridad de la membrana.

7.3.4. Magnesio (Mg). Una reducción en la absorción de Mg, particularmente se da por altos niveles de Al^{3+} , accesado a la raíz por flujo de masas y difusión. En la presente investigación se observó una disminución de Mg en tallo a $100 \mu M Al^{3+}$. Sin embargo, al analizar la acumulación de este elemento en hoja y raíz, a pesar de que no se observan diferencias estadísticas significativas entre tratamientos ($p > 0.05$) se puede observar que la adición de Al favoreció los valores absolutos de acumulación de Mg en estos tejidos, especialmente en las variedades Jamapa, Veracruz y Grijalva. En ausencia de Al^{3+} , altas cantidades de Mg^{2+} se unen a los sitios de intercambio en las paredes corticales de la raíz, en consecuencia la concentración de éste incrementa en los alrededores del lado exterior del plasmalema. (Marschner, 1995). En plantas de arroz tratadas con 0, 200 y $400 \mu M$ de Al en la solución nutritiva se observó una disminución del orden de 65% en la acumulación de Mg en plantas tratadas respecto a plantas testigo [Trejo-Téllez *et al.*, 2007 (datos no publicados)] lo cual difiere a lo encontrado en este experimento con variedades de frijol. Lo que ocasionaría una deficiencia en la acumulación de CH no estructurales dañando su translocación de los órganos fuente a los de demanda, así como incrementos de radicales superóxido (O_2) y peróxido (H_2O_2) en plantas deficientes en Mg.

7.3.5. Hierro (Fe). En plantas tratadas con Al se observa una reducción en la concentración de Fe y produce síntomas típicos de clorosis (Otsuka, 1969). Sin embargo, en la presente investigación se observó que a concentraciones de $50 \mu M Al^{3+}$, se favorecía la acumulación de Fe en vástago, así mismo a $25 \mu M Al^{3+}$,

se acumulo hasta 4 veces más en raíz, respecto a plantas testigo, obteniéndose los rangos mas altos en la concentración del catión en las variedades Grijalva, Veracruz y 8025. Chang *et al.* (1998) encontraron que la biosíntesis de sideroforos y la exudación podían ser inhibidas por tratamientos con Al en plantas de trigo, sin embargo la solubilización del Fe y su absorción no eran alteradas. Además, esta inhibición se producía a altas concentraciones de 20 μM y tras 24 horas de tratamiento, de manera que no parece que sea el Al el que directamente bloquee el transporte de Fe al interior celular y sea más una consecuencia secundaria de los efectos producidos por éste.

7.3.6. Cobre (Cu). De manera similar al caso anterior la presencia de Al^{3+} en la solución nutritiva favoreció la acumulación de Cu en tejido vegetal. A una concentración de 100 μM Al^{3+} en vástago y a 25 μM Al^{3+} en raíz. Incrementándose significativamente la acumulación de Cu en la variedad Grijalva.

7.3.7. Zinc (Zn). Este nutrimento es altamente dependiente del pH, el cual disminuye 100 veces su asimilación por cada unidad en la que se incrementa el valor de pH. La deficiencia Zn ocasiona una peroxidación de lípidos de la Membrana plasmática y un incremento en su permeabilidad. El Zn es componente estructural en ribosomas, por lo que una deficiencia en el caso de plantas de arroz Zn-deficientes se desintegran los ribosomas 80S cuando este cae por debajo de 100 $\mu\text{g g}^{-1}$ presentándose síntomas como achaparramiento, hojas pequeñas, daña la retranslocación de P vía floema a la raíz, y causa una disminución de granos. En la presente investigación no se observaron deficiencias de este nutrimento cuando las plantas fueron crecidas en solución conteniendo 25 μM Al^{3+} ; de hecho se observó un incremento en la acumulación de Zn en hojas, tallos y raíces significativamente, respecto de plantas testigo. Las variedades que mayores niveles de Zn acumularon fueron la Grijalva y la Veracruz.

7.3.8. Manganeso (Mn). La disponibilidad de Mn en suelos ácidos disminuye lo que provoca una afectación en la fotosíntesis y en la evolución de O₂, manifestándose un decremento de este elemento en la zona radical en plantas Mn-deficientes; daño ocasionado por el incremento de radicales libres de oxígeno (ROS), en presencia de Al³⁺ en la solución nutritiva; Sin embargo, se registró que a altos contenidos de Al en la solución nutritiva favorece la acumulación de Mn en vástago sin ser significativo respecto a plantas testigo. Las variedades que acumularon mayor cantidad de Zn fueron la Jamapa y la Medellín.

7.3.9. Boro (B). En suelos ácidos se da una mejor adsorción de B por la planta. En la presente investigación se observó que a concentraciones superiores a los 25 μM Al³⁺, la acumulación de B se reduce significativamente en hoja y raíz, por lo que una reducción en la concentración de este afectaría el metabolismo de carbohidratos y ocasionaría un aborto floral.

7.3.10. Aluminio (Al). Las sales de Al son ácidas debido a la hidrólisis de este ión de poco volumen y mucha carga, que ejerce un fuerte campo eléctrico que atrae los electrones, alejándolos de las moléculas de agua que se convierten en dadoras de protones (Martí, 1988), por lo que adición de AlCl₃·6H₂O a una concentración de 50 y 75 μM Al³⁺ se mostraron incrementos significativos en su acumulación en tejido vegetal en plantas de frijol. El grado con el que el Al se asimila depende de C.I.C de la raíz, resultante de las cargas negativas de las pectinas, proteínas y fosfolípidos de la pared celular y membrana plasmática. Un aumento en el pH de 4.2 a 4.6 disminuye en un 26% la solubilidad del Al (Blamey *et al.*, 1990; 1983). Se observó una respuesta favorable en la acumulación de Al en las variedades Grijalva, Veracruz y Jamapa; por lo que contrarrestar la asimilación de Al a tejidos donde la planta no es sensible a sus efectos se ha considerado un mecanismo de tolerancia. (Küpper *et al.* 1999).

