



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

**CAMPUS MONTECILLO
POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
FRUTICULTURA**

**TOLERANCIA DE 10 ACCESIONES DE AGUACATE A SUELOS CON pH
ALCALINO**

ALTAGRACIA REYES CASTILLO

T E S I S

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE**

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. MÉXICO.

2011

La presente tesis titulada: **TOLERANCIA DE 10 ACCESIONES DE AGUACATE A SUELOS CON pH ALCALINO**, realizada por la alumna **Altagracia Reyes Castillo**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS

RECURSOS GENETICOS Y PRODUCTIVIDAD FRUTICULTURA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO:



DR. ALFREDO LÓPEZ JIMÉNEZ

ASESOR:



DR. ALEJANDRO F. BARRIENTOS PRIEGO

ASESOR:



DR. JOSÉ ISABEL CORTÉS FLORES

ASESOR:



M.C. YOLANDA LETICIA FERNÁNDEZ PAVÍA

Montecillo, Texcoco, Edo. de México. Enero de 2011

TOLERANCIA DE 10 ACCESIONES DE AGUACATE A SUELOS CON pH ALCALINO

Altagracia Reyes Castillo, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2011

RESUMEN

En el centro de origen del aguacate, del cual México forma parte, se ha generado una gran variabilidad genética propiciada por la polinización abierta de esta especie, bajo condiciones ecológicas muy variadas. Desafortunadamente, estos recursos genéticos se están perdiendo en el país principalmente por la tala de bosques, incendios forestales y el avance de las áreas urbanas. Resulta entonces importante consérvalos y estudiarlos, ya que son la fuente de genes y que algunos de estos pueden estar presentes en un portainjerto élite bajo condiciones de agobio como la clorosis férrica inducida por el pH alcalino del suelo. El objetivo de la investigación fue evaluar el grado de tolerancia de diez accesiones de aguacate en dos tipos de suelo con pH alcalinos y comparados con un testigo. El estudio consistió de dos experimentos: bloques al azar (experimento uno) y completamente al azar (experimento dos), ambos en un arreglo factorial 3 X 5, realizados en condiciones de invernadero, utilizando plantas originadas de semilla, sin injertar, de un año de edad, de las cuales nueve accesiones fueron de la especie *Persea americana*: siete de la variedad *drymifolia*: 'Tochimilco S2', 'Criollo 99', 'Aguila', 'Aurelio', 'Terrazas', 'Joya' y 'Derrumbe la casita'; dos de la variedad americana 'Reyes' y 'Navideño' y una de la especie *Persea nubigena* Will. Las variables evaluadas fueron altura de la planta, diámetro del tallo, producción de raíces, relación parte aérea-raíz, grado de deficiencia de Fe, clorofila (SPAD modelo 502, Minolta Co), conductancia estomática (Steady State Difusión Porometer SC-1), concentración de Fe^{2+} en hojas y concentración de Fe en savia de xilema. Se encontró que de diez accesiones, seis mostraron tolerancia a la clorosis férrica inducida por el pH alcalino de los suelos traídos de Xochitlan Todos Santos, Puebla y Tepeyanco, Tlaxcala; 'Tochimilco S2', 'Reyes' y 'Aguila' en el experimento uno, 'Navideño', 'Aurelio' y 'Joya' en el experimento dos, por lo que aun existen genotipos nativos de México que presentan tolerancia a la clorosis férrica inducida por el pH alcalino del suelo.

Palabras clave: *Persea americana* Mill, variedad *drymifolia*, variedad americana, clorosis férrica, portainjertos.

TOLERANCE OF 10 ACCESSIONS AVOCADO TO ALKALINE SOILS

Altagracia Reyes Castillo, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2011

SUMMARY

In the center of origin of avocado, in which is Mexico is of it, there has been a great genetic variability brought about by open pollination of this species under varied ecological conditions. Unfortunately, these genetic resources are being lost in the country mainly by logging, forest fires and the progress of urban areas. It is therefore important to keep them and study them, since they are the source of genes and that some of these may be present in an elite rootstock under conditions of stress and iron chlorosis induced by alkaline soil pH. The research objective was to evaluate the degree of tolerance of ten accessions of avocado in two soil types with alkaline pH and compared with a control. The study consisted of two experiments, under a random blocks (experiment one) and random (experiment two), both in a 3 X 5 factorial arrangement, made under greenhouse conditions using plants originated from seed, without grafting, of year-old, of which nine accessions were of the species *Persea americana*: seven of the variety *drymifolia* 'Tochimilco S2', 'Criollo 99', 'Aquila S1', 'Aurelio', 'Terrazas' 'Derrumbe la casita', two of the American variety 'Reyes' and 'Navideño' and one of the species *Persea nubigena* Will. The variables evaluated were plant height, stem diameter, root production, ratio shoot - root Fe deficiency symptoms, chlorophyll content (model SPAD 502, Minolta Co.), stomatal conductance (SC Porometer Steady-State Diffusion 1), Fe^{2+} concentration in leaves and sap Fe concentration. It was found that ten accessions, six showed tolerance to iron chlorosis induced by alkaline pH of the soil brought from Xochitlan Todos Santos, and Tepeyanco Puebla, Tlaxcala, 'Tochimilco S2', 'Reyes' and 'Aquila S1' in an experiment 'Navideño' 'Aurelio' and 'Joya' in the second experiment, so there are still native genotypes of Mexico that are tolerant to iron chlorosis induced alkaline soil.

Keywords: *Persea americana* Mill, *drymifolia* variety, american variety, iron chlorosis, rootstock.

AGRADECIMIENTOS

Al pueblo de México ya que con su esfuerzo laboral contribuyen al fomento de la investigación científica, el cual por medio del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) me brindó la oportunidad y el apoyo financiero para realizar mis estudios de postgrado y la presente investigación.

Al Colegio de Postgraduados por brindarme todas las facilidades para continuar con mi formación profesional.

Al Dr. Alfredo López Jiménez, por ser una excelente persona, por su valiosa orientación, paciencia y tiempo dedicado en la realización de esta investigación, y por su amistad brindada.

Al Dr. Alejandro F. Barrientos Priego, por su amabilidad, apoyo y sus valiosas contribuciones aportadas.

Al Dr. José Isabel Cortés Flores, por su apoyo en la revisión y valiosas sugerencias aportadas para la realización del presente trabajo.

A la M.C. Yolanda Leticia Fernández Pavía, por su apoyo incondicional en esta investigación y por su amistad brindada.

A todas las personas que de una u otra manera contribuyeron en la realización de este trabajo.

DEDICATORIA

A mis padres:

Concepción Castillo y Cirilo Reyes.

Por creer en mí, apoyarme en cada etapa de mi vida y sobre todo porque su amor me ha enseñado a no rendirme nunca.

A mis hermanos

Por todo su amor y su apoyo incondicional.

A Héctor Miguel Olivares Soto

Por el amor que me has brindado durante estos 7 años y por todo tu apoyo y comprensión incondicional para realizar mis metas.

A mis amigas y amigos

Por la amistad sincera y desinteresada que hemos mantenido hasta el día de hoy, gracias.

A las Familias; Olivares Soto y Marañón Olivares

Gracias por su apoyo.

Altagracia Reyes Castillo.

CONTENIDO

INDICE DE CUADROS	ix
INDICE DE FIGURAS	xi
INTRODUCCIÓN	1
Objetivo	3
Hipótesis	3
REVISIÓN DE LITERATURA.....	4
2.1 El Aguacate en México	4
2.2 Importancia de la Diversidad Genética del Aguacate	5
2.2.1 Diversidad Genética un Potencial para tener Portainjertos Apropriados	8
2.3 Clorosis Férrica en el Aguacate	11
2.3.1 Disponibilidad del Fe en el Suelo.....	12
2.3.2 Efecto del Carbonato de Calcio	13
2.3.3 Sensibilidad del Aguacate	14
2.3.4 Daños en el Aguacate	15
2.3.5 Medidas de Corrección.....	16
2.3.6 Uso de Portainjertos Tolerantes	17
2.3.7 Absorción del Fe.....	18
2.3.8 Estrategia I	19
2.4 Efectos de la Clorosis Férrica en la Fisiología y Morfología de la Planta.....	22
2.4.1 Cambios Morfológicos	22
2.4.2 Fotosíntesis Neta.....	23
2.4.3 Concentraciones de Pigmentos Fotosintéticos en la Hoja	25
2.4.4 Cambios Fisiológicos en Xilema	26

2.4.5 Efectos sobre la Raíz	27
MATERIALES Y MÉTODOS.....	30
3.1 Sitio Experimental	30
3.2 Material vegetal.....	30
3.3 Sustratos.....	34
3.4 Experimento Uno	36
3.5 Experimento Dos	37
3.6 Condiciones Ambientales y Manejo	38
3.7 Variables registradas	38
3.7.1 Altura de la Planta	38
3.7.2 Diámetro del Tallo	38
3.7.3 Producción de Raíces	38
3.7.4 Relación Parte Área-Raíz.	39
3.7.5 Grado de la Deficiencia de Fe.	39
3.7.6 Clorofila (Unidades SPAD)	40
3.7.8 Conductancia Estomática	40
3.7.9 Concentración de Fe Total en Savia de Xilema	41
3.7.10 Concentración de Fe ²⁺ en Hojas.....	41
3.8 Análisis estadístico	42
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	43
4.1 Experimento Uno	43
4.1.1 Efecto de los Suelos Alcalinos en la Clorosis Férrica de Aguacate.....	43
4.1.2 Respuesta de las Accesiones de Aguacate a la Clorosis Férrica.....	45
4.1.3 Efecto de la Interacción del Factor Suelo con el Factor Accesión	47
4.1.4 Análisis de Correlación y Regresión	48

4.1.5 Producción de Raíces.....	50
4.1.6 Relación Parte Aérea – Raíz	52
4.1.7 Concentración de Fe: Fe ²⁺ en Hojas y Fe en Savia de Xilema	53
4.2 Experimento Dos	58
4.2.1 Efecto de los Suelos alcalinos en la Clorosis Férrica de Aguacate	58
4.2.2 Respuesta de las Accesiones de aguacate a la Clorosis Férrica	60
4.2.3 Efecto de la Interacción del Factor Suelo con el Factor Accesión	62
4.2.4 Análisis de Regresión y Correlación	65
4.2.5 Producción de raíces.....	66
4.2.6 Relación parte aérea raíz	67
4.2.7 Concentración de Fe: Fe en savia de Xilema y Concentración de Fe ²⁺ en hojas.	68
CONCLUSIONES	74
LITERATURA CITADA	75

INDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Principales estados productores de aguacate, ciclo 2008 [†]	4
Cuadro 2.2. Características de las tres razas de aguacate más comunes como portainjertos.	10
Cuadro 3.1. Identificación de las accesiones.	31
Cuadro 3.2. Caracterización de las accesiones de acuerdo (CODIGO: UPOV: PERSEA_AMERICANA MILL)	33
Cuadro 3.3. Sitios de colecta de suelo	34
Cuadro 3.4. Propiedades físicas y químicas de los suelos.	36
Cuadro 3.5. Lista de tratamientos, experimento uno.	37
Cuadro 3.6. Lista de tratamientos, experimento dos.	37
Cuadro 3.7. Escala para cuantificar visualmente el grado de deficiencia de Fe [†]	40
Cuadro 4.1. Análisis de varianza de las variables respuesta a la clorosis férrica de plantas de aguacate de cinco accesiones sometidas a tres tipos de suelo.	43
Cuadro 4.2. Respuesta de las plantas de aguacate de cinco accesiones con base al factor suelo para las variables respuesta, incremento en altura y diámetro, y clorofila.	44
Cuadro 4.3. Respuesta de plantas de aguacate sometidas a tres tipos de suelo con base en el factor accesión para las variables respuesta; incremento en altura, clorofila y conductancia estomática.....	46
Cuadro 4.4. Coeficientes de correlación Pearson y su significancia de las variables respuesta en plantas de aguacate evaluadas en tres tipos de suelo.....	48
Cuadro 4.5. Distribución de materia seca entre plantas tolerantes y susceptibles de aguacate por tipo de suelo y accesión.	52
Cuadro 4.6. Concentración de Fe en hojas y savia del xilema de plantas de aguacate de cinco accesiones de aguacate sometidas a tres tipos de suelo de acuerdo a la escala visual de síntomas de deficiencia de Fe.	54

Cuadro 4.7. Análisis de varianza de las variables respuesta a la clorosis férrica de plantas de aguacate de cinco accesiones sometidas a tres tipos de suelo.	58
Cuadro 4.8. Respuesta de las plantas de aguacate de cinco accesiones con base al factor suelo para las variables respuesta, altura, diámetro, grado de deficiencia de Fe y clorofila.	59
Cuadro 4.9. Respuesta de plantas de aguacate sometidas a tres tipos de suelo con base en el factor accesión para las variables respuesta; altura, diámetro, clorofila y conductancia estomática.....	61
Cuadro 4.10. Relación parte aérea raíz de las plantas de aguacate de cinco accesiones de aguacate en tres tipos de suelo.	68
Cuadro 4.11. Concentración de Fe en hojas y en savia de plantas de aguacate de cinco accesiones sometidas a tres tipos de suelo.	69
Cuadro 4.12. Coeficientes de correlación Pearson para la variable Fe en savia de plantas de aguacate.....	70
Cuadro 4.13. Coeficientes de correlación Pearson para la variable Fe ²⁺ en hoja de aguacate.....	72

INDICE DE FIGURAS

Figura 2.1. Esquema que indica los posibles efectos que puede tener la clorosis férrica sobre la fotosíntesis.	24
Figura 3.1. Semillas de las accesiones colectadas.	31
Figura 4.1. Porcentaje de plantas con deficiencia de Fe de cinco accesiones de aguacate por tipo de suelo en base a la escala visual de deficiencia de Fe.	45
Figura 4.2. Porcentaje de plantas de aguacate con deficiencia de Fe de cinco accesiones en base a la escala para cuantificar visualmente el grado de deficiencia de Fe, sometidas a tres tipos de suelo.	46
Figura 4.3. Contenido de clorofila en hojas de plantas de aguacate de cinco accesiones sometidas a tres tipos de suelo. \pm el error estándar.	47
Figura 4.4. Conductancia estomática en hojas de las plantas de cinco accesiones de aguacate sometidas a tres tipos de suelo. \pm el error estándar.	48
Figura 4.5. Relación deficiencia de Fe con el contenido de clorofila (Unidades SPAD) en hojas de plantas de aguacate sometidas a tres tipos de suelo.	49
Figura 4.6. Relación deficiencia de Fe con conductancia estomática en hojas de plantas de aguacate sometidas a tres tipos de suelo.	50
Figura 4.8. Tendencia de la concentración de Fe^{2+} en hojas de plantas de aguacate en base a síntomas de deficiencia de Fe.	56
Figura 4.9. Tendencia del contenido de clorofila en hojas en base a su concentración de Fe^{2+}	57
Figura 4.10. Porcentaje de plantas afectadas por la clorosis férrica en base a la escala para cuantificar la de deficiencia de Fe visual.	61
Figura 4.11. Altura de la planta de aguacate de las cinco accesiones por tipo de suelo. \pm el error estándar.	63
Figura 4.12. Crecimiento en diámetro del tallo de la plata de las cinco accesiones de aguacate en cada tipo de suelo. \pm el error estándar.	63

Figura 4.13. Contenido de clorofila en hojas de plantas de cinco accesiones de aguacate por cada tipo de suelo y su desviación estándar.	64
Figura 4.14. Comportamiento del contenido de clorofila en hojas de aguacate en base al grado de deficiencia de Fe y su modelo de regresión lineal.....	65
Figura 4.15. Comportamiento de la concentración de Fe en savia en base a la deficiencia visual de Fe en un modelo de regresión lineal.	71
Figura 4.18. Comportamiento del contenido de clorofila en hojas de aguacate en base a la deficiencia de Fe en un modelo de regresión lineal.	73

CAPITULO I INTRODUCCIÓN

El aguacate es originario de México y Centroamérica (Sánchez *et al.*, 2001). Se encuentra distribuido en hábitats que van desde el nivel del mar hasta altitudes que sobrepasan los 3000 m. cultivado en una amplia gama de climas y tipos de suelo. Esta distribución junto con la característica de ser una especie de polinización abierta ha dado lugar a la gran diversidad genética y amplia adaptabilidad de la especie en varias partes del mundo con posibilidades casi ilimitadas para su aprovechamiento (Zentmyer y Schieber, 1992; Whiley *et al.*, 2007; Wolstenholme, 2007). De aquí la importancia de conservar tantos genotipos nativos como sea posible y estudiar su potencial para continuar con el mejoramiento genético del aguacate cultivado (Ben Ya'acov *et al.*, 1992).

De acuerdo a la FAO (FAOSTAT, 2003) la producción mundial de aguacate prácticamente se cuadruplicó en los últimos 40 años. El aguacate se cultiva en 60 países y México es el mayor productor del mundo (FAOSTAT, 2005), con 1, 230, 973 t y principal exportador, con solamente 12 % de su producción total (SAGARPA, 2008). En cuanto al consumo *per capita*, México es el mayor consumidor con 10 kg/año, en EEUU se registra un promedio de 0.8 kg/año y en la Unión Europea ha aumentado durante los últimos diez años; por ejemplo, Francia pasó de 0.4 kg a 1.5 kg/año (Centeno, 2004). Por lo tanto, las perspectivas del aumento en el consumo son amplias, dado el alto valor nutricional y los beneficios que representa para la salud humana por los aceites insaturados que contiene (Zentmyer, 1998; Knight, 2007).

El aguacate es la especie frutícola más susceptible a clorosis férrica inducida por cal (Mengel 1994), por lo que se recomienda cultivarse en suelos con un pH de 5.0 a 7.0 (Wolstenholme, 2007) y contenidos menores al 1 % de CaCO_3 (SYS, *et al.*, 1993), ya que en suelos con pH alcalino y/o calcáreos la solubilidad del Fe^{3+} disminuye significativamente (Abadía *et al.*, 2004). En estas condiciones la producción de HCO_3^- y H_2CO_3 en suelos cultivados, provocan que los HCO_3^- neutralicen tanto los protones que existen en la solución del suelo como los liberados por la bomba de protones H^+ -

ATPasa en las células del plasmalema rizodermal debido a que el pH está fuertemente amortiguado (Römheld *et al.*, 1982; Romera *et al.*, 1992; Nikolic *et al.*, 1998). Este problema se manifiesta con una clorosis intervenal muy marcada, en las hojas más jóvenes (Salazar-García, 2002; Gardiazabal, 2004; Lahav y Whiley, 2007). En condiciones de deficiencia avanzada, las hojas presentan quemaduras en los márgenes, no logran el tamaño normal y hay abscisión prematura del follaje afectado. Los ápices muestran quemaduras y desecación, y los frutos sufren un cambio de color hacia verde pálido (Salazar-García, 2002; Lahav y Whiley, 2007), la disminución en el tamaño y en la concentración de aceite (Razeto y Palacios, 2005). Estos daños disminuyen el rendimiento y la calidad de los frutos en los huertos de aguacate (Ruiz, *et al.*, 2007). En casos extremos se puede llegar a la muerte del árbol (Ruiz, *et al.*, 2007) y pérdida de toda la plantación (Campillo del, 1994).

Para corregir la clorosis férrica, se ha investigado una amplia gama de compuestos férricos (Li, Y. C., *et al.*, 2003 Lahav and Whiley, 2007), y enmiendas acidificantes; tanto al suelo (Imas, 2000; Astudillo -Baeza, 2008), como a la planta, (Crane, *et al.*, 2007). Sin embargo, aun no se ha logrado un manejo económico (Pestana *et al.*, 2003) y ambientalmente sustentable (Astudillo-Baeza 2008). El uso de portainjertos tolerantes a condiciones limitantes del suelo tales como la alcalinidad, sigue siendo una alternativa viable dada la diversidad y resistencia genética del aguacate (Salazar-García, 2002; Wolstenholme, 2007). Se ha encontrado que en las razas Antillana y Mexicana, es posible encontrar individuos tolerantes a la clorosis inducida por cal (Salazar- García, 2002; López-Jiménez, 1985; Ben-Ya'acov and Michelson, 1995), mientras que la raza Guatemalteca es la más susceptible (Kadman y Ben-Ya'acov, 1982). No obstante, la investigación con genotipos de las principales razas nativas como portainjertos es escasa (Wolstenholme, 2003), por lo que es conveniente realizar estudios al respecto para explorar el potencial de la diversidad genética que se tiene en el país (Sanchez-Perez, 1999). Por lo tanto a través del programa de mejoramiento y conservación del aguacate se tiene el subproyecto de evaluación inicial de accesiones, provenientes del banco de germoplasma de alta elevación de la Fundación Salvador

Sánchez Colín, CICTAMEX S.C., para encontrar portainjertos tolerantes a clorosis inducida por cal, que es el objetivo de la presente investigación.

Objetivo

- ✓ Evaluar el grado de tolerancia de 10 accesiones del Banco de de Germoplasma de alta elevación de la Fundación Salvador Sánchez Colín, CICTAMEX S.C., en dos tipos de suelo con pH alcalino y un testigo.

Hipótesis

- ✓ Aun existen genotipos nativos de aguacate de México que presentan tolerancia a la clorosis férrica inducida por el pH alcalino del suelo.

CAPITULO II REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 El Aguacate en México

De acuerdo con la FAO, la producción mundial de aguacate prácticamente se cuadruplicó en los últimos 40 años, alcanzando 2.7 millones de toneladas en el 2002 (FAOSTAT, 2003). México es el mayor productor de aguacate en el mundo, con 1, 230, 973 t y una superficie cultivada de 129,354 ha, con un valor de la producción, en miles de pesos de 15, 073, 316 (SAGARPA-SIAP, 2009). Los principales estados productores se muestran en el Cuadro 2.1.

Cuadro 2.1. Principales estados productores de aguacate, ciclo 2008[†].

Estado	Superficie cultivada (ha)	Superficie cosechada (ha)	Producción anual (t)	Rendimiento (t ha ⁻¹)	Precio medio rural (\$ t ⁻¹)	Valor de la producción (miles de \$)
Michoacán	103,629	95,564	1,024,582	10.7	11,165	11,439,176
Nayarit	2,703	2,700	26,727	9.9	5,305	141,783
Morelos	3,133	3,133	25,372	8.1	10,186	258,446
México	1,994	1,916	21,352	11.2	9,068	193,618
Guerrero	2,030	1,830	11,855	6.5	6,483	76,860
Yucatán	554	531	11,472	21.6	2,536	29,092
Jalisco	2,229	1,230	11,178	9.1	11,191	125,086
Puebla	1,487	1,487	7,808	5.3	7,044	54,996
Durango	966	966	3,473	3.6	8,888	30,872
Veracruz	272	272	3,015	11.1	5,623	16,953

[†]Fuente: www.siap.gob.mx

2.2 Importancia de la Diversidad Genética del Aguacate

Casi todos los miembros reconocidos del subgénero *Persea* ocurren primariamente en la misma región; desde la parte central de México, a través de Guatemala hasta gran parte de Centroamérica. Como evidencia de lo anterior, están los hallazgos de aguacates primitivos en esa área general, desde la Sierra Madre Oriental en el estado de Nuevo León, México, hasta Costa Rica en Centroamérica, apoyando la suposición de que se trata de un Centro de Origen del aguacate, y probablemente de todo el subgénero *Persea* (Bergh y Ellstrand, 1986; Storey *et al.*, 1986; Schroeder, 1990; Hawkes, 1991; Ben Ya'acov, 1992; Bergh, 1992). Esa área general coincide en gran parte con la descripción de Vavilov (1931, 1951, citado por Hawkes, 1991), del llamado centro Principal de Origen VII, que incluye a México, Centroamérica y el Caribe.

Desde ese Centro de Origen, el aguacate se dispersó hacia Norteamérica por México hasta el Sudeste de los EEUU; hacia Las Antillas, todo Centroamérica y gran parte de Sudamérica: Colombia, Venezuela, Las Guyanas, Brasil, Ecuador, Perú, Bolivia y Chile (Sánchez-Pérez, 1999).

No se puede asegurar que las antiguas civilizaciones ó grupos étnicos que participaron en el proceso de domesticación del aguacate, hayan contribuido de alguna manera a la diferenciación de *P. americana* en subespecies, pero es evidente que se dieron tipos divergentes que se desarrollaron en aislamiento geográfico que finalmente dieron lugar a tipos botánicos distintos (Storey *et al.*, 1986), con diferencias además en adaptación climática (Bergh, 1992).

Tres de esos tipos diferentes son en la actualidad ampliamente conocidos a nivel mundial como subespecies o variedades botánicas de *P. americana*: *P. americana* ssp *drymifolia*, *P. americana* ssp. *guatemalensis* y *P. americana* ssp *americana* (Bergh,1992). Desde hace varios años esos tres tipos se han conocido en los círculos hortícolas como razas ecológicas ó razas hortícolas: Mexicana, Guatemalteca y Antillana, respectivamente (Bergh, 1992; Bergh y Ellstrand, 1986). Las razas Mexicana y Guatemalteca se originaron y domesticaron en las tierras altas de México y

Guatemala respectivamente (Storey *et al.*, 1986; Bergh, 1992) mientras que la raza Antillana muy probablemente tuvo su origen en la costa del Pacífico de Centroamérica, desde Guatemala hasta Costa Rica (Storey *et al.*, 1986).

Esas tres razas no son lo suficientemente diferentes como para ser consideradas especies diferentes, pero sí lo son para considerarse como formas separadas ya sea como subespecies o variedades botánicas (Bergh y Ellstrand, 1986; Storey *et al.*, 1986), dado que las tres razas tienen un genoma muy parecido ($2n=24$). La hibridación entre ellas ocurre con facilidad y sus híbridos obtienen ventajas de adaptación climática, así como características agronómicas mejoradas (Bergh, 1992).

El orden de adaptación de las tres razas, de mayor a menor altitud es la raza Antillana la cual se adapta desde el nivel del mar hasta 1,000 m de altitud. Entre 1,000 y 2,000 msnm se adapta la Guatemalteca y las líneas Mexicanas de unos 1,500 a 3,000 msnm se desempeñan mejor (Bergh, 1992; Gama y Gómez, 1992). Sin embargo, como lo señala Bergh (1992), las tres razas pueden convivir y prosperar bien una junto a otra.

En el área de origen del aguacate con sus tres razas, se ha dado a través de miles de años un proceso que ha generado una gran diversidad genética (Ben Ya'acov *et al.*, 1992a); decenas de miles de árboles silvestres provenientes de semilla (francos) existen actualmente bajo condiciones ecológicas muy variadas. La selección natural principalmente y la acción (selección) del hombre durante miles de años, ha producido tipos adaptados a esas regiones (Ben ya'acov, 1992; Gama y Gómez, 1992). Por ser el aguacate una especie de polinización abierta contiene una gran variabilidad genética, con posibilidades casi ilimitadas para su aprovechamiento (Bergh, 1992; Zentmyer y Schieber, 1992; Whiley y Schaffer, 1994). Una amplia diversidad de germoplasma permite el avance del conocimiento botánico y agronómico así como el desarrollo de nuevas variedades cultivadas (Sánchez-Pérez, 1999).

De esta manera, la utilización de la diversidad genética existente ya sea como variedades, portainjertos y en general para el mejoramiento de la especie, es invaluable

para el desarrollo del aguacate bajo condiciones de agobio (Ben Ya'acov, 1992; Gama y Gómez, 1992; Zentmyer y Schieber, 1992). Investigaciones sobre la posible utilización de parientes botánicos del aguacate para la obtención de genotipos mejorados, han puesto al descubierto un amplio intervalo de materiales vegetales que como el aguacate tienen frutos y plantas útiles e interesantes (Schroeder, 1990).

