



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO
POSTGRADO EN EDAFOLOGÍA

FERTILIZACIÓN FOLIAR CON BORO EN
AGUACATERO (*Persea americana* Mill.)

CATALINA GONZÁLEZ GERVACIO

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2011

La presente tesis, titulada: **Fertilización foliar con boro en aguacatero (*Persea americana* Mill.)**, realizada por la alumna: **Catalina González Gervacio**, 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

EDAFOLOGÍA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERA: _____

DRA. LIBIA IRIS TREJO-TÉLLEZ

ASESOR: _____

DR. PROMETEO SÁNCHEZ GARCÍA

ASESORA: _____

DRA. ANA MARÍA CASTILLO GONZÁLEZ

Montecillo, Texcoco, México, Junio de 2011

FERTILIZACIÓN FOLIAR CON BORO EN AGUACATERO (*Persea americana* Mill.)

Catalina González Gervacio, MC

Colegio de Postgraduados, 2011

RESUMEN

El boro es un micronutriente que posee un intervalo muy estrecho entre deficiencia y toxicidad, varias de sus funciones dentro las plantas aún no han sido bien identificadas; la función principal a la que se atribuye el boro es estructural en la pared y membrana celular al formar parte del complejo B-RG II. Sin embargo, tiene varias funciones más como es el transporte de azúcares, síntesis de aminoácidos, proteínas y fenoles. La presente investigación se realizó con los objetivos de determinar la ruta de penetración del boro a través de la hoja y conocer los efectos que aplicaciones foliares de este elemento tienen sobre el contenido de boro total, concentraciones de carbohidratos y aminoácidos en hoja y sobre el grosor de la pared celular en brotes de aguacatero. El experimento se realizó bajo condiciones de invernadero en el Campus Montecillo del Colegio de Postgraduados. Se usaron árboles de aguacatero cultivar Hass de 2.5 años, en un diseño experimental completamente al azar. En la primera parte, identificación de rutas de penetración mediante tinción de la solución se utilizó una concentración de 0.8 g B L^{-1} , y en la segunda parte del experimento se evaluaron 5 concentraciones diferentes aplicadas vía foliar (0, 0.4, 0.8, 1.2 y 1.6 g L^{-1}). No pudo ser definida una ruta foliar de penetración del fertilizante a través de la hoja con los métodos utilizados; no obstante, se dedujo que si existió penetración por los resultados en grosor de pared celular obtenidos, los que se correlacionaron en forma positiva con la concentración de B aplicada vía foliar. No se encontraron efectos muy evidentes en el contenido de boro total, carbohidratos y aminoácidos, estos resultados se atribuyen al transporte de estas moléculas hacia las yemas florales en formación.

Palabras clave: *Persea americana* Mill., boro, rutas de penetración, carbohidratos, aminoácidos, pared celular.

FOLIAR FERTILIZATION WITH BORON IN AVOCADO (*Persea americana* Mill)

Catalina González Gervacio, MC.

Colegio de Postgraduados, 2011

ABSTRACT

Boron is a micronutrient which presents a very narrow range between deficiency and toxicity. The importance of boron is because it is the part the structure of the cell wall and cell membrane, when forming part of the B-RG II complexes. However, boron plays several roles in carbohydrates transports, amino acids synthesis, proteins and phenols. This study aimed to determine the route of foliar penetration of boron and to know the effects of foliar supply of this element on the total boron content, carbohydrates and amino acids in leaf and cell wall thickness in outbreaks. The research was realized in a greenhouse at the Colegio de Postgraduados campus Montecillo with avocado trees cv. Hass of 2.5 years old and a completely randomized design. A first essay aimed to identify routes of penetration by staining solution at a concentration of 0.8 g B L^{-1} . In a second experiment we evaluated the foliar supply of B in five concentrations (0, 0.4, 0.8, 1.2 and 1.6 g L^{-1}). There was no a clear pathway of foliar penetration of fertilizer. However, the results of cell wall thickness show absorption of the solution, as increasing concentration of B produced higher thickness. No effects of foliar B applications on total boron content, carbohydrates and amino acids were found, which may be attributed to the transport of these molecules to the forming flower buds.

Key Words: *Persea Americana* Mill., boron, routes of penetration, carbohydrates, amino acids, cell wall

AGRADECIMIENTOS

A Dios por darme la vida y las fuerzas para continuar superándome, le agradezco haber puesto en mi camino a todas aquellas personas que han contribuido a hacer de mí alguien mejor.

A todos los mexicanos que a través del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), me otorgaron el apoyo económico para continuar mis estudios.

Al Colegio de Postgraduados por permitirme ser parte de su comunidad.

A la Dra. Libia I. Trejo Téllez persona a la que tengo gran admiración y agradezco que me haya brindado su amistad y apoyo incondicional, además de su acertada dirección de la presente investigación.

A la Dra. Ana María Castillo González por su contribución en la realización de este trabajo y observaciones aportadas.

A la Dra. Guadalupe Valdovinos Ponce por su incondicional apoyo y acertados consejos en el desarrollo de la parte histológica de esta investigación.

Al Dr. Prometeo Sánchez García por sus observaciones en la realización de este trabajo.

A todos los profesores y amigos que contribuyeron en mi aprendizaje y colaboraron durante el proceso de esta investigación.

DEDICATORIA

A mis padres Florencia e Hilario que han estado conmigo en todo momento, me han dado su apoyo incondicional todos los días de mi vida; les agradezco sus consejos y el cariño que me dan la fuerza para continuar forjando mi camino. Admiro su gran fortaleza y la paciencia para hacer de mi hermano y de mí personas con valores. Este logro también es de ustedes, Los Amo.

A mi hermano Fermín, a pesar de no compartir mucho tiempo juntos agradezco las alegrías y buenos momentos compartidos, sabes que siempre te apoyare, deseo que todas tus metas se realicen, te quiero mucho.

A mis abuelitos Leonila, Tomas, Antonia que me han dado su cariño y a mi tía Sofía que soporto mis travesuras y me dio muchas alegrías cuando niña.

A Mary, Marlén, Isabel, Aarón, Rufina y Rafa a quienes quiero mucho y con los que he pasado momentos inolvidables, gracias por su apoyo incondicional.

A todos mis amigos con quienes he compartido bellos momentos de mi vida y han estado conmigo en las buenas y malas; aunque tomemos caminos diferentes siempre los recordare.

Sinceramente Catalina

TABLA DE CONTENIDO

| | |
|---|----|
| RESUMEN | I |
| ABSTRACT | II |
| ÍNDICE DE CUADROS | 1 |
| ÍNDICE DE FIGURAS | 2 |
| I. INTRODUCCIÓN | 3 |
| II. REVISIÓN DE LITERATURA | 4 |
| 2.1. Importancia del aguacate en México..... | 4 |
| 2.2. Nutrición del aguacatero | 4 |
| 2.2.1. Extracción nutrimental del aguacatero..... | 4 |
| 2.2.2. Intervalos de concentración nutrimental foliar en aguacatero | 5 |
| 2.2.3. Fertilización del aguacatero | 6 |
| 2.3. Boro en plantas superiores | 7 |
| 2.3.1. Esencialidad del boro..... | 7 |
| 2.3.2. Requerimiento diferencial de B en especies vegetales..... | 9 |
| 2.3.3 Deficiencias de boro en plantas superiores | 10 |
| 2.3.3.1. Deficiencia de B en aguacatero | 11 |
| 2.3.4. Toxicidad por B en plantas superiores..... | 12 |
| 2.3.5. Absorción de boro en plantas superiores..... | 13 |
| 2.3.5.1. Absorción de boro vía raíz..... | 13 |
| 2.3.5.2. Absorción de boro vía foliar | 14 |
| 2.3.6. Aplicaciones foliares de boro | 15 |
| 2.3.6.1. En otras especies | 15 |
| 2.3.6.2. En aguacatero..... | 16 |
| 2.3.7. Determinación de boro..... | 16 |
| 2.4 Fertilización foliar | 17 |
| 2.4.1. Factores que afectan la absorción foliar | 18 |
| 2.4.1.1. Factores relacionados con la planta | 18 |
| Cutícula | 18 |
| Estomas | 18 |