VIII. CONCLUSIONES

Respecto a la morfología, la altura de planta fue mayor durante los primeros 24 días al darse un incremento en la concentración de Al^{3+} en la solución nutritiva en un 10.3% respecto al testigo; sin embargo la tendencia cambió a los 48 y 60 ddt. La variedad 8025 superó a la Tacana y a la Grijalva durante los 60 días de evaluación. En el diámetro de tallo no se observó una alteración por la presencia de Al^{3+} . Sin embargo, a contenidos de $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ en la solución el diámetro de tallo menor durante todo el experimento. Las variedades Cotaxtla 91, Medellín y Jamapa alcanzaron incrementos del 15, 18 y 21%, respectivamente en comparación con la variedad 8025. En el número hojas se observó un efecto positivo no significativo al darse un incremento ante la adición de Al^{3+} . Las plantas de la variedad Grijalva superaron a la Veracruz y a la Tacana a contenidos de $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ en la solución. En el número flores se redujo al someter a las plantas al Al^{3+} . La variedad Jamapa sin adición de Al^{3+} supero con 16 flores a Tacaná a una concentración $25 \mu\text{M Al}^{3+}$. El total de vainas se redujo en 2 vainas/planta a contenidos de $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ lo que permitió un incremento del 35.47% en la variedad Veracruz sobre la Sesentano. La tendencia en el número de vainas amarradas fue similar al anterior; no observando diferencias significativas por efecto de adición de Al en la solución. La variedad Tropical mostró un mejor amarre de frutos respecto a la Sesentano, y Jamapa a $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ incremento 6 vainas más. En el peso seco de vainas las plantas testigo superaron en un 20.7% respecto de las plantas con contenidos de $25 \mu\text{M Al}^{3+}$. Las variedades Veracruz y Tacaná registraron 4 g más en el peso de las vainas. Se observó que las semillas/planta se incrementaron en un 10% a la adición de Al, sin mostrar diferencias significativas. Reduciendo 6 semillas a una concentración de $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ respecto al testigo. La variedad 8025 incremento 10 semillas más respecto de Jamapa. El rendimiento no fue estadísticamente alterado por efecto de la adición de Al^{3+} . Entre variedades se registró un incremento del 33.2% en la variedad 8025 respecto de la Jamapa. El peso individual de semilla por efecto

del Al en la solución no mostró diferencias significativas. Entre variedades Inifap supero a Jamapa en un 30%. Fisiológicamente, respecto a la longitud de raíz en los primeros 24 días de tratamiento no observaron diferencias significativas, por el contrario a partir del día 36, 48 y 60 las diferencias fueron del orden del 15% con respecto al testigo. La variedad Inifap registró mayor longitud a los 24, 36 y 48 ddt a una concentración de 50 $\mu\text{M Al}^{3+}$ con incrementos de 11, 13 y 12 cm respectivamente sobre Veracruz y Tacana a concentraciones de 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$. El volumen radical se favoreció a una concentración de 75 $\mu\text{M Al}^{3+}$ durante los 24 y 36 ddt con un incremento de 4 y 5 mL respecto del tratamiento testigo. La variedad 8025 incremento un 30% a los 12 días de tratamiento, e Inifap un 37% sobre Jamapa a los 24 ddt. Las Unidades SPAD, no se vieron modificados por contenidos de Al^{3+} . Sin embargo, Las variedades perdieron paulatinamente unidades SPAD durante la fase del experimento alcanzando una reducción del 35% en la variedad Sesentano a los 60 ddt. Respecto a la absorción de iones, en la concentración de P en hoja a se registró una acumulación con 44% a 25 $\mu\text{M Al}^{3+}$. Observando que la variedad Cotaxtla 91 supero a la Veracruz con 26 mg kg^{-1} más. En tallo se favoreció la acumulación a 100 $\mu\text{M Al}^{3+}$ con un incremento del 26%; así mismo en raíz a una concentración de 75 $\mu\text{M Al}^{3+}$ respecto a plantas testigo. La variedad Tropical supero 6.65 mg kg^{-1} respecto a Cotaxtla 91. El K se acumulo en mayor cantidad en hoja a una concentración de 100 $\mu\text{M Al}^{3+}$; en el tallo la adición de Al^{3+} disminuyo en un 17% la acumulación de K. La variedad 8025 supero en 8 mg kg^{-1} más K que lo concentrado por Tacaná e Inifap, de manera similar se observó que a 50 $\mu\text{M Al}^{3+}$, la acumulación de K cayo un 21% en el tejido radical. Incrementando un 28% la variedad Inifap respecto de Cotaxtla 91. La acumulación Ca en hoja se incremento en un 5% al suministrar 100 $\mu\text{M Al}^{3+}$ respecto al testigo. La variedad Jamapa superó en 7 y 4 mg kg^{-1} más de Ca respecto de Tacaná y Tropical. En tallo el suministro de Al^{3+} disminuyo el Ca acumulado en el tejido en un 20%, alcanzando 7 mg kg^{-1} más de Ca la variedad 8025 sobre la Tropical. En raíz no se vio afectada la acumulación de Ca por efecto de los factores de estudio.

La acumulación de Mg tanto en hoja como en raíz no hubo diferencias significativas respecto a la adición de Al^{3+} en la solución, sin embargo a una concentración de $75 \mu\text{M Al}^{3+}$ se registraron los valores más altos de Mg en esos tejidos. Contrario a lo observado registrando una reducción en la acumulación del 25% ante la adición de $100 \mu\text{M Al}^{3+}$. Entre variedades Tacana mostró una reducción en la acumulación de Mg de 6.13 en hoja, 1.9 en tallo y 3.74 mg kg^{-1} en raíz. El Fe se favoreció por la adición de $50 \mu\text{M Al}^{3+}$ tanto en hoja en 879, en tallo con 180 y en raíz con 12786 mg kg^{-1} a una concentración $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ respecto al testigo. La variedad Grijalva incremento un 80% el Fe acumulado por Tacaná en hoja. Respecto al Cu se observó que la adición de Al^{3+} favoreció la acumulación en hoja y tallo en un 21%, así mismo en raíz un 28%, respecto del testigo. Incrementando la acumulación la variedad Grijalva en 3.9 y 3.2 mg kg^{-1} en hoja y tallo. De la misma manera la concentración de Zn se favoreció a la adición de $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ en la solución logrando un incremento de 55, 31 y 103 mg kg^{-1} en hoja, tallo y raíz respectivamente. Las variedades Grijalva y Veracruz mostraron mayor acumulación de Cu en un 39% en hoja, 31% en tallo y 49% en raíz respecto de Tacana. El Mn tanto en hoja como en tallo se acumulo en mayor cantidad ante la adición de Al^{3+} en la solución, no en raíz ya que el Al^{3+} redujo un 32% la acumulación de Mn. Las variedades Jamapa y Medellín acumularon un 33% más Mn que Tacaná en hoja y que Cotaxtla en 91 en raíz respectivamente. Respecto a la concentración de B a una concentración de $25 \mu\text{M Al}^{3+}$ se logro incrementar un 19% en hoja como en raíz. Observándose que las variedades Jamapa en hoja, Grijalva en tallo e Inifap en raíz incrementaron la acumulación de B en un 30% respecto de Tacaná, un 35% respecto de Tropical y un 21% respecto de Sesentano. El Al incremento su acumulación a mayor concentración de este en la solución, con incrementos en la zona radical de 27 veces más lo acumulado en tallos y hojas. Las variedades Grijalva, Veracruz y Jamapa mostraron mayor acumulación de Al en ambos tejidos vegetales.