El mejoramiento genético, como la misma evolución de una especie bajo cultivo, depende de la variación existente dentro de la especie, incluyendo la de sus ancestros silvestres ó cultivados (Sánchez-Pérez, 1999).

Si bien por una parte se reporta la existencia de una amplia diversidad genética del aguacate y sus parientes silvestres, desafortunadamente la destrucción de los hábitats naturales está ocurriendo a un paso alarmante (Bowman y Scora, 1992).

Durante las últimas tres décadas, los materiales nativos y semisilvestres de aguacate han estado desapareciendo rápidamente, al igual que otras especies nativas y a menudo aún más rápido (Ben Ya'acov, 1992). En Ecuador, *Persea theobromifolia* ha sido reportada como casi extinta (Gentry, 1979, citado por Barrientos *et al.*, 1992); conforme esos hábitats son alterados, un número desconocido de especies está desapareciendo, no se diga antes de ser estudiadas, sino antes de reconocerlas (Sánchez-Pérez, 1999).

Para el caso del Género *Persea* y especies relacionadas, las principales causas de la pérdida de nuestros recursos genéticos en México son: 1) La tala de bosques para la apertura de nuevas áreas a la agricultura y ganadería, 2) el sobrepastoreo de agostaderos, 3) los incendios forestales, 4) el avance de las áreas urbanas, 5) el uso de la madera, 6) injertación con otras variedades (Barrientos *et al.*, 1992; Ben Ya'acov, 1992, 1992a; Bowman y Scora, 1992; Zentmyer, 1995).

Por lo señalado en párrafos anteriores, existe un consenso generalizado de que es necesario desarrollar nuevas estrategias de conservación de nuestros recursos

genéticos. En exploraciones y colectas de *Persea* realizadas de 1990 a 1992, se encontraron en México aguacates primitivos silvestres y parientes también silvestres. Se está ante la última oportunidad para conservarlos y estudiarlos (Ben Ya'acov *et al.*, 1992; Barrientos *et al.*, 1992).

Para el aguacate es crítico conservar tantos tipos nativos como sea posible y estudiar su importancia para el aguacate cultivado (Ben Ya'acov *et al.*, 1992). La preocupante realidad es que ya se han perdido varias colectas de especies nativas de *Persea*, debido a la destrucción de sus hábitats. Nunca se sabrá si alguna de ellas pudo haber tenido en su germoplasma genes para remediar una enfermedad del aguacate, o mejorar el rendimiento, ó la calidad del fruto (Zentmyer, 1995).

Los usos de los recursos genéticos vegetales para cultivos importantes como el aguacate, pueden variar conforme la industria del cultivo evoluciona en respuesta a condiciones alteradas, producción o preferencias del consumidor. Preguntas o problemas que actualmente parecen apropiados, seguramente serán reemplazados por otras preocupaciones y necesidades en los años venideros. Este argumento y otros, claramente indican la necesidad de recursos genéticos del cultivo. ¿Cómo se puede asegurar que el germoplasma estará disponible cuando se necesite? (Bowman y Scora, 1992).

2.2.1 Diversidad Genética un Potencial para tener Portainjertos Apropriados

El famoso naturalista Charles Darwin propuso la teoría de la evolución (1858), que tiene dos componentes principales: a) las especies no son inmutables, sino que cambian o se adaptan con el tiempo y b) el agente que produce los cambios es la selección natural. Los individuos están sujetos a una lucha permanente por la existencia, en la que los más aptos sobreviven (Hernández-Gil, 2005). Hoy en día, la productividad agrícola en países industrializados está limitada al 25 % de su potencial productivo, por condiciones de sequía, suelos infértiles y otros factores ambientales indeseables (Hernández-Gil, 2005).

El empleo de los portainjertos en los árboles frutales no sólo ha logrado una mejora sustantiva de los rendimientos y la calidad de los frutos, sino que también le ha permitido su explotación en sitios con características que son adversas para el crecimiento y desarrollo normal de la planta. La adaptabilidad al medio constituye quizás uno de los principales atributos que aporta el portainjerto, y que probablemente estimuló el inicio de su empleo (Avílan, 1997).

La selección del mejor portainjerto representa uno de los problemas más complejos de la fruticultura. Ningún país frutícola del mundo ha resuelto este problema en forma satisfactoria, aunque todos están empeñados en experiencias sistemáticas encaminadas hacia la solución. No puede haber, por otra parte, soluciones aplicables a todos los países, ni siquiera a todas las regiones de un país (Avílan, 1997).

Principales atributos. El primer programa de selección de portainjertos de aguacates se basó en la productividad y fue iniciado en los 40's (Ben Ya' acov y Michelson, 1995). Desde el punto de vista nutrimental, la búsqueda de portainjertos ha estado basada en la selección de tres tipos de sistemas radicales: a) los que presentan baja capacidad para absorber iones tóxicos, b) los que absorben iones tóxicos pero no los translocan a la parte aérea, y c) los que presentan mayor capacidad para absorber y transportar a la parte aérea nutrimentos no tóxicos (Salazar- García, 2002). Hoy en día, los principales atributos buscados en los portainjertos de aguacate son: resistencia a *Phytophthora cinnamomi*, tolerancia a salinidad, tolerancia a suelos calcáreos, adaptación a sequia, árboles pequeños y una alta cosecha sostenible en el tiempo; productividad y calidad (Whiley, 1992).

Uso de las razas hortícolas. Las razas Mexicana, Antillana y Guatemalteca de aguacate son de uso común como portainjertos en todas las regiones productoras de aguacate del mundo (Cuadro 2.2) Los portainjertos de las razas Mexicana y Antillana son de uso generalizado en México (Salazar- García, 2002).

Cuadro 2.2. Características de las tres razas de aguacate más comunes como portainjertos.

Adaptación	Mexicana	Guatemalteca	Antillana
Carbonatos	Resistencia media	Muy sensible	Resistente
Salinidad	Muy sensible	Resistencia media	Resistente
Suelos pesados	Buena	Regular	Mala
<i>Phytophthora cinnamomi</i>	Sensible	Sensible	Sensible
Tamaño del sistema radicular	< Antillana	< Antillana	Mayor
Bajas temperaturas	Resistente	Sensible	Muy sensible
Productividad	No depende de la raza, portainjertos productivos pueden ser seleccionados en cada raza		

La variabilidad genética encontrada en las razas de aguacate, abre la posibilidad de generar programas de cruzamientos y selecciones más amplias de portainjertos con mayor adaptabilidad geográfica en el mundo, mediante esquemas de mejoramiento de material vegetativo con base en las necesidades nutrimentales, la eficiencia de producción y el aprovechamiento del recurso suelo (Salazar- García, 2002).

La variación en el efecto de los portainjertos ocurre cuando se utilizan portainjertos propagados por semilla, ya que presentan variación entre y dentro de las razas y aun dentro de plantas de semillas de un mismo árbol (Salazar- García, 2002). Trabajos realizados en México durante los 80's confirman que la selección de portainjertos de aguacate deben ser basada más en la selección de individuos (plantas) que en las razas de aguacate (López-Jiménez, 1985).

México ofrece un gran potencial genético que en la actualidad tiende a desaparecer y hasta ahora poco se ha aprovechado para la selección de portainjertos para suelos problemáticos (Barrientos- Priego, *et al.*, 2006). Además de que existen pocos estudios realizados acerca de la arquitectura radical y de la funcionalidad que podrían tener los distintos tipos de raíces presentes en los portainjertos de aguacate (Fassio *et al.*, 2007).

Salazar- García (2002) menciona que los portainjertos tienen un efecto considerable sobre la nutrición y comportamiento del cultivar (copa o parte aérea). Actualmente Willingham *et al.* (2001) han señalado que los portainjertos pueden influenciar

significativamente la incidencia de la pudrición de frutos por antracnosis. Smith (1993) y Whiley (2001), ha demostrado el efecto de los portainjertos sobre desórdenes internos del fruto y Gregoriou (1992), Razeto y Palacios (2005), encontraron que los portainjertos afectan la concentración de aceite de los frutos. Sin duda, estos últimos resultados influirán en el futuro desarrollo de portainjertos en lo referente a calidad de los frutos (Newett *et al.*, 2007).

A nivel mundial cada día se está tomando más conciencia acerca de la importancia que tiene el portainjerto y en los próximos años se observará el auge de investigación en los aspectos relacionados con su uso. Definitivamente los recursos genéticos del aguacatero jugaran un papel importante, ya que son la fuente de genes y que algunos de estos se buscan combinar en un portainjerto élite (Bowman y Scora, 1992; Barrientos- Priego *et al.*, 2006).

2.3 Clorosis Férrica en el Aguacate

La clorosis férrica se produce por la disminución de la disponibilidad de Fe^{2+} en la planta, desencadenada por la interacción de factores químicos, físicos y biológicos presentes tanto en el suelo como dentro de la misma especie vegetal (Vose, 1982; Coulombe *et al.*, 1984; Loué, 1988; Marschner, 1995).

Castellanos *et al.* (2000), y Lindner y Harley (1944) mencionan que los principales factores que afectan la disponibilidad de Fe son: clorosis inducida por carbonatos, condiciones saturadas de humedad y poca aireación, bicarbonatos y desbalance nutrimental (P/Fe y Mn/Fe). Aunque la clorosis férrica no es exclusiva de suelos calcáreos, las mayores dificultades de absorción ocurren en estas condiciones (Brow y Jolley, 1988). Mengel *et al.* (1984), Faust (1989) y, Nikolic y Kastori (2000) mencionan que los HCO_3^- formados en suelos calcáreos, son el factor más importante del suelo asociado con el desarrollo de clorosis férrica.

2.3.1 Disponibilidad del Fe en el Suelo

A pesar de que en suelos calcáreos es frecuente la aparición de clorosis férrica (Sanchez- Andréu et al., 1991), este hecho no se produce por que existan bajas concentraciones de Fe, ya que varios factores como pH, potencial redox, tipo de mineral asociado al que está el fe, etc., hacen que la cantidad que permanece en disolución sea muy baja, inhibiendo a la planta tanto su absorción como incorporación en los procesos metabólicos (Marschner, 1995).

El pH es uno de los principales determinantes en la disponibilidad de hierro hacia la planta. Además, el valor del pH posee una gran variabilidad debido a los factores formadores del suelo: material parental, clima, topografía, actividad biológica, manejo, y tiempo (Rowell, 1992).

La solubilidad del Fe^{3+} disminuye 1000 veces por cada unidad que aumenta el pH, respecto a un pH de 4.0, lo que afecta drásticamente la disponibilidad total del Fe (Vose, 1982; Loue, 1988; Lindsay, 1991). En estas condiciones, las diferentes formas químicas de Fe tienen solubilidades inferiores a $10^{-10.4}$ M (Lindsay, 1991; Abadía *et al.*, 2004), por lo que no se puede satisfacer las necesidades de las plantas ya que estas requieren concentraciones mayores a 10^{-8} M de Fe en solución (Lindsay, 1991; Abadía *et al.*, 2004).

En suelos bien aireados con pH superior a 4, la cantidad de Fe en solución es menor al requerido por la mayoría de las plantas, lo cual provoca que en estos suelos se presenten síntomas de deficiencia de Fe (Römheld y Marschner, 1986). Dado que el Fe presenta dos estados de oxidación, el potencial redox es otro factor que influye en el contenido de este nutriente en solución (Linsay y Schwab, 1982).

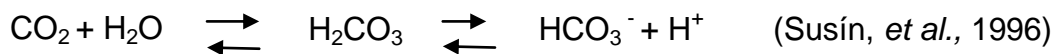
2.3.2 Efecto del Carbonato de Calcio

Un suelo calcáreo contiene CaCO_3 , el que a pesar de ser relativamente insoluble, es capaz de controlar el pH del suelo mediante su hidrólisis, en el intervalo de 7.3 a 8.5 (Rodríguez *et al.*, 1998; Imas, 2000).

El efecto de los suelos calcáreos sobre el Fe se debe principalmente a la acción de la cal activa, la cual es parte de los CO_3^{2+} totales que posee un tamaño de partícula inferior a 20 micras, determinando así una alta área de superficie activa capaz de interactuar fácilmente con los óxidos de Fe en el suelo (Chen y Barak, 1982; Rowell, 1992; Campillo del y Torrent, 1994; Mendoza, 2000).

Al disolverse los CaCO_3 dan como producto Ca^{2+} y HCO_3^- (Boxma, 1972). Estos HCO_3^- , mas la alcalinidad ya presente en el suelo, provocan que el Fe^{2+} se precipite en el suelo como $\text{Fe}(\text{OH})_3$, siempre y cuando no estén presentes otros aniones con los que el Fe^{2+} forme compuestos más insolubles (Krauskopf, 1983).

En suelos calcáreos cultivados, la dinámica de formación del HCO_3^- es mucho mayor y depende de altas presiones de CO_2 en el suelo así como de la hidrólisis de los carbonatos (Boxma, 1972).



Cuando el HCO_3^- y el H_2CO_3 se encuentran en la solución del suelo en concentraciones similares, se produce un efecto amortiguador (Romera *et al.*, 1992), como el pH esta fuertemente amortiguado, el HCO_3^- neutraliza tanto los protones que existen en la solución del suelo como los liberados por la bomba de protones H^+ -ATPasa en las células del plasmalema rizodermal (Römheld *et al.*, 1982; Romera *et al.*, 1992; Nikolic *et al.*, 1998). Esto se traduce en un aumento del pH del apoplasto y del citoplasma radical (Romera *et al.*, 1992), en la inhibición de la expresión de la enzima reductasa férrica (Mengel y Geurtzen, 1986; Susín *et al.*, 1996; Lucena *et al.*, 2007), de los transportadores de Fe, así como de los genes H^+ -ATPasa en plantas con Estrategia I,

probablemente debido a la alteración de la expresión de factores de transcripción necesarios para las reacciones de eficiencia de Fe (Lucena *et al.*, 2007), causando la disminución en la reducción de Fe^{3+} (Römheld *et al.*, 1982; Nikolic *et al.*, 1998).

Marschner (1995) señala que el HCO_3^- disminuye tanto la liberación de fenoles como la reducción de Fe^{3+} en la membrana plasmática, así como también aumenta la síntesis de ácidos orgánicos. Algunos de estos ácidos orgánicos serían responsables del secuestro del Fe en las vacuolas, impidiendo el transporte hacia los brotes y generando desuniformidad en su distribución hacia las hojas. Navarro (2003), sugiere que los iones HCO_3^- ejercen entre otras acciones, disminución en la respiración radicular, al igual que en la absorción y transporte de nutrientes, así como una reducción de la velocidad de acción de diversas reacciones enzimáticas.

La absorción de HCO_3^- por parte de la planta determina un aumento en el pH de los tejidos, especialmente a nivel de apoplasto, transformando el Fe^{2+} a Fe^{3+} para generar de esta forma la clorosis (Mengel *et al.*, 1994; Mendoza, 2000).

2.3.3 Sensibilidad del Aguacate

El aguacate es sensible a condiciones alcalinas y a la clorosis inducida por cal en suelos calcáreos (Ben-Ya'acov y Michelson, 1995), por lo que puede exhibir signos típicos de la deficiencia de Fe (Salazar-García, 2002; Lucena, 2000; Mengel and Geurtzen, 1986), que a nivel mundial, posiblemente es más importante en aguacate que en cualquier otro frutal (Mengel and Geurtzen, 1988; Mengel, 1994).

El aguacate se desempeña bien en suelos con pH (en agua) de 5.0 a 7.0 con un mejor desempeño en el límite inferior de este intervalo. A pH mayores de 7.0 y especialmente los cercanos a 7.5, se requiere de portainjertos adaptados a la alcalinidad (Wolstenholme, 2007). Sin embargo, existen regiones productoras de aguacate donde las plantaciones se encuentran establecidas en suelos con pH mayores, tales como, la zona húmeda semitropical del sur de Florida, pH de 7.6- 7.9 (Young y Koo, 1976); Israel donde tres cuartas partes de las plantaciones están en grumosoles de textura

pesada, con 8 %- 20 % de cal libre (CaCO_3) y pH entre 7.8 y 8.3; en el valle árido del Mar de Galilea, cuyos suelos son muy calcáreos, con 40 % de cal, que producen clorosis inducida por cal, además de otros problemas inducidos por la alcalinidad, salvo sí se utilizan portainjertos adaptados a dichas condiciones (Homsy, 1995). En España, Chipre, en algunos lugares de California, U.S.A. (Ben-Ya'acov y Michelson, 1995) y Chile (Gamalier, *et.al.*, 2005) existen problemas similares (Ben-Ya'acov y Michelson, 1995).

Según SYS (1993) cantidades de CaCO_3 menores al 1 %, en el suelo, disminuyen el rendimiento del aguacate en un 5 % a 15 %, cantidades de 4% a 10 % CaCO_3 lo disminuyen en 60 % y cantidades mayores a 10% CaCO_3 pueden ocasionar la pérdida total de la producción. Ruiz *et al.* (2007) mencionan que la presencia de clorosis férrica en el aguacate se presenta en algunos suelos con niveles de bicarbonatos superiores a 2.1 meq L^{-1} , existiendo una alta incidencia de clorosis férrica en suelos con contenidos superiores a 5 meq L^{-1} . Lahav y Whiley (2007), mencionan que la clorosis férrica comienza a ser un problema al plantar aguacates en suelos con un pH mayor a 7.0.

2.3.4 Daños en el Aguacate

En el aguacate, la clorosis férrica inducida por cal se presenta como una clorosis intervenal muy marcada, afectando principalmente a las hojas más jóvenes (Gardiazabal, 2004; Lahav y Whiley, 2007; Salazar-García, 2002). En condiciones de deficiencia avanzada, las hojas producidas durante la brotación de verano se vuelven pequeñas, mientras que las hojas jóvenes se tornan pálidas o blancas; mas tarde presentan quemadura los ápices y los márgenes de las hojas, finalizando con abscisión prematura si la deficiencia es aguda (Salazar-García, 2002; Lahav y Whiley, 2007).

Gardiazabal (2004) señala que niveles superiores al 2 % y 3 % de cal activa en el suelo, son capaces de generar la deficiencia de hierro en hojas y frutos de *P. americana* Mill. Palacios (2003), y Razeto y Palacios (2005), encontraron que los efectos de la clorosis férrica sobre el fruto de aguacate 'Hass', son la disminución del tamaño y la concentración de aceite. En deficiencia severa se puede provocar la

deshidratación de brotes y cambio de color de los frutos hacia verde pálido (Lahav y Whiley, 2007).

En conclusión se puede decir que los daños causados por la clorosis férrica se reflejarían en una disminución del rendimiento y calidad del fruto, y en casos extremos puede conducir a la muerte del árbol (Ruiz, *et al.*, 2007), con la pérdida total de la plantación (Campillo del, 1994). Ruiz, *et al.* (2007) mencionan que la disminución en el vigor y producción del árbol de aguacate con clorosis férrica parece estar relacionada con un abatimiento en los niveles de carbohidratos de reserva en las raíces.

Es importante mencionar que el aguacate cultivar Fuerte requiere según Embleton y Jones (1966) un suministro de Fe de 50-200 mg·kg⁻¹ en base a materia seca para una nutrición adecuada.

2.3.5 Medidas de Corrección

La clorosis férrica ha sido reconocida desde 1844 y aun cuando fue la primera deficiencia nutrimental en plantas en ser investigada, en la actualidad se reconoce como la más difícil de entender y corregir (Romera y Díaz, 1991).

Para corregir la clorosis férrica, se ha investigado una amplia gama de compuestos férricos (Lahav and Whiley, 2007), y enmiendas acidificantes; tanto al suelo (Imas, 2000; Astudillo -Baeza, 2008), como a la planta, (Crane *et al.*, 2007). Sin embargo, aun no se ha logrado un manejo económico (Pestana *et al.*, 2003) y ambiental sustentable (Astudillo-Baeza, 2008). El uso de portainjertos tolerantes a condiciones limitantes del suelo tales como la alcalinidad, sigue siendo una alternativa viable, que permite corregir el problema de manera permanente, debido a la diversidad y resistencia genética del aguacate (Salazar-García, 2002; Wolstenholme, 2007).

2.3.6 Uso de Portainjertos Tolerantes

La selección inicial de portainjertos de aguacate mostró, que tanto en la raza Antillana como en la Mexicana, era posible encontrar individuos que ameritan ser evaluados en condiciones de campo como portainjertos de los principales cultivares (Salazar- García, 2002). López-Jiménez (1985) encontraron individuos sobresalientes de la raza Mexicana y Antillana cuando se sometieron a 15 % y 30 % de CaCO_3 , a diferencia de la raza Guatemalteca que es más susceptible a clorosis férrica, ya que en las zonas donde se originó predominan las condiciones de clima con lluvias frecuentes y suelos con buen drenaje (Ben-Ya'acov and Kassas, 1966; Ben-Ya'acov y Michelson, 1995).

En los años 60's en Israel se realizaron grandes esfuerzos para obtener genotipos resistentes a la clorosis férrica en suelos calcáreos. Se seleccionaron los portainjertos de aguacate 'Zrifin 67' (Ben-Ya'acov, 1970) y 'Maoz' de la raza Antillana (Kadman y Ben-Ya'acov, 1980). También se implementaron métodos de injerto de aproximación para mejorar árboles ya establecidos mediante el uso de portainjertos resistentes a clorosis (Ben-Ya'acov, 1977). Desde mediados de los años 1980s, los portainjertos clonales 'VC 65' y 'CV' 66, seleccionados a nivel local por el Dr. Ben-Ya'acov se añadieron a la lista como tolerantes a la alcalinidad y salinidad. Ben-Ya'acov *et al.* (1995) and Ben-Ya'acov y Michelson (1995), mencionan que los portainjertos 'Ashdot', 'Peker 2' y los de la serie 'Degania': '62', '113', '115', y '117'; son recomendados para huertos en suelos calcáreos y/o salinos, y que el portainjerto 'Maoz' es uno de lo más tolerantes a la cal en Israel, siendo todos estos predominantemente de la raza Antillana.

En California se seleccionó el portainjerto 'Borchard' de la raza Mexicana, por su tolerancia a suelos calcáreos y (Brokaw, 1986 and 1987; El-Hamalawi, *et al.*, 1994). Sin embargo, la falta de resistencia a la pudrición de la raíz, limitó a 'Borchard' como una variedad comercial de mayor importancia ya que rinde más que 'Topa Topa' en un 25 % (Arpaia *et al.*, 1993). No obstante, sigue siendo un portainjerto significativo de solución al problema de los suelos moderados a altamente calcáreos, por lo que se utiliza de manera comercial propagado clonalmente (Brokaw, 1987). En Miami, la experiencia demostró que las semillas de 'Lula' (hibrido Guatemalteco x Antillano) y

'Waldin' (Antillano) producen un alto porcentaje de portainjertos vigorosos y uniformes, que parecen adaptarse bien a los suelos rocosos y altamente calcáreos (Ruehle, 1963), por lo que en Miami se ha investigado muy poco acerca de los portainjertos; además, el problema de *Phytophthora* no es grave en los huertos de aguacate (Newett, *et al.*, 2007).

Los portainjertos del tipo Antillano son en general, los más tolerantes a clorosis inducida por cal, aunque este rasgo presenta una alta variabilidad interracial, mientras que los guatemaltecos son lo más susceptibles (Kadman y Ben-Ya'acov, 1982). En Israel, la selección de portainjertos clónales tolerantes a suelos calcáreos con pH altos, han alcanzado un alto grado de sofisticación (Ben-Ya'acov y Michelson, 1995).

En cuanto a estudios de mejoramiento genético realizados para portainjertos tolerantes a suelos calcáreos; de acuerdo a Vose (1982) y Marschner (1995), el alelo para la eficiencia en el uso del Fe sería dominante, por lo que el uso de algunas técnicas de mutación para incrementar el intervalo de tolerancia presentaría el inconveniente de generar individuos con características recesivas respecto a su alelo original, reduciendo las posibilidades de mejorar las especies por ésta vía.

2.3.7 Absorción del Fe

La baja disponibilidad de Fe en el suelo induce mecanismos de adaptación mediante cambios morfológicos, estructurales y fisiológicos (Landsberg, 1984) que les permitan a las plantas aumentar su capacidad para tomar Fe del suelo. La amplia variabilidad genética dentro y entre especies ha permitido diversos mecanismos de respuesta para adquirir el Fe presente en el medio de crecimiento (Mengel y Kirkby, 1987). Sobre esas bases son clasificados en fenotipos Fe-eficientes y Fe-ineficientes, o fenotipos resistentes y susceptibles a la clorosis (Cianzio *et al.*, 1979). Se han identificado dos estrategias que permiten aprovechar el Fe en condiciones limitantes (Marschner y Römheld, 1994): la Estrategia II en gramíneas y la Estrategia I en dicotiledóneas, como el aguacate y monocotiledóneas no gramíneas (Guerinot y Yi, 1994).

2.3.8 Estrategia I

Se caracteriza por la ejecución de al menos dos respuestas frente al agobio por deficiencia de Fe, situación en que las plantas son capaces de generar un incremento en la capacidad de reducción de Fe en la superficie de la raíz y un aumento en la excreción de protones (Römheld *et al.*, 1982; Loue, 1988; Schwertmann, 1991; Roger y Guerinot, 2002). En algunas especies, también es posible encontrar un aumento en la liberación de sustancias quelatantes o reductoras por las raíces (Schwertmann, 1991; Roger y Guerinot, 2002). Estas respuestas producen cambios anatómicos y morfológicos en las raíces particularmente en la formación de células transportadoras y estructuras rizodermales (Marshner, 2003). Sin embargo, altas concentraciones de HCO_3^- contrarrestan estas respuestas a la clorosis férrica (Marshner, 2003).

Capacidad Reductora. La reducción es un paso obligatorio para la entrada de Fe a la célula por medio de una quelato reductasa, a través del sistema turbo. En este sistema se encuentra la enzima Fe-quelato reductasa (FCR) en la membrana plasmática, esta enzima es inducida por la deficiencia de Fe en la epidermis de raíces jóvenes. Éste sistema es utilizado por la mayoría de las plantas (excepto gramíneas que carecen del sistema turbo) para adquirir Fe soluble, no mostró una relación con la absorción de otros cationes como el Zn y Mn (Yi y Guerinot, 1996). Según Moog *et al.* (1995) la enzima FCR es inducida por la deficiencia de Fe y sigue la cinética de Michaelis-Menten con un Km de $45 \mu\text{mol Fe}^{3+}\text{-EDTA}$ y una Vmax de $42 \text{ nmol Fe}^{+2} \text{ g}^{-1} \text{ min}^{-1}$. Este sistema reduce tanto a la ferricianida como los quelatos férricos. El sistema turbo sigue la siguiente ruta: la excreción de protones es acoplada al citrato, éste es isomerizado a isocitrato, el isocitrato reduce al NADP; el NADPH dona electrones directamente o indirectamente al sistema turbo en la membrana plasmática de las células epidérmicas (Bienfait, 1996). El isocitrato es formado a partir del citrato por acción de la enzima aconitasa mitocondrial (Bienfait, 1988).

Excreción de Protones. La excreción de protones es específica para la clorosis férrica y requiere de la participación de ATPasas, ácidos orgánicos y nutrientes como K. La disminución del pH es ocasionada por la excreción de protones provenientes de una

H⁺-ATPasa de la membrana plasmática, la cual tiene un pH óptimo de 4 a 5 (Palmgren y Harper, 1999; Alcántara *et al.*, 1991; Römheld *et al.*, 1984). La actividad de H⁺-ATPasa es incrementada por señales ambientales como mecanismos de estrés, entre las cuales se encuentra la deficiencia de Fe (Oufattole *et al.*, 2000). Para la acidificación es necesario el K (Jolley y Brown, 1985) y la presencia de pequeñas cantidades de Zn, Mn y Fe (Sijmons y Bienfait, 1986). La acidificación va asociada a la síntesis de ácidos orgánicos (Landsberg, 1984), principalmente citrato y malato, los cuales pueden funcionar como agentes quelatantes del Fe y como fuente de carbono para los microorganismos. Lo anterior propicia una mayor actividad en la respiración de los microorganismos asociados a la rizosfera lo que disminuye el nivel de O₂ generando así microambientes facilitadores de la reducción de Fe³⁺ (Sijmons y Bienfait, 1986).