| | |
|--|----|
| Ectodesmos..... | 19 |
| 2.4.1.2. Factores relacionados con el ambiente | 19 |
| Temperatura..... | 19 |
| Luz..... | 20 |
| Humedad relativa | 20 |
| 2.4.1.3. Factores relacionados a la formulación foliar | 21 |
| pH de la solución..... | 21 |
| Surfactantes | 21 |
| Concentración de la solución..... | 21 |
| Ión acompañante de la solución..... | 22 |
| 2.4.2. Mecanismos de absorción foliar..... | 22 |
| III. OBJETIVOS | 23 |
| IV. HIPÓTESIS..... | 24 |
| V. MATERIALES Y MÉTODOS..... | 25 |
| 5.1. Material vegetal..... | 25 |
| 5.2. Establecimiento de los árboles en invernadero..... | 25 |
| 5.3. Experimento 1. Rutas de penetración | 27 |
| 5.3.1. Colorantes evaluados | 27 |
| 5.3.2. Selección del colorante..... | 27 |
| 5.3.3. Preparación de las muestras | 27 |
| 5.3.4. Observaciones en microscopio..... | 28 |
| 5.3.5 Seguimiento de la penetración de B | 28 |
| 5.4. Experimento 2. Fertilización foliar con B | 28 |
| 5.4.1. Diseño de tratamientos y experimental..... | 28 |
| 5.4.2. Condiciones de aplicación | 29 |
| 5.4.3. Variables a evaluar | 30 |
| 5.4.3.1. Contenido de B en hoja | 30 |
| 5.4.3.2. Contenido de carbohidratos en hoja | 30 |
| 5.4.3.3 Contenido de aminoácidos en hoja | 30 |
| 5.4.3.4. Evaluación de pared celular en brotes..... | 31 |
| VI. RESULTADOS Y DISCUSIÓN | 32 |

| | |
|---|----|
| 6.1 Experimento 1. Rutas de penetración foliar de boro | 32 |
| 6.1.1 Evaluación de colorantes..... | 32 |
| 6.2 Experimento 2. Ensayo de suministro foliar de boro | 36 |
| 6.2.1 Concentración foliar de boro..... | 36 |
| 6.2.2 Concentración foliar de carbohidratos | 40 |
| 6.2.3 Concentración foliar de aminoácidos..... | 41 |
| 6.2.4 Grosor de pared celular | 43 |
| 6.2.4.1 Grosor de pared celular en médula del tallo del brote | 43 |
| 6.2.4.2 Grosor de pared celular en corteza | 46 |
| VII. CONCLUSIONES | 50 |
| VIII. LITERATURA CITADA..... | 51 |
| APÉNDICE A..... | 60 |

ÍNDICE DE CUADROS

| | | Página |
|------------|---|--------|
| Cuadro 1 | Elementos removidos por varios cultivares de aguacatero en huertos sin riego en Nayarit, México (Salazar, 2002). | 5 |
| Cuadro 2. | Intervalos de concentración nutrimental foliar de huertos de aguacatero con rendimientos superiores a 20 t ha ⁻¹ (Maldonado <i>et al.</i> , 2007). | 6 |
| Cuadro 3. | Análisis físico-químico del suelo utilizado. | 26 |
| Cuadro 4. | Características de los colorantes evaluados. | 27 |
| Cuadro 5. | Soluciones de B asperjadas vía foliar. | 29 |
| Cuadro 6. | Penetración foliar de agua destilada en hojas de aguacatero. | 34 |
| Cuadro 7. | Secuencia de penetración foliar de B más calcoflúor en hojas de aguacatero. | 35 |
| Cuadro 8. | Concentración de B en hojas de aguacatero cv. Hass después de dos aplicaciones foliares con soluciones con distintas concentraciones de B. | 38 |
| Cuadro 9. | Carbohidratos totales en hojas de aguacatero cv. Hass fertilizadas vía foliar con diferentes concentraciones de B. | 40 |
| Cuadro 10. | Concentración total de aminoácidos en hojas de aguacatero cv. Hass fertilizadas vía foliar y sometidas a diferentes concentraciones de B. | 42 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | Página |
|--|--------|
| Figura 1. Secuencia fotográfica de cortes transversales en hojas de aguacatero. | 33 |
| Figura 2. Concentración de B en hojas de aguacatero cv. Hass después de la primera aspersion foliar con soluciones con diferentes concentraciones de B. | 37 |
| Figura 3. Concentración de B en hojas de aguacatero cv. Hass después de tres aspersiones foliares con soluciones con distintas concentraciones de B. | 39 |
| Figura 4. Grosor de pared celular en médula de brotes de aguacatero cv. Hass fertilizadas vía foliar con diferentes concentraciones de B. | 44 |
| Figura 5. Secuencia fotográfica de cortes de médula en parafina con un grosor de 10 μm en brotes de aguacatero fertilizados vía foliar con distintas concentraciones de B. | 45 |
| Figura 6. Grosor de pared celular en corteza de brotes de aguacatero cv. Hass fertilizadas vía foliar con diferentes concentraciones de B. | 47 |
| Figura 7. Secuencia fotográfica de cortes de corteza en parafina con un grosor de 10 μm en brotes de aguacatero fertilizados vía foliar con distintas concentraciones de B. | 48 |

I. INTRODUCCIÓN

México destaca en el mundo como el principal productor, exportador y consumidor de aguacate a nivel mundial con una producción nacional de un millón de toneladas anuales; de la cual, 20% se destina a la exportación, generando ingresos anuales superiores a los 400 millones de dólares. En el año 2005, nuestro país aportó el 32.29% de la producción mundial de aguacate, seguido de Indonesia (8.19%), Colombia (6.64%), Brasil (5.77%), Estados Unidos de América (5.43%) y Chile (5.06 %).

En particular, en el estado de Michoacán se cultivan más de 90 mil hectáreas de aguacate de la variedad Hass, por lo que la Sierra Purépecha es considerada la región productora de aguacate más importante del mundo; sin embargo, existen factores restrictivos en la producción de esta especie, entre los que se encuentran una deficiente nutrición. Si alguno de los 17 elementos esenciales, se encuentra en cantidades deficientes o en formas no disponibles, el rendimiento y calidad en aguacate decrece de manera considerable.

De suma importancia resultan los micronutrientes, en especial el boro, cuya participación en la formación y crecimiento de los tubos polínicos en esta especie ha sido plenamente demostrada; por lo que, las deficiencias de B pueden ocasionar grandes pérdidas tanto del producto como de la plantación al provocar daños en el fruto como son deformaciones, coloraciones café y endurecimiento. Asimismo, es considerado un elemento formativo en la estructura de la pared celular por lo cual bajo deficiencia de este elemento se observan daños en hojas y brotes.