IX. LITERATURA CITADA

- Acosta-Gallegos, J. A. and J. Kohashi-Shibata.** 1989. Effect of water stress on growth and yield on indeterminate dry-bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars. *Field Crop Res.* 20: 81-93.
- Akaya, A. and Takenaka, C.** 2004. Effects of aluminum stress on photosynthesis of *Quercus glauca*. *Plant Soil.* 1(237): 137-146.
- Alcántar, G. C. y Sandoval V., M.** 1999. Manual de Análisis Químico de Tejido Vegetal. Guía de muestreo, preparación, análisis e interpretación. Publicación Especial No. 10 de la Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo A.C., Chapingo, Méx.
- Aimi, R. and Murakami, T.** 1964. Cell- physiological studies on the growth of crop plants. *Bull Nat. Inst Agric Sci D.* 11: 331-393.
- Anderson, M. A. and Wallace, M. R.** 1984. DNA markers for nervous system diseases. *Science.* 225 (4668): 1320-1326.
- Aniol, A. and Gustafson, J. P.** 1984. Chromosome location of genes controlling aluminum tolerance in wheat, rye and triticale. *Can J Genet Cytol.* 26: 701-705.
- Asher, C. J.** 1991. Beneficial elements, functional nutrients, and possible new essential elements. pp. 703-723. *In:* J. J. Mortvedt (ed.). *Micronutrients in agriculture.* 2nd. Edition. No. 4, Soil Sci Soc Am Book Series.
- Baca C., G. A.** 1983. Efecto de la solución nutritiva, la frecuencia de los riegos, el sustrato y la densidad de siembra en cultivos hidropónicos al aire libre de pepino, melón y jitomate. Tesis Maestría en Ciencias. Colegio Postgraduados. Montecillo, México.
- Baligar, V. C. and Ahlrichs, J. L.** 1998. Nature and Distribution of Acid Soils in the World. pp: 1-11. *In:* R. E. Schaffert (ed.). *Proceedings of a Workshop to Develop a Strategy for Collaborative Research and Dissemination of Technology in Sustainable Crop Production in Acid Savannas and other Problem Soils of the World.* Purdue University, West Lafayette, IN.
- Baligar, V. C., Wright, R. J., Ritchey, K.D., and Fageria, N. K.** 1990. Bioassay technique to assess acid soil contains for growth of wheat (*Triticum aestivum*) roots. pp 419-424. *In:* M. C. Van Beusichen(ed.) *Plant Nutr. Physiol. Appl.* Kluwer Academic Publishers. ISBN 0-7923-0740-2
- Barceló, J. and Poschenrieder, Ch.** 2002. Fast root growth responses, root exudates and internal detoxification as clues to the mechanisms of aluminum toxicity and resistance: *Rev Environ Exp Bot.* 48: 75-92.
- Barceló, J., Nicolas, G., Sabater, B., y Sánchez, R.** 2003. *Fisiología Vegetal.* Ed. Pirámide, S.A., Madrid, España.
- Beaver, J. S. and Kelly, J. D.** 1994. Comparison of selection methods for dry bean populations derived from crosses between gene pools. *Crop Sci.* 34: 34-37.

- Bennet, R. J., Breen, C. M., and Fey, M. V.** 1985. The primary site of Al injury of *Zea mays* L. *Afric. J Plant Soil.* 2(1): 8-17.
- Blancaflor, E. B., Jones, D. L. and Gilroy, S.** 1998. Alterations in the cytoskeleton accompany aluminum-induced growth inhibition and morphological changes in primary roots of maize. *Plant Physiol.* 118: 159-172.
- Blamey, F. P. C., Edwards, D. G. and Asher, C. J.** 1983. Effects of aluminum, OH: AL and P: Al molar ratios and ionic strength on soybean root elongation in solution culture. *Soil Sci.* 136: 197-207
- Blamey, F. P. C. and Breem, M.** 1990. Role of root cation exchange capacity in differential aluminum tolerance of *Lotus* species. *J Plant Nutr.* 13: 729-744.
- Broek, D., Bastle, R., Candford, K., and Narse, P.** 1991. Involvement of p34cdc2 in establishing the depend of S phase on mitosis. *Nature* 349: 388-393.
- Chang, Y.-C., Ma, J. F., and Matsumoto, H.** 1998. Mechanism of Al induced iron chlorosis in wheat (*Triticum aestivum*). Al inhibited biosynthesis and secretion of phytosiderophore. *Plant Physiol.* 102: 9-15
- Chang, Y. C., Yamamoto, Y. and Matsumoto, H.** 1999. Accumulation of aluminum in the cell wall pectin in cultured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) cells treated with a combination of aluminum and iron. *Plant Cell Environ.* 22: 1009-1017.
- Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT).** 2001. Soluciones que cruzan fronteras. Frijol mejorado para África y América Latina. http://www.ciat.cgiar.org/about_ciat/acerca/frijol.htm (Consultado el 20 de Enero de 2006).
- Clarkson, D. T.** 1965. The effect of aluminum and some other trivalent metal cation on cell division in the roots apices of *Allium cepa*. *Ann Botan N S.* 29: 309-315.
- Clune, T. S. and Copeland, L.** 1999. Effects of aluminum on canola roots. *Plant Soil.* 216: 27-33.
- CRC Handbook of chemistry and physics.** 2004-2005. 85th Edition. D. Lide (Ed.). CRC Press.
- Cuenca, G., Herrera, R., and Merida, T.** 1991. Distribution of aluminum in accumulators plants by X-ray microanálisis in *Richeria grandis* Vahl leaves from cloud forest in Venezuela. *Plant Cell Environ.* 14: 437-441.
- Cumming, J. R. and Ecbert, R. T.** 1986. Effect of Al on P uptake and translocation by red spruce seedling. *Can J Bot.* 16: 864-867
- Dapaah, K. H., McKenzie A. B. and Hill, G. D.** 1999. Effects of irrigation and sowing date phenology and yield of pinto beans (*Phaseolus vulgaris* L.) in Canterbury, N Z J Crop Hort Sci. 27: 297-305.
- Debouck, D.** 1999. Diversity in *Phaseolus* species in relation to common bean. p. 25-52. In S. P. Singh (ed.) *Developments in plant breeding. Common bean improvement in the twenty-first century.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands.