Sustancias Quelatantes y/o Reductores. Bajo condiciones de deficiencia de Fe son excretados, a través de la raíz, diversos reductores de bajo peso molecular (Römheld y Marschner, 1983), tales como; fenoles, riboflavina, sulfatos de riboflavina y ácidos orgánicos (Olsen *et al.* 1981; Susín *et al.*, 1994). Diversas evidencias muestran que los compuestos excretados resultan más importantes como quelatantes de Fe³⁺ que como reductores (Römheld y Marschner, 1983).

Se ha observado que los principales componentes en los exudados de la raíz son compuestos fenólicos, como el ácido caféico, ácido fenílico, ácido clorogénico y ácido fumárico, los cuales son una buena fuente de electrones para la reducción de Fe (Olsen *et al.*, 1981). Sin embargo, su concentración no es suficiente para explicar las tasas de reducción encontradas, su función más probable puede ser inhibir la degradación de ácidos orgánicos (Bienfait *et al.*, 1983).

En algunas especies también se ha detectado la producción y excreción de flavinas bajo deficiencia de Fe (Chaney y Bell, 1987). Su función no ha sido definida; en *Beta vulgaris* L. muestran una relación con la producción de flavina, el pH del medio y el aumento en la capacidad reductora de las raíces (Susín *et al.*, 1994).

Las raíces contienen ácidos orgánicos como lactato, acetato, oxalato, succinato, fumarato, malato, citrato, isocitrato y aconitato (Jones, 1998). Las plantas con clorosis férrica incrementan la concentración de ácidos orgánicos; sobre todo cítrico y málico (Landsberg, 1984, Bienfait *et al.*, 1989), los cuales pueden solubilizar Fe (Dakora y Phillips, 2002). Este aumento de ácidos orgánicos se da mediante el incremento de la actividad de la enzima PEP-casa en las raíces (Brown y Jolley, 1989; Sijmons y Bienfait, 1986). Este incremento va asociado con la acidificación y se produce, en las zonas subapicales de la raíz (Landberg, 1986). Los ácidos orgánicos se consideran implicados en diferentes reacciones químicas: 1) la translocación del Fe desde la raíz a la parte aérea mediante la formación de complejos, por ejemplo citrato férrico (Chaney *et al.*, 1989); 2) la formación del poder reductor, ya que el citrato y el malato están implicados en reacciones que producen NADH y NADPH, donadores de electrones en el sistema redox de la membrana plasmática, posibilitando la reducción extracelular de los quelatos férricos (Sijmons *et al.*, 1984); 3) el mantenimiento del balance catión/anión (Van Egmond y Aktas, 1977); y 4) en la regulación del pH celular (Marschner, 1995).

Cambios Morfológicos. Como consecuencia de la deficiencia de Fe se produce inhibición en el alargamiento de las raíces y en el desarrollo de raíces laterales (Römheld y Marschner, 1981), que dan lugar a engrosamientos con abundantes pelos radicales en las zonas apicales de las raíces jóvenes (Schmidt, 2001), con un incremento en la superficie de absorción de las raíces (Schmidt *et al.*, 2003).

En la rizodermis de algunas especies bajo deficiencia de Fe, se desarrollan células especializadas llamadas “transfer”, estas ayudan en la movilización del Fe (Arahou y Diem, 1997). Las células “transfer” se caracterizan por poseer un número elevado de mitocondrias, una gran cantidad de retículo endoplasmático e invaginaciones en su plasmalema con lo cual aumenta considerablemente su superficie de intercambio en el exterior (Landsberg, 1986). Además, se ha sugerido que estas células son los sitios de los componentes fisiológicos de la respuesta al agobio de Fe (Landsberg, 1982, 1986). Sin embargo, zonas de la raíz con alta capacidad de redox no correlacionan con la

frecuencia de células transfer, por lo que este hecho indica que las respuestas morfológicas y fisiológicas al Fe se controlan de forma separada (Schmidt *et al.*, 2003; Moog *et al.*, 1995).

En cuanto a estudios más recientes se ha reportado que las principales proteínas que participan en la Estrategia I son: AHA2 en la acidificación del medio, FRO2 en la reducción mediante la síntesis de quelato reductasa y IRT1 en el transporte de Fe (Tlatilpa-Santamaría, 2006).

En base a este apartado se puede concluir que la habilidad de las plantas para absorber y transportar Fe es un proceso adaptativo controlado genéticamente que responde a la deficiencia (Tlatilpa-Santamaría, 2006) y que el estudio de los diferentes mecanismos de adaptación al estrés por deficiencia de Fe permite realizar una selección de materiales tolerantes a clorosis férrica inducida por cal.

2.4 Efectos de la Clorosis Férrica en la Fisiología y Morfología de la Planta

2.4.1 Cambios Morfológicos

En un estudio en remolacha se encontró que conforme se incrementa la deficiencia de Fe, el volumen de células foliares, el número de células por unidad de área y el número de cloroplastos por célula no son afectados, mientras que el tamaño de los cloroplastos disminuye al igual que su contenido proteico (Terry, 1983), sus apilamientos tilacoidales (Spiller y Terry, 1980) y su fluidez en las membranas (Terry, 1980), además de que hay presencia de glóbulos osmiofílicos en el estroma (Spiller y Terry, 1980).

Maldonado -Torres *et al.* (2006) y Zavala- Estrada (2009) reportaron para limón y frijol respectivamente que al incrementarse el grado de clorosis férrica, los cloroplastos muestran ultraestructura desorganizada, desorden en los apilamientos tilacoidales y poco desarrollo de la grana; además de que se afecta el grosor de los parénquimas de empalizada y esponjoso, así como las dimensiones de las células.

La alta sensibilidad a la deficiencia de Fe de los cloroplastos en general y de los tilacoides en particular, se debe a que en las membranas de los tilacoides, específicamente en la cadena de transporte de electrones están involucrados directamente cerca de 20 átomos de Fe por unidad de fotosistema II (FSII) y fotosistema I (FSI) que sirven para su integridad estructural y funcional; además, del requerimiento adicional de Fe para la ferredoxina y la biosíntesis de clorofila (Marschner, 1995). Otros orgánulos que contienen Fe como la mitocondria y el peroxisoma, no son afectados (Platt-Aloia *et al.*, 1983).

Con una deficiencia severa de Fe, se detiene la división celular en los meristemas y se inhibe la producción de primordios foliares en los ápices del brote y de este modo se reduce el crecimiento de la hoja (Bienfait, 1988). En plantas de *Olea europea*, Cordeiro *et al.* (1995) observaron una reducción de los entrenudos y del área foliar. Por el contrario, Römheld y Marschner (1981) observaron en la parte aérea de *Helianthus annuus* un mayor alargamiento de los entrenudos.

Los cambios morfológicos y fisiológicos causados por la falta de Fe dependen de la especie vegetal (Estrategia I y II) y de su eficiencia para hacer frente a este problema (Marschner, 1995).

2.4.2 Fotosíntesis Neta

Terry (1980) encontró que la deficiencia de Fe afecta la fotosíntesis neta, dado que disminuye la fijación de CO₂ y la clorofila. La relación entre fotosíntesis y la conductancia estomática no es tan clara, ya que algunos trabajos indican, que la apertura estomática y la pérdida de agua son más elevadas en hojas deficientes en Fe que en hojas sin deficiencia (Hutchinson, 1970; Anderson, 1984). Sin embargo, en un estudio en remolacha se encontró que la disminución en la fotosíntesis es acompañada por una disminución en la conductancia estomática (medida como CO₂) desde valores de 1.2 cm s⁻¹ en plantas sin deficiencia de Fe, hasta valores de 0.4 cm s⁻¹ para hojas muy deficientes (Terry, 1983). Lo mismo se encontró en estudios realizados en melocotonero, peral y remolacha donde se obtuvo una disminución de la

tasa de fotosíntesis, acompañada de reducciones tanto en la transpiración como en la conductancia estomática (Ajmi Larbi, 2002). Se ha propuesto que la deficiencia de Fe causa una disminución en la fotosíntesis debido a una reducción en la regeneración de RuBP, si está asociado a niveles bajos de ATP y NADPH. Se ha sugerido que la causa de esta reducción sería la disminución de la enzima Ru5Pkinasa (Arulanantham, *et al.*, 1990). Además, de disminuir la eficiencia intrínseca del fotosistema II (Morales *et al.*, 1998, 2000), debido a una disminución en el 'quenching fotoquímico' (Morales *et al.*, 2000). En el momento en el que el aparato fotosintético disminuye su actividad por alguna causa, la energía que en condiciones normales podría ser utilizada en la fotosíntesis resulta excesiva, y se produce la fotoinhibición en el fotosistema II (Björkman y Powles, 1984; Ludlow y Björkman, 1984).

Tanto la absorción de luz como la eficiencia del PSII y la actividad de Rubisco tienden a la baja, de una manera coordinada, en respuesta a la deficiencia de Fe (Ajmi Larbi, 2002). En manzano se encontró que la fotosíntesis neta es por lo menos un 50 % más elevada en árboles tratados con Fe que en los no tratados (Zhen *et al.*, 1995). En la Figura 2.1 se muestran los posibles efectos que puede tener la clorosis férrica sobre la fotosíntesis.

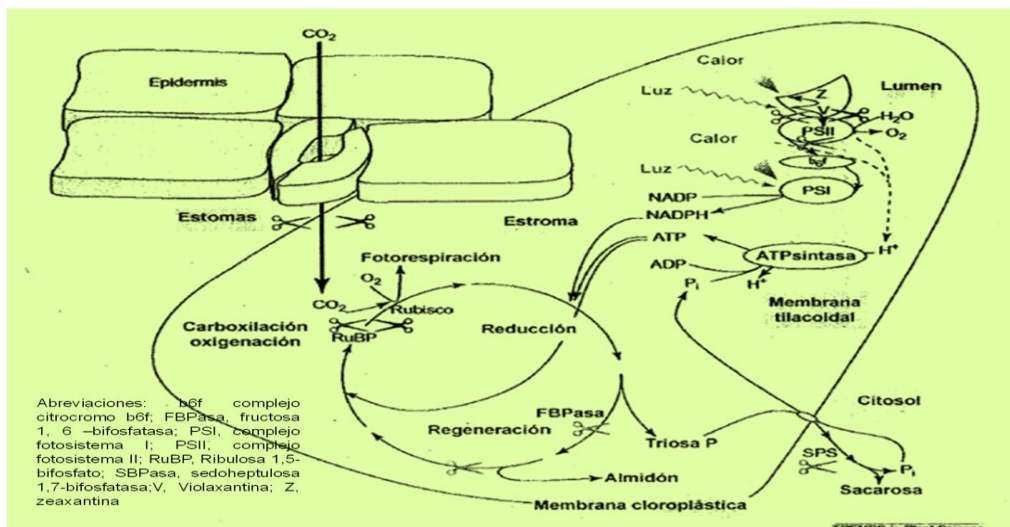


Figura 2.1. Esquema que indica los posibles efectos que puede tener la clorosis férrica sobre la fotosíntesis (Esquema adaptado de Allen y Ort, 2001 por Ajmi Larbi, 2002).

2.4.3 Concentraciones de Pigmentos Fotosintéticos en la Hoja

La deficiencia de Fe disminuye el contenido de clorofilas y principalmente de carotenoides (Terry, 1980; Morales *et al.*, 1990, 1994; Morales, *et al.*, 2000). La deficiencia de Fe afecta también el ciclo de las xantofilas, que se desplazan hacia zeaxantina (Morales, *et al.*, 2000).

Clorofila. Existe controversia respecto a la disminución en el contenido de cloroplastos en hojas deficientes de Fe, no así, es innegable una clara reducción en el contenido de clorofila de las mismas (Faust, 1989; Marschner, 1995). El papel exacto del Fe en la síntesis de clorofila no está completamente esclarecido. Según Vose (1982), el Fe podría relacionarse a nivel de condensación del ácido succínico y glutámico, así como también, catalizar la síntesis final de clorofila. La importancia de esta relación radica en que de la condensación del ácido succínico y glutámico se forma el ácido γ -aminolevulínico, el cual luego de seguir una complicada ruta metabólica se transforma en protoporfirina IX, para unirse con Mg y formar la clorofila (Vose, 1982). Mengel y Kirkby (2000) atribuyen esta última situación a la función más conocida del Fe, ser constituyente de grupos prostéticos. Sin embargo, aún no se conoce el punto exacto en que la deficiencia de Fe produce una disminución de la producción de este pigmento.

Xantofilas (VAZ). La exposición de las plantas a una radiación superior a la que puede ser usada en el proceso de la fotosíntesis induce cambios en el ciclo de las xantofilas, caracterizado por la conversión de violaxantina (V) a anteraxantina (A) y posteriormente en zeaxantina (Z), mediante una serie de desepoxidaciones inducidas por la luz. La zeaxantina y posiblemente la anteraxantina son capaces de atrapar el exceso de energía presente en la antena fotosintética y disiparla en forma de calor (Eskling *et al.*, 1997).

La fotoinhibición ha sido definida como un proceso que provoca daños en el aparato fotosintético, aunque se cree que es más un proceso de regulación, en el que disminuye considerablemente la fotosíntesis sin que en muchos casos llegue a ocurrir un daño directo e irreparable en las estructuras fotosintéticas. Las causas por las que se desencadena la fotoinhibición puede ser por bajas temperaturas invernales, por el

estrés hídrico, o por altas intensidades de luz solar (Björkman y Powles, 1984; Ludlow y Björkman, 1984). Ciertas alteraciones nutricionales de la planta también tienen como resultado variaciones en el rendimiento fotosintético, por lo que resulta lógico esperar cambios en las concentraciones de pigmentos del ciclo de las xantofilas.

Según Abadía *et al.* (1991) las variaciones del ciclo VAZ con relación al total de clorofilas y el grado de conversión de V a Z se modifica en condiciones de deficiencia de Fe. En condiciones de deficiencia de Fe, Morales *et al.* (1994) encontraron que al medio día, en las hojas deficientes de Fe en peral, la mayor parte del ciclo de xantofilas se encuentra en forma de zeaxantina; sin embargo, en las hojas del testigo la mayor parte de las xantofilas se encuentran en forma de violaxantina. Además, en hojas deficientes de Fe el aumento de zeaxantina está asociado con un incremento del quenching no fotoquímico (NPQ) (Morales *et al.* 1994), y que existe un incremento en la disipación de luz absorbida por el PSII (Morales *et al.* 1998).

Abadía *et al.* (1999) concluyeron que las hojas deficientes de Fe se protegen ante un exceso de luz por un incremento en la transmitancia y reflectancia, y por una disminución de la absorbancia que una parte significativa del exceso de luz se disipa como calor en la antena del PSII y que esto depende del nivel de NPQ disipado.

2.4.4 Cambios Fisiológicos en Xilema

En estudios realizados en remolacha se encontró que la concentración de Fe en el Xilema disminuye con la clorosis de 5.5 a 2 μM y que la concentración total de ácidos orgánicos aumenta de 9 a 50 mM, siendo el malato y citrato los ácidos orgánicos predominantes, por lo que la relación citrato:Fe aumenta aproximadamente de 35 a 2000 con la deficiencia de Fe (Bialczyk y Lechowski, 1992; López-Millán, *et al.*, 2000). Nikolic y Römheld (1999) encontraron que la deficiencia de Fe aumenta 26 veces la concentración de citrato en el exudado de plantas de haba. Sin embargo, Abadía *et al.* (2002) mencionan que el Fe en el Xilema suele aumentar con la deficiencia de Fe.

La deficiencia de Fe causa también cambios en la composición iónica del Xilema (Abadía *et al.*, 2000). En estudios realizados en tomate y remolacha, la deficiencia de

Fe causa una pequeña disminución de pH del Xilema de un intervalo de 6.8-7.0 a uno de 6.3- 6.5 y de 6.3-6.5 a uno 6.0-5.7, respectivamente (Bialczyk y Lechowski, 1992; López-Millán, *et al.* 2000), aunque en plantas de haba el pH del Xilema no cambió como consecuencia de la clorosis férrica (Nikolic y Römheld, 1999).

Existe suficiente evidencia para sostener que el HCO_3^- puede incrementar significativamente el pH de la savia del Xilema y alterar la translocación y distribución del Fe en las hojas. Los tejidos jóvenes, y particularmente el ápice de crecimiento, son suministrados con Fe por vía Floema dado que los vasos del Xilema se desarrollan mas tarde. Los vasos del Xilema que transportan Fe III-citrato proveniente de las raíces, pueden intercambiarse con los del Floema. Este paso crucial implica el traspaso de la membrana plasmática y la reducción del Fe, que como ya se vio es afectado por el pH. Si este proceso de carga es afectado, el suministro de Fe a los tejidos en crecimiento se verá limitado, y sólo llegará Fe vía Xilema, por lo cual el patrón de distribución de Fe y clorofila sigue las rutas de las nervaduras (Mengel, 1995).

2.4.5 Efectos sobre la Raíz

En condiciones de deficiencia de Fe, se produce en la raíz acumulaciones de ácido orgánico el cual se correlaciona con una estimulación de la actividad de la fosfoenolpiruvato carboxilasa en pepino (Rabotti, *et al.*, 1995; Nisi de and Zocchi, 2000) y kiwi. (Rombolà, *et al.*, 2002). Estudios fisiológicas en vid muestran que la acumulación de citrato fue consistentemente más pronunciada que la acumulación de malato, especialmente en la presencia de HCO_3^- 5 mM en el medio de cultivo (Ollat *et al.*, 2003). Estas observaciones apoyan la idea de que el citrato es el anión más característico que se acumula en las raíces con deficiencia de Fe, en acuerdo con estudios en otras especies de plantas. (Landsberg, 1981; Bienfait, 1996; Rombolà, *et al.*, 2002; López-Millán, *et al.*, 2000).

Se han realizado estudios del efecto conjunto de Fe y HCO_3^- (10 o 5 μmol de Fe y 5 μmol de HCO_3^-) en el metabolismo de los ácidos orgánicos de la raíz en diferentes genotipos de vid con el fin de evaluar si los ácidos orgánicos en la raíz funcionan como

una herramienta para detectar portainjertos de vid tolerantes a la cal. Se encontró que para poder identificar genotipos tolerantes de vid en base a la producción de ácidos orgánicos, es necesario propiciar no solo un medio carente de Fe sino también, de forma esencial la presencia de bicarbonatos en la solución, pues solamente si se colocan en soluciones carentes de Fe tanto tolerantes como susceptibles muestran excreción de ácidos orgánicos (Ollat *et al.*, 2003). Por lo que en estudios de genotipos tolerantes a la deficiencia de Fe se puede evaluar la concentración de citrato en los ápices de las raíces. (Ollat *et al.*, 2003).

En un estudio realizado en guisantes Merveille de Kelvedon (MK) relativamente tolerante, y PS210713 (PS) sensible, a fin de conocer los caracteres fisiológicos de tolerancia al HCO_3^- , se compararon sus respuestas fisiológicas durante un mes, en un medio líquido que contenía una concentración Fe 30 mM [Fe (III)-Na-EDTA] y HCO_3^- 10mM (Zribi and Mohamed, 2002). Se demostró que cuanto más sensible es el cultivar al HCO_3^- , mayor es la relación parte aérea-raíz; es decir, las plantas susceptibles tienen menor crecimiento radicular, que las tolerantes. Por lo tanto este carácter fisiológico podría ser utilizado como criterio de evaluación para la tolerancia a la clorosis inducida por cal, en las variedades de guisantes y probablemente en las variedades de otras especies (Zribi and Mohamed, 2002). En cuanto a la concentración de Fe total en las raíces y en la parte del extraplasma de la raíz, esta fue mayor en la variedad susceptible a HCO_3^- (Zribi and Mohamed, 2002).

En otro trabajo realizado en plántulas de almendro y durazno donde el objetivo era estudiar las características fisiológicas que permiten que el almendro sea más resistente a la clorosis férrica en suelos calcáreos que el durazno. El resultado indicó que la concentración de Fe en la raíz fue suficiente, y que la absorción por las raíces no se redujo significativamente por el HCO_3^- ; pero, si su transporte hacia los brotes. Por otra parte, se encontró que existe una gran disminución de la tasa de reducción del Fe (75 %) en ambas especies, lo que sugiere que la inhibición de la actividad de reducción del Fe no es por causa de una adquisición restringida del Fe en presencia de HCO_3^- , sino por la capacidad de acidificación de la raíz, expresada de cada planta, la cual es

menor en el durazno que en almendro (Mohamed-Gharsalli y Hajj, 2002). La conclusión fue que la deficiencia de Fe inducida por el HCO_3^- , estimula el crecimiento de raíces y que la capacidad de la raíz para acidificar el medio y la reducción Fe son características que dependen de la expresión propia de cada planta. Finalmente se encontró que el HCO_3^- inhibe en gran medida la reducción de Fe tanto en la especie tolerante (almendro) como en la no tolerante (durazno) a la clorosis férrica inducida por cal (Gharsalli and Mokhtar, 2002).

CAPITULO III MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Sitio Experimental

La investigación se realizó en un invernadero del Campus Montecillo del Colegio de Postgraduados, Texcoco, Estado de México, a una latitud de 19°27'30" N y una longitud de 98°54' 14" O, con una altitud de 2241 metros sobre el nivel del mar, durante el periodo de agosto de 2008 a octubre de 2009.

3.2 Material vegetal

En esta investigación se utilizaron plantas originadas de semilla y sin injertar de 10 accesiones de aguacate de la variedad *drymifolia*, americana y de la especie *Persea nubigena* Will.

La selección de las accesiones empleadas primeramente se basó en que no hayan sido evaluadas anteriormente respecto a la tolerancia a la clorosis férrica en suelo alcalino. Se realizaron dos colectas, debido a las diferentes épocas de fructificación de las accesiones. En la primera colecta, se cosecharon frutos de 28 accesiones del banco de de germoplasma de alta elevación de la Fundación Salvador Sánchez Colín, CICTAMEX S.C, ubicado en el municipio de Coatepec de Harinas, Estado de México, de las cuales se seleccionaron cinco; 'Tochimilco S2', 'Criollo 99', 'Aguila S1' y '*Persea nubigena* Will', en base a la cantidad de frutos colectados y a el numero, y sanidad de las semillas después del despulpado (Figura 3.1). En esta primera colecta, debido a su época de fructificación, se incluyó a la accesión 'Reyes' colectada en la localidad de Cañada Rica, Tecolutla, Veracruz. En la segunda colecta, se cosechó fruto de la accesión 'Derrumbe la casita' del banco de germoplasma de alta elevación y de cuatro árboles "donadores de semilla" para propagación de planta en vivero; 'Aurelio', 'Terrazas' y 'Joya' del centro experimental La Cruz de la Fundación Salvador Sánchez Colín, CICTAMEX S.C. En esta segunda colecta se incluyo a la accesión 'Navideño', colectada directamente de la Unidad Central Hunucma, Yucatán.



Figura 3.1. Semillas de las accesiones colectadas.

En total se seleccionaron ocho accesiones de la Fundación Salvador Sánchez Colín y dos accesiones de colecta directa; ‘Reyes’ y ‘Navideño’ las cuales se seleccionaron por provenir de lugares donde los suelos presentan pH alcalinos, además de cubrir el requisito de no haber sido evaluadas anteriormente respecto a la tolerancia a la alcalinidad, y contenido de carbonatos y bicarbonatos en el suelo. Las accesiones seleccionadas se describen en el Cuadro 3.1.

Cuadro 3.1. Identificación de las accesiones.

Accesiones	Varietal botánica (parentesco)	Lugar de origen
Tochimilcoc S2	<i>drymifolia</i>	Tochimilco, Pue.
Criollo 99	<i>drymifolia</i>	Coatepec Harinas, México
Aquila S1	<i>drymifolia</i>	Aquila, Veracruz
<i>Persea nubigena</i> Will.	<i>Persea nubigena</i> Will 1/7	Guatemala
Reyes	<i>americana</i>	Cañada Rica, Tecolutla, Veracruz
Navideño	<i>americana</i>	Hunucmi, Mérida, Yucatán
Aurelio	<i>drymifolia</i>	Rancho “Las Ánimas” Ixtapan de la Sal, México
Terrazas	<i>drymifolia</i>	Coatepec Harinas, México
Joya	<i>drymifolia</i>	Ziracuaretiro, Michoacan
Derrumbe la casita	<i>drymifolia</i>	Colegio de Postgraduados, Campus Puebla.

Debido a que se realizaron dos colectas en diferentes fechas, a las accesiones de la primera colecta se les sembró en bolsas de polietileno negro de 10 cm de diámetro por 15 cm de largo en sustrato diferente al del experimento, arena más suelo arcilloso, por lo que cuatro meses después se tuvo que realizar un trasplante al sustrato definitivo en bolsas de polietileno negro de 20 cm de ancho por 40 cm de largo. Esto ocasionó que para la evaluación de estas accesiones se realizara un arreglo experimental en bloques, debido al diferente vigor de las plantas dentro de cada accesión. Las semillas de las accesiones de la segunda colecta se sembraron directamente en el sustrato del experimento en bolsas de polietileno negro de 20 cm de diámetro por 40 cm de largo, teniendo las mismas condiciones desde un inicio para la respuesta a los tratamientos. Por lo tanto para realizar las evaluaciones de las accesiones se tuvieron dos experimentos; experimento uno, factorial en bloques al azar (colecta uno) y experimento dos, factorial en completamente al azar (colecta dos).

Cuando las plantas tenían un año de edad se caracterizó a las accesiones en base a las "Directrices para la ejecución del examen de la distinción, homogeneidad y estabilidad del aguacate (*Persea americana* Mill)" de la Unión Internacional para la Protección de Obtenciones Vegetales (Cuadro 3.2) midiendo los siguientes caracteres:

1. Brote joven: Color (BHC), donde; 1= verde amarillento, 2= verde y 3 = rojizo
2. Brote joven: Color de las lenticelas (BJCL), donde; amarillo =1, verde= 2, rojo= 3 y purpura= 4
3. Hoja joven: Color de la pubescencia (HJCP), donde; blanco =1, amarillo = 2, marrón = 3 y marrón rojizo = 4
4. Brote: Longitud del entrenudo (BLE), reportado en centímetros.
5. Hoja: Postura en relación con el brote (HPRB), donde; hacia arriba =1, perpendicular = 2 y hacia abajo = 3.
6. Limbo: Longitud (LL), reportado en centímetros.
7. Limbo: Anchura (LA), reportado en centímetros.
8. Limbo: relación longitud/anchura (LRLA), reportado en valor numérico.

9. Limbo: Forma (LF), donde; lanceolada = 1, ovada = 2, elíptica =3, circular = 4, obovada = 5 y acuminada =6.
10. Limbo: Forma del ápice (LFA), donde; aguda =1 y redondeada= 2.
11. Limbo: torsión en toda la longitud (LTL), donde; ausente = 1 y presente = 9.
12. Limbo: torsión del ápice (LTA), donde; ausente = 1 y presente = 9.
13. Limbo: numero de Ondulaciones en el borde (LOB)
14. Limbo: Relieve de las venas en la parte superior (LRVPS), donde; hundido = 1, plano =2 y protuberante =3.
15. Limbo: Numero de venas secundarias (LNVS).
16. Limbo: Densidad de la pubescencia en la parte inferior (LDPI), donde; ausente o laxa =1, medio =2 y fuerte =3.
17. Limbo aroma anís (LAA), donde; Ausente o débil =1, medio = 2 y fuerte =3.
18. Pecíolo: Longitud (PL), reportado en centímetros.