En el contexto anterior, se planteó un experimento para determinar en primera instancia las vías y tiempos de penetración de B en hoja y, posteriormente, evaluar el efecto que las aplicaciones foliares de B tienen sobre la concentración del mismo a nivel foliar, y correlacionar estas observaciones con el contenido de boro total, concentraciones de carbohidratos y aminoácidos en hoja y sobre el grosor de la pared celular en brotes de aguacatero.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Importancia del aguacate en México

En el mundo, México es el principal productor y consumidor de aguacate; su importancia en el mercado internacional ha crecido de manera sostenida. La producción nacional es de aproximadamente un millón de toneladas, de las cuales se exportan más de 200 mil y aportan ingresos por 400 millones de dólares anuales. Además del mercado estadounidense, México exporta a países de la Unión Europea, Centroamérica, Canadá, Japón, Corea, China y algunos otros países (Pineda y Castro, 2008).

Michoacán es el principal productor a nivel nacional, en 2008 participó con el 87.8%, lo que equivale a un total de 985.8 miles de toneladas; le siguen los estados de Nayarit con el 2.4% y Morelos con el 2.2%. El rendimiento promedio en el periodo 2002-2008 fue de 9.97 toneladas por hectárea (Financiera Rural, 2009).

2.2. Nutrición del aguacatero

2.2.1. Extracción nutrimental del aguacatero

Para calcular la cantidad de nutrimentos que deben aplicarse a los huertos, es necesario conocer la cantidad de nutrimentos removidos por el fruto la cual es distinta entre cultivares, aunque es frecuente encontrar diferencias dentro de un mismo cultivar (Salazar, 2002).

En un estudio realizado en Nayarit, la cantidad de macronutrimentos removidos por el aguacatero cv. Hass, cultivado sin riego resultó superior a otros cultivares (Salazar, 2002), como se observa en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Elementos removidos por varios cultivares de aguacatero en huertos sin riego en Nayarit, México (Salazar, 2002).

| Nutrimiento | Hass | Choquette | Hall | Booth 8 |
|-------------------------------|--|-----------|-------|---------|
| | -----kg 20 Mg ⁻¹ de fruto fresco----- | | | |
| N | 51.5 | 30.1 | 29.1 | 36.9 |
| P ₂ O ₅ | 20.6 | 13.0 | 10.0 | 11.6 |
| K ₂ O | 93.8 | 60.5 | 59.2 | 54.3 |
| Ca | 1.7 | 1.7 | 1.3 | 2.1 |
| Mg | 5.9 | 3.3 | 3.3 | 4.5 |
| S | 6.9 | 3.8 | 3.7 | 4.5 |
| Cl | 2.4 | 1.5 | 0.04 | 1.5 |
| Fe | 0.12 | 0.2 | 0.08 | 0.14 |
| Cu | 0.04 | 0.02 | 0.04 | 0.04 |
| Mn | 0.02 | 0.02 | 0.002 | 0.014 |
| Zn | 0.08 | 0.06 | 0.06 | 0.04 |
| B | 0.08 | 0.04 | 0.04 | 0.06 |
| Mo | 0.004 | 0.002 | 0.002 | 0.002 |
| Na | 0.2 | 0.12 | 0.16 | 0.02 |
| Al | 0.06 | 0.06 | 0.04 | 0.08 |

2.2.2. Intervalos de concentración nutrimental foliar en aguacatero

En la región productora de aguacate del estado de Michoacán se realizó un análisis foliar de 130 huertos de aguacatero cv. Hass con la finalidad de establecer intervalos de concentración e índices foliares de balance Kenworthy, y de esta manera evaluar el estado nutrimental regional de los árboles de aguacate. Los intervalos de concentración estimados de acuerdo a los análisis nutrimentales foliares de las huertas de alto rendimiento (20 t ha⁻¹) de aguacate, se muestran en el Cuadro 2.

Cuadro 2. Intervalos de concentración nutrimental foliar de huertos de aguacate con rendimientos superiores a 20 t ha⁻¹ (Maldonado *et al.*, 2007).

| Nutrimento | Deficiente | Bajo | Óptimo | Alto | Excesivo |
|----------------------------------|------------|-----------|-----------|-----------|----------|
| Nitrógeno (%) | <1.72 | 1.73-1.93 | 1.94-2.31 | 2.32-2.50 | >2.51 |
| Fósforo (%) | < 0.10 | 0.11-0.14 | 0.15-0.18 | 0.19-0.21 | >0.22 |
| Potasio (%) | <0.64 | 0.65-0.80 | 0.81-1.09 | 1.10-1.22 | >1.23 |
| Calcio (%) | <0.59 | 0.60-1.27 | 1.28-2.59 | 2.60-3.25 | >3.26 |
| Magnesio (%) | <0.51 | 0.52-0.61 | 0.62-0.77 | 0.78-0.85 | >0.86 |
| Hierro (mg kg ⁻¹) | <67 | 68-84 | 85-114 | 115-129 | >130 |
| Manganeso (mg kg ⁻¹) | <37 | 38-86 | 87-182 | 183-230 | >231 |
| Zinc (mg kg ⁻¹) | <4 | 5-19 | 20-51 | 52-66 | >67 |
| Cobre (mg kg ⁻¹) | <2 | 2-7 | 7-32 | 33-45 | >46 |
| Boro (mg kg ⁻¹) | <12 | 13-125 | 126-352 | 353-465 | >466 |

Se observó que en los niveles óptimos de concentración nutrimental foliar, el orden de mayor a menor concentración fue el siguiente: Ca>N>K>Mg>P>B>Mn>Fe>Zn>Cu (Maldonado *et al.*, 2007).

2.2.3. Fertilización del aguacatero

En términos generales se pueden tomar como base para la fertilización del aguacatero las siguiente sugerencias: al trasplante: 250 g de un fertilizante rico en fósforo como el de la fórmula 10-30-10 o triple superfosfato, aplicado en el fondo del hoyo. Debido al crecimiento del árbol, por cada año de edad incrementar un kilogramo de fertilizante rico en nitrógeno y potasio como el de la fórmula 18-5-15-6-2, repartido en tres aplicaciones, la primera al inicio de las lluvias y las otras dos cada dos meses. La cantidad máxima de fertilizante es de 12 kg para árboles de 13 años en adelante (Anacafé, 2004).

Es recomendable aplicar, por medio de fertilizantes foliares, micronutrientes como: cobre, zinc, manganeso y boro una o dos veces al año. Los fertilizantes suministrados como fórmulas completas se deben aplicar en surcos u hoyos

paralelos a la línea de plantación a 30 cm de profundidad y a 20 cm del gotero del árbol. Los fertilizantes nitrogenados se depositan en hoyos de menor profundidad o en la superficie distribuida en círculo, en la zona de goteo del árbol (Anacafé, 2004).

2.3. Boro en plantas superiores

2.3.1. Esencialidad del boro

El boro es un micronutriente que pertenece al grupo de los metaloides, grupo caracterizado por poseer algunas de las propiedades de los metales. Se le atribuye a Katherine Warington, el establecimiento de este elemento como esencial en plantas vasculares en 1923, al demostrar en leguminosas que era necesario para completar el ciclo de vida de las plantas. En 1926, Sommer y Lipman demostraron que otros grupos como las gramíneas, requerían también de este elemento para un adecuado crecimiento y desarrollo (Bonilla *et al.*, 2009).

El papel del boro como un elemento estructural de las paredes celulares vegetales y sus consecuencias para el crecimiento de la planta no ha sido bien establecido. Sin embargo, la creciente evidencia sugiere una o más funciones en las células más allá de la estructura de la pared. Esta evidencia surge de estudios realizados con una gran variedad de organismos, tales como plantas, animales y bacterias (Goldbach y Wimmer, 2007).