- Degenhardt, J., Larsen, P. B., Howell, S. H., and Kochian, L. V.** 1998. Aluminum resistance in the arabidopsis mutant *alr-104* is caused by an aluminum induced increase in rhizosphere pH. *Plant Physiol.* 117: 19-27.
- Delhaize, E., Craig, S., Beaton, C. D., Bennet, R. J., Jagadish, V. C. and Randall, P. J.** 1993. Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). I. Uptake and distribution of aluminum in root apices. *Plant Physiol.* 103: 685-693.
- Delhaize, E. and Ryan, P. R.** 1995. Aluminum toxicity and tolerance in plants. *Plant Physiol.* 107: 315-321.
- Dobermann, A. and Fairhurst, T.** 2000. Rice. Nutrient disorders & nutrient management. Handbook series. Potash & Phosphate Institute (PPI), Potash and Phosphate Institute of Canada (PPIC) and International Rice Research Institute (IRRI) p. 191.
- Eklund, L. and Eliasson, L.** 1990. Effects of calcium ion concentration of cell wall synthesis. *J Exp Bot.* 41: 863- 867.
- Façanha, A. R. and Okorokova-Façanha, A. L.** 2002. Inhibition of phosphate uptake in corn roots by aluminum-fluoride complexes. *Plant Physiol.* 129: 1763-1772.
- Frederick, J. R., Wooley, J. T., Hesketh, J. D., and Peters, D. B.** 1991. Seed yield and agronomic traits of old and modern soybean cultivars under irrigation and soil water-deficit. *Field Crops Res.* 27: 71-82.
- Foy, C. D.** 1984. Physiological effects of hydrogen, aluminum and manganese toxicities in acid soils. pp. 57-97. *In:* F. Adams (ed.). *Soil Acidity and Liming.* 2nd. Ed. Publisher, Madison, Wisconsin.
- Foy, C. D., Chaney, R. L., and White, M. C.** 1978. The physiology of metal toxicity in plants. *Annu Rev Physiol.* 29: 511-566.
- Frantzios, G., Galatis, B., and Apostolakos, P.** 2000. Aluminum effects on microtubule organization in dividing root tips cells of *Triticum turgidum* L. Mitotic cells. *New Phytol.* 145: 211-224.
- García, E. E.** 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 4ª Edición. Instituto de Geografía. U.N.A.M. México, D.F. pp. 245.
- GartenDatenbank.** 2005. *Hydrangea macrophylla* Cultivars. Warum keine Blüten, wie blaue Blüten, wie schneiden? <http://www.gartendatenbank.de> (Consultado el 26 de abril de 2005).
- Garzón, L. T.** 2003. Estudio de la compartimentación celular en plantas modelo sometidas a estrés por aluminio. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona, España.
- Gassman, W. and Schoroeder, J. I.** 1994. Inward rectifying K⁺ channels in root hairs of wheat. *Plant Physiol.* 105: 1399-1408.
- Geiger M., Walch-liu, P., Engels, C., Harnecker, J., Schulze, E. D., Ludewing, F., Sonnewald, U., Scheible, W. R., and Stitt, M.** 1998. Enhanced carbon dioxide leads to a modified diurnal rhythm of nitrate reductase activity and higher levels of amino acids in young tobacco plants. *Plant Cell Environ.* 21: 253-268.

- Grabsky, S. and Schindler, M.** 1995. Aluminum induces rigor within the actine network of soybeans cells. *Plant Physiol.* 108: 897-901.
- Grabsky, S., Arnoys, E., Bush, B. and Schindler, M.** 1998. Regulation of actin tension in plant cells by kinases and phosphatases. *Plant Physiol.* 116: 279-290.
- Grauer, U.** 1992. Faktoren der Aluminium-Toleranz in verschiedenen Pflanzen. Dissertation; Institut für Pflanzenernährung, Universität Hohenheim, Stuttgart.
- Gunsé, B., Poschenrieder, Ch., and Barceló, J.** 2000. The role of ethylene metabolism in the short term responses to aluminum by root of two maize cultivars different in Al resistance. *Environ Exper Bot.* 43: 73-81.
- Hargrove, W. L.** 1986. The solubility of Al-organic matter and its implication in plant uptake of Al. *Soil Sci.* 142(3): 179-181.
- Haug, A.** 1984. Molecular aspects of aluminum toxicity in plants. *Plant Sci.* 1(4): 345- 373.
- Haynes, R. J.** 1984. Lime and phosphate in the soil-plant system. *Adv. Agron.* 37: 249-315.
- Henderson, M. and Ownby, J. D.** 1991. The role of root cap mucilage secretion in aluminum tolerance in wheat. *Curr. Topics Plant Biochem. Physiol.* 10, 134-141 (1991).
- Hernández, R. E.** 2006. Efecto tóxico de una fracción rica en lecitina de frijol tépari sobre células cancerígenas. *Revista Muy interesante. Medicina.* No (2): p. 26.
- Hoagland, D. R. and Arnon, I.** 1950. The water culture method for growing plants without soil. California Agriculture Experiment Station. Circular 347.
- Horst, W. J. C. J.** 1995. The role of apoplast on the aluminum toxicity and resistance of higher plants: *Rev Z Pflanzen.Bodenk.* 158 419-428.
- Horst, W. J., Wagner, A., and Maschner, H.** 1982. Mucilage protects root meristem from Aluminum injury. *Z. Pflanzen Physiol.* 105: 435-444.
- Horst, W. J. C. J., Smochhls, N., Kollmeier, M. Baluska, F., and Sivaguru, M.** 1999. Does aluminum affect root growth of maize through interaction with cell wall-plasma membranecytoskeleton continuum? *Plant Soil* 215: 163-174.
- Howeler, R. H. and Cadavid, L. F.** 1976. Screening of rice cultivars for tolerance of Al toxicity in nutrient solution as compared with a field screening method. *Agron J.* 68: 551-555.
- Huang, J. W., Shaff, J. E., Gruner, D. L., and Kochian, L. V.** 1992. Aluminum effects on calcium fluxes at the root apex of aluminum tolerant and aluminum sensitive wheat cultivars. *Plant Physiol.* 98: 230-237.
- Investigación y Desarrollo.** 2003. Desarrollan un maíz resistente al aluminio. <http://www.invdes.com.mx/forma01.cfm?id=356&publicant=Sep%202003> (Consultado el 20 Enero 2006).
- Jacob, S. R. and Nothcote, D. H.** 1985. *In vivo* glucan synthesis by membranes of celery petioles: The role of the membrane in determining the type of linkage formed. *J Cell Sci Suppl.* 2: 1-11.