Cuadro 3.2. Caracterización de las accesiones de acuerdo (CODIGO: UPOV: PERSEA_AMERICANA MILL)

Caracteres	Accesión				
	Tochimilco	Criollo Nativo	Aguila	Nubigena	Reyes
BHC	1	3	2	2	2
BJCL	4	4	2	4	4
HJCP	1	1	3	3	1
BLE	1.8	2.5	1	2	2
HPRB	1	1	1	1	1
LL	11.6	14.4	18	19.5	23.7
LA	6	6.3	8.1	7	12.2
LRLA	1.9	2.3	2.2	2.8	1.9
LF	1	1	3	1	3
LFA	1	2	1	2	3
LTL	1	1	1	1	1
LTA	1	1	1	1	1
LOB	2.0 †(1.2)	4.2 (1.2)	1.7 (1.5)	1.8 (1.6)	2.4 (1.1)
LRVPS	2	2	2	1	1
LNVS	20.1 †(3.1)	15.9 (2.7)	18.3 (1.9)	22.5 (5.1)	20.0 (1.4)
LDPI	2	1	2	1	2
LAA	3	1	3	1	1
PL	3	3.4	4	3.5	4

†Desviación estándar

3.3 Sustratos

Para esta investigación se utilizó como sustrato tres tipos de suelo de diferentes localidades. De acuerdo a los objetivos de la investigación, los sitios de muestreo fueron seleccionados en base a 1) presencia de pH alcalino en el suelo, 2) presencia de carbonatos y/ o bicarbonatos en el suelo y 3) presencia de plantas con deficiencia de Fe como indicadores. Los sitios de muestreo fueron Xochitlan de Todos Santos, Puebla; Tepeyanco, Tlaxcala y Temascaltepec, estado de México (Cuadro 3.3). En cada sitio se ubicó un punto de muestreo de donde se obtuvieron 500 kg de suelo a una profundidad de 0 a 30 cm.

Cuadro 3.3. Sitios de colecta de suelo

Suelo	^{††} Localidad	[*] Ubicación geográfica	[†] Tipo de suelo predominantes
1	Xochitlan de Todos Santos, Puebla.	Entre los 18° 38' 06" y 18° 47' 30" latitud norte y entre 97° 42' 36" y 97° 52' 06" longitud oeste.	Vp+E+l /3 PC
2	Tepeyanco, Tlaxcala	19° 14' 42" latitud norte y 98° 14' 06" longitud oeste.	Be +l /1
3	Temascaltepec, Edo. de México	19° 03' de latitud norte y 100°02' longitud oeste.	Ao+Th+Be/2

^{††} y ^{*}: INAFED, 2008 y 2009

[†]: SSP- CGSNEGI 1981 y INEGI, 1998, 2000 y 2009.

En el primer sitio de colecta predominan los suelos del tipo Vertisol pelico (Vp) que son de color gris oscuro y de alcalinidad ligera a moderada (FAO- UNESCO, 1970); Rendzina (E), los cuales se forman sobre materiales con abundantes cantidades de carbonatos de calcio (FAO–UNESCO, 1970 y SSP –CGSNEGI, 1981) y los tipo Litosol (l) que son extremadamente delgados (USDA, 2006). En el segundo, los Cambisol eutricto (Be) los cuales presentan un porcentaje de saturación de bases de 50 % o más (USDA, 2006) y los de tipo Litosol (l), y en el último sitio los Acrisol órtico (Ao) los cuales presentan pH ácidos (INEGI, 1987), Andosol húmico (Th) y Cambisol eutricto (Be).

En el suelo de Xochitlan Todos Santos, Puebla que de aquí en adelante se identificará como “Xochitlan”, es arcilloso, muy alcalino ($\text{pH} = 8.5$), con un contenido muy alto de Ca (8846 mg kg^{-1}) y contenidos de CO_3^- y HCO_3^- de 0.5 y 1.6 meq L^{-1} , respectivamente y bajo en Fe (3.0 mg Kg^{-1}). El contenido de materia orgánica es medio y la capacidad de intercambio catiónico es alta ($43.4 \text{ cmol}_{(+)} \text{ kg}^{-1}$). (Cuadro 3.4).

El suelo de Tepeyanco, Tlaxcala, identificado como “Tepeyanco”, es un suelo con textura franco-arenosa con un pH moderadamente alcalino (7.6), contenido de Ca y Fe moderadamente alto (1980 mg Kg^{-1}) y bajo (5.7 mg Kg^{-1}), respectivamente. El análisis químico no detectó CO_3^- pero si de HCO_3^- con 2.7 meq L^{-1} . Tiene un contenido medio de materia orgánica y baja capacidad de intercambio catiónico ($9.3 \text{ cmol}_{(+)} \text{ kg}^{-1}$). (Cuadro 3.4).

El suelo de Temascaltepec, Edo. de México, al cual se hará referencia como “Temascaltepec” tiene una textura franco arcillosa, con un pH moderadamente ácido (6.4), sin CO_3^- detectados, con un nivel de HCO_3^- de 1.6 meq L^{-1} y contenido de Ca y Fe, moderadamente alto y muy alto, respectivamente es rico en materia orgánica y tiene una alta capacidad de intercambio catiónico ($38.4 \text{ cmol}_{(+)} \text{ kg}^{-1}$) (Cuadro 3.4).

Todos los suelos no son salinos ni sódicos y el contenido de N es bajo, el de P es muy bajo en el suelo de “Tepeyanco” y moderadamente bajo en los otros dos y el K varía de alto a muy alto y de Mg de medio a alto. En cuanto a los micronutrientes cabe destacar que el contenido de Zn, Cu y Mn es bajo para “Xochitlan” y “Tepeyanco”, mientras que el B es muy bajo en Tepeyanco y alto en los otros dos suelos (Cuadro 3.4).

En cuanto a los objetivos del trabajo el suelo de “Xochitlan” y “Tepeyanco” muestran las características deseables para que las accesiones expresen su tolerancia a la clorosis férrica inducida por cal y que el suelo de “Temascaltepec” sirva como referente de comparación.

Cuadro 3.4. Propiedades físicas y químicas de los suelos.

Características evaluadas	Xochitlan	Tepeyanco	Temascaltepec
pH	8.5	7.6	6.4
MO %	2.5	1.6	3.6
Textura	Arcilla	Franco arenoso	Franco arcilloso
Dap g cm ⁻³	1.1	1.0	1.1
CO ₃ ²⁻ meq•L ⁻¹	0.5	No detectado	No detectado
HCO ₃ ⁻ meq•L ⁻¹	1.6	2.7	1.5
CE dSm ⁻¹	1.2	1.2	1.8
CIC Cmol ₍₊₎ kg ⁻¹	43.4	9.3	38.4
Na intercambiable Cmol ₍₊₎ kg ⁻¹	1.5	0.5	0.6
PSI %	3.5	5.0	1.4
Ca mg kg ⁻¹	8846	1980	1982
Fe mg kg ⁻¹	3.0	5.7	49.7
N mg kg ⁻¹	13.3	18.2	15.3
P mg kg ⁻¹	12.8	3.1	31.3
K mg kg ⁻¹	930	828	594
Mg mg kg ⁻¹	1373	415	713
Cu mg kg ⁻¹	0.2	0.4	1.2
Zn mg kg ⁻¹	0.4	0.5	2.2
Mn mg kg ⁻¹	1.3	4.7	46.0
B mg kg ⁻¹	1.8	0.3	1.5

pH: Potenciómetro relación suelo agua 1:2. MO: Walkley y Black. N: Extraído con cloruro de potasio 2N y determinado por arrastre de vapor. P: Bray P-1. Ca y Mg: Extraído en acetato de amonio 1.0N pH 7.0 relación 1:20 y determinado por espectrofotometría de absorción atómica. Fe, Cu, Zn, Mn: Extraído con DTPA relación 1:4 y determinado por espectrofotometria de absorción atómica. B: Extraído cob CaCl₂ 1.0M Fotocolorimetria de azometina-H. Dap: Método de la probeta; Textura: hidrómetro de Bouyoucos; CE: Extracto de la pasta de saturación; CIC y Na: Extraídos en acido de amonio pH 7.0

Los tres suelos fueron esterilizados con una mezcla de formaldehido diluido en agua con una proporción de 20 mL L⁻¹ de agua, aplicando de 21 a 42 L m⁻³ de suelo, para evitar problemas de plagas y enfermedades durante el crecimiento y desarrollo de las accesiones en el experimento.

3.4 Experimento Uno

Este experimento se condujo bajo un arreglo factorial con un diseño experimental en bloques al azar, debido a la variación de vigor en las plantas. En total se estudiaron 15 tratamientos, con tres repeticiones y con tres plantas por unidad experimental (Cuadro 3.5)

Cuadro 3.5. Lista de tratamientos, experimento uno.

Suelo	Accesión	Tratamiento
Xochitlan	Reyes	1
	Criollo 99	2
	Tochimilco S2	3
	Aguila S1	4
	<i>Persea nubigena</i> Will	5
Tepeyanco	Reyes	6
	Criollo 99	7
	Tochimilco S2	8
	Aguila S1	9
	<i>Persea nubigena</i> Will	10
Temascaltepec	Reyes	11
	Criollo 99	12
	Tochimilco S2	13
	Aguila S1	14
	<i>Persea nubigena</i> Will	15

3.5 Experimento Dos

El diseño experimental consistió en un arreglo factorial en completamente al azar con 15 tratamientos con ocho plantas por unidad experimental, en el siguiente cuadro se describen los tratamientos del experimento dos.

Cuadro 3.6. Lista de tratamientos, experimento dos.

Suelo	Accesión	Tratamiento
Xochitlan	Navideño	1
	Aurelio	2
	Terrazas	3
	Joya	4
	Derrumbe la casita	5
Tepeyanco	Navideño	6
	Aurelio	7
	Terrazas	8
	Joya	9
	Derrumbe la casita	10
Temascaltepec	Navideño	11
	Aurelio	12
	Terrazas	13
	Joya	14
	Derrumbe la casita	15

3.6 Condiciones Ambientales y Manejo

Las plantas de aguacate estuvieron en condiciones de invernadero (de cristal) a una temperatura de 10 °C a 41 °C y una media de 22 °C, con una humedad relativa de 70 a 80 %.

Las plantas se regaron cada tercer día. En los meses más cálidos (abril-junio) se utilizó malla sombra para reducir la temperatura dentro del invernadero y en los meses de noviembre a marzo se colocaron calefactores para proteger las plantas de a una temperatura aproximada de 20 °C.

3.7 Variables registradas

3.7.1 Altura de la Planta

Con una cinta métrica se midió del cuello de la planta al ápice. En el experimento uno se midió la altura inicial en noviembre de 2008 y la final en julio de 2009 para obtener el incremento en altura de la planta (resta de la altura inicial a la altura final). En el experimento dos la altura de la planta fue evaluada una vez al mes de abril a julio de 2009.

3.7.2 Diámetro del Tallo

A una altura de 10 cm de la base la planta, se midió el diámetro del tallo con un vernier digital. En el experimento uno se midió el diámetro inicial en noviembre de 2008 y el final en julio de 2009 para obtener el incremento en diámetro de la planta (resta del diámetro inicial al diámetro final). En el experimento dos el diámetro de la planta fue evaluada una vez al mes de abril a julio de 2009.

3.7.3 Producción de Raíces

Se eligieron dos plantas por tratamiento considerando las que mostraron mayor y menor grado de tolerancia a clorosis férrica (en base a sintomatología y vigor), excepto para los tratamientos que sirvieron como testigo. Estas plantas fueron separadas del

sustrato, luego se lavó el sistema radicular, el cual fue separado de la parte aérea, posteriormente se colocó en bolsas de papel para ponerlo a secar en la estufa a 72 °C por 48 horas y obtener el peso seco de las raíces producidas por las accesiones durante el experimento.

Esta variable se determinó sólo una vez, al final de la investigación en el mes de septiembre para ambos experimentos.

3.7.4 Relación Parte Área-Raíz.

Para esta variable se utilizaron las mismas plantas de la variable anterior, al igual que sus valores de peso seco de raíces por lo que sólo se puso a secar la parte aérea, hojas y tallo, en la estufa a 72°C por 48 horas. En base a los datos obtenidos se calculó la relación parte aérea – raíz mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Relación parte aérea raíz} = \frac{\text{peso seco de la parte aérea (g)}}{\text{peso seco de la raíz (g)}}$$

Esta variable se determinó sólo una vez, al final de la investigación en el mes de septiembre de 2009 para ambos experimentos.

3.7.5 Grado de la Deficiencia de Fe.

Se evaluó de manera visual cada mes a partir de mayo a julio de 2009 para el experimento uno y para el experimento dos se evaluó junio y julio de 2009 de acuerdo a la escala del Cuadro 3.7.

Cuadro 3.7. Escala para cuantificar visualmente el grado de deficiencia de Fe[†].

Escala	Grado de deficiencia	Observaciones
0.0	Normal	Brote con hojas de color verde normal
0.2	Leve	Brote con hojas jóvenes ligeramente amarillas
0.4	Fuerte	Brote con hojas jóvenes amarillas, pero se distinguen las nervaduras verdes, es decir, se observa con clorosis intervenal.
0.6	Muy fuerte	Brote con las hojas jóvenes de un color casi blanco denotando ausencia de clorofila.
0.8	Severa	Brote con hojas completamente cloróticas en las cuales empiezan a aparecer pequeñas manchas o aéreas necróticas
1.0	Muy severa	Brote con hojas cloróticas, aéreas necróticas en toda la superficie, las hojas se empiezan a caer y se observa muerte regresiva de los brotes.

[†]Fuente: Salazar-Garcia 2002

3.7.6 Clorofila (Unidades SPAD)

Con el medidor SPAD modelo 502 (Minolta Co.) se determino el contenido de clorofila, muestreando en un total de cinco hojas apicales de brotes del año por cada planta entre 10:00 y las 12:00 horas del día. Esto con el fin de tener una referencia del índice de clorofila asociado con diferentes grados de clorosis en las hojas de aguacate y la concentración de Fe.

La frecuencia de muestreo fue una vez por mes, a partir de mayo a julio de 2009 para el experimento uno y para el experimento junio y julio de 2009.

3.7.8 Conductancia Estomática

Se midió con el Porómetro (Steady State Difusión Porometer SC-1) en la cuarta hoja apical abierta por cada planta entre las 10:00 y 12:00 horas del día. Este equipo permite obtener de forma automática lecturas de la conductancia estomática, utilizando del Estado Estacionario. Este equipo mide la presión de vapor y el flujo de vapor sobre la superficie de la hoja. La pinza del porómetro, que incorpora una cámara con un recorrido de difusión conocido, se fija a la superficie de las hojas, y a continuación se

empieza a medir la presión de vapor entre dos puntos de esta trayectoria, para calcular el flujo y el gradiente con las medidas de presión de vapor y conductancia de difusión conocida. Esta variable fue medida para ambos experimentos en el penúltimo mes de la investigación (agosto de 2009).

Las siguientes dos variables de determinación de Fe se realizaron en 33 plantas de ambos experimentos, con diferentes grados de deficiencia de Fe determinados visualmente (de mayor a menor grado), para determinar la relación entre la concentración de Fe activo y total con la apariencia de las plantas, además de la relación con el contenido de clorofila en la hoja medido con el SPAD modelo 502.

3.7.9 Concentración de Fe Total en Savia de Xilema

La extracción de savia se realizó con la bomba tipo Scholander. Se colocaron en la cámara, 10 cm del primer tercio de la planta, correspondiente al ápice, incluyendo tallo y hojas, dejando fuera de ella una pequeña porción de dicho órgano. Desde un reservorio ó tubo se inyectó gas inerte comprimido (nitrógeno) para aumentar la presión interna de la cámara y provocar el reflujó de savia por los vasos Xilema, hasta que apareció la savia en forma de gota sobre el corte, en ese momento se cerró el paso de nitrógeno (Scholander *et al.*, 1965). Con la ayuda de una micropipeta se colectó la savia, aproximadamente 800 μl por planta. Posteriormente se diluyó a 15 ml con agua desionizada para determinar Fe en el ICP–AES, plasma por inducción acoplada y espectrofotómetro de emisión atómica, (¹Leticia Fernández Pavia, 2010). Los valores fueron expresados en $\mu\text{L L}^{-1}$.

Esta variable se determinó sólo una vez en el mes de septiembre de 2009.

3.7.10 Concentración de Fe²⁺ en Hojas

Se midió el nivel de hierro activo; el cual, según Katyal y Sharma (1980) proporciona una medición más exacta del nivel de hierro fisiológicamente activo, cuya deficiencia

¹ Comunicación personal sobre Metodología establecida para determinación de Fe en savia.

produce clorosis férrica (Salisbury y Ross 1992), Estudios anteriores señalan que este método realiza una extracción selectiva de hierro, no extrayendo las moléculas oxidadas que constituyen la gran mayoría del hierro fisiológicamente inactivo (Katyal y Sharma, 1980. Villanueva, 1992). La metodología empleada fue tomada de la Comisión de -Normalización y Acreditación de la Sociedad Chilena de la Ciencia del Suelo (Sadzawka, *et. al.*, 2004). Se adecuaron las curvas de calibración a cinco (0.4, 1.0, 2.0, 4.0 y 5.0 meq·L⁻¹ de Fe), debido al modelo de espectrofotómetro (IL551) de absorción atómica empleado.

Esta variable se determinó sólo una vez en el mes de septiembre de 2009.

3.8 Análisis estadístico

El análisis estadístico de los resultados de ambos experimentos se llevó a cabo con el programa Statistical Analysis Systems. A todas las variables se les aplicó una prueba de varianza, de correlación y una de comparación de medias según Tukey ($P \leq 0.05$).

CAPÍTULO IV RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Experimento Uno

El análisis estadístico mostró diferencias significativas en el factor suelo y accesión en las variables; incremento en altura y diámetro, y grado de deficiencia de Fe. La interacción suelo x accesión solo afectó a las variables clorofila y conductancia estomática (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1. Análisis de varianza de las variables respuesta a la clorosis férrica de plantas de aguacate de cinco accesiones sometidas a tres tipos de suelo.

Factor de variación	IALT (cm)	IDMT (mm)	GDFe[†]	CLF (unidades SPAD)	CDT (mmol/m² s de CO²)
Suelo (S)	*	*	*	**	NS
Accesión (A)	**	NS	**	**	*
S X A	NS	NS	NS	*	*
CV (%)	45	43	202	71	60

[†] En base a la escala de síntomas visuales de deficiencia de Fe: 0.0 normal; 0.2 leve; 0.4 fuerte; 0.6 muy fuerte; 0.8 Severa; 1.0 muy severa.

IALT: incremento en altura, IDMT: incremento en diámetro, GDFe: grado de deficiencia de Fe, CLF: clorofila, CDE: Conductancia estomática. * $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$, NS = no significativo

4.1.1 Efecto de los Suelos Alcalinos en la Clorosis Férrica de Aguacate

En el suelo “Tepeyanco”, las accesiones de aguacate crecieron 7.2 cm y 16.5 cm menos con respecto a los suelos “Xochitlan” y “Temascaltepec”, respectivamente, entre los cuales no hubo diferencias significativas (Cuadro 4.2). El diámetro del tallo presentó una respuesta similar, por lo tanto el crecimiento vegetativo de las plantas fue significativamente mayor en los suelos “Xochitlan” y “Temascaltepec” (Cuadro 4.2). El menor crecimiento de las accesiones en el suelo “Tepeyanco” fue causado por su pH ligeramente alcalino y a su baja fertilidad que limitó la disponibilidad de nutrientes (Bohn *et al.*, 1993) durante el desarrollo del experimento, ya que el aguacate requiere de suelos con una CIC mayor a 24 cmol₍₊₎ kg⁻¹ para un buen crecimiento y desarrollo (Sys *et al.*, 1993).

Cuadro 4.2. Respuesta de las plantas de aguacate de cinco accesiones con base al factor suelo para las variables respuesta, incremento en altura y diámetro, y clorofila.

Tipo de suelo	Incremento en		Grado de deficiencia de Fe [†]	Clorofila (unidades spad)
	Altura (cm)	Diámetro (mm)		
Xochitlan	43.3 a b [‡]	4.8 a b [‡]	25.5 b [‡]	0.08 a [‡]
Tepeyanco	36.1 b	4.4 b	25.5 b	0.04 b
Temascaltepec	52.6 a	5.7 a	34.5 a	0.03 b

[†]En base a la escala de síntomas visuales de deficiencia de Fe: 0.0 normal; 0.2 leve; 0.4 fuerte; 0.6 muy fuerte; 0.8 Severa; 1.0 muy severa.

[‡]Valores con la misma letra no presentan diferencias significativas entre sí, de acuerdo con la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

Las plantas de aguacate mostraron menor grado de clorosis férrica en los suelos “Tepeyanco” y “Temascaltepec”, y mayor en el suelo “Xochitlan” (Cuadro 4.2 y Figura 4.1), debido a que el suelo “Xochitlan” tiene mayor pH (8.5), menor concentración de HCO_3^- (1.6 meq L^{-1}) y CO_3 (0.5 meq L^{-1}) en comparación con “Tepeyanco” (pH = 7.6, 2.7 meq L^{-1} de HCO_3^- y sin CO_3^-) y “Temascaltepec” (pH = 6.4, 1.6 meq L^{-1} de HCO_3^- y sin CO_3^-). Lahav y Whiley (2007), mencionan que la clorosis férrica comienza a ser un problema al plantar aguacates en suelos con un pH mayor a 7.0. A pesar de lo anterior no se descarta el efecto que ejerció el CO_3 para que las plantas presentaran síntomas visuales de deficiencia de Fe en sus hojas, aún siendo concentraciones bajas, Sys *et. al* (1993) menciona que cantidades de CaCO_3 menores al 1 % en el suelo, disminuyen el rendimiento de las huertas de aguacate en un 5 % a 15 %. Respecto a la presencia de HCO_3^- en este estudio no mostraron efecto sobre la clorosis férrica, a pesar de que la concentración fue mayor a 2.1 meq L^{-1} HCO_3^- en el suelo “Tepeyanco”, valor con el cual la clorosis férrica en aguacate se presenta (Ruiz, *et al.*, 2007).



†En base a la escala de síntomas visuales de deficiencia de Fe: 0.0 normal; 0.2 leve; 0.4 fuerte; 0.6 muy fuerte; 0.8 Severa; 1.0 muy severa.

Figura 4.1. Porcentaje de plantas con deficiencia de Fe de cinco accesiones de aguacate por tipo de suelo en base a la escala visual de deficiencia de Fe.

En el suelo “Temascaltepec” fue donde las hojas tuvieron mayor contenido de clorofila mientras que entre las plantas desarrolladas en los suelos de “Tepeyanco” y “Xochitlan” no hubo diferencias significativas (Cuadro 4.2). Estos resultados concuerdan con las características químicas de los suelos, pues el suelo de “Temascaltepec” (testigo) tiene un pH ligeramente ácido, el cual no induce clorosis férrica como el pH alcalino de los otros dos suelos.

4.1.2 Respuesta de las Accesiones de Aguacate a la Clorosis Férrica

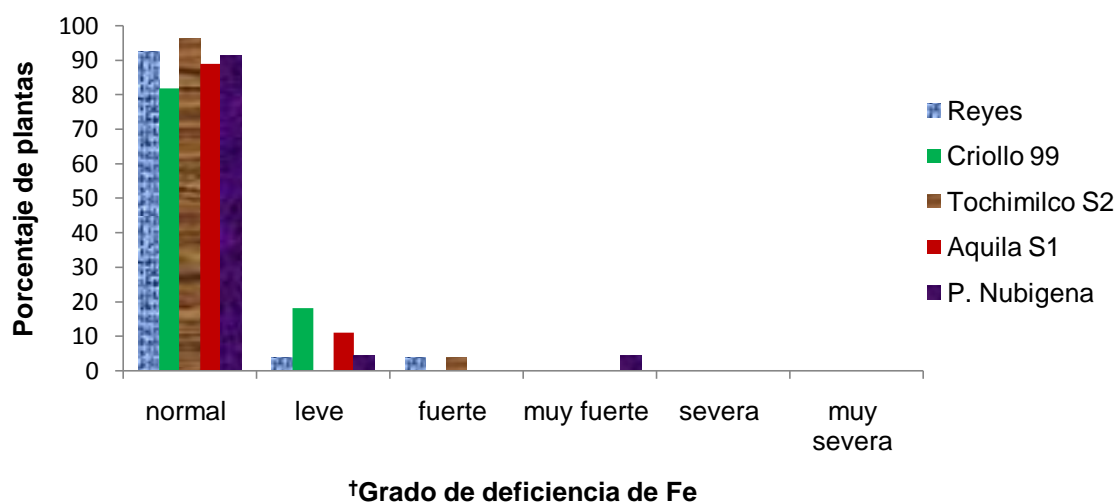
La accesión ‘Tochimilco S2’ mostró mayor incremento en altura, 59.23 cm, y menor grado de deficiencia de Fe, junto con ‘Reyes’ y ‘Aquila S1’ (Cuadro 4.3 y Figura 4.2), estas tres accesiones mostraron mayor contenido de clorofila y conductancia estomática. (Cuadro 4.3).

Cuadro 4.3. Respuesta de plantas de aguacate sometidas a tres tipos de suelo con base en el factor accesión para las variables respuesta; incremento en altura, clorofila y conductancia estomática.

Accesión	Incremento en altura (cm)	Grado de deficiencia de Fe [†]	Clorofila (unidades SPAD)	Conductancia estomática (mmol/m ² /s)
Reyes	35.8 b c [‡]	0.03b c [‡]	37.3 a [‡]	47.0 a b [‡]
Criollo 99	31.1 c	0.11 a	12.9 c	34.9 b
Tochimilco S2	58.6 a	0.02 c	31.3 a b	58.3 a b
Aguila S1	41.4 b c	0.04 b c	32.2 a	61.8 a
<i>P. nubigena</i> Will.	49.1 a b	0.07 a b	24.6 b	49.5 a b

[†]En base a la escala de síntomas visuales de deficiencia de Fe: 0.0 normal; 0.2 leve; 0.4 fuerte; 0.6 muy fuerte; 0.8 Severa; 1.0 muy severa.

[‡]Valores con la misma letra no presentan diferencias significativas entre sí, de acuerdo con la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).



[†]En base a la escala de síntomas visuales de deficiencia de Fe: 0.0 normal; 0.2 leve; 0.4 fuerte; 0.6 muy fuerte; 0.8 Severa; 1.0 muy severa.

Figura 4.2. Porcentaje de plantas de aguacate con deficiencia de Fe de cinco accesiones en base a la escala para cuantificar visualmente el grado de deficiencia de Fe, sometidas a tres tipos de suelo.

Contrario a lo anterior la que fue más susceptible a la clorosis férrica fue 'Criollo 99', aunque el grado de deficiencia fue leve (Cuadro 4.3 y Figura 4.2), este estuvo asociado al menor contenido de clorofila, menor conductancia estomática y menor altura, en esta última variable no hubo diferencias significativas de esta accesión con 'Reyes' 'Aguila S1' y '*P. nubigena* Will' (Cuadro 4.3).

4.1.3 Efecto de la Interacción del Factor Suelo con el Factor Accesión

En la interacción suelo x accesión el contenido de clorofila fue mayor en las plantas de la accesión 'Reyes' en el suelo "Temascaltepec" (50.67 unidades spad) y menor en la accesión 'Criollo 99' en el suelo "Temascaltepec" (10.31 unidades spad) (Figura 4.3). La accesión 'Criollo 99' también tuvo valores menores de clorofila en los suelos de "Xochitlan" (14.16 unidades spad) y "Tepeyanco" (14.02 unidades spad) (Figura 4.3). Para la variable conductancia estomática 'Aquila S1' en "Tepeyanco" fue la mejor, siendo 'Criollo 99' en "Temascaltepec" la de menor conductancia estomática (Figura 4.4).