El boro debe considerarse como un elemento formativo de las estructuras vegetales, cuya deficiencia ocasiona desarrollo anormal de varios tejidos. La diferenciación de las células también es restringida por abastecimiento insuficiente de B. Posiblemente, el abastecimiento de carbohidratos es el más afectado bajo deficiencia de este elemento. Los productos de asimilación formados en las hojas son conducidos en forma deficiente, de tal modo que se presenta un déficit de azúcares en los tejidos meristemáticos de las raíces y conos de crecimiento de las partes superiores de la planta, mientras que en las hojas fotosintéticamente activas se acumulan los productos. Los productos de asimilación son

transportados como complejos (azúcar-boratos). Con esta suposición puede explicarse la anómala distribución de azúcares cuando hay deficiencias de B (Alcántar *et al.*, 2007).

Las recientes revisiones proponen que este elemento está involucrado en tres procesos principales que incluyen: preservación de la estructura de la pared celular, mantenimiento de las funciones de la membrana y como cofactor de las actividades metabólicas, es cofactor de las ATP-etas sintetasas. Sin embargo, debido a la ausencia de evidencias concluyentes, su función primaria en las plantas aún no está clara. El aislamiento y caracterización del complejo polisacárido-B a partir de las paredes celulares proporcionó evidencia directa para los eslabones cruzados de B en los polímeros de la pectina y confirmó *in vivo* su función en la arquitectura de la pared celular. Hasta ahora, las evidencias han indicado que la esencialidad del boro en las plantas está relacionada con su capacidad para formar puentes diésteres con grupos cis-diol para producir moléculas estables como el complejo B-ramnogalacturonano II (B-RG II) fundamental en la estructura de la pared celular (Malavé y Carrero, 2007).

El complejo B-RG II está compuesto por ácido bórico y dos cadenas de polisacáridos pépticos enlazados por medio del di-éster borato, formando una red de polisacáridos en las paredes celulares. Al parecer, es la única forma en que es posible la fijación de los polisacáridos en las paredes celulares y está presente en todas las plantas superiores (Kirkby y Römheld, 2007). El RG-II se compone de al menos 12 diferentes residuos glicosil unidos entre sí por más de 20 enlaces diferentes de glucósidos; sin embargo, sólo pocos de los genes y proteínas necesarios para su biosíntesis han sido identificados (O'Neill *et al.*, 2004).

González-Fontes *et al.* (2008), proponen que el B puede ejercer su función primordial, no sólo mediante la estabilización de las moléculas que contienen grupos cis-diol, sino también como señalizador celular capaz de interactuar con los factores de transcripción, lo que podría explicar por qué muchos procesos fisiológicos se ven afectadas cuando las plantas vasculares están sometidas a deficiencias de B.

En otra revisión realizada por Malavé y Carrero (2007), encontraron que la deficiencia de boro altera el potencial de membrana, reduce la actividad de la ATPasa en el bombeo de protones y consecuentemente el gradiente de protones a través de la membrana plasmática y reduce la actividad de la Fe-reductasa.

2.3.2. Requerimiento diferencial de B en especies vegetales

La necesidad de boro varía considerablemente entre las especies vegetales y es común que una cantidad que para algunas plantas resulta ser adecuada, para otras sea tóxica. La concentración promedio en el tejido vegetal es alrededor de 20 mg kg^{-1} de materia seca (Alcántar *et al.*, 2007).

Los cultivos pueden clasificarse, atendiendo a la concentración máxima permitida de boro en el agua de riego (Rodríguez *et al.*, 2002), en tres categorías por orden de tolerancia creciente:

a) Cultivos sensibles ($0.30\text{-}1.00 \text{ } \mu\text{g B mL}^{-1}$): manzano, cerezo, limonero, naranjo, peral, melocotonero, pomelo, aguacatero, olmo, albaricoquero, higuera, vid, ciruelo y judías.

b) Cultivos semitolerantes ($1.00\text{-}2.05 \text{ } \mu\text{g B mL}^{-1}$): cebada, alfalfa, repollo, zanahoria, lechuga, cebolla, patata, calabaza, espinaca, tabaco, olivo, rosal, tomate y trigo.

c) Cultivos tolerantes ($2.05\text{-}4.00 \text{ } \mu\text{g B mL}^{-1}$): espárrago, arándano, algodón, pepino, gladiolo, sésamo, tulipán, remolacha, haba, pasto, menta y centeno.

Las plantas tolerantes acumulan boro a una velocidad baja, mientras que las plantas sensibles lo hacen muy rápidamente. Se establece que las diferencias de tolerancia al boro en plantas pueden ser causadas por las distintas proporciones de acumulación de boro en hojas y no por las diferencias de sensibilidad en ellas. Así, las diferencias del tiempo necesario en las plantas para mostrar síntomas de toxicidad, se basan únicamente en dicha acumulación (Rodríguez *et al.*, 2002).

2.3.3 Deficiencias de boro en plantas superiores

Un aspecto general de la deficiencia de boro es el mal desarrollo de los tejidos meristemáticos, tanto en la raíz como en los brotes. Los primeros síntomas reflejan dificultades en la división y el desarrollo celular. Las células se dividen, pero la separación no se produce correctamente, con lo que se presenta un desarrollo incompleto e irregular de las hojas, que aparecen distorsionadas y con entrenudos cortos. En la raíz el boro es requerido, primeramente, para la elongación de las células y posteriormente, para la división de las mismas (Alarcón, 2001).

En un análisis con microscopio de luz transmitida, se observó que células deficientes en boro en hojas secundarias de calabaza y peciolo, son más pequeñas e irregulares que las que tenían óptima concentración. Las células deficientes son más cortas en 70 y 20% en las direcciones longitudinal y transversal, respectivamente y son más turgentes. En general tienen desorganización de la lámina media (Ishii *et al.*, 2001).

En manzano si la deficiencia es aguda, se observa muerte descendente de las ramas, venas amarillas y rojas en las ramas terminales y muerte de pequeñas zonas de la corteza cerca de las puntas; los entrenudos se acortan formando usualmente una roseta. Los síntomas de deficiencia de B se ven con frecuencia en los frutos antes de que se manifieste en las ramas y/o en las hojas. Se producen zonas corchosas internas, redondas o irregulares, con áreas de color café dentro de la zona central, que se observa claramente al hacer un corte del fruto. Las masas celulares muertas se tornan secas, duras y corchosas (Val, 2005).

En *Dracaena deremensis*, una planta de tipo ornamental, el síntoma característico fue la formación de una roseta en el ápice de crecimiento. Ésta se caracterizó por la aglomeración de hojas de tamaño reducido, retorcidas entre sí, llegando a la formación de un “callo” con varios brotes. Como consecuencia, de lo anterior se produjo una reducción en el crecimiento de la planta. En la parte inferior del brote

se presentó un engrosamiento del tallo, con malformaciones de las hojas (Salas *et al.*, 1991).

En uchuva (*Physalis peruviana* L.) la deficiencia de boro disminuyó el tamaño de los frutos, su peso fresco y seco, y la biomasa seca de los cálices, indicando su importancia en la translocación de los carbohidratos (Martínez *et al.*, 2008a).