- Jansen, S., Robbrecht, E., Beeckman, H. and Smets, E.** 2000. Aluminum accumulation in Rubiaceae: an additional character for the delimitation of the subfamily Rubioideae? *Int. Assoc Wood Anat J.* 21: 197-212.
- Jones, D. L. and Kochian, L. V.** 1995. Aluminum inhibition of the inositol 1, 4, 5 triphosphate signal transduction pathway in wheat roots: a role in aluminum toxicity? *Plant Cell.* 7: 1913-1922.
- Jones, D. L., Kochian, L. V., and Gilroy, S.** 1998. Aluminum induces a decrease in cytosolic calcium concentration in BY-2 tobacco cell cultures. *Plant Physiol.* 116: 81-89.
- Kauss, H.** 1985. Callose biosynthesis as calcium regulated process and possible relation to the induction of other metabolics changes. *J Cell Sci. Supplement* 2: 89-103.
- Kennedy, C. W., Smith, W. C., and Ba, M. T.** 1986. Root cation exchange capacity of cotton cultivars in relation to aluminum toxicity. *J. Plant Nutr.* 9(8): 1123-1133.
- Kinraide, T. B.** 1991. Identity of the rhizotoxic aluminum species. *Plant Soil.* 134: 167-178.
- Kidd, P. S. and Proctor, J.** 2000. Effects of aluminum on the growth and mineral composition of *Betula pendula* Roth. *J Exp Bot.* 51: 1057-1066.
- Kochian, L. V.** 1991. Mechanism of micronutrient uptake and translocation in plants. *Micronutrients in agriculture*, ed. J., J. Mordtvert. *Soil Sci Soc Am.* 229-296
- Kochian, L. V.** 1995. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol.* 46: 237-260.
- Kochian, L. V., Hoekenga, O. A. and Piñeros, M. A.** 2004. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorus efficiency. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol.* 55: 459-493.
- Küpper, H., Zhao, F. J., and Mac Grath, S. P.** 1999. Cellular compartmentation of Zinc in leaves of the hyperaccumulator *Thlaspy caerulescens*. *Plant Physiol.* 119(1): 305-311.
- Lance, R. and Pearson, J. C.** 1969. Effects of low concentration of Al on growth and water and mineral uptake by cottons roots. *Soil Sci Soc Am Proc.* 33: 95-98.
- Larkin, P. J.** 1987. Calmodulin levels are not responsible for aluminum tolerance in wheat. *Aust. J Plant Physiol.* 14(4): 377-385.
- Lazof, D. B., Goldsmith, J. G., Rufty, T. W., and Linton, R. W.** 1994. Rapid uptake of aluminum into cells of soybean root tips. *Plant Physiol.* 106: 1107-1114.
- Lazof, D. B., Goldsmith, J. G., Rufty, T. W., and Linton, R. W.** 1996. The early entry of Al into cell of intact soybean roots. A comparison of three developmental roots regions using secondary ion mass spectrometry imaging. *Plant Physiol.* 112: 1289-1300.
- Lee, J. and Pritchard, M. V.** 1984. Aluminum toxicity expression on nutrient uptake, growth and root morphology of *Trifolium repens* L. *Plant Soil* 82(1): 101-116.