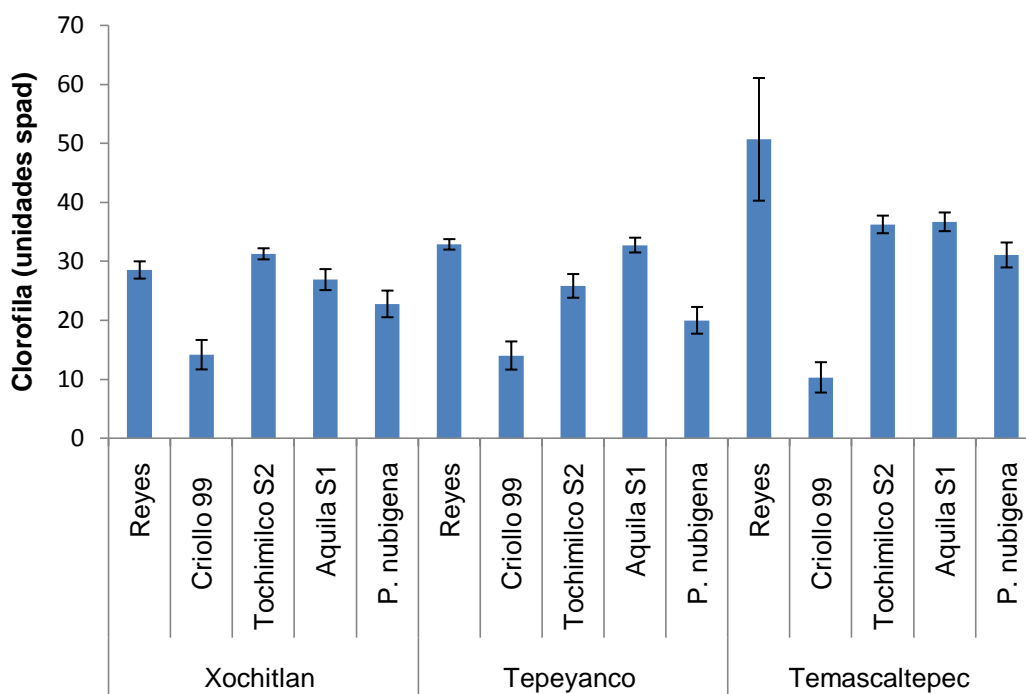


Figura 4.3. Contenido de clorofila en hojas de plantas de aguacate de cinco accesiones sometidas a tres tipos de suelo. \pm el error estándar.

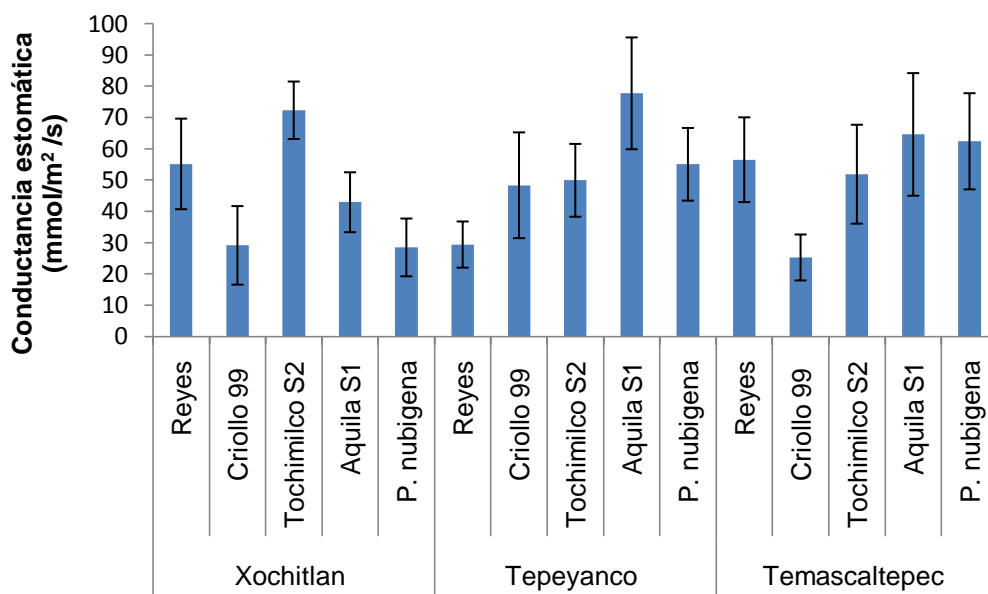


Figura 4.4. Conductancia estomática en hojas de las plantas de cinco accesiones de aguacate sometidas a tres tipos de suelo. \pm el error estándar.

4.1.4 Análisis de Correlación y Regresión

Para definir qué variables de las discutidas hasta ahora se relacionaron mejor con los síntomas visuales de Fe se realizó un análisis de correlación (Cuadro 4.4).

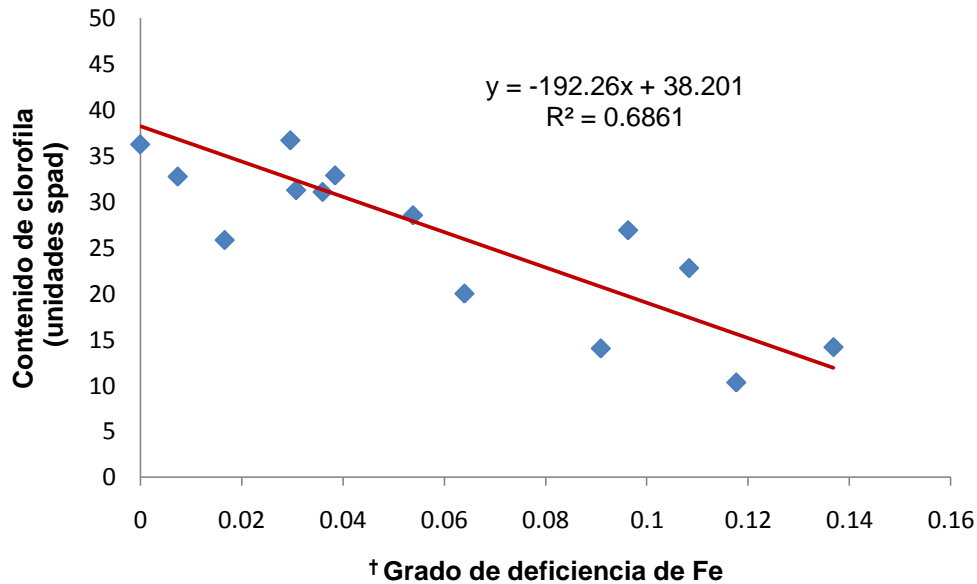
Cuadro 4.4. Coeficientes de correlación Pearson y su significancia de las variables respuesta en plantas de aguacate evaluadas en tres tipos de suelo.

Variable		IALT	IDMT	CLF	CDE
GDFe	r	-0.43734	-0.15939	-0.81394	-0.73603
	P	NS	NS	**	**

IALT: incremento en altura, DMT: incremento en diámetro, CLF: clorofila, CDE: Conductancia estomática y GDFe: grado de deficiencia de Fe. ** $P \leq 0.01$, NS = no significativo

Las variables que mostraron correlación con la variable grado de deficiencia de Fe, fueron contenido de clorofila ($r = -0.81$) y conductancia estomática ($r = -0.74$) (Cuadro 4.4), por lo que el contenido de clorofila fue mayor en plantas con menor grado de deficiencia de Fe y mostró un comportamiento de tendencia lineal, ya que el grado de

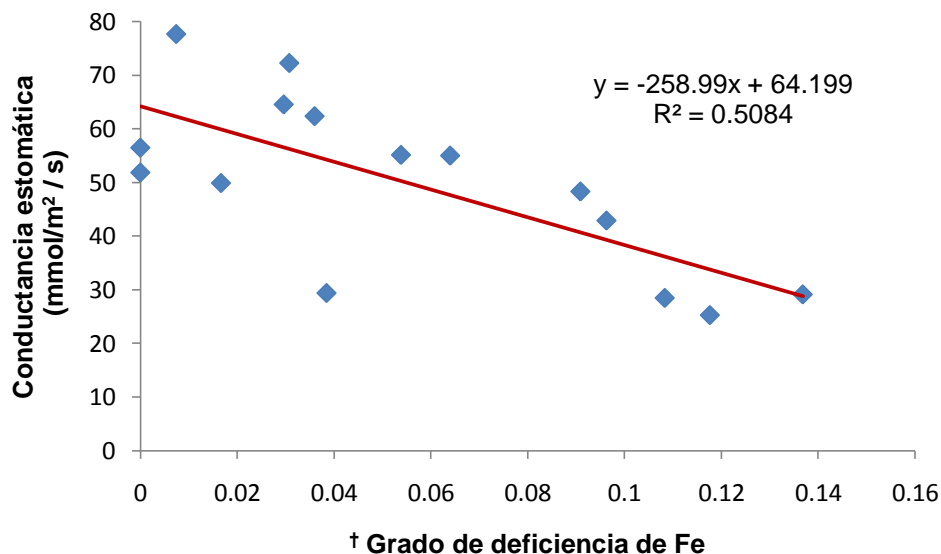
deficiencia de Fe, explicó el comportamiento de la cantidad de clorofila con un valor de $R^2 = 0.69$, $P = 0.0002$ y $CV = 21.2\%$ (Figura 4.5).



†En base a la escala de síntomas visuales de deficiencia de Fe: 0.0 normal; 0.2 leve; 0.4 fuerte; 0.6 muy fuerte; 0.8 Severa; 1.0 muy severa.

Figura 4.5. Relación deficiencia de Fe con el contenido de clorofila (Unidades SPAD) en hojas de plantas de aguacate sometidas a tres tipos de suelo.

Para la conductancia estomática el grado de deficiencia de Fe explicó su comportamiento con un valor de $R^2 = 0.51$, $p = 0.0018$ y $CV = 23.95\%$ (Figura 4.6). Los resultados de conductancia estomática concordaron con lo reportado por Terry (1983) y Ajmi Larbi (2002) en estudios realizados en melocotonero, peral y remolacha donde se encontró que plantas deficientes de Fe presentaron una disminución en fotosíntesis y que esta, se acompaña por una disminución en la conductancia estomática. Además en el caso de aguacate influyó la diversidad genética entre razas ya que se ha reportado que el índice estomático es mayor en la variedad *drymifolia* en comparación con la variedad americana (Barrientos-Priego, 2003), lo que se cumplió en este experimento al mostrar mayor conductancia estomática 'Aquila S1' de la variedad *drymifolia* (Cuadro 4.3).



†En base a la escala de síntomas visuales de deficiencia de Fe: 0.0 normal; 0.2 leve; 0.4 fuerte; 0.6 muy fuerte; 0.8 Severa; 1.0 muy severa.

Figura 4.6. Relación deficiencia de Fe con conductancia estomática en hojas de plantas de aguacate sometidas a tres tipos de suelo.

Según los datos de correlación y regresión lineal se definió que las variables que pueden mostrar qué accesiones son las más tolerantes son: grado de deficiencia de Fe, contenido de clorofila, medida con el SPAD y conductancia estomática medida con el porómetro. Con base en lo anterior se puede concluir que las accesiones que mostraron mayor tolerancia a las condiciones de alcalinidad del suelo fueron: 'Reyes' 'Aquila S1' y 'Tochimilco S2'.

4.1.5 Producción de Raíces

Como consecuencia de la deficiencia de Fe en la solución del suelo, las plantas inhiben el alargamiento de sus raíces y el desarrollo de raíces laterales (Römheld y Marschner, 1981), con el fin de que estas engrosen y presenten abundantes pelos radicales en las zonas apicales de las raíces jóvenes (Schmidt, 2001) para incrementar su superficie de absorción (Schmidt *et al.*, 2003). Por lo que se espera que las plantas con tolerancia a clorosis férrica inducida por cal presenten mayor producción de raíces.

Esta variable sirvió de apoyo para conocer si las plantas tolerantes presentaron mayor producción de raíces que las susceptibles, por lo que se evaluaron sólo dos plantas por accesión en cada tipo de suelo, la tolerante y la susceptible en base a el grado de deficiencia de Fe y el vigor de la planta. Esta variable solo fue analizada en términos numéricos ya que no se realizó un análisis estadístico para encontrar diferencias significativas.

Respecto a la producción de raíces (principal y laterales), en base a un valor numérico, en el suelo de “Xochitlan” las plantas tolerantes de cada accesión tuvieron mayor cantidad de raíces que las susceptibles. Sin embargo, en el suelo de “Tepeyanco” la mayor producción de raíces en los tolerantes no fue muy diferente de las susceptibles, excepto para dos accesiones ‘Criollo 99’ y ‘*Persea nubigena* Will.’ (Cuadro 4.5). En cuanto a la comparación del suelo de “Xochitlan” con el de “Temascaltepec” existió mayor producción de raíces en las accesiones que crecieron en el suelo de “Xochitlan”. Respecto a las accesiones, ‘Reyes’ que procede de la variedad *drymifolia*, mostró mayor producción de raíces tanto en la planta tolerante como en la susceptible en los dos tipos de suelo con pH alcalino y diferente cantidad de carbonatos y bicarbonatos (“Xochitlan” y “Tepeyanco”), no mostrando este mismo comportamiento en el suelo testigo de “Temascaltepec”, por lo que se puede decir que tuvo una mayor producción de raíces como mecanismo genético de adaptación a la deficiencia de Fe en el suelo (Cuadro 4.5). Una respuesta similar obtuvieron Zribi y Mohamed (2002) en un estudio de tolerancia a HCO_3^- con guisantes y Gharsalli y Mokhtar (2002), en estudios con almendro y durazno donde concluyeron que la deficiencia de Fe inducida por HCO_3^- , estimula el crecimiento de raíces. Este comportamiento se debe a la amplia variabilidad genética dentro y entre especies que permite diversos mecanismos de respuesta para adquirir el Fe presente en el medio de crecimiento (Mengel y Kirkby, 1987; Marschner, 1995).

Cuadro 4.5. Distribución de materia seca entre plantas tolerantes y susceptibles de aguacate por tipo de suelo y accesión.

Suelo	Accesión	Tolerancia	Raíces (PS ^{††} en g)	Parte aérea (PS ^{††} en g)	Relación parte aérea- raíz	
Xochitlan	Reyes	T [‡]	20.4	45.1	2.21	
		S [†]	17.8	32.0	1.8	
	Criollo 99	T	25.7	38.2	1.49	
		S	10.4	32.3	3.11	
	Tochimilco S2	T	20.8	38.7	1.86	
		S	2.1	2.1	1.0	
	Aquila S1	T	19.8	36.5	1.84	
		S	3.7	3.4	0.92	
	<i>Persea nubigena</i> Will	T	9.0	31.2	3.47	
		S	1.1	4.8	4.36	
	Tepeyanco	Reyes	T	12.1	21.2	1.75
			S	17.1	18.7	1.09
Criollo 99		T	13.8	15.0	1.09	
		S	8.2	12.1	1.48	
Tochimilco S2		T	14.0	30.3	2.16	
		S	14.5	23.7	1.63	
Aquila S1		T	7.1	10.4	1.46	
		S	6.4	8.5	1.33	
<i>Persea nubigena</i> Will		T	13.1	17.8	1.36	
		S	4.3	12.6	2.93	
‡‡		Reyes		12.5	40.4	3.23
Temascaltepec		Criollo 99		12.5	45.2	3.62
			7.4	39.6	5.35	
	Tochimilco S2		15.7	33.7	2.15	
			9.4	36.3	3.86	
	<i>Persea nubigena</i> Will		7.3	21.4	2.93	

‡ Tolerantes. † Susceptibles. †† Peso seco. ‡‡ Testigo

4.1.6 Relación Parte Aérea – Raíz

Al igual que la variable anterior, esta variable sirvió de apoyo para conocer si las plantas tolerantes presentaron una relación positiva más cercana a un valor de 1, al estar en equilibrio el crecimiento aéreo y de raíces de la planta. Zribi y Mohamed (2002) mencionan que cuanto más sensible es el cultivar al HCO_3^- mayor es la relación parte

aérea-raíz, porque las plantas susceptibles tienen menor crecimiento radicular que las tolerantes, entonces podría decirse que una menor relación parte aérea - raíz en las plantas es un indicador del grado de tolerancia a esta condición adversa del suelo.

En esta investigación se encontró que la planta susceptible de la accesión 'Aquila S1' mostró una mejor relación parte aérea-raíz para el suelo de "Xochitlan" y para el de "Tepeyanco" la planta tolerante de la accesión 'Criollo 99'. De manera general, tanto las plantas tolerantes como susceptibles de las accesiones que crecieron en el suelo de "Tepeyanco" mostraron una mejor relación parte aérea - raíz, lo cual está influido por el bajo crecimiento aéreo de la planta. Por otra parte 60 % de las plantas que fueron clasificadas como tolerantes mostraron una relación parte aérea - raíz mayor a uno, resultado que contradice lo mencionado anteriormente por Zribi y Mohamed (2002); sin embargo, la producción de raíces fue mayor en las plantas tolerantes que en las susceptibles a pesar de que las plantas tolerantes mostraron menor producción de raíces estas producciones son mayores que las susceptibles (Cuadro 4.5). Este resultado pudo verse afectado por el vigor de las plantas al inicio del experimento, pues como ya mencionó en materiales y métodos existieron tres categorías de vigor; además la tolerancia y susceptibilidad de las plantas se clasificó en base a deficiencia de Fe y vigor.

4.1.7 Concentración de Fe: Fe²⁺ en Hojas y Fe en Savia de Xilema

Como se mencionó en materiales y métodos, la concentración de Fe tanto en tejido vegetal como en savia se realizó en 33 plantas de los experimentos uno y dos, para conocer si existió relación entre la concentración de Fe (activo y total) con el grado de deficiencia de Fe en las plantas y el con el contenido de clorofila en hoja (unidades SPAD). En este apartado se exponen sólo los resultados de las plantas correspondientes al experimento uno debido a que el análisis estadístico mostró que el vigor de la planta al inicio de este experimento afectó a la mayoría de las variables respuesta, por lo que se decidió no conjuntar los datos del experimento trasplante (uno) con el de siembra directa (dos).

La concentración de Fe se puede observar en el Cuadro 4.9, donde los resultados de las 15 plantas seleccionadas en base a diferentes grados de deficiencia de Fe determinados visualmente, ordenadas de manera progresiva de mayor a menor grado de deficiencia de Fe. Cabe recordar que en este apartado se analizó a cada planta de forma individual y en base a un valor numérico.

Cuadro 4.6. Concentración de Fe en hojas y savia de Xilema de plantas de aguacate de cinco accesiones de aguacate sometidas a tres tipos de suelo de acuerdo a la escala visual de síntomas de deficiencia de Fe.

Planta	[†] Escala	Fe en Hojas (mg kg ⁻¹)	Fe en savia (µl L ⁻¹)
1	0.20	6.10	0.192
2	0.13	13.00	1.325
3	0.13	9.00	ND
4	0.13	4.00	0.784
5	0.13	8.57	0.457
6	0.00	3.00	ND
7	0.00	16.27	2.634
8	0.00	9.12	2.400
9	0.00	15.28	0.765
10	0.00	14.92	3.302
11	0.00	6.89	0.437
12	0.00	22.37	0.852
13	0.00	13.93	0.164
14	0.00	16.55	0.368
15	0.00	16.67	0.220

[†]En base a la escala de síntomas visuales de deficiencia de Fe: 0.0 normal; 0.2 leve; 0.4 fuerte; 0.6 muy fuerte; 0.8 Severa; 1.0 muy severa.

ND: no hay dato

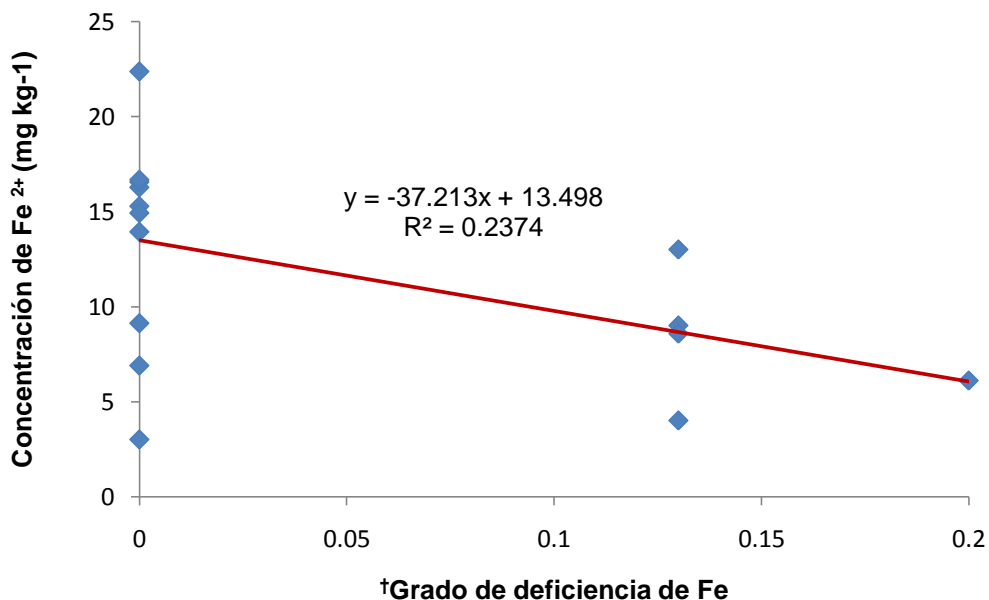
De los resultados obtenidos para la variable concentración de Fe²⁺ en hojas, la planta seis presentó un valor bajo al igual que la planta 11 con respecto al orden dado en base al grado de deficiencia de Fe, debido a que la planta seis era del bloque de menor vigor, por lo que esto pudo influir negativamente en la absorción de Fe debido al menor desarrollo de raíces; además de que estuvo establecida sobre suelo de “Xochitlan” el cual ocasionó mayor grado de deficiencia de Fe.

En cuanto a la planta 11 la concentración de Fe en el tejido foliar fue afectada por el vigor de la planta al inicio del experimento, y por la baja CIC y la textura franco arenosa del suelo donde se desarrolló, "Tepeyanco".

En el contenido de Fe en savia las plantas 2, 7 y 9 son de la misma accesión 'Tochimilco S2' la cual presentó en promedio menor grado de deficiencia de Fe al igual que mayor contenido de clorofila, por lo que estos resultados, fueron afectados al no usar repeticiones en esta variable, aparte de estar influenciado por la variabilidad genética y el diferente vigor de las plantas ya que fueron plantas del bloque de menor vigor el cual fue afectado en mayor grado por la clorosis férrica inducida al mostrar mayor variación en su respuesta.

Se realizó un análisis de correlación de estas variables con las demás, para poder discriminar cual se correlaciona mejor con el grado de deficiencia de Fe y el contenido de clorofila, principalmente. De acuerdo a los resultados ninguna variable mostró una $r \geq 0.8$, ni un nivel de significancia igual $P \leq 0.05$ con la variable concentración de Fe^{2+} en hojas ni con la variable concentración de Fe en savia de Xilema.

En la Figura 4.8 se puede observar la tendencia de las concentraciones de Fe^{2+} en las plantas utilizadas en base al grado de deficiencia de Fe, la cual muestra un comportamiento ascendente. Con base a un modelo de regresión el grado de deficiencia de Fe solo explica en 24 % el comportamiento de la concentración de Fe^{2+} con una significancia de $P = 0.06$ y un coeficiente de variación de 42.7 %, resultados parecidos obtuvieron Neaman y Aguirre (2007) al evaluar hojas de dos meses de edad de aguacate cultivar Hass cultivado en un suelo calcáreo, ello obtuvieron una $R^2 = 0.64$, en este caso los resultados bajos obtenidos de $R^2 = 0.24$ pudieron deberse a que no se utilizaron repeticiones.



†En base a la escala de síntomas visuales de deficiencia de Fe: 0.0 normal; 0.2 leve; 0.4 fuerte; 0.6 muy fuerte; 0.8 Severa; 1.0 muy severa.

Figura 4.8. Tendencia de la concentración de Fe²⁺ en hojas de plantas de aguacate en base a síntomas de deficiencia de Fe

En la Figura 4.9 se presenta el resultado de regresión lineal del contenido de clorofila en función de la concentración de Fe²⁺ en hojas, el modelo explica en un 27.8 % la variación del contenido de clorofila ($P = 0.0433$ y $C.V = 18 \%$). Estos resultados eran de esperarse ya que el Fe activo es esencial para la formación de clorofila por lo que se relaciona con la clorosis férrica (Katyal y Sharma, 1980; Taiz y Zeiger, 2006).

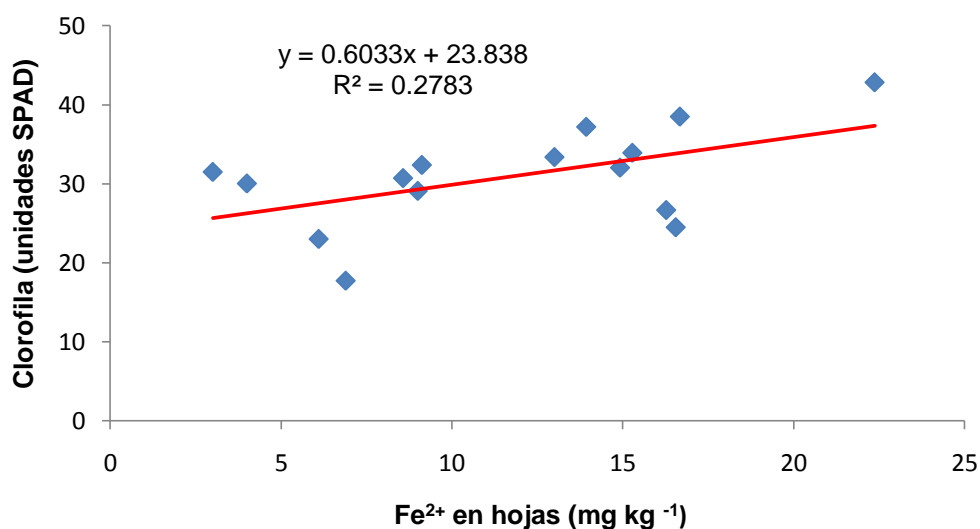


Figura 4.9. Tendencia del contenido de clorofila en hojas en base a su concentración de Fe²⁺

De acuerdo a la revisión de literatura en cuanto a la relación existente entre clorofila y conductancia estomática, se observo de acuerdo al análisis de correlación que no existió correlación significativa, y que un modelo de predicción lineal representaría solo un 0.2% con un $P = 0.87$.

Para la siguientes variables un modelo de regresión lineal no sería valido ya que su nivel de significancia es $P \geq 0.05$; a) la predicción del contenido de Fe en savia en función de la concentración de Fe²⁺ en tejido vegetal ($R^2 = 0.0242$ y $P = 0.611$), al igual que la predicción de crecimiento de la planta tanto para diámetro ($R^2 = 0.095$ y $P = 0.262$) como para el incremento en altura de la planta ($R^2 = 0.2045$ y $P = 0.095$) y conductancia estomática ($R^2 = 0.000149$ y $P = 0.9656$). b) la predicción en función de la concentración de Fe en savia de Xilema para crecimiento de la planta en base al incremento en altura ($R^2 = 0.108$ y $P = 0.2953$) y diámetro ($R^2 = 0.141$ y $P = 0.2284$), clorofila ($R^2 = 0.0012$ y $P = 0.91$) y conductancia estomática ($R^2 = 0.011952$ y $P = 0.7222$).