2.3.3.1. Deficiencia de B en aguacatero

En los árboles de aguacatero las deficiencias de boro se presentan como regiones corrugadas y corchosas entre las nervaduras de las hojas jóvenes; desarrollo distorsionado de la lámina de la hoja debido a la detención del crecimiento de las células jóvenes de los márgenes de la hoja, seguidos de necrosis localizadas; perforaciones de las hojas jóvenes; crecimiento curvado de peciolo y brotes. Los brotes apicales pueden mostrar pérdida de dominancia apical, que a menudo resulta en la producción de muchos brotes pequeños, decoloración y defoliación; engrosamiento de los tallos de los brotes. La corteza del tronco luce normalmente rugosa y agrietada. También es frecuente el incremento en la susceptibilidad a enfermedades del tronco. La deficiencia aguda y prolongada de B en aguacatero cv. Hass ha sido asociada con la incidencia de chancro bacteriano. Esta enfermedad puede ser causada por las bacterias *Xanthomonas campestris* o *Pseudomonas syringae* y comúnmente ataca los troncos y las ramas. En su etapa inicial, la enfermedad disminuye el rendimiento del fruto y si las condiciones persisten puede causar la muerte de ramas o del árbol y frutos mal formados; la pulpa podría presentar partes café y endurecidas (Salazar, 2002).

Según Gardiazabal (2004), la carencia de este elemento en aguacate se manifiesta principalmente en los frutos mostrando deformaciones, la más típica es la deformación de un lado del cuello del fruto, la inserción del pedúnculo en el fruto es más lateral. El árbol tiende a dar una floración más temprana y los brotes muy grandes sobre ramas débiles.

En un estudio realizado por Castillo (2007), con aguacatero cv. Hass, se reportó que en plantas deficientes en B se registraron células con pared celular rugosa y disminución de la longitud del floema externo; si bien, en los brotes primarios del vástago no se advirtió la deficiencia de este micronutriente a nivel tisular, los tricomas de los primordios foliares fueron un indicador sensible de la deficiencia de B en el brote principal del vástago.

2.3.4. Toxicidad por B en plantas superiores

La diferencia de movilidad determina la diferente expresión de los síntomas de toxicidad de B en las plantas. En aquellas en las cuales el B es inmóvil, el nutriente se acumula siempre en el ápice y en los bordes de las hojas viejas, como en el nogal, los síntomas de toxicidad de B en estas especies se presentan siempre como quemaduras en los márgenes y en la punta de las hojas (Brown y Hu, 1998).

Por otro lado, en las plantas en las cuales el B es móvil, la toxicidad de B se presenta como muerte descendente en los brotes jóvenes, abundante secreción de resina en la axila de la hoja y presencia de lesiones corchosas de color marrón a lo largo del tallo y los peciolo, en lugar de la quemadura marginal en la hoja. La muerte descendente inducida por la toxicidad de B se observa en almendra, manzano, albaricoque, cerezo, melocotón, pera y ciruela (Brown y Hu, 1998).

En tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) en hidroponía, los síntomas de toxicidad iniciaron como una leve clorosis y quemadura de los bordes en las hojas basales de las plantas, y luego continuaron con quemaduras en la lámina media de las hojas, clorosis total de la hoja y finalmente necrosis de ésta. La calidad de la producción también fue afectada, los frutos tuvieron menor diámetro, menor resistencia de la pulpa a la presión y menor concentración de sólidos solubles. El exceso de boro produjo una disminución importante en el rendimiento total de tomate en un 40% y en el rendimiento comercial de un 55% (Albornoz *et al.*, 2007).

En las hojas de banano la toxicidad de B se observó con una necrosis marginal irregular y continua, la cual se desarrolló a partir de un área clorótica igualmente irregular, que avanzó del margen hacia el interior de la hoja. La parte central de la lámina foliar retuvo siempre su coloración verde original. Esto se debió a las excesivas aplicaciones del nutrimento al suelo y al follaje, o por aplicaciones muy frecuentes de boro vía fertirriego, combinado con una concentración de calcio en la hoja (Vargas *et al.*, 2007).

En árboles de rambután (*Nephelium lappaceum*) de 2 a 4 años de edad presentaron una necrosis marginal que se desarrolló del ápice hacia la base y del borde hacia el interior de la lámina foliar con moteados intervenales de apariencia clorótica. En ocasiones, se observó un rizado de la sección apical con necrosis ocasionado por la torsión hacia arriba de sus márgenes (Vargas-Calvo, 2009).

El exceso de este nutrimento en árboles de aguacatero causa abultamiento de nervaduras en la parte inferior de las hojas, necrosis apicales y marginales (Salazar, 2002).

Altos suministros de B en la solución nutritiva en aguacatero (1.5 mg L^{-1}) propiciaron el desarrollo de plantas con síntomas de exceso de B, condición que se manifestó mediante la reducción del diámetro de los vasos del xilema sin llegar a la muerte de los ápices de raíz, como sucede en plantas con síntomas de toxicidad, adicionalmente, se observaron deformaciones en haces vasculares (Castillo, 2007).

2.3.5. Absorción de boro en plantas superiores

2.3.5.1. Absorción de boro vía raíz

El B se encuentra distribuido en diversos componentes del sistema suelo, entre los que se incluyen la solución del suelo, la materia orgánica y los minerales. En la solución del suelo es rápidamente disponible para la absorción por parte de las plantas, siendo su concentración en la solución del suelo menor al 3% del boro.

Diversos factores tales como el pH del suelo, contenido de materia orgánica, minerales arcillosos, óxidos de Fe y Al, contenido de carbonatos y el manejo agronómico, tienen influencia en el contenido de B extractable de los suelos y sobre sus transformaciones entre las diferentes fracciones de B en el suelo (Xu *et al.*, 2001).

El boro es absorbido casi en su totalidad como H_3BO_3 sin disociar a pH cercano a 7, fundamentalmente mediante mecanismos de flujo de masas (65%) y difusión (32%). Al parecer una pequeña proporción se absorbe en forma activa, como anión borato $[B(OH)_4]^{-1}$, el proceso de absorción es inicialmente pasivo, seguido de una absorción activa en el espacio interno (Alarcón, 2001).

El B es absorbido por las raíces a través de un canal de ácido bórico (NIP5;1) y es ingresado al xilema a través de un exportador de borato (BOR1). En *Arabidopsis thaliana* se ha demostrado que el gen *NIP6;1* que es muy similar al *NIP5;1*, facilita la penetración rápida de ácido bórico a través de la membrana, pero es totalmente impermeable al agua. La acumulación del transcripto *NIP6;1* es elevada en respuesta a desabasto de B en el vástago, pero no en raíces; por lo que se sugiere que la proteína NIP6;1 es un canal de ácido bórico requerido para la distribución adecuada, particularmente entre brotes jóvenes en desarrollo en el vástago, y que está involucrado en la transferencia de ácido bórico de xilema a floema en las regiones nodales, la escasez del agua es una propiedad importante para esta función (Tanakata *et al.*, 2008). La acumulación del boro en la hoja va a depender del contenido de boro asimilable en el suelo, del flujo de savia en el xilema y del ritmo de transpiración (Alarcón, 2001).

2.3.5.2. Absorción de boro vía foliar

En hojas de durazno la captación de B fue rápida en las primeras horas (6 a 8), posteriormente, fue disminuyendo en forma constante. El pH tuvo un gran efecto, con los valores de 7 y 8 se obtuvo la mayor absorción; de la misma manera, las temperaturas altas (40 °C) favorecieron la absorción de B. En esta especie, la absorción de B implica ambos procesos (activo y pasivo) (Wu y Oberly, 1991).