- Lee, E. and Yuspa, S. H.** 1991. Aluminum fluoride stimulates instill phosphate metabolism and inhibits expression of differentiated markers in mouse keratinocytes. *J Cell Physiol.* 148: 106-115.
- Liu, K. and Luan, S.** 2001. Internal aluminum block of plant inward potassium channels. *Plant Cell.* 13: 1453-1466.
- Llugany, M., Massot, N., Wissemeier, A. H., Poschenrieder, Ch., Horst, W., J., and Barceló, J.** 1994. Aluminum tolerance of maize cultivars as assessed by callose production and root elongation. *Z. Pflanzen. Bodenk.* 157: 447-451.
- Llugany, M., Poschenrieder, Ch., and Barceló, J.** 1995. Monitoring of aluminum induced inhibition in root elongation in four maize cultivars differing in tolerance to aluminum and proton toxicity. *Plant Physiol.* 93: 265-271.
- Ma, J. F.** 1999. Aluminum binding in the epidermal cell wall inhibits cell elongation of Okra hypocotyls. *Plant Cell Physiol.* 40(5): 549-556.
- Ma, J. F.** 2000. Role of organic acids in detoxification of aluminum in higher plants. *Plant Cell Physiol.* 41 (4): 383-390.
- Ma, J. F., Zheng, S. J., and Matsumoto, H.** 1997. Specific secretion of citric acid induced by Al stress in *Cassia tora* L. *Plant Cell Physiol.* 38: 1019-1025.
- Ma, Q, Rengel, Z., and Kuo, J.** 2002. Aluminum toxicity in Rye (*Secale cereale*): Root growth and dynamics of cytoplasmic calcium in intact root tips. *Ann. Bot.* 89: 241-244.
- MacDiarmid, C. W and Gardner, R. C.** 1996. Al toxicity in yeast. A role for magnesium? *Plant Physiol.* 112: 1101-1109.
- Mac Donalds-Stephens, J.L., Taylor, G.J.** 1995. Kinetics of aluminum uptake by cell suspensions of *Phaseolus vulgaris* L. *J Plant Physiol.* 145: 327-334.
- Malkanthi, D. R. R., Moritsugu, M., Yokoyama, K.** 1995. Effects of low pH and Al on absorption and translocation of some essential nutrients in excised barley roots. *Soil Sci Plant Nutr.* 41(2): 253-262.
- Marmé, D.** 1989. The role of calcium and calmodulin in signal transduction. *In: second messengers in plant growth and development.* Boss, W.G, Morré, D.J. (eds), pp: 57- 80. Allan R. Liss, New York, NY.
- Marschner H.** 1995. Mineral nutrition of higher plants. Second Edition. Academy Press. London, UK. p. 889.
- Martin, R. B.** 1988. Bioinorganic chemistry of Al. p.p. 1-57. *In: H .Siegel y Siegel* (eds.) Metal ions in biological systems. Vol. 24. Aluminum and its role in biology. Marcel Dekker Inc. New York.
- Martin, R. B.,** 1992. Aluminum speciation in biology. pp, 5-25. *In: D. J. Chadwick and J. Whelan* Chichester (eds). Aluminum in biology a medicine. Cyba Foundation Symposia 169 UK: John Wiley and Sons
- Masaya, P. and White, J. W.** 1991. Adaptation to photoperiod and temperature. pp: 445-500. *In: A. van Shoonhonen and O. Voysest* (eds.). Common beans: Res. Crop Improve. C. A. B. Intl. U. K. and CIAT, Cali, Colombia.
- Massot, N., Llugany, M., Poschenrieder, Ch., and Barceló, J.** 1999. Callosa production as indicator of aluminum toxicity in bean cultivars. *J Plant Nutr.* 22(1): 1-10.

- Matsumoto, H. and Hirasawa, E.** 1976. Localization of absorbed Al. in pea root and its binding to nuclei acids. *Plant Cell Physiol.* 17: 117-137.
- Matsumoto, H., Morimura, A., and Takahashi, T.** 1977. Binding of Al to DNA of DNP in pea root nuclei. *Plant Cell Physiol.* 18: 987-993.
- Matsumoto, H., Hirasawa, E., Morimura, S. and Takahashi, E.** 1996. Localization of aluminum in tea leaves. *Plant Cell Physiol.* 17: 627-631.
- Morand, D. T.** 2001. Soil Landscapes of the Woodburn 1:100 000 Sheet, Department of Land and Water Conservation, Sydney.
- Morimura, S. and Matsumoto, H.** 1978. Effect on aluminum on some properties and template activity of purified pea DNA. *Plant Cell Physiol.* 19: 429-436.
- Mossor-Pietraszewska, T., Kwit, M., and Legiewicz, M.** 1997. The influence of aluminum ions on activity changes of some dehydrogenases and aminotransferases in yellow lupine. *Biol. Bull. Poznan.* 34: 47-48.
- Miyasaka, S. C., Buta, J. C., Howel, R. K., and Foy, C. D.** 1991. Mechanism of aluminum tolerance in snap bean. Root exudation of citric acid. *Plant Physiol.* 96: 737-743.
- Naora, H., Mirsky, A. E., and Allfrey, V. G.** 1961. Magnesium and calcium in isolated cell nuclei. *J Gen Physiol.* 44: 713-741.
- Naumann, A.** 2001. Aufnahme und Verlagerung von Aluminium bei Hortensie (*Hydrangea macophylla*) in Beziehung zur Aluminium toleranz und zur Blaufärbung der Sepalen. Dissertation. Universität von Hanover. Deutschland.
- Nichol, B. E., Oliveira, A., Glass, D. M., and Siddiqi, M. Y.** 1993. The effects of aluminum on the influx of calcium, potassium, ammonium nitrate and phosphate in an aluminum sensitive cultivar of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Plant Physiol.* 101: 1262-1266.
- Nosko P., Brassard P., Kramer J. R. and Kershaw K. A.** 1988. The effect of aluminum on seed germination and early seedling establishment growth and respiration of white spruce (*Picea glauca*). *Can. J. Bot.* 66: 2305-2310.
- Ohman, L. O, Martin, R. B.** 1994 Citrate is the main small molecule binding Al³⁺ in serum. *Clin Chem.* 40: 598-601.
- Osaki, M., Watabane, T., Tadano, T.** 1997. Beneficial effect of aluminum on growth of plants adapted to low pH. *Soils Sci Plant Nutr.* 43 (3): 551-563.
- Osaka, M., Watabane, T., Ishizawa, T., Nilmond, C., Nuyim, T., Sittibush, C., Tadano, T.** 1998. Nutritional characteristics in leaves of native plants grown in acid sulphate, Peat, sandy podzolic and saline soils distributed in Peninsular Thailand. *Plant Soil.* 201 (2): 175-182.
- Otsuka, K.** 1969. Studies on aluminum-induced ion chlorosis. *Jnp J Soil Sci Plant Nutri.* 40: 205-212.
- Papernik, L. A. and Kochian, L. V.** 1997. Possible involvement of Al-induced electrical signals in Al tolerance in wheat. *Plant Physiol.* 115: 657-666.
- Piñeros, M. and Testeer, M.** 1995. Characterization of a voltage dependent calcium selective channel from wheat roots. *Planta.* 195: 478-488.
- Poschenrieder, Ch., Massot, N., Guevara, P., and Barceló, J.** 1992. Aluminio: II. Mecanismos de toxicidad en hombre, animales y plantas. *Cir Far.* 313: 27-42.