Se puede concluir para este apartado que entre más visible fue el grado de deficiencia de Fe en hojas, menor fue la concentración de Fe^{2+} al igual que su contenido de clorofila.

4.2 Experimento Dos

El análisis estadístico mostró diferencias significativas en el factor suelo para las variables; altura, diámetro, grado de deficiencia de Fe y clorofila. El factor accesión afectó significativamente a las variables altura, diámetro, clorofila y conductancia estomática y la interacción suelo x accesión solo afectó a las variables altura, diámetro y clorofila (Cuadro 4.7).

Cuadro 4.7. Análisis de varianza de las variables respuesta a la clorosis férrica de plantas de aguacate de cinco accesiones sometidas a tres tipos de suelo.

Factor de variación	ALT (cm)	DMT (mm)	GDFe [†]	CLF (unidades SPAD)	CDT (mmol/m ² s de CO ²)
Suelo (S)	**	**	**	**	NS
Accesión (A)	**	**	NS	**	**
S X A	**	**	NS	**	NS
CV (%)	61	155	174	57	66

[†]En base a la escala: 0.0 normal; 0.2 leve; 0.4 fuerte; 0.6 muy fuerte; 0.8 Severa; 1.0 muy severa. ALT: altura, DMT: diámetro, GDFe: grado de deficiencia de Fe, CLF: clorofila, CDE: Conductancia estomática.* $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$, NS = no significativo

4.2.1 Efecto de los Suelos alcalinos en la Clorosis Férrica de Aguacate

Las planta establecidas sobre el suelo de “Temascaltepec”, crecieron 4.62 cm más que el suelo de “Xochitlan” y 8.46 cm más que el suelo de “Tepeyanco”, sin existir diferencias significativas entre estos últimos dos (Cuadro 4.8), la menor altura de las plantas en estos suelos estuvo influida por su pH alcalino y ligeramente alcalino ya que el pH es uno de los principales determinantes en la disponibilidad de Fe hacia la planta, pues la solubilidad del Fe^{3+} disminuye 1000 veces por cada unidad que aumenta el pH; (Lindsay, 1991). En estas condiciones, las diferentes formas químicas de Fe tienen solubilidades inferiores a $10^{-10.4}$ M (Lindsay, 1991; Abadía *et al.*, 2004), por lo que no se puede satisfacer las necesidades de las plantas ya que estas requieren

concentraciones mayores a 10^{-8} M de Fe en solución (Lindsay, 1991; Abadía *et al.*, 2004). Para el caso del suelo de “Tepeyanco”, donde las plantas crecieron menos, también influyó su textura franco-arenosa y su baja capacidad de intercambio catiónico, lo que limitó la disponibilidad de nutrientes (Bohn *et al.*, 1993) durante el desarrollo del experimento, ya que el aguacate requiere de suelos con una CIC mayor a $24 \text{ cmol}_{(+)} \text{ kg}^{-1}$ para un buen crecimiento y desarrollo (Sys *et al.*, 1993). Para el variable diámetro las plantas que se vieron más afectadas, al presentar menor crecimiento, fueron las que crecieron en el suelo de “Tepeyanco”, al igual como ocurrió para la variable altura (Cuadro 4.8).

Cuadro 4.8. Respuesta de las plantas de aguacate de cinco accesiones con base al factor suelo para las variables respuesta, altura, diámetro, grado de deficiencia de Fe y clorofila.

Tipo de suelo	Altura (cm)	Diámetro (mm)	Grado de deficiencia de Fe [†]	Clorofila (Unidades SPAD)
Xochitlan	30.81 ab [‡]	12.17 a [‡]	0.29 a [‡]	18.85 b [‡]
Tepeyanco	26.96 b	6.41 a b	0.07 b	22.50 b
Temascaltepec	35.42 a	16.35 a	0.03 b	30.88 a

[†] En base a la escala de síntomas visuales de deficiencia de Fe: 0.0 normal; 0.2 leve; 0.4 fuerte; 0.6 muy fuerte; 0.8 Severa; 1.0 muy severa.

[‡] Valores con la misma letra no presentan diferencias significativas entre sí, de acuerdo con la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

La deficiencia de Fe en las plantas, fue más notoria en el suelo de “Xochitlan” en un rango de leve a fuerte con brotes con hojas jóvenes amarillas y nervaduras verdes, es decir, con clorosis intervenal, en comparación con el suelo de “Tepeyanco” y “Temascaltepec”, entre los cuales no hubo diferencias significativas (Cuadro 4.11). El suelo “Xochitlan” presentó mayor pH (8.5), menor concentración de HCO_3^- (1.6 meq L^{-1}) y CO_3 (0.5 meq L^{-1}) en comparación con “Tepeyanco” (pH = 7.6, 2.7 meq L^{-1} de HCO_3^- y sin CO_3^-) y “Temascaltepec” (pH = 6.4, 1.6 meq L^{-1} de HCO_3^- y sin CO_3^-), la concentración de Fe en el suelo de “Xochitlan” es baja (3.0 mg kg^{-1}) al igual que el suelo de “Tepeyanco” (5.7 mg kg^{-1}) y muy alto en el suelo de “Temascaltepec” (49.7 mg kg^{-1}) por lo que la concentración de Fe en el suelo no influyó en el grado de clorosis férrica en las plantas, sino el mayor pH del suelo de “Xochitlan”, Lahav y Whiley (2007) mencionan que la clorosis férrica comienza a ser un problema al plantar aguacates en

suelos con un pH mayor a 7.0. A pesar de lo anterior no se descarta el efecto que ejerció el CO_3 para que las plantas presentaran síntomas visuales de deficiencia de Fe en sus hojas, aún siendo concentraciones bajas, Sys *et. al* (1993) menciona que cantidades de CaCO_3 menores al 1 % en el suelo, disminuyen el rendimiento de las huertas de aguacate en un 5 % a 15 %. Respecto a la presencia de HCO_3^- en este estudio no mostraron efecto sobre la clorosis férrica, a pesar de que la concentración fue mayor a $2.1 \text{ meq L}^{-1} \text{ HCO}_3^-$ en el suelo “Tepeyanco”, valor con el cual la clorosis férrica en aguacate se presenta (Ruiz, *et al.*, 2007).

Esta misma respuesta ocurrió en la variable clorofila, al presentar el suelo de “Xochitlan” menor contenido de clorofila (18.85 unidades spad); sin embargo estadísticamente no existieron diferencias significativas entre este suelo y el de “Tepeyanco” (22.5 unidades spad), pero si de estos dos suelos en comparación con el de “Temascaltepec” (30.88 unidades spad), el cual mostró mayor contenido de clorofila en las hojas de sus plantas (Cuadro 4.8). Estos resultados confirman la susceptibilidad del aguacate a pH alcalinos, ya que los suelos “Xochitlan” y “Tepeyanco” presentan un pH > a 7.0 lo que ocasionó menor contenido de clorofila en las hojas de sus plantas, agravándose para el suelo de “Xochitlan” por su pH = 8.5, por lo que aunque se reporta que existe controversia respecto a la disminución en el contenido de cloroplastos en hojas deficientes de Fe, no así, es innegable una clara reducción en el contenido de clorofila de las mismas (Faust, 1989; Marschner, 1995; Mengel y Kirkby, 2000).

4.2.2 Respuesta de las Accesiones de aguacate a la Clorosis Férrica

La accesión que mostró mayor crecimiento en altura fue ‘Joya’ y la accesión ‘Aurelio’ mayor diámetro y ambas accesiones fueron las que presentaron mayor conductancia estomática y contenido de clorofila, aunque para esta última variable no existieron diferencias significativas entre ‘Aurelio’ ‘Joya’ ‘Navideño’ y ‘Derrumbe la casita’. La accesión ‘Terrazas’ fue la de menor altura, diámetro, contenido de clorofila y conductancia estomática (Cuadro 4.9).

Cuadro 4.9. Respuesta de plantas de aguacate sometidas a tres tipos de suelo con base en el factor accesión para las variables respuesta; altura, diámetro, clorofila y conductancia estomática.

Accesión	Altura (cm)	Diámetro (mm)	Clorofila (Unidades spad)	Conductancia estomática (mmol / m ² / s)
Navideño	23.89 c d ‡	4.63 c ‡	24.62 a ‡	64.62 a b ‡
Aurelio	33.95 b	22.99 a	24.70 a	102.63 a
Terrazas	18.22 d	3.62 c	15.67 b	43.52 b
Joya	46.89 a	16.21 a b	28.02 a	111.96 a
Derrumbe la casita	29.99 b c	8.99 b c	25.43 a	90.75 a b

‡ Valores con la misma letra no presentan diferencias significativas entre sí, de acuerdo con la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$).

De acuerdo al porcentaje de plantas con deficiencia de Fe por accesión, se encontró que la accesión 'Navideño' fue la que presentó un menor porcentaje de plantas afectadas, seguida de las accesiones 'Aurelio' y 'Joya'. La accesión 'Terrazas' fue la más afectada con un grado de deficiencia de Fe muy severa en un 14%, seguida de la accesión 'Derrumbe la casita' con un 8 % de deficiencia de Fe muy severa (Figura 4.10).

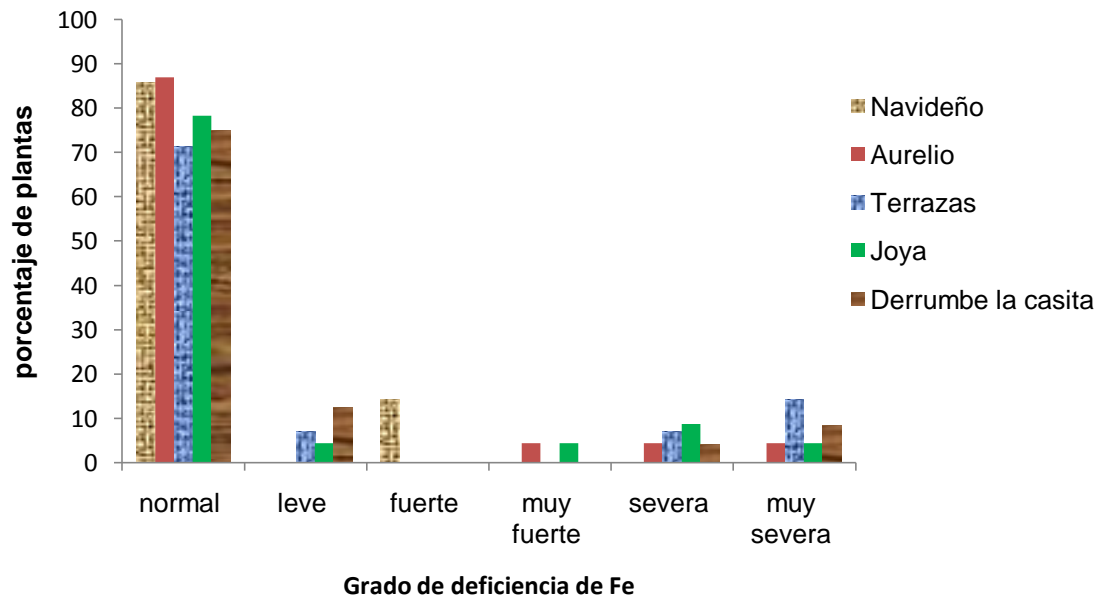


Figura 4.10. Porcentaje de plantas afectadas por la clorosis férrica en base a la escala para cuantificar la de deficiencia de Fe visual.

4.2.3 Efecto de la Interacción del Factor Suelo con el Factor Accesión

Respecto a la interacción suelo x accesión, 'Joya' creció más en los tres tipos de suelo alcanzando la mayor altura (54.26 cm) en el suelo testigo ("Temascaltepec") debido a que este suelo reunió las condiciones óptimas para el crecimiento del aguacate, por esto mismo se esperaba que las demás accesiones tuvieran un comportamiento similar a 'Joya'; sin embargo, esto no ocurrió así, la accesión 'Terrazas' en el suelo de "Temascaltepec" creció 5 y 18.5 cm menos en el suelo de "Xochitlan" y "Tepeyanco", respectivamente, esto pudo deberse a la expresión del genotipo, pues el manejo agronómico fue el mismo para todas las accesiones desde la siembra, se puede decir que después de la accesión 'Joya' las accesiones 'Derrumbe la casita' en el suelo de "Tepeyanco" y 'Aurelio' en el suelo de "Xochitlan" fueron las más destacadas. En cuanto a la accesión Navideño de la variedad *drymifolia* (raza antillana) tuvo un crecimiento muy semejante en los tres tipos de suelo, esto indicó que la presencia de CO_3^- y HCO_3^- , así como el pH alcalino de los suelos de "Xochitlan" y "Tepeyanco" no afectaron significativamente la altura de la planta; como referencia podemos decir que los árboles de donde se colectaron los frutos de 'Navideño' prosperan bien en suelos calcáreos del estado de Yucatán (Figura 4.11).

Para la variable diámetro la interacción suelos x accesión dio como resultado que la accesión 'Aurelio' tuvo el mayor crecimiento en los suelos de "Xochitlan" y "Tepeyanco", lo que indicó que esta accesión es más tolerante que 'Joya' partiendo de que las plantas con menor crecimiento fueron las del suelo de "Tepeyanco" y aun así esta accesión, 'Aurelio', sobresalió de las demás (Figura 4.12).

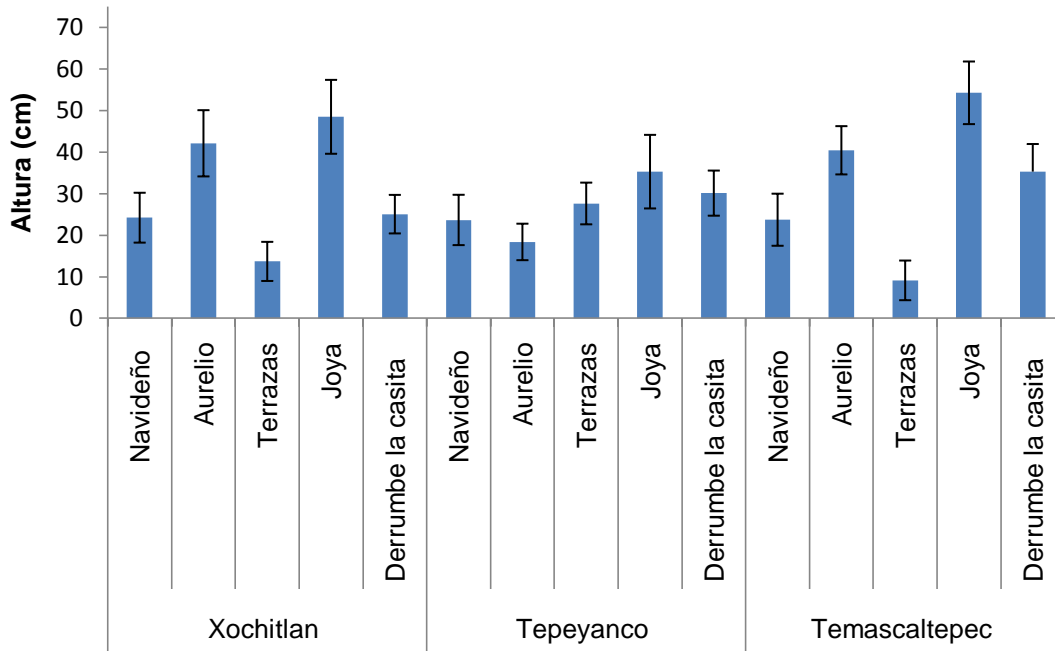


Figura 4.11. Altura de la planta de aguacate de las cinco accesiones por tipo de suelo. \pm el error estándar.

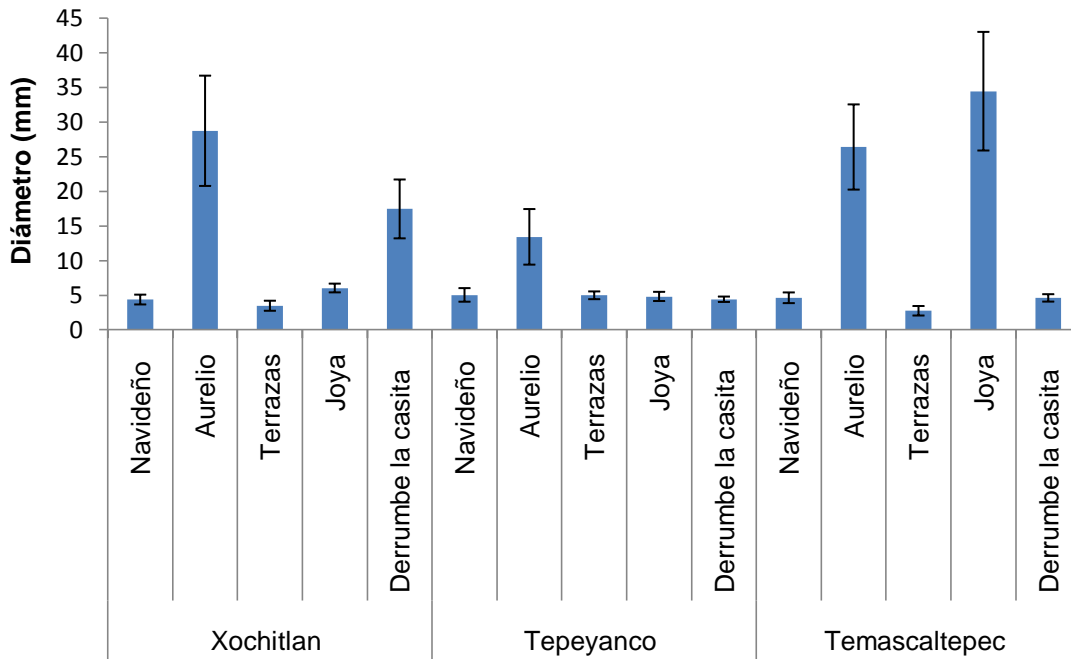


Figura 4.12. Crecimiento en diámetro del tallo de la plata de las cinco accesiones de aguacate en cada tipo de suelo. \pm el error estándar.

La combinación que mostró un mayor contenido de clorofila fue “Temascaltepec”- ‘Joya’; sin embargo esta accesión no fue la de mayor contenido de clorofila en los suelos de “Xochitlan” y “Tepeyanco”, siendo ‘Navideño’ y ‘Derrumbe la casita’ las de mayor contenido de clorofila, respectivamente. En contraste la accesión ‘Terrazas’ fue la de menor contenido de clorofila en el suelo de “Xochitlan” y “Temascaltepec” y ‘Aurelio’ en “Tepeyanco” (Figura 4.13).

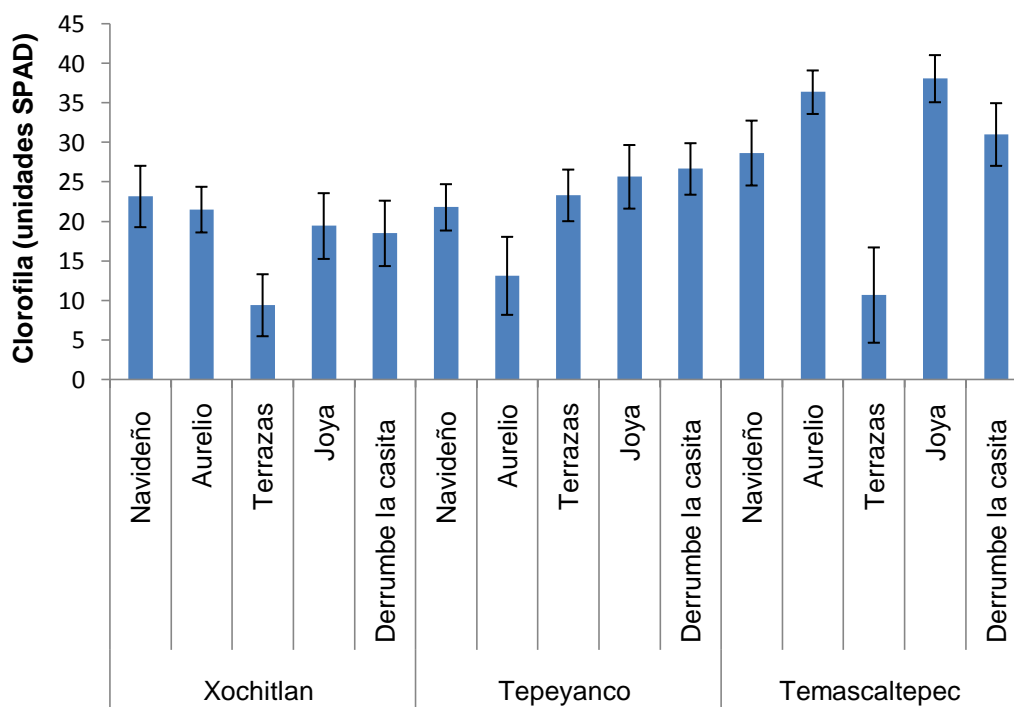


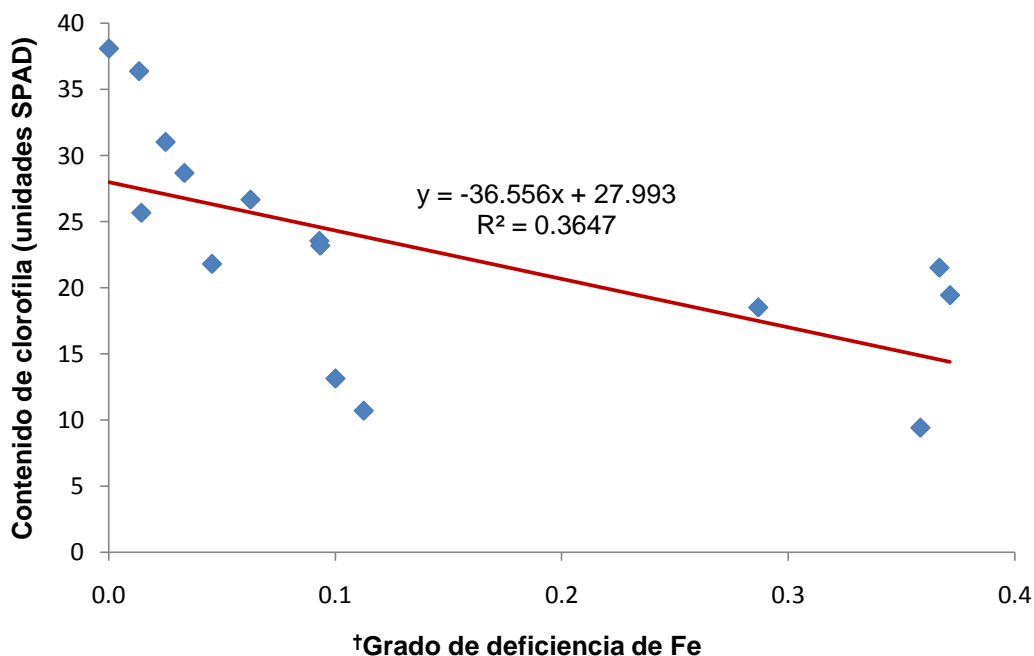
Figura 4.13. Contenido de clorofila en hojas de plantas de cinco accesiones de aguacate por cada tipo de suelo y su desviación estándar.

En conclusión se puede decir que la accesión ‘Navideño’ fue la más tolerante al presentar mayor contenido de clorofila y menor porcentaje de plantas afectadas por la clorosis férrica, a pesar de que no es la accesión mayor crecimiento tanto en altura como en diámetro, si fue la más homogénea en su crecimiento en los tres tipos de suelo.

4.2.4 Análisis de Regresión y Correlación

Al igual que en el experimento uno en este experimento se realizó un análisis de correlación para definir que variables se relacionaron mejor con el grado de deficiencia de Fe observada en las plantas de cinco accesiones sometidas a tres tipos de suelo.

La variable grado de deficiencia de Fe, evaluada mediante una escala numérica, sólo se correlacionó con el contenido de clorofila por lo que a mayor grado de deficiencia de Fe menor fue el contenido de clorofila en las hojas de aguacate con valor de $r = -0.58$ y un nivel de significancia de $P = 0.02$. Además de la correlación se realizó un modelo de regresión lineal del contenido de clorofila en base al grado de deficiencia de Fe, el cual concordó con el resultado de correlación, entre menor fue el grado de deficiencia de Fe, mayor fue el contenido de clorofila en hojas con un valor de $R^2 = 0.36$ y un nivel de significancia $P = 0.02$ (Figura 4.14).



† En base a la escala de síntomas visuales de deficiencia de Fe: 0.0 normal; 0.2 leve; 0.4 fuerte; 0.6 muy fuerte; 0.8 Severa; 1.0 muy severa.

Figura 4.14. Comportamiento del contenido de clorofila en hojas de aguacate en base al grado de deficiencia de Fe y su modelo de regresión lineal.

El contenido de clorofila mostró correlación con la variable grado de deficiencia de Fe en ambos experimentos, por lo que fue la variable principal de discriminación para definir las accesiones que mostraron mayor tolerancia.

Contrario al experimento dos, en el uno el grado de deficiencia de Fe sí mostró correlación con el incremento en altura pero en la regresión lineal su valor fue de $R^2 = 0.19$, por lo que esta variable no explicó el comportamiento del grado de deficiencia de Fe en ninguno de los dos experimentos. Esto se debe a que solo el 20 % de las plantas estudiadas presentaron un grado de deficiencia de Fe severo, en ambos experimentos ya que de acuerdo a Bienfait (1988) y Cordeiro *et al.*, (1995) con deficiencia severa de Fe se detiene la división celular en los meristemos y se inhibe la producción de yemas foliares en los ápices del brote provocando de este modo la reducción del crecimiento foliar y de los entrenudos para el caso del olivo, en aguacate se han obtenido los mismos resultados al evaluar su tolerancia a diferentes contenidos de carbonato de calcio en el suelo (López- Jiménez *et al.*, 1985). El Fe se encuentra unido a grupos tiólicos de la cisteína en otras proteínas, Fe azufre y las sulfoferroproteínas, y estas proteínas son clave en la fotosíntesis (Bonilla, 2000; Bidwell, 2002; Navarro, 2003; Taiz y Zeiger, 2006), por lo que al disminuir la fotosíntesis disminuyen la cantidad de energía disponible para el crecimiento de la planta.

4.2.5 Producción de raíces

Esta variable sirvió de apoyo para conocer si las plantas tolerantes presentaron mayor producción de raíces que las susceptibles, por lo que se evaluaron sólo dos plantas por accesión en cada tipo de suelo, la tolerante y la susceptible, en base al grado de deficiencia de Fe y el vigor de la planta. Esta variable solo fue analizada en términos numéricos ya que no se realizó un análisis estadístico para encontrar diferencias significativas.

Las plantas que se seleccionaron como tolerantes fueron las que mostraron mayor producción de raíces (Cuadro 4.10). En el suelo de “Tepeyanco” fue donde existió mayor producción de raíces (Cuadro 4.10), debido a su menor CIC por lo que la planta

aumento su producción de raíces para tener una mayor capacidad de exploración y absorción de nutrientes.

La accesión 'Navideño' es la que mostró mayor producción de raíces en el suelo de "Xochitlan" (Cuadro 4.10), por lo que se puede concluir que las plantas con tolerancia a clorosis férrica presentaron mayor producción de raíces, como consecuencia de la deficiencia de Fe en la solución del suelo, ya que las plantas inhiben el alargamiento de sus raíces y el desarrollo de raíces laterales (Römheld y Marschner, 1981) con el fin de que estas engrosen y presenten abundantes pelos radicales en las zonas apicales de las raíces jóvenes (Schmidt, 2001) para incrementar su superficie de absorción (Schmidt *et al.*, 2003).