Mientras tanto, en girasol, calabaza y tabaco la captación de boro es pasiva. Los procesos no metabólicos y la formación de complejos de B no intercambiables con el citoplasma y la pared celular son un factor clave en la determinación de la absorción de B por las plantas (Brown y Hu, 1994). En la fertilización foliar con B, el transporte inicial es vía floema (Eichert y Goldbach, 2010).

2.3.6. Aplicaciones foliares de boro

2.3.6.1. En otras especies

Un estudio realizado en girasol demostró que la mejora del crecimiento es posible mediante el uso de B foliar siempre y cuando se aplique antes de la deficiencia de B severa, ya que estas plantas parecen incapaces de recuperarse adecuadamente de los cambios morfológicos o fisiológicos derivados de su condición de deficiencia de B (Asad *et al.*, 2003).

El boro es generalmente considerado de baja movilidad en el floema en plantas superiores. Al realizar la aplicación foliar de ^{10}B en distintos árboles frutales se demostró que es móvil en el floema de algunas especies de los géneros *Pyrus*, *Malus* y *Prunus*, al observarse su rápida absorción en las hojas maduras y translocación fuera de estas, en almendro, manzano y nectarina pero no en pistacho y nogal. La movilidad del B en estos géneros se atribuye al uso del sorbitol como fotosintato de translocación primaria, también se ha observado que el B forma complejos estables con sorbitol *in vitro* (Brown y Hu, 1996).

En especies con movilidad del boro, las aplicaciones foliares pueden ser usadas de manera efectiva cuando las hojas estén presentes. En los géneros en los que es inmóvil, sólo son eficaces cuando se aplica directamente sobre los tejidos que requieren B (Brown y Hu, 1996). Esto se comprobó en árboles de cítricos, al no producirse polioles (sorbitol, manitol y dulcitol) en el floema, la movilidad de B en la planta es limitado y es absorbido principalmente donde se aplica; por lo tanto, no puede abastecer de manera suficiente las partes de la planta que se desarrollen después de la fertilización (Marcelli *et al.*, 2007).

En rábano se estudió la distribución del B foliar aplicado mediante el análisis de isótopos estables; el boro se recuperó en las partes aéreas no tratadas y en las raíces, la mayor fracción se encontró en la hoja tratada (Chamel *et al.*, 1981).

2.3.6.2. En aguacatero

Se sabe que el boro tiene influencia en el amarre de fruto y probablemente en la calidad de fruto; al realizar aplicaciones foliares de boro durante la floración se incrementó el amarre de frutos (Whiley *et al.*, 1996); mientras que, al hacer aplicaciones de boro en el suelo se incrementó el tamaño promedio de fruto entre 13 y 16%; sin embargo, no se encontraron efectos significativos (Smith *et al.*, 1997).

Al asperjar boro y urea en la apertura de las primeras flores, se incrementó el rendimiento en campo y el tamaño de fruto. Es importante realizar las aplicaciones en prefloración; en amarre de fruto o durante el desarrollo de frutos ya no es efectivo. En árboles con deficiencias de boro se desconoce si las aplicaciones de boro son suficientes y si el elemento puede ser translocado hasta las raíces bajo deficiencia crónica (Farber, 2005).

2.3.7. Determinación de boro

La diferencia de movilidad del B influye en el diagnóstico de su estatus para corregir su deficiencia y toxicidad en las planta. El B en las especies donde es móvil no se acumula en las hojas viejas sino en las más jóvenes; por el contrario, en las especies donde es inmóvil su acumulación es mayor en las hojas más viejas, debido a una mayor transpiración. De igual manera, un diagnóstico de deficiencia de B en hojas con una madurez reciente o de completa expansión es adecuado para especies donde el boro es inmóvil. Por el contrario, en las especies con movilidad, las hojas maduras son apropiadas para diagnosticar la deficiencia, ya que su contenido si refleja el estatus de B en toda la planta incluyendo los tejidos de crecimiento (Brown y Hu, 1998).

Se cuenta con una diversidad de métodos analíticos en suelo y planta para la determinación de B; pero los métodos de diagnóstico no siempre son precisos o adecuados (Montoya *et al.*, 2003), además de que requieren de equipos costosos y sofisticados y un volumen de muestra relativamente grande. El método miniaturizado de curcumina permite la determinación de boro en volúmenes de muestra de 50 a 150 μL^{-1} con un límite de detección de 0.010 mg de B L^{-1} . Este método ha sido aplicado exitosamente para determinar boro en aguas, soluciones nutritivas, diferentes partes de la planta (raíces, tallos y hojas) así como también en savia del floema y fluido apoplástico de varias especies de plantas (Wimmer y Goldbach, 1999).

2.4 Fertilización foliar

La fertilización foliar es la nutrición a través de las hojas, se utiliza como un complemento de la fertilización al suelo; esta práctica es reportada en la literatura en 1844, aunque su uso se inicia desde la época babilónica. Bajo este sistema de nutrición, la hoja juega un papel importante en el aprovechamiento de los nutrimentos, algunos componentes de ésta participan en la absorción de los iones (Trinidad y Aguilar, 1999).

La investigación con plantas enteras en condiciones de campo fue desarrollada en los Estados Unidos desde principios del siglo pasado. Los primeros estudios se llevaron a cabo principalmente en especies frutales con magnesio, boro, fósforo, nitrógeno, zinc y manganeso (Fernández y Eichert, 2009).

La respuesta a aplicaciones foliares a menudo es variable y no reproducibles, debido a la falta de conocimiento de muchos factores relacionados con la penetración de la solución a través de la hoja (Fernández y Eichert, 2009).

Se ha observado una interrelación directa entre el tiempo de aplicación en relación a la fenología de la planta y la eficacia de la aspersion foliar en diversos cultivos (Fernández y Eichert, 2009).

2.4.1. Factores que afectan la absorción foliar

La eficacia de una aspersión de nutrimentos normalmente se evalúa en relación con su penetración y tasa de disponibilidad, reducción de fitotoxicidad, la capacidad de corrección de la deficiencia, la tasa de procesos fisiológicos el efecto sobre el rendimiento y los parámetros de calidad (Fernández y Eichert, 2009).

La adherencia y la penetración se ven afectadas a su vez por dos grupos de factores: un primer grupo, interviene antes del tratamiento y se encuentra relacionado a la planta y a las condiciones meteorológicas durante el crecimiento; y un segundo grupo de factores que interviene durante y después del tratamiento y que están ligados a las condiciones meteorológicas durante la aplicación, las características del tratamiento y la formulación (González *et al.*, 1999).

2.4.1.1. Factores relacionados con la planta

Cutícula

Las partes aéreas de las plantas superiores, hojas y estructuras especializadas como tallo, flores, frutos, están cubiertas, de una membrana continua lipídica extracelular denominada cutícula, con excepción de la abertura estomática. El principal constituyente de la cutícula es la cutina, cubre las paredes celulares de la epidermis de las partes aéreas de todas las plantas. Está compuesta por una cubierta superior de ceras, una gruesa capa intermedia que contiene cutinas embebidas en ceras (cutícula propiamente dicha) y la capa más baja formada por cutina y cera mezcladas con sustancias de la pared celular como pectinas, celulosa y otros carbohidratos constituyendo la capa cuticular (Lallana *et al.*, 2006).

La cutícula foliar es más permeable a los cationes que a los aniones. Su hidratación permite que ésta se expanda, apartando las concreciones cerosas sobre su superficie y facilitando con ello la penetración (Soria, 2008).