- Rengel, Z.** 1990. Competitive aluminum inhibition of net magnesium uptake by intact *Lolium multiflorum* roots. II. Plant age effects. *Plant Physiol.* 93: 1261-1267.
- Rengel, Z.** 1992. Role of calcium in aluminum toxicity. *New Phytol.* 121: 491-513.
- Rengel, Z.** 1996. Uptake of aluminum by plant cells. *New Phytol.* 134: 389-406.
- Rengel, Z. and Elliot, D.** 1992. Mechanism of Aluminum Inhibition of Net $^{45}\text{Ca}^{2+}$ Uptake by *Amaranthus* Protoplasts. *Plant Physiol.* 98(2): 632-638.
- Rengel, Z. and Zhang, W. H.** 2003. Role of dynamics of intracellular calcium in aluminum toxicity syndrome. *New Phytol.* 159: 295-314.
- Rincon, M. and Gonzales, R. A.** 1992. Aluminum partitioning in intact roots of aluminum tolerance and aluminum-sensitive wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Plant Physiol.* 99: 1021-1028.
- Rodiño, M. P. A.** 2000. Caracterización Morfoagronómica y Bioquímica de Germoplasma de Judía Común (*Phaseolus vulgaris* L.) de España. Tesis Doctoral. 251 p.
- Rodríguez, J. M.** 1991. Métodos de investigación pecuaria. Experimentos factoriales con 2 factores. Editorial Trillas. Primera Edición. pp. 107-109.
- Rout, G. R, Samantaray, S., and Das, P.** 2001. Aluminum toxicity in plants: *Rev Agron.* 21: 3-21.
- Ryan, P. R. and Kochian, L. V.** 1993. Interaction between aluminum toxicity and calcium uptake at the root apex in near-isogenic lines of wheat (*Triticum aestivum* L.) differing in aluminum tolerance. *Plant Physiol.* 102: 975-982.
- Ryan, R., R., DiTomaso, J., M., Kochian, L.V.** 1995a. Aluminum toxicity in roots: An investigation of spatial sensitivity and the role of the root cap. *J. Exp. Bot.* 44: 437- 446.
- Ryan, R., R., Delhaize, E., Randall, P. J.** 1995b. Malate efflux from root apices and tolerance of aluminum are highly correlated in wheat. *Aus. J. Plant Physiol.* 22: 531-536.
- Sampson, M. Clarkson, D. and Davies, D. D.** 1965. DNA Synthesis in Aluminum-Treated Roots of Barley. *Science.* 148 (3676): 1476-1477.
- Sasaki, M., Yamamoto, Y., Ma, J. F., and Matsumoto, H.** 1997. Early events induced by aluminum stress in elongation cells of wheat root. *Soil Sci. Plant Nutr.* 43: 1009-1014.
- SAS Institute.** 1985. SAS user's guide: Statistics. 8th ed. SAS Inst., Cary, NC.
- Schaffert, R. E., Alves, M.C. V., Parentoni, S. N. and Raghothama, K. G.** 1999. Genetic Control of Phosphorus Uptake and Utilization Efficiency in Maize and Sorghum under Marginal Soil Conditions. pp. 79-85. *In:* J.-D. Ribaut and D. Poland (eds). *Molecular Approaches for the Genetic Improvement of Cereals for Stable Production in Water-Limited Environments.* CIMMYT headquarters, El Batán, Mexico.
- Schofield, R. S., Pallon, J., Fiskesjö, G., Karlson, G., and Malmqvist, K. G.** 1998. Aluminum and calcium distribution patterns in aluminum-intoxicated roots of *Allium cepa* do not support the calcium displacement hypothesis and indicate signal mediated inhibition of root growth. *Planta* 205: 175-180.

- Schreiner, K. A.** 1992. Callosa deposition and aluminum resistance in wheat. M. Sc. Thesis Univer. of Alberta. Canada. J Chem Phys. 97(10): 7507-7527.
- Schroeder, J. I., Ward, J. M., Gassman, W.** 1994. Perspectives on the physiology and structure of inward-rectifying K⁺ channels in higher plants: Biophysical implications for K⁺ uptake. Ann Rev Biophys Biomol Struct. 23: 441-471.
- Smochhls, N., and Horst, W. J.** 2000. Cell wall pectin content modulates aluminum sensitivity of *Zea mays* (L.) cells grown in suspension culture. Plant Cell Environ. 23: 735-742.
- Siegel, N. and Haung, A.** 1983. Aluminum interaction with calmodulin: Evidence for altered structure and function from optical and enzymatic studies. Biochem. Biophys. Acta 744: 35-45.
- Singh, S. P.** 1999. Production and Utilization. In : Sing, S. P. (ed). Common bean improvement in the twenty-first century. Kluwer Academic Publishers. pp 1-24.
- Sistema de información agroalimentaria y pesquera. SIAP.** 2006. Avances de siembras y cosechas. <http://www.siap.sagarpa.mx> (consultado 16/06/06)
- Steiner, A. and Van Winden, H.** 1970. Recipe for ferric salts of ethylenediaminetetraacetic acid. *Plant Physiol.* 46: 862-863.
- Stocker, R.** 1974. Effect on dwarf beans of water stress at different phases of growth. N Z J Exp Agric. 2: 13-15.
- Strasburger, E.** 1994. Tratado de Botánica. 8a. ed. castellana. Ed. Omega. Barcelona. España.
- Suthipradith, S., Edwards, D. G. and Asher, C. J.** 1990. Effects of aluminum on tap-root elongation of soybean (*Glycine max*), cowpea (*Vigna unguiculata*) and green gram (*Vigna radiata*) grown in the presence of organic acids. Plant Soil 124: 233-237
- Stone, B. A.** 1984. Non cellulose β -glucans (callose) in cell walls. pp. 52-74. In: W.M. Dugger and S, Bartnicki- Garcia (eds.). Structure, function and biosynthesis of plant cell walls. Proceeding of the Seventh Annual Symposium in Botany American Society of Plant Physiologists, Rockville, Maryland.
- Takabatake, R. and Shimmen, T.** 1997. Inhibition of electrogenesis by aluminum in characean cells. Plant Cell Physiol. 38: 1264-1271.
- Tanaka, A. and K. Fujita.** 1979. Growth, photosynthesis and yield components in relation to grain yield of the field bean. J. Faculty of Agriculture, Hokkaido University. Japan. 59(2): 146-236.
- Taylor, G. J.** 1991. Current views of the aluminum stress response; the physiological basis of tolerance. Curr. Top. Plant Biochem Physiol. 10: 57-93.
- Taylor, J., Mc Donals-Stephens, J., Hunter, D., Rengel, Z., and Reid, R.** 2000. Direct measurement of aluminum uptake and distribution in single cells of *Chara corallina*. Plant Physiol. 123: 987-996.
- Thornton, F. C., Schaedle, M. and Raynal, D. I.** 1986. Effect of aluminum on the growth of sugar maple in solution culture. Can J For Res. 16: 892-896.