4.2.6 Relación parte aérea raíz

En esta variable la accesión 'Terrazas' fue la que mostró una mejor relación parte aérea - raíz (1.79) para el suelo de "Xochitlan", para el suelo de "Tepeyanco" 'Derrumbe' con una relación de 1.58 y para el suelo de "Temascaltepec", 'Joya' con un valor de 1.99. Las mejores relaciones parte aérea - raíz en cada tipo de suelo fueron de las plantas seleccionadas como tolerantes, con mayor vigor y menor grado de deficiencia Fe. De manera general las plantas con una mejor relación parte aérea - raíz fueron las que se desarrollaron en el suelo de "Tepeyanco" contrario a las plantas del suelo de "Xochitlan" (Cuadro 4.10), por lo tanto estos resultados indicaron que las plantas con mayor crecimiento de la parte aérea que de raíces, presentaron una relación > 1 , siendo lo óptimo una relación igual a 1, al estar en equilibrio el crecimiento aéreo y de raíces de la planta.

Cuadro 4.10. Relación parte aérea raíz de las plantas de aguacate de cinco accesiones de aguacate en tres tipos de suelo.

Suelo	Accesión	Tolerancia	Raíces (PS ^{††} en g)	Parte aérea (PS ^{††} en g)	Relación parte aérea - raíz
Xochitlan	Navideño	T	15.70	33.70	2.15
		S	1.50	5.60	3.73
	Aurelio	T	8.10	32.00	3.95
		S	4.20	15.20	3.62
	Terrazas	T	4.20	7.50	1.79
		S	ND	ND	ND
	Joya	T	13.10	31.00	2.37
		S	5.00	18.80	3.76
	Derrumbe la casita	T	ND	ND	ND
		S	4.20	9.50	2.26
Tepeyanco	Navideño	T	13.10	21.90	1.67
		S	7.10	12.10	1.70
	Aurelio	T	8.00	14.20	1.78
		S	7.40	12.10	1.64
	Terrazas	T	10.80	19.00	1.76
		S	5.70	12.90	2.26
	Joya	T	14.50	23.20	1.60
		S	5.10	9.20	1.80
	Derrumbe la casita	T	8.60	13.60	1.58
		S	3.50	14.90	4.26
Temascaltepec	Navideño		12.60	29.90	2.37
	Aurelio		11.50	33.70	2.93
	Terrazas		11.60	31.10	2.68
	Joya		13.80	27.50	1.99
	Derrumbe la casita		14.80	38.40	2.59

* Tolerantes. † Susceptibles. †† Peso seco. ND: no hay dato

4.2.7 Concentración de Fe: Fe en savia de Xilema y Concentración de Fe²⁺ en hojas.

Además de las variables ya mencionadas, se decidió evaluar la concentración de Fe total en savia de Xilema y Fe activo en hojas en 17 plantas de diversas accesiones seleccionadas en base a diferentes grados deficiencia de Fe determinados

visualmente, se ordenaron de manera progresiva de mayor a menor grado deficiencia de Fe (Cuadro 4.11). Cabe recordar que en este apartado se analizó a cada planta de forma individual, por lo que el presente análisis se basó sólo en datos numéricos sin análisis de varianza.

Cuadro 4.11. Concentración de Fe en hojas y en savia de plantas de aguacate de cinco accesiones sometidas a tres tipos de suelo.

Planta	Accesión	Suelo	Deficiencia de Fe	Fe en savia (mg kg ⁻¹)	Fe ²⁺ en hojas (µl L ⁻¹)
1	Filtro	Xochitlan	1.0	†ND	4.00
2	Joya	Xochitlan	1.0	0.37	24.00
3	Derrumbe	Xochitlan	0.8	0.00	12.00
4	Terrazas	Xochitlan	0.8	0.23	8.00
5	Filtro	Xochitlan	0.8	0.00	2.50
6	Joya	Xochitlan	0.8	0.81	6.80
7	Joya	Xochitlan	0.6	0.00	5.67
8	Derrumbe	Temascaltepec	0.4	0.26	3.20
9	Navideño	Xochitlan	0.4	0.87	4.00
10	Derrumbe	Xochitlan	0.2	0.70	2.33
11	Derrumbe	Xochitlan	0.2	ND	4.62
12	Derrumbe	Xochitlan	0.0	1.10	1.00
13	Joya	Tepeyanco	0.0	0.83	5.77
14	Terrazas	Tepeyanco	0.0	1.14	5.57
16	Joya	Temascaltepec	0.0	0.25	8.29
17	Aguila	Temascaltepec	0.0	0.47	17.59

†ND: no hay dato

Para conocer si existió correlación de las variables Fe en savia de Xilema y Fe²⁺ en hojas, con el grado de deficiencia de Fe, contenido de clorofila, conductancia estomática, altura y diámetro, se realizó un análisis de correlación de Pearson (Cuadro 4.12 y 4.13).

Concentración de Fe en savia de Xilema. Los resultados obtenidos muestran que la variable Fe en savia de Xilema se correlacionó con todas las variables, excepto con el grado de deficiencia de Fe, en el siguiente orden, de mayor a menor correlación; contenido de clorofila, concentración de Fe²⁺ en hojas, diámetro y de forma negativa con altura y conductancia estomática (Cuadro 4.12). Sin embargo, al realizarse pruebas

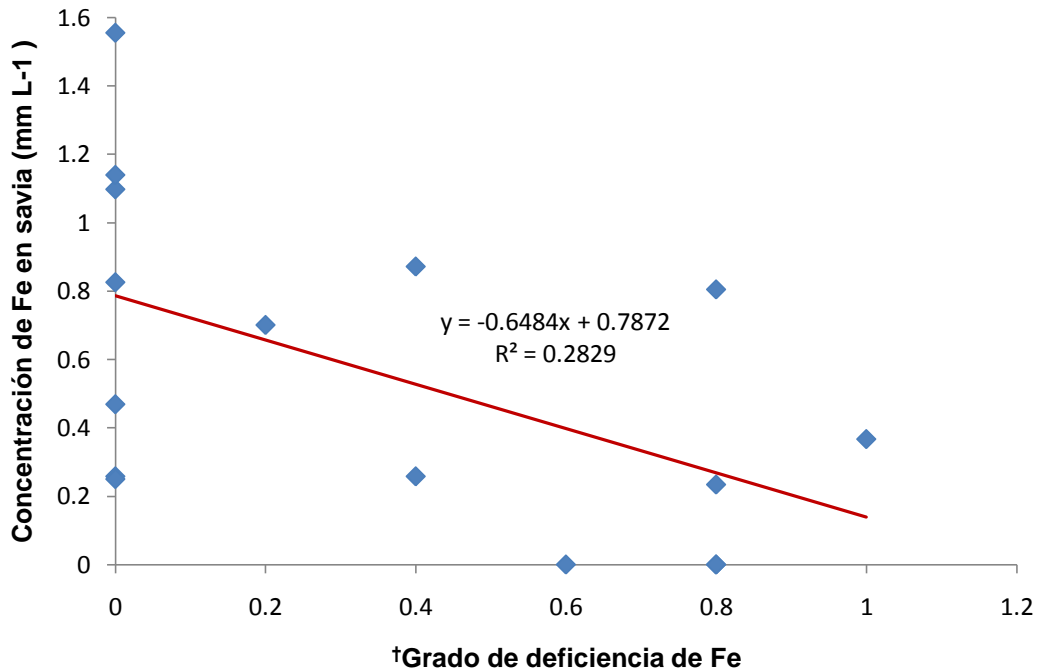
de regresión lineal para estas variables en base a contenido de Fe en savia de xilema, ninguna mostró valores de $R^2 > 0.50$. En base a los dos experimentos, esta variable solo concordó con el experimento uno en su correlación negativa con conductancia estomática. Estas diferencias entre experimentos pudieron ser afectadas por el trasplante (experimento dos) y siembra directa (experimento uno) de las plantas a inicio de ambos experimentos.

Cuadro 4.12. Coeficientes de correlación Pearson para la variable Fe en savia de plantas de aguacate.

Variable		FEHJ	ALT	DMT	CLF	CDE	GDFe
FSV	r	0.70299	-0.57217	0.63467	0.79823	-0.57122	0.21814
	P	**	*	**	**	*	NS

Abreviaciones: FSV; Fe en savia, FEHJ; Fe^{2+} en hojas, ALT; Altura, DMT; Diámetro, CLF; Clorofila, CDE; Conductancia estomática y GDFe; grado de deficiencia de Fe. * $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$, NS = no significativo

A pesar de que no existió correlación entre la concentración de Fe en savia con el grado de deficiencia de Fe (Cuadro 4.12), en la Figura 4.15 se muestra como un modelo de regresión lineal explicaría el comportamiento de la concentración de Fe en savia de Xilema con un valor de $R^2 = 0.3$ en función del grado de deficiencia de Fe observada con un nivel de significancia de $P = 0.0339$. Lo que indicó que a medida que incrementa el grado de deficiencia de Fe disminuye la concentración de Fe en savia de Xilema, lo cual concordó con el experimento uno. Estos resultados se justifican con el hecho de que el Fe es transportado por el Xilema de la raíz hasta las hojas como citrato-férrico y luego es reducido en el apoplasto de la hoja a Fe^{2+} , después es transportado a través de la membrana plasmática hacia el simplasma donde es metabolizado por la planta (De la Guardia y Alcántara, 1996; Kosegarten *et al.*, 2001; Mengel, 1994; Taiz y Zeiger, 1998). Sin embargo, en presencia de HCO_3^- la reducción de Fe se ve afectada, por lo que si la cantidad de Fe^{2+} es menor en hojas, mayor será la concentración de Fe en savia en condiciones de suelo con presencia de HCO_3^- y pH alcalino.



† En base a la escala de síntomas visuales de deficiencia de Fe: 0.0 normal; 0.2 leve; 0.4 fuerte; 0.6 muy fuerte; 0.8 Severa; 1.0 muy severa.

Figura 4.15. Comportamiento de la concentración de Fe en savia en base a la deficiencia visual de Fe en un modelo de regresión lineal.

Concentración de Fe²⁺ en hojas. Esta variable sólo mostró correlación con conductancia estomática y altura de la planta (Cuadro 4.13). Se esperaba que esta variable mostrara correlación con la variable grado de deficiencia de Fe, ya que se midió Fe²⁺ que es la forma metabólicamente activa y de mayor solubilidad que el Fe³⁺ en el suelo (Chen y Barak, 1982; Rowell, 1992; Navarro, 2003). Sin embargo, los resultados se vieron afectados desde la absorción de Fe por la planta ya que el Fe se puede absorber solamente como ion libre Fe²⁺ cuando el pH se encuentra en un rango de 5.0 a 6.5 (Schuster, 2010), y en este experimento el pH de los suelos, empleados como sustratos, vario de 6.4 a 8.5.

Cuadro 4.13. Coeficientes de correlación Pearson para la variable Fe²⁺ en hoja de aguacate.

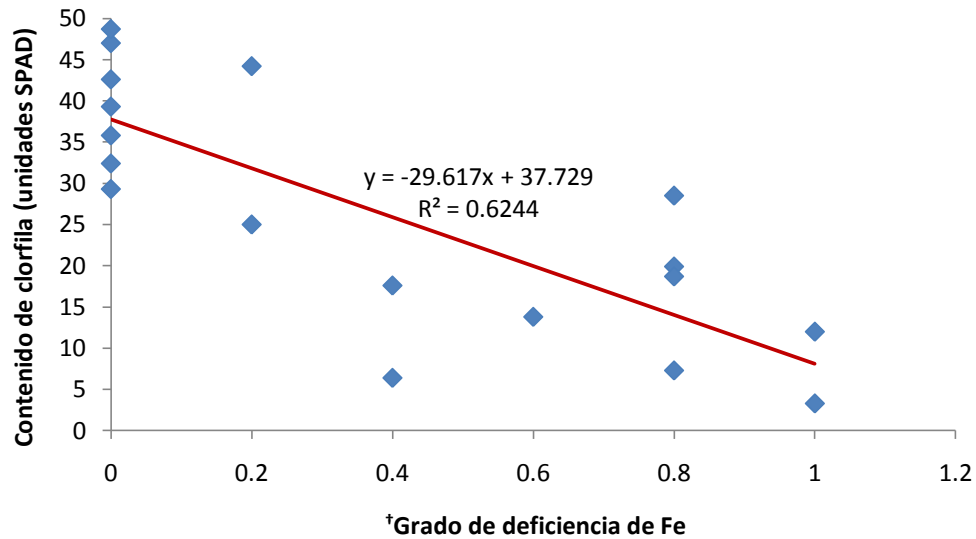
Variable		FSV	ALT	DMT	CLF	CDE	GDFe
FEHJ	r	0.70299	-0.55650	0.03132	0.37487	-0.56963	0.06387
	P	**	*	NS	NS	*	NS

Abreviaciones: FSV; Fe en savia, FEHJ; Fe²⁺ en hojas, ALT; Altura, DMT; Diámetro, CLF; Clorofila, CDE; Conductancia estomática y GDFe: grado de deficiencia de Fe. * $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$, NS = no significativo

Los resultados para esta variable se comportaron de manera diferente en el experimento uno al mostrar correlación el grado de deficiencia de Fe con la concentración de Fe²⁺ en hoja. La diferencia entre experimentos pudo deberse; tanto a la diferencia entre accesiones empleadas, ya que cada accesión mostró diferente comportamiento en su respuesta a los tratamientos, y a la influencia de la siembra directa y trasplante, pues las de trasplante ya tenían determinado número de raíces al inicio del experimento lo que le sirvió a la planta para tener mayores sitios de absorción de Fe.

Con base en los resultados anteriores para este experimento, el uso de las variables de concentración de Fe no mostraron una explicación directa del grado de deficiencia de Fe que muestra la planta; además, solo la variable de concentración de Fe savia de Xilema mostró correlación con el contenido de clorofila la cual es la variable que presentó mayor correlación con el grado de deficiencia de Fe. En cuanto al concentración de Fe²⁺ en el experimento uno, si mostró correlación con el grado de deficiencia de Fe y no con contenido de clorofila, además de no mostrar correlación con conductancia estomática, como ocurre en este experimento donde la correlación con ambas variables de concentración de Fe muestran la misma tendencia de disminuir cuando la deficiencia visual de Fe se incrementa.

En la Figura 4.18 se corroboró la correlación de la variable contenido de clorofila con el grado de deficiencia de Fe con un valor de $R^2 = 0.62$ en un modelo de regresión lineal ($P < 0.0001$), lo que indicó que entre mayor fue el grado de deficiencia de Fe, menor fue el contenido de clorofila en la hoja.



† En base a la escala de síntomas visuales de deficiencia de Fe: 0.0 normal; 0.2 leve; 0.4 fuerte; 0.6 muy fuerte; 0.8 Severa; 1.0 muy severa.

Figura 4.18. Comportamiento del contenido de clorofila en hojas de aguacate en base a la deficiencia de Fe en un modelo de regresión lineal.

A manera de conclusión del experimento dos se puede decir que la variable contenido de clorofila es la que presentó mayor explicación para el grado de deficiencia de Fe y que la concentración de Fe activo y Fe total no dieron una explicación clara del grado de deficiencia de Fe observada en las accesiones de aguacate. Este resultado se vio afectado al no utilizar repeticiones para disminuir el error experimental, además de la variación genética entre plantas de la misma accesión.

CONCLUSIONES

Se encontraron seis accesiones tolerantes a la clorosis férrica inducida por pH alcalino: 'Reyes', 'Aquila', 'Tochimilco' en el experimento uno, y 'Navideño', 'Aurelio' y 'Joya' para el experimento dos. Por lo que aun existen genotipos nativos de México que presentan tolerancia a esta condición.

Las variables que mejor correlacionaron con el grado de deficiencia de Fe fueron el contenido de clorofila en hoja (unidades SPAD) y producción de raíces.

LITERATURA CITADA

- Abadía, J., A. Álvarez-Fernández, A. Rombolà, M. Sanz, M. Tagliavini, and A. Abadía. 2004. Technologies for the diagnosis and remediation of Fe deficiency. *Soil Science and Plant Nutrition* 50 (7): 965 – 971.
- Abadía J., A. F. López-Millan, A. Rombolá and A. Abadía. 2002. Organic acids and Fe deficiency: a review. *Plant Soil* 241: 75-86.
- Abadía J., F. Morales, and A. Abadía. 1999. Photosystem II efficiency in low chlorophyll, iron-deficient leaves. *Plant Soil* 215: 183-192.
- Abadía A., A. Poc and J. Abadía. 1991. Could iron nutrition status be evaluated through photosynthetic pigment changes ? *Plant Nutrition* 14: 987-999.
- Ajmi Larbi. 2002. Clorosis Férrica: Respuestas de las plantas y métodos de corrección. Tesis doctoral. Escuela Técnica Superior de Ingeniera Agrícola, Universidad de Lleida. Lleida, España.
- Alcántara, E., M. D. de la Guardia y F. J. Romera. 1991. Plasmalemma redox activity and H⁺ extrusion in roots of Fe-deficient cucumber plants. *Plant Physiol.* 96:1034-1037.
- Allen D.J. and R. Ort D. 2001. Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants, *Review. Trends Plant Science* 6: 36-42.
- Anderson C. A. 1984. Development of leaf water deficits in detached green and lime chlorotic leaves of seedlings from populations of *Eucalyotus oblicua* L.' *Herit. Plant Soil* 77: 171-181.
- Arahou, M., and H. G. Diem. 1997. Iron deficiency induces cluster (proteoid) root formation in *Casuarina glauca*. *Plant Soil* 196:71-79.
- Arpaia M. L., S. Bender, G., W. Witney, G. 1993 Avocado clonal rootstock production trial. *Calif. Avocado Soc. Yrbk.* 77: 89-93 Ben_Ya'acov A, Michelson E. 1995. Avocado rootstocks. *Horticultural Reviews* 17: 381_429
- Arulanantham A., I. Rao and N. Terry. 1990. Limiting factors in photosynthesis. VI. Regeneration of ribulose1, 5-bisphosphate limits photosynthesis at low photochemical capacity. *Plant Physiology* 93: 1466-1475.
- Astudillo- Baeza. 2008. Clorosis férrica en árboles frutales: actualización de sus causas, efectos y soluciones propuestas. Informe. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso. Quillota, Chile.

- Avilán. L. 1997. El patrón y su importancia en la fruticultura. FONAIAP-Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias. FONAIAP- Divulga. 58:7-10.
- Barrientos- Priego, A. F., M. W. Borys, C. Trejo, L. L. López. 2003. Índice y densidad estomática foliar en plántulas de tres razas de aguacatero. *Revista Fitotecnia Mexicana* 26 (4): 291-299.
- Barrientos- Priego, A. F., M. W. Borys, E. Escamilla-Prado, A. D. Ben-Ya'acov, E. Cruz-Torres and L. Lopez-Lopez. 1992. Study of the avocado germplasm resources, 1988-1990. IV.- Findings in the Mexican Gulf region. Proc. of Second World Avocado Congress 1992. pp. 551-558.
- Barrientos- Priego, A. F., R.B. Muñoz P., J.C. Reyes A, M.W. Borys y Ma. T. Martínez D. 2006. Taxonomía, cultivares y portainjertos Pp. 31-62 *in* El aguacate y su manejo integrado. 2da Edición. Daniel Téliz y Antonio Mora (eds.) Mundi prensa. México.
- Ben-Ya'acov, A. 1970. Characteristics associated with salt tolerance in avocados grafted on Mexican and West-Indian rootstocks. 18th International Horticulture Congress Proceedings, Tel-Aviv, Israel, 1:135.
- Ben-Ya'acov, A. 1977. Adaptation of avocado rootstocks to calcareous soils. Proceedings Tropical Region American Societ. *Horticulture Science* 21:7-9.
- Ben-Ya'acov, A. 1992. Recommended rootstocks for new planting of avocado-'Ettinger' cultivar (in Hebrew). *Alon Hanotea* 46:919-926.
- Ben-Ya'acov A. 1995. A sum –up of experiments with seedling avocado rootstock and scion sources. III. Selection of West Indian seedling rootstocks for the 'Ettinger' cultivar. *Alon Hanotea* 49: 574-577.
- Ben-Ya'acov, A. and A. Kassas. 1966. Curing chlorotic avocado trees by inarch grafts (in Hebrew). *Hassadeh* 46:879-883.
- Ben-Ya'acov A, E. Michelson.1995. Avocado rootstocks. *Horticultural Reviews* 17: 381-429.
- Ben-Ya'acov, A., E. Michelson, I. Sela. and the avocado growers team at Kibbutz Ha'Ogen. 1995. A field study of seeded avocado rootstocks and scion sources: final report on experiments planted as commercial orchards. X. Experiments at Kibbutz Ha'Oge, planted in 1977. *Alon Hanotea* 49: 506-511.
- Ben-Ya'acov, A., G. Bufler, A. F. Barrientos-Priego, E. de la Cruz-Torres, and L. López-López, 1992. A study of avocado germplasm resources, 1988-1990. 1. General description of the international project and its findings. Proc. of Second World Avocado Congress Vol. II: 535-554.

- Bergh, B. O. 1992. The origin, nature, and genetic improvement of the avocado. Calif. Avocado Soc. Yearbook. 76 : 61-75.
- Bergh, B. O., N. Ellstrand. 1986. Taxonomy of the avocado. Calif. Avocado Society. Yearbook 70 : 135-145
- Bialczyk, J. and L. Lechowski. 1992. Absorption of HCO_3^- by roots and its effects on carbon metabolism of tomato. Journal Plant Nutrition 15: 293-312.
- Bienfait, H. F. 1988. Mechanisms in Fe-efficiency reactions of higher plants. Journal. Plant Nutrition. 11:605-629.
- Bienfait, H. F. 1996. Is there a metabolic link between H^+ excretion and ferric reduction by roots of Fe-deficient plants? - A viewpoint. Journal Plant Nutrition 19: 1211-1222.
- Bienfait, H. F., H. J. Lubberding, P. Heutink, L. Linder, J. Visser, R. Kaptein, and K. Dijkstra. 1989. Rhizosphere acidification by iron deficient bean plants: The role of trace amounts of divalent metal ions. Plant Physiology 90:359-364.
- Bienfait, H.F. 1996. Is there a metabolic link between H^+ excretion and ferric reduction by roots of Fe-deficient plants? -A viewpoint. Journal Plant Nutrition, 19, 1211–1222.
- Bienfait H.F., R.J. Bino, A.M. Van Der Bliet, J.F. Duivenvoorde, J.M. Fontaine. 1983 Characterization of ferric reducing activity induced in the roots of Fe-deficient *Phaseolus vulgaris* L. Physiology Plant 59: 196-202
- Björkman, O. and S.B. Powels. 1984. Inhibition of photosynthetic reactions under water stress: interaction with light level. Planta 161: 490-504.
- Bohn, H.; Mc Neal, B. O'Connor, G. (1993) Química del suelo. México: Editorial Limusa – Noriega. 370p.
- Bowman, K. D.; Scora, R. W. 1992. The necessity of avocado germplasm resources. Proc. of Second World Avocado Congress 1992. pp. 531-534.
- Boxma, R. 1972. Bicarbonate as the most important soil factor in the lime induced chlorosis in the Netherlands. Plant and Soil 37, 233-243.
- Brokaw, W. H. 1986. Selecting rootstocks. California Avocado Society. Yearbook 70:111-114.
- Brokaw, W. H. 1987. Field experiences with clonal rootstocks. S. Afr. Avocado Growers' Assoc. Yearbook.

- Brown, J. C., and Jolley, V.D. 1988. Strategy I and Strategy II mechanism affecting iron availability to plants may be established too narrow or limited. *Journal Plant Nutrition* 11: 1077-1098.
- Brown, J.C. and V.D. Jolley. 1989. Plant metabolic responses to iron-deficiency stress. *BioScience* 39:546-551.
- Campillo M. C. del., and J. Torrent. 1992. Predicting the incidence of iron chlorosis in calcareous soils of southern Spain. *Comm. Soil Science. Plant Anal* 23: 399-416
- Campillo, M. C. del., y J. Torrent. 1994. Clorosis férrica. Predicción a partir de condiciones edáficas. *Hortofruticultura* 3: 59-62.
- Castellanos, J. Z., J. X. Uvalle B. y A. Aguilar S. 2000. Manual de interpretación de análisis de suelos y aguas. 2da. Edición. INCAPA. México. 226 p.
- Centeno, G. 2004. Análisis del mercado del aguacate convencional y orgánico en la Unión Europea. Centro de Investigación de Mercados Sostenibles [En línea] Disponible en:
http://www.avocadosource.com/papers/Research_Articles/CentenoGabriela2004.pdf (revisado el 07 de julio d 2010).
- Chaney, R. L., and P. F. Bell. 1987. Complexity of iron nutrition: lessons for plant – soil interaction research. *J. Plant Nutr.* 10:963-994.
- Chen, Y. y Barack, P. 1982. Iron nutrition in calcareous soils. *Advances. Agronomy*, 35: 217-240.
- Cordeiro, A.M., Alcantara, E., and Barranco, D. 1995. Differences in tolerance to iron deficiency among olive cultivar. In: *Iron nutrition in soils and plants*, pp. 197-200, Ed. J. Abadia, Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Coulombe, B., R. Chaney, and W. Wiebold. 1984. Bicarbonate directly induces iron chlorosis in susceptible soybean cultivars. *Soil Science. Society. of America. Journal.* 48:1297-1301.
- Crane J.H., B. Schaffer, E. Evans, W. Montas y C. Li. 2007. Efecto de ácidos y sulfato ferroso aplicados foliarmente en la nutrición de hierro en aguacates. Memoria del congreso VI Congreso mundial del Aguacate. 3a-94. (Extenso).
- Dakora, F.D. y D.A. Phillips. 2002. Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. *Plant Soil*, 245: 35-47c
- El- Hamalawi, Z. A., A. Menge J., and B. Guillemet F. 1994. Comparasion of resistance to *Phytophthora citricola* in nineteen avocado rootstocks under greenhouse conditions. *California Avocado Society Yearbook* 78: 121-129.

- Eskling M., O. Arvison P., and E. Akerlund H. 1997. The xanthophylls cycle, its regulation and components. *Physiology Plant* 100: 806-816.
- FAO – UNESCO. Manual de Clasificación de suelos (modificada por DENETAL). 1970.
- FAO/UNESCO/ISRIC. 1990. Mapa mundial de suelos. Leyenda revisada. Trad. T. Carballas, F. Macías, F. Días-Ferro, M. Carballas y J.A. Fernández-Urrutia. Sociedad Española de la Ciencia del Suelo.
- FAOSTAT. 2003. Market Segmentation Of Major Avocado Markets [En línea] Disponible en: http://www.fao.org/ES/ESC/common/ecg/226/en/avocados_web.pdf (revisado 07 de julio de 2010).
- FAO-AGL. 2007. Calcareous soils. In: FAO-AGL ProSoil – Problem Soils Database, land and plant nutrition management service. [En línea] Disponible en: <http://www.fao.org/ag/agl/agll/prosoil/calc.htm> (Revisado 01 de febrero de 2008).
- FAOSTAT. 2005. Producción de alimentos y productos básicos agrícolas. [En línea] disponible en: www.fao.org (Revisado el 01 de febrero de 2008).
- Fassio, C., M. Castro, N. Darrouy y J Mamani. 2007. Caracterización morfológica y anatómica de raíces de portainjertos de semilla y clonales de palto (*Persea americana* Mill). Proceedings VI World Avocado Congress (actas VI Congreso Mundial del Aguacate) 2007. Viña del Mar, Chile. 12–16 noviembre, 2007. ISBN No 978-956-17-0413-8.
- Faust, M. 1989. *Physiology of temperate zone fruit trees*. 338 p. Wiley–Interscience Publication, New York, USA.
- Gama, C. L.; A. Gómez P. 1992. An Ethnoecological Approach for the Study of *Persea*: A Case Study in the Maya Area. Proc. of Second World Avocado Congress 1992. pp 11-17.
- Gamaliel -Lemus, S., R. Ferreyra E., P. Gil M., P. Maldonado B., C. Toledo G., C. Barrera M., J.M. Celedón de A. 2005. El Cultivo del Palto. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Boletín INIA N° 129. La Cruz, Chile.
- Gardiazabal, F. 2004. Clima suelo y agua fertilización y riego. Pp 1-25. *In* Sociedad Gardiazabal y Magdahl Ltda. 2º Seminario Internacional de paltos, Viña del Mar, 29, 30 y 1 de octubre de 2004. Sociedad Gardiazabal y Magdahl Ltda, Viña del Mar, Chile.