Estomas

Muchos estudios indican que la presencia de estomas puede promover significativamente la absorción de solutos, especialmente bajo condiciones que

favorecen la apertura estomatal. Se asume que las soluciones foliares aplicadas simplemente son infiltradas por dinámica de flujo de masas, también se le atribuyó a una alta permeabilidad alrededor de la cutícula peristomatal. También se ha propuesto que la absorción estomatal ocurre por difusión a través de conexiones trans-estomales líquidas entre la superficie de la hoja y el mesófilo. La hipótesis que se formuló a partir de la investigación, es que posiblemente hay modificaciones en los poros de la pared celular de los estomas (Eichert y Goldbach, 2008).

Según Marschner (1995), se desconoce que exista penetración directa de los solutos existentes en la superficie de la hoja a través de la apertura estomatal, debido a que la capa cuticular recubre la superficie de las células guarda en las cavidades estomatales. Además, las tasas de absorción de iones son usualmente más altas en la noche cuando los estomas están cerrados.

Ectodesmos

Son escasos los experimentos que evidencian la existencia de microcanales hidrofílicos (ectodesmos), los cuales están presentes en la pared externa de las células epidérmicas como una vía para el vapor de agua y movimiento de solutos (Marschner, 1995). Su función principal es servir de vía para la excreción de sustancias; un número alto de ectodesmos, una cutícula delgada y una gran área superficial, favorecen la penetración de nutrimentos vía foliar (Soria, 2008).

2.4.1.2. Factores relacionados con el ambiente

Temperatura

La temperatura afecta las reacciones químicas y propiedades físicas de las plantas a nivel celular y a nivel de planta entera (Fernández y Eichert, 2009). Cuando la temperatura es relativamente elevada, la respiración aumenta y la absorción disminuye (Acosta, 1991). Con temperatura alta en combinación con humedad relativa baja, se observó que en un periodo estival en la mayoría de las zonas áridas y semiáridas del mundo, puede limitar la velocidad de absorción, debido al de secado rápido de la solución y a la menor hidratación de la cutícula (Fernández y Eichert, 2009).

Luz

La luz estimula la apertura de estomas y promueve diversos procesos fisiológicos en la planta como la fotosíntesis o flujo de xilema, que puede aumentar la tasa de absorción foliar. Las células guarda pueden responder directamente a las señales ambientales, como la luz azul, facilitando así la participación de los estomas en el proceso de penetración foliar. Sin embargo, los efectos de la luz sobre la absorción foliar son complejos y no puede simplemente estar relacionada con la apertura de los estomas. Varios estudios de aplicación foliar aportaron pruebas del papel principal de la luz para estimular la penetración foliar por el lado abaxial de la hoja y el proceso de la distribución exógena de los elementos desde el sitio de aplicación (Fernández y Eichert, 2009). El zinc aplicado al follaje del cafeto varía según ciertas condiciones, es mayor bajo condiciones de iluminación y pH 6, pero disminuye cuando se aplica en la obscuridad aún con este mismo valor de pH (PROMECAFE, 1988).

Humedad relativa

Una alta humedad relativa disminuye la tasa de evaporación de la solución asperjada, además favorece la permeabilidad de la cutícula, reduciendo el daño por quemaduras (Acosta, 1991).

En un estudio realizado por Koch *et al.* (2006) en *Brassica oleracea*, *Eucalyptus gunnii* y *Tropaeolum majus*, las plantas crecidas con un 98% de humedad relativa disminuyeron la cantidad total de cera por área foliar, en comparación con las plantas crecidas en baja humedad relativa (20-30%), lo que condujo a un aumento en la deposición de la cera y la densidad de cristal sobre la superficie de la hoja y, posteriormente, a una reducción de capacidad de humectación de hoja de superficie. Por lo tanto, se concluyó que los factores ambientales pueden afectar significativamente la estructura de la superficie de la hoja, tanto a nivel cuticular como estomática, y que dichas variaciones pueden modificar la respuesta a aplicaciones foliares, incluso para la misma especie vegetal cultivadas en diferentes condiciones ambientales.

Al realizar aplicaciones foliares de boro en *Ricinus cummunis* se encontró que con baja humedad relativa se transporta muy poco boro fuera de las hojas tratadas; sin embargo, con una HR del 70% o superior, una cantidad considerable de boro aplicado fue móvil y transportado a partes no tratadas (Eichert y Goldbach, 2010).

2.4.1.3. Factores relacionados a la formulación foliar

pH de la solución

Estudios con diferentes fuentes de K aplicadas al follaje demostraron que regulando el pH de las soluciones entre 4 y 6 se mejora la respuesta de aplicación de K. Las fuentes de K que elevan el pH de la solución causan quemaduras en las hojas (Snyder, 1999). El fósforo se absorbe mejor en soluciones de pH ácido (Trinidad y Aguilar, 1999).

Surfactantes

Los surfactantes pueden influenciar sobre la tasa de penetración cuticular al modificar la difusividad de la cutícula y la fuerza de acarreo. Muchos ingredientes activos son lipofílicos y pueden ser disueltos en ceras superficiales de muchas especies durante el secado de las gotas. Pueden mejorar la tasa de penetración más allá de las ceras superficiales al incrementar la movilidad y el transporte en la cutícula (Trejo-Téllez *et al.*, 2007).

Los agentes humectantes favorecen la absorción porque disminuyen la tensión superficial de las gotas. Los agentes tensoactivos pueden desplazar el aire que se encuentra en los estomas permitiendo la entrada de los nutrimentos (Fernández y Eichert, 2009).

Concentración de la solución

La concentración de la sal portadora de un nutrimento en la solución foliar, varía de acuerdo con la especie de la planta. En general, los cereales presentan mayores concentraciones que algunas otras especies como el frijol, pepino, tomate y otras hojas menos cutinizadas, pero posiblemente sean las más eficientes en absorción foliar (Trinidad y Aguilar, 1999).

Ión acompañante de la solución

La absorción de los nutrimentos está relacionada con la capacidad de intercambio catiónico de la hoja, los iones monovalentes penetran con mayor facilidad que aquellos con mayor número de valencia. Los iones más pequeños en su diámetro penetran más rápidamente que los iones de mayor tamaño (Trinidad y Aguilar, 1999). La absorción del zinc aplicado al follaje del cafeto disminuye cuando se combina con cobre o boro (PROMECAFE, 1988).

2.4.2. Mecanismos de absorción foliar

La absorción de nutrimentos a través de la hoja es un proceso de múltiples pasos, e involucra la absorción superficial, penetración pasiva a través de la cutícula y absorción activa por las células de las hojas debajo de la cutícula (Soria, 2008).

La absorción se lleva a cabo en tres etapas: en la primera, la sustancia que se aplica en la superficie de las hojas penetra la cutícula y la pared celular por difusión libre, vía apoplasto (Rodríguez, 1997), una vez que los nutrimentos pasan la cutícula, se encuentran con las membranas celulares de la epidermis, que presentan prolongaciones plasmáticas o ectocitos, antiguamente llamados ectodesmos. Los nutrimentos son translocados a las células epidérmicas por un proceso complejo de difusión (Soria, 2008) y en la tercera es absorbida en la membrana plasmática para llegar al citoplasma, en esta implica la posibilidad de quedar almacenado dentro de la célula para su posterior uso (Rodríguez, 1997).

Entre los estudios que se han realizado se encuentra la ruta de penetración del fertilizante foliar vía apoplasto en tomate, en un lapso de aproximadamente 12 h, tiempo suficiente para que los nutrimentos sean translocados a los sitios de demanda; el fertilizante fue absorbido a través de la cutícula, tricomas y vía apoplasto, sin presencia de penetración por estomas (Rodríguez *et al.*, 1998). En el caso de la cebolla, la absorción de urea es principalmente través de los estomas y en menor grado por la cutícula (Nava-Sánchez *et al.*, 2004).