- Tepper, H. B., Yang, C. S., and Schadle, M.** 1989. Effect of aluminum on growth of root tips of honey locust and loblolly pine. *Environ Exper Bot.* 29: 165-173
- Trewavas, A. and Gilroy, S.** 1991. Signal transduction in plant cells. *Trends Genet.* 7: 356-361.
- Trejo-Téllez, L. I.** 2004. Metabolische Rolle des Enzyms Pyruvat, Phosphat Dikinase in transgenen Tabakpflanzen. Dissertation. Institut für Pflanzenphysiologie und Mikrobiologie. Freie Universität Berlin. Berlin, Deutschland. p. 143.
- Trejo-Téllez, L. I.; Gómez-Merino, F. C.; Ramirez-Martinez, M.; Argumedo-Delira, R.; Carrasco-Hernández, V.; Landa-Contreras, R.** 2007. Alteraciones fenotípicas provocadas por aluminio en dos cultivares de arroz. (Artículo en preparación)
- Vázquez, M. D.; Poschenrieder, Ch.; Corrales, I.; Barceló, J.** 1999. Change in apoplastic aluminum during the initial growth response to aluminum by roots of a tolerant maize variety. *Plant Physiol.* 119: 435-444.
- Wagatsuma, T.** 1983. Characteristics of upward translocation of Al. in plants. *Soil Sci Plant Nutr.* 30(3): 345-358.
- Wagatsuma, T., and Kaneko, K.** 1987. High toxicity of hidroxi-aluminum polymer ions to plant roots. *Soil Sci Plant Nutr.* 33: 57-67.
- Wagatsuma, T., Minoru, K., and Hayasaka, Y.** 1987. Destruction process of plant root cells by aluminum. *Soil Sci Plant Nutr.* 33: 161-175.
- Wagatsuma, T., Jugo, K., Ishikawa, F., and Nakashima, T.** 1995. Aluminum-tolerant protoplast from roots can be collected with positively charged silica microbeads: A method bases on differences in surface negativity. *Plant Cell Physiol.* 36: 1493-1502.
- Watanabe, T., Osaki, M., Yoshisara, T., and Tadano, T.** 1998. Distribution and chemical speciation of aluminum in the Al accumulator plant *Melastoma malabathricum* L. *Plant Soil.* 201 (2): 165-173.
- White, J. W.** 1988. Preliminary results of bean International Drought yield Trial (BIDYT). En: White, J. W., G. Hoogenboom, F. J. Ibarra Pérez y S. P. Singh (eds). *Research on Drought Tolerance in Common Bean.* Documento de Trabajo n° 41. CIAT. Cali, Colombia. pp. 126-145.
- White, J. W. and Izquierdo, J.** 1991. Physiology of yield potential and stress tolerant. pp. 287-382. *In:* A. van Schoonhoven, and O. Voysest (eds.). *Common beans: Research for crop improvement.* C. A. B. Intl. U. K. and CIAT, Cali, Colombia.
- White, J. W. and Singh, S. P.** 1991. Breeding for adaptation to drought. pp. 501-560. *In:* van Schoonhoven, A. and O. Voysest (eds.). *Common beans: Research for crop improvement.* C. A. B. Intl. U. K. and CIAT, Cali, Colombia.
- Wolniak, S. M.** 1988. The regulation of mitotic spindle function. *Biochem. Cell Biol.* 66: 490-514.

- Wortmann, C. S., Kirkby, R. A., Eledu, C. A., and Allen, D. J.** 1998. Atlas of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) production in Africa. CIAT. Cali, Colombia.
- Yamamoto, Y., Kobayashi, Y. and Matsumoto, H.** 2001. Lipid peroxidation is an early symptom triggered by aluminum, but not the primary cause of elongation inhibition in pea roots. *Plant Physiol.* 125: 199-208.
- Yamamoto, Y., Rikiishi, S., Chang, Y. C., Ono, K., Kasai, M., and Matsumoto, H.** 1994. Quantitative estimation of aluminum toxicity in cultured tobacco cells: Correlation between aluminum uptake and growth inhibition. *Plant Cell Physiol.* 35: 575-583.
- Yim, K-O and Bradford, K. J.** 1998. Callose deposition is responsible for apoplastic semipermeability of the endosperm envelop of muskmelon seeds. *Plant Physiol.* 118: 83-90.
- Zhang, G. and Taylor, G. J.** 1989. Kinetics of aluminum uptake by excised root of Al tolerant and Al sensitive cultivars of *Triticum aestivum*. *Plant Physiol.* 91(3): 1094-1099.
- Zhang, G., Hoddinott, J., and Taylor, G. J.** 1994. Characterization of 1-3-glucano (callosa) synthesis in roots of *Triticum aestivum* in response to aluminum toxicity. *J. Plant Physiol.* 144: 229-234.
- Zhang, G., Slaski, J. J., Archambault, D. J. and Taylor, G. J.** 1997. Alteration of plasma membrane lipids in aluminum-resistant and aluminum-sensitive wheat genotypes in response to aluminum stress. *Physiol Plant.* 99: 302-308.
- Zhao, G., Succoff, E., Stadelman, E. J.** 1987. Aluminum and calcium alteration of membrane permeability of *Quercus rubra* roots cortex cells. *Plant Physiol.* 83(1): 159-162.
- Zheng, S. J., Ma, J. F., and Matsumoto, H.** 1998. High aluminium resistance in buckwheat. I. Al induced specific secretion of oxalic acid from root tips. *Plant Physiol.* 117: 747-751.