- Gharsalli, Mohamed and Hajji, Mokhtar. 2002. Comparison of Physiological Responses of Peach and Almond Seedlings to Iron Deficiency'. *Journal of Plant Nutrition* 25 (5):1139-1154.
- Gregoriou, C. 1992. Yield growth and fruit quality of 'Fuerte' and 'Ettinger' cultivars of avocado on four rootstocks in Cyprus. *California Avocado Society Yearbook* 76:159-164.
- Guerinot , M. L., and Y. Yi. 1994. Iron: nutritious, noxious and not readily available. *Plan Physiology* 104: 815-820.
- Hawkes, J. G. 1991. Centros de diversidad genética vegetal en Latinoamérica *Diversity* 7(1 & 2): 7-9.
- Hernández- Gil, R. 2005. Introducción a la Ecofisiología Vegetal. *In BotanicaOnline*. [En línea] Disponible en: <http://www.forest.ula.ve/~rubenhg/ecofisiologia/> (Revisado el 27 de octubre de 2005).
- Homsky, S. 1995. The avocado industry in Israel - an overview. *Alon Hanotea*. 49(10): 479-488.
- Hutchinson, T. C. 1970. Lime chlorosis as a factor in seedling establishment on calcareous soils. II. The development of leaf water deficits in plants showing lime chlorosis. *New. Phytologist*. 69:143-157.
- Imas, P. 2000. Integrated nutrient management for sustaining crop yields in calcareous soils. In GAU – PRII – IPI National Symposium on: Balanced nutrition of groundnut and other field crops grown in calcareous soils of India. Junagadh, Gujarat, India. 19 – 22 September 2000. International Potash Institute. [En línea] Disponible en: <http://www.ipipotash.org/presentn/inmfscy.html> . (Revisado en octubre de 2010).
- INEGI Y SEMARNAP, CP. 1998. Mapa de suelos dominantes en México, escala: 1: 4000000. Estados Unidos Mexicanos.
- INEGI: 2009. Anuario estadístico de Puebla. Instituto Nacional de Estadística y Geografía, Gobierno del Estado de Puebla
- INEGI. 2000. Síntesis Geográfica del estado de Puebla; Anexo Cartográfico. México, DF. Pp. 124.
- INEGI. 1987. Síntesis Geográfica, Nomenclátor y Anexo cartográfico del estado de México. México, DF.
- INFANED. 2009. Enciclopedia de los Municipios de México, Puebla. Centro Nacional de Desarrollo Municipal, Gobierno del Estado de Puebla. [En línea] Disponible

en: <http://www.inafed.gob.mx/work/templates/enciclo/puebla/Mpios/21203a.htm>
(revisado 23 de mayo de 2009).

INFANED. 2008. Enciclopedia de los Municipios de México: Tlaxcala. Gobierno del Estado de Tlaxcala [En Línea] Disponible en: <http://www.e-local.gob.mx/work/templates/enciclo/tlaxcala/mpios/29029a.htm> (revisado 23 mayo de 2009).

Jolley, V. D., and J. C. Brown. 1985. Iron stress response in tomato affected by potassium and renewing nutrient solutions. *Journal Plant Nutrition* 8:527-541.

Jones, D. L. 1998. Organic acids in the rhizosphere – a critical review. *Plant Soil* 205:25 44.

Kadman, A. and A. Ben-Ya'acov. 1980. 'Maoz' avocado rootstock selection. *HortScience* 15:207.

Kadman, A. and A. Ben-Ya'acov. 1982. Selection of avocado rootstocks for calcareous soils. *Journal Plant Nutrition* 5:639-643.

Kadman, A.; E. Lahav. 1982. Experiments to correct iron deficiency in avocado trees. *Journal of Plant Nutrition*, 5:961 – 966

Katyal, J. C., and B. D. Sharma. 1980. A new technique of plant analysis to resolve iron chlorosis. *Plant and Soil* 55: 105–119.

Knight RJ Jr. 2007. Historia, distribución y usos. Pp. 13-24. *In* A.W. Whiley, B. Shaffer y B.N. Wolstenholme (eds.). *El Palto Bótanica, Producción y Usos*. Ediciones Universitarias de Valparaíso, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso. Chile.

Krauskopf, K. 1983. Geoquímica de los micronutrientes. p. 7-43. *In*: J. Mortvedt, P. Giordano, and W. Lindsay (eds) *Micronutrientes en Agricultura*. Editorial A.G.P, México D.F., México.

Ksouri R., M. Gharsalli , M. Lachaal. 2005. Physiological responses of Tunisian grapevine varieties to bicarbonate-induced iron deficiency. *Journal of Plant Physiology* 162 (3): 335

Lahav, E., y A. Whiley. 2007. Riego y nutrición mineral. Pp. 241 - 274. *In* A. Whiley, B. Shaffer y B.N. Wolstenholme (ed). *El Palto Bótanica, Producción y Usos*. Ediciones Universitarias de Valparaíso, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso. Chile.

Landsberg, E. C. 1982. Transfer cell formation in the root epidermis a prerequisite for Fe-efficiency? *Journal Plant Nutrition*. 5:415-432.

- Landsberg, E. C. 1984. Regulation of iron-stress-response by whole plant activity. *J. Plant Nutr.* 7:609-621.
- Landsberg, E. C. 1986. Function of rhizodermal transfer cells in the stress response mechanism of *Capsicum annuum* L. *Plant Physiology* 82:511-517.
- Landsberg, E.C. Organic acid synthesis and release of hydrogen ions in response to Fe-deficiency stress of mono- and dicotyledonous plant species. *Journal Plant Nutrition* 1981, 3, 579–591.
- Li, Y.C., R. Rao, and J.H. Crane. 2003. Evaluation of Sequestrene138 and other chelated iron fertilizers for lychee trees grown on a calcareous soil. Research Report No. TREC-LI03-01. University of Florida, Tropical Research and Education Center, Homestead, FL.
- Lindner, R., and C. Harley. 1944. Nutrient interrelations in lime – induced chlorosis. *American Society of Plant Biology*, 19: 420 – 439
- Lindsay, W. 1991. Iron oxide solubilization by organic matter and its effect on iron availability. *Plant and Soil* 130 (1-2): 27-34.
- Lindsay, W. L., and A. Schwab. 1982. The chemistry of iron in soils and its availability to plants. *Journal Plant Nutrition* 5: 821-840.
- López- Jiménez A. 1985. Evaluación fisiológica nutrimental de tres razas de Aguacate en suelos con diferentes niveles de CaCO_3 . Tesis de maestría, Colegio de Posgraduados, Montecillo, México.
- López-Jiménez A, S B Alcalde, M W Borys, J L G Barrera (1985) Respuesta de aguacate mexicano, antillano y guatemalteco en suelos con diferentes contenido de calcio. *Horticultura Mexicana* 1: 51-62
- López - Millán, A.F., Morales, F., Andaluz, S., Gogorcena, Y., Abadía, A.; de las Rivas, J., Abadía, J. 2000. Responses of sugar beet roots to iron deficiency. Changes in carbon assimilation and oxygen use. *Plant Physiol* 124: 885–897.
- López - Millan A.F., F. Morales, A. Abadía and J. Abadía. 2000. Effects of iron deficiency on the composition of the leaf apoplastic fluid and xylem sap in sugar beet. Implications for iron and carbon transport. *Plant Physiology* 124: 873-884.
- Loué A. 1988 Los micronutrientes en Agricultura. Ed. Mundi-Prensa, Madrid España. Pp 13-82.
- Lucena, C., F. Romera, C. Rojas, M. García, E. Alcántara, and R. Pérez – Vicente. 2007. Bicarbonate blocks the expresión of several genes involved in the

- physiological responses to Fe deficiency of Strategy I plants. *Functional Plant Biology*. 34 (11): 1002 – 1009.
- Lucena, J. 2000. Effects of bicarbonate, nitrate and other environmental factors on iron deficiency chlorosis. A review. *Journal Plant Nutrition* 23:1591-1601.
- Ludlow, M. M. and O. Björjman. 1984. Paraheliotropic leaf movement in siratro as a protective mechanism against drought-induced damage to primary photosynthetic reactions: damage by excessive light and heat. *Planta* 161: 505-518.
- Maldonado- Torres, R. T., J.D. Etchevers B., G. Alcántar G., J. Rodriguez A. y M.T. Colinas, L. 2001. Estado nutrimental del limón mexicano en suelos calcimórficos. *TERRA Latinoamericana*. 19 (02): 163-174.
- Marschner, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2da ed. Academic Press. New York . 888 p.
- Marschner, H. 2003. Mineral nutrition of higher plants. 2nd ed. London, UK: Academic Press. 875 p.
- Marschner, H. and V. Römheld. 1994. Strategies of plants for acquisition of iron. *Plant Soil* 165: 261-274.
- Mendoza, H. 2000. Alcalinidad y salinidad: diagnóstico, efecto sobre la producción y soluciones. 17 p. In *Bioamerica* (ed.) 1° Simposium Internacional Fertirrigación y control en frutales y viñas, Santiago, agosto 2000. Bioamerica, Santiago, Chile.
- Menguel, K. 1995. "Iron availability in plant tissues -iron chlorosis on calcareous soil." *Nutrition in Soils and Plants*. 389-397,
- Mengel, K. 1994. Iron availability in plant tissue -Iron chlorosis on calcareous soils. *Plant Soil* 165:275–283.
- Mengel, K. and G. Geurtzen. 1986. Iron chlorosis on calcareous soils. Alkaline nutritional condition as the cause for the chlorosis. *Journal Plant Nutrition* 9:161-173.
- Mengel, K. and Geurtzen, G. 1988. Relationship between iron chlorosis and alkalinity in *Zea mays*. *Physiologia Plantarum* 72:460-465
- Mengel, K., and E. Kirkby. 1987. Principles of plant nutrition. 4th edition. International Potash Institute. Worblaufen-Bern, Switzerland.

- Mengel, K., and E. Kirkby. 2000. Principios de nutrición vegetal. 692 p. 4a ed. International Potash Institute, Basel, Switzerland.
- Mengel, K., M. 1995. Iron availability in plant tissues-iron chlorosis on calcareous soils. *Plant Soil* 165: 275-283.
- Mengel, K., M. Breining, and W. Bübl. 1984. Bicarbonate, the most important factor inducing iron chlorosis in vine grapes on calcareous soils. *Plant and Soil* 81: 333-344.
- Mengel, K.; R. Planker y B. Hoffmann. 1994. Relationship between leaf apoplast pH and iron chlorosis of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of Plant Nutrition*, 17:1053 – 1065
- Mohamed Gharsalli, M. Hajji. 2002. Comparison of physiological responses of peach and almond seedlings to iron deficiency. *Journal of Plant Nutrition*, 25: 1139 - 1154
- Moog, P.R., T.A. Van Der Kooij, W. Brüggemann, J.W. Schiefelbein, and P.J. Kuiper. 1995. Responses to iron deficiency in *Arabidopsis thaliana*: the Turbo iron reductase does not depend on the formation of root hairs and transfer cells. *Planta* 195:4 505-13.
- Morales F., A. Abadía and J. Abadía. 1990. Characterization of the xanthophyll cycle and other photosynthetic pigment changes induced by iron deficiency in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Plant Physiology* 94: 607-613.
- Morales F., A. Abadía, R. Belkhodja and J. Abadía. 1994. Iron deficiency –induced changes in the photosynthetic pigment composition of field –grown pear (*Pyrus communis* L.) leaves. *Plant Cell Environ* 17: 1153-1160.
- Morales F., R. Belkhodja, A. Abadía and J. Abadía. 2000. Photosystem II efficiency and mechanisms of energy dissipation in iron-deficient, field-grown pear trees (*Pyrus communis* L.). *Photosynth Research* 63: 9-21.
- Morales, F., R. Grasa, A. Abadía, and J. Abadía. 1998. Iron chlorosis paradox in fruit trees. *Journal of Plant Nutrition* 21 (4): 815 – 825.
- Navarro, G. 2003. Química Agrícola. Ediciones Mundi – Prensa, Madrid, España. 487p.
- Newett S.D.E, Crane J.H., Balerdi C.F. 2007. Cultivares y portainjertos. pp. 155-175. In Whinley AW, Schaffer B, Wolstenholme B.N (eds.) *El Palto. Botánica, Producción y Usos*. Ediciones Universitarias de Valparaíso. Chile.

- Nikolic, M., and R. Kastori. 2000. Effect of bicarbonate and Fe supply on FE nutrition of grapevine. *Journal of Plant Nutrition* 23 (11 – 12): 1619 – 1627.
- Nikolic, M., and V. Römheld. 1999. Mechanism of Fe uptake by the leaf symplast: is Fe inactivation in leaf a cause of Fe deficiency chlorosis?. *Plant and Soil* 215 (2): 229 – 237.
- Nikolic, M., R. Dzamic, and D. Stevanovic. 1998. Use of sulfuric acid to prevent iron chlorosis in grapevine grafts on calcareous soil. *Acta Horticulture* 477: 153-158.
- Nisi de, P.; Zocchi, G. Phosphoenolpyruvate carboxylase in cucumber (*Cucumis sativus* L.) roots under iron deficiency: activity and kinetic characterization. *J. Exp. Bot.* 2000, 51, 1903–1909.
- Ollat, Nathalie, Laborde, Bénédicte, Neveux, Michel, Diakou-Verdin, Paraskevi, Renaud, Christel and Moing, Annick. 2003. Organic Acid Metabolism in Roots of Various Grapevine (*Vitis*) Rootstocks Submitted to Iron Deficiency and Bicarbonate Nutrition. *Journal of Plant Nutrition* 26:10,2165 - 2176
- Olsen, R.A., R.B, Clark, and J.H. Bennett. 1981. The enhancement of soil fertility by plant roots. *American Science* 69:378-384.
- Oufattole, M., M. Arango, and M. Boutry. 2000. Identification and expression of three new *Nicotiana plumbaginifolia* genes wich encode isoforms of a plasma-membrane H⁺-ATPase, and one of which is induced by mechanical stress. *Planta* 210:3027-3033.
- Palacios, J. 2003. Clorosis férrica y su relación con el nivel de clorofila y hierro en diferentes órganos en palto (*Persea americana* Mill.). 22p. Tesis Ing. Agr. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas, Santiago, Chile.
- Palmgren, M. C., and J. F. Harper. 1999. Pumping with plant P-type ATPases. *Journal Experiment Botany* 50:883-893.
- Pestana, M., A. de Varennes, and E. Araújo. 2003. Diagnosis and correction of iron chlorosis in fruit trees: a review. *Food, Agriculture & Environment* 1(1): 46 – 51.
- Platt- Aloia, K. A., W.W. Thomson and N. Terry. 1983. Changes in plastid ultrastructure during iron- mediated chloroplast development. *Protoplasma* 114: 85-92.
- Rabotti, G.; De Nisi, P.; Zocchi, G. Metabolic implications in the biochemical responses to iron deficiency in cucumber (*Cucumis sativus* L.) roots. *Plant Physiology* 1995, 107, 1195–1199.

- Razeto, B. y J. Palacios. 2007. Análisis de frutos, como una alternativa al análisis foliar, para diagnosticar el nivel de hierro en el árbol de palto. Memoria del congreso VI Congreso mundial del Aguacate. 3a- 95. (Extenso).
- Razeto, B., and J. Palacios. 2005. Effect of iron chlorosis on avocado (*Persea americana* Mill.) fruit size and oil concentration. *Agricultura Técnica* 65: 105-111.
- Rodríguez, V., M. Beltrán, J. Lerma, y M. Licón. 1998. Aplicación de ácido sulfúrico en el riego corrige la clorosis férrica de los cultivos en suelos calcáreos. *Terra* 16 (2): 149 – 161.
- Roger, E. E., and M. L. Guerinot. 2002. Iron acquisition in plants. *In: Molecular and cellular iron transport.* (ed) D. Temple. Marcel Dekker. New York. pp: 359-373.
- Rombolà, A. D.; Bruuggemann, W.; López-Millán, A.F.; Tagliavini, M.; Abadía, J.; Marangoni, B.; Moog, P.R. Biochemical responses to iron deficiency in kiwifruit (*Actinidia deliciosa*). *Tree Physiology* 2002, 22, 869–875.
- Romera F.J., E. Alcántara, and M.D. de la Guardia. 1992. Effect of bicarbonato, phosphate and high pH on the reducing capacity of the Fe- deficient sunflower and cucumber plants. *Journal Plant Nutrition*, 15: 1519-1530.
- Romera, R J, M Díaz de la G. 1991. La nutrición Férrica de las plantas. Servicio de publicaciones. Universidad de Córdoba. 111p.
- Römheld, V., and H. Marschner. 1981. Iron deficiency stress induced morphological and physiological changes in roots tips of sunflower. *Physiology Plant.* 53:354-360.
- Römheld, V. and H. Marschner. 1986. Mobilizatiojn of iron in the rhizosphere of different plant species. Pp. 155-204. *In Advances in plant nutrition.* Vol. 2. Tinker, B. and A. Läuchli (eds.) Praeger Scientific. NY, USA.
- Römheld, V., C. Müller, an D H. Marschner. 1984. Localization and capacity of proton pumps in roots of intact sunflower plants. *Plant Physiology* 76:603-606.
- Römheld, V., H. Marschner, and D. Kramer. 1982. Responses to Fe deficiency in roots of “Fe – efficient” plant species. *Journal of Plant Nutrition* 5 (4-7): 489-498.
- Römheld, V., H. Marschner. 1983. Mechanism of iron uptake by peanut plants. I. Fe³⁺ reduction, chelate splitting and release of phenolics. *Plant Physiology* 71: 623-630.
- Rowell, D. 1992. Acidez y alcalinidad del suelo. p 885 – 940. *In: E. Russell, y A. Wild* (eds). *Condiciones del suelo y desarrollo de las plantas según Russell.* Mundi – Prensa, Madrid, España.

- Ruehle, G.D. 1963. The Florida Avocado Industry. Bulletin 602, University of Florida, Agriculture Experiment. Station, Gainesville, Florida.
- Ruiz, R., R. Ferreyra, y C. Barrera. 2007. Deficiencia de hierro en paltos; avances en el diagnóstico, implicancias productivas y en los niveles de reservas. Memoria del congreso VI Congreso mundial del Aguacate. 3a-93 (Resumen).
- SAGARPA- SIAP. 2009. Cierre de producción agrícola por cultivo. [En línea] Disponible en: www.siap.gob.mx (revisado el 02 de junio de 2010).
- SAGARPA-SIAP. 2008. Cierre de producción agrícola por estado. [En línea] Disponible en: www.siap.gob.mx (revisado el 02 de junio de 2010).
- Salazar-García, S. 2002. Nutrición del aguacate, principios y aplicaciones. Instituto de la Potasa y el Fósforo A.C. Querétaro, Qro.
- Salazar-García, S., J. de J. Velasco-Cárdenas, R. Medina-Torres y J. R. Gómez-Aguilar. 2004. Avocado selections with potential use as rootstocks. II. Rooting response to air layering. *Revista Fitotecnia Mexicana* 27:183-190.
- Sánchez-Andréu, J., J. Jordá, and M. Juárez. 1991. Reactions of FeEDTA and FeEDDHA applied to calcareous soils. *In* Iron nutrition and interactions in plants. Y.Chen and Y. Hadar (eds.). Academic Publisher. Holanda.
- Sánchez-Pérez, J. L. de la. 1999. Recursos genéticos de aguacate (*Persea americana* Mill.) y especies afines en México. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 5: 7-18.
- Sánchez-Pérez, J.L., Alcántar R.J.J., Coria A.V.M., Anguiano C.J., Vidales F. I., Tapia V.L.M., Aguilera M.J., Hernández R.G., Vidales F.J.A. 2001. Tecnología para la Producción de Aguacate en México. INIFAP. Libro Técnico N° 1. 208pp
- Schmidt, W. 2001. From faith to fate. Ethylene signalling in morphogenic response to P and Fe deficiency. *Journal Soil Science. Plant Nutrition.* 164:147-154.
- Schmidt, W., W. Michalke, and A. Schikora. 2003. Proton pumping by tomato roots. Effect of Fe deficiency and hormones on the activity and distribution of plasma membrane H⁺-ATPase in rhizodermal cells. *Plant, Cell and Environment* 26:361-370.
- Scholander, P.F., H.T. Hammer, E.D. Bradstreet, E.A. Hemmingsen. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: 339-346.
- Schroeder, C. A. 1990. Useful fruits of avocado relatives. *Calif. Avocado Soc. Yearbook* 74: 243-245.
- Schwertmann U. 1991. Solubility and dissolution of iron oxides. *Plant Soil* 130:1-25

- Secretaría de Programación y Presupuesto.SPP., Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística e Informática. 1981. Síntesis geográfica de Tlaxcala. México, D.F.
- Sijmons, P. C., H. F. Bienfait. 1986. Development of Fe³⁺ reduction activity and H⁺ extrusion during growth of iron-deficient bean plants in a rhizostat. *Biochem. Physiol. Pflanzen.* 181:283-299.
- Sijmons, P. C., W. van der Briel, and H. F. Bienfait. 1984. Cytosolic NADPH in the electron donor for extracellular Fe(III) reduction in iron-deficient bean roots. *Plant Physiol.* 75:219-221.
- Smith, D.G. 1993. Horticultural performance of imported cultivars and rootstocks in the north- eastern Transvaal. *South African Avocado Growers' Association Yearbook* 16: 28-30.
- Spiller, S. and N. Terry. 1980. Limiting factors in photosynthesis. II. Iron stress diminishes photochemical capacity by reducing the number of photosynthetic units. *Plant Physiology* 65: 121-125.
- Storey, W. B.; B. Bergh; G. A. Zentmyer. 1986. The Origin, indigenous range and dissemination of the avocado. *Calif. Avocado Soc. Yearbook* Vol. 70 : 127 143.
- Susín, S., A. Abadía, J. A. Gonzalez-Reyes, J.J. Lucena and J. Abadía, 1996. The pH Requirement for In Vivo Activity of the Iron-Deficiency-Induced "Turbo" Ferric Chelate Reductase (A comparison of the iron-deficiency –induced iron reductase activities of intact plants and isolated plasma membrane fractions in situ). *Plant Physiology* 110: 111–123.
- Susín, S., J. Abián, M. L. Peleado, J. Sánchez-Baeza, A. Abadía, E. Gelpí, and J. Abadía. 1994. Flavins excretion from iron deficient sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Planta* 193:514-519.
- Suzuki, K., K. Higuchi, H. Nakanishi, N. Nishizawa, and S. Mori. 1999. Cloning of nicotine synthase genes from *Arabidopsis thaliana*. *Soil Science. Plant Nutrition* 45: 993-1002.
- Sys C., E. Van Ranst, J. Debaveye, F. Beernaert.1993. Land Evaluation. Part III. Crop requirements. *Agricultural Publications* No. 7. International Training Centre for Post Graduate Soil Scientists, University Ghent.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 2006. *Plant Physiology*. 4th Edition. Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, Massachusetts, USA.

- Terry, N. 1980. Limiting factors in photosynthesis. I. Use of iron stress to control photochemical capacity *in vivo*. *Plant Physiology* 65: 114-120.
- Terry, N. 1983. Limiting factors in photosynthesis. IV. Iron stress mediated changes in light-harvesting and electron transport capacity and its effects on photosynthesis *in vivo*. *Plant Physiology* 71: 855-860.
- Tlatilpa-Santamaría, I. F. 2006. Tolerancia a Clorosis Férrica de Fenotipos de Frijol. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. de México.
- USDA. 2006. Claves para la taxonomía de suelos. Decima Edición. [En línea] Disponible en: ftp://ftp-fc.sc.egov.usda.gov/NSSC/Soil_Taxonomy/keys/Spanish_Keys.pdf (Revisado el 23 marzo de 2009).
- Van Egmond F., M. Aktas. 1977. Iron-nutritional aspects of the ionic balance of plants. *Plant Soil* 48: 685-703
- Vose, P. 1982. Iron nutrition in plants: A world overview. *Journal of Plant Nutrition*, 5 (4-7): 233 -249.
- Whiley, A.W. 1992. Avocado varieties and rootstocks –a review. *In Proceedings of the avocado researches work shop*. Queensland Department of Primary Industries, Brisbane.
- Whiley, A. W. 2001. Adoption of field practices to assist in expanding avocado markets. *In "Proceedings of the Australian and New Zealand Avocado Growers' Conference 'Vision 2020' Conference CD, Australian Avocado Growers' Federation, Brisbane, Session 1/1, 22 pp.*
- Whiley, A. W., and Scheffer, B. 1994. Avocado. Pp. 3-35. *In*. Schaffer B. and Anderson, P.C. (eds) *CRC Handbook of Environmental Physiology of Fruit Crops*. Vol. II CRC Press Boca Raton, Florida.
- Willingham, S.L., G. Pegg K., W. Cook A., M. Coates L., W.B. Langdon P., and R. Dean J. 2001. Rootstocks influences postharvest anthracnose development in 'Hass' avocado. *Australian Journal of Agriculture Research* 52(10): 1017-1022. Cultivars and Rootstocks 187.
- Wolstenholme N. B. 2003. Avocado rootstocks: What do we know; are we doing enough research? *African Avocado Growers' Association Yearbook*. 26:106-112
- Wolstenholme N. B. 2007. Ecología: el Clima y el Ambiente Edáfico. Pp. 75-101. *In* A.W. Whiley, B. Shaffer y B.N. Wolstenholme (eds.). *El Palto Bótanica, Producción y Usos*. Ediciones Universitarias de Valparaíso, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso. Chile.

- Yi, Y. and M.L. Guerinot. 1996. Genetic evidence that induction of root Fe (III) chelate reductase activity is necessary for iron uptake under iron deficiency. *Plant Journal. Cell Molecular Biology* 10: 835-844.
- Young, T. W. and C. J. Koo R. 1976. Mineral composition of avocado leaves in Florida. *Proceedings of the Florida State Horticultural Society* 89:238-241-
- Zavala- Estrada, F. 2009. Respuesta fisiológica de líneas de frijol tolerantes y susceptibles a clorosis férrica. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. de México.
- Zentmyer, G. A. 1995. *Research Gazette. The Avocado Quarterly*, No. 33, January 1995, pp 3, 8-9
- Zentmyer G. A. 1998. Part VI. Avocado. En Ploetz RC, Zentmyer GA, Nishijima WT, Rohrbach KG, Ohr HD (Eds.) *Compendium of Tropical Fruit Diseases*. APS PRESS. St. Paul, MN, EEUU. 71 pp.
- Zentmyer, G. A., E. Schieber. 1992. *Persea and Phytophthora* in Latin America. *Proc. of Second World Avocado Congress 1992*, pp 61-66.
- Zhen H., Tsuin S., Fu R.W., Zhen H.H. and Zhu D. 1995. Some growth and physiological responses of iron –efficient and inefficient species of *Malus* to iron deficiency . *International symposium on cultivar improvement of horticultural crops China*. 6-10 September 1993. *Acta- horticulturae* 403: 198-204.
- Zribi, Kais and Gharsalli, Mohamed. 2002. Effect of Bicarbonate on Growth and Iron Nutrition of Pea'. *Journal of Plant Nutrition* 25:10,2143- 2149.