III. OBJETIVOS

- Determinar rutas y tiempos de penetración del boro en aguacatero a nivel foliar por medio de la tinción de la solución fertilizante.
- Evaluar los efectos de distintas concentraciones de B en soluciones foliares asperjadas al aguacatero, sobre el contenido de B en hojas.
- Identificar los síntomas de deficiencia de B a nivel celular en brotes de aguacatero.
- Correlacionar contenidos de B en hojas con contenidos de carbohidratos y aminoácidos en hojas.

IV. HIPÓTESIS

- La penetración de B a través de hojas de aguacatero se da principalmente en la cutícula, de forma pasiva, en un lapso no mayor a 120 min posteriores a la aplicación.
- A mayor concentración de B en el fertilizante foliar, se tendrá mayor concentración de B total en hojas.
- Los síntomas de deficiencia de B serán observados en la planta en los brotes nuevos y a nivel celular se observarán principalmente en paredes celulares al presentarse alteraciones en éstas.
- El contenido de B en las hojas afecta el contenido de carbohidratos y aminoácidos.

V. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Material vegetal

Para la realización de esta investigación se utilizaron árboles de aguacatero cv. Hass de 2.5 años de edad, provenientes de Uruapan, Michoacán; los cuales fueron colocados en un invernadero del Colegio de Postgraduados, campus Montecillo en el municipio de Texcoco, Estado de México.

El cultivar Hass es el principal cultivar comercial en el mundo con un fruto que pesa entre 170 y 350 g, aunque en varios países tiende a ser de menor peso por las condiciones climáticas; pulpa cremosa de sabor excelente, sin fibra, con un contenido de aceite de 23.7 %. Su cáscara algo coriácea, rugosa, color púrpura oscuro al madurar, semilla pequeña y adherida a la cavidad, y su fruta se puede mantener en el árbol por algunos meses después de la madurez fisiológica. El tipo floral es "A", el cual tiene su primera apertura como hembra en la mañana y su segunda apertura como macho en la tarde del siguiente día. Proviene de la combinación de la raza Mexicana con un 10 a 15% de genes y el resto de la raza Guatemalteca. La raza Mexicana le da una mejor adaptación a climas templados por lo que pueden ubicarse en una gran amplitud de altitudes. En Michoacán se ubica desde 1500 hasta los 2500 m de altitud, este amplio intervalo permite cosechar fruto todo el año (Téliz y Mora, 2007).

5.2. Establecimiento de los árboles en invernadero

Los árboles permanecieron en el suelo original con el que fueron adquiridos durante 120 días; las características del suelo son mostradas en el Cuadro 3. De acuerdo a los porcentajes de arcilla, limo y arcilla la textura correspondiente es franco arenoso. Según los valores de la SEMARNAT (2002), al ser un suelo volcánico, el nulo contenido de materia orgánica indica que no se están liberando elementos esenciales para el árbol. Por lo que es necesario suministrar de manera continua fertilizantes. Es un suelo fuertemente ácido, lo cual puede implicar altos contenidos de aluminio que desplazan a Ca y Mg y en consecuencia se tendrían

deficiencias de estos elementos en la planta, y no se tienen problemas de salinidad.

Cuadro 3. Análisis físico-químico del suelo utilizado.

| Determinación | Valor |
|---|----------------|
| M.O. (%) | 0.097 |
| pH | 4.75 |
| C.E (dS m ⁻¹) | 0.78 |
| NO ₃ ⁻ (mg kg ⁻¹) | 41.16 |
| PO ₄ ⁻³ (mg kg ⁻¹) | 12.81 |
| SO ₄ ²⁻ (mg kg ⁻¹) | 67.32 |
| NH ₄ ⁺ (mg kg ⁻¹) | 13.72 |
| Na ⁺ intercambiable (mol _c ⁽⁺⁾ kg ⁻¹) | 0.628 |
| K ⁺ intercambiable (mol _c ⁽⁺⁾ kg ⁻¹) | 5.68 |
| Ca ²⁺ intercambiable (mol _c ⁽⁺⁾ kg ⁻¹) | 4.80 |
| Mg ²⁺ intercambiable (mol _c ⁽⁺⁾ kg ⁻¹) | 2.40 |
| B (mg kg ⁻¹) | 0.05 |
| C.I.C (mol _c ⁽⁺⁾ kg ⁻¹) | 16.80 |
| HCO ₃ (meq L ⁻¹) | 1.23 |
| Textura | Franco arenoso |
| Arcilla (%) | 15.64 |
| Limo (%) | 30.00 |
| Arena (%) | 54.36 |

MO = Materia orgánica; CE = Conductividad eléctrica; CIC= Capacidad de intercambio catiónico

Debido al crecimiento de los árboles, 180 días antes del inicio de la aplicación de tratamientos se trasplantaron en bolsas de polietileno negro de 40 L de capacidad agregando a cada una de las bolsas 5 kg de turba (Kekyla).

Los árboles fueron regados con agua corriente cada cuatro días durante 12 semanas. Posteriormente y para asegurar un suministro adecuado de los nutrimentos se regaron con solución nutritiva Steiner cada 8 días eliminando únicamente el boro, los demás días se regaron con agua corriente. De acuerdo, con un análisis realizado el agua no tiene problemas con algún elemento, Mg es el único que cubre el 70% de lo requerido por la solución nutritiva Steiner, no contiene B. Presenta un pH de 8 y una conductividad eléctrica de 1.32.

5.3. Experimento 1. Rutas de penetración

Con el objetivo de asegurar la penetración del boro, se planteó un primer experimento para determinar la ruta y tiempos de penetración a través de la hoja con el uso de colorantes.

5.3.1. Colorantes evaluados

Los colorantes evaluados y las características de los mismos se presentan en el Cuadro 4.

Cuadro 4. Características de los colorantes evaluados.

| Nombre | Fórmula | Solubilidad |
|----------------|-----------------------------|--------------------------|
| Rojo Congo | $C_{32}H_{22}N_6Na_2O_6S_2$ | 25 g L ⁻¹ |
| Calcoflúor M2R | $C_{40}N_{42}O_{10}S_2Na_2$ | >100 g L ⁻¹ |
| Naranja G | $C_{16}H_{10}N_2O_7S_2Na_2$ | 100.86 g L ⁻¹ |

5.3.2. Selección del colorante

En la primera etapa de la investigación, se asperjó un árbol por cada colorante a evaluar a una concentración del 0.05%, con solución de H₃BO₃ a una concentración de 0.8 g L⁻¹ complementada con Tween 20 al 0.1% como agente tensoactivo. El pH de la solución fue de 5.

5.3.3. Preparación de las muestras

Al transcurrir 30, 60 y 120 minutos después de la aspersion se colectaron 6 hojas recién maduras entre la quinta y sexta posición de la rama por cada tiempo evaluado, se colocaron en bolsas de polietileno y fueron transportadas al laboratorio en una hielera.

De las hojas colectadas se tomaron secciones de aproximadamente 0.5 cm de largo por 0.3 cm de ancho de la parte media de la hoja (Sandoval, 2005). Las muestras fueron depositadas en la base del micrótopo de congelación (AO Instrument CO, modelo 880. N.Y. USA) donde se realizaron cortes de 25 μm de grosor.

5.3.4. Observaciones en microscopio

Los cortes se montaron entre portaobjetos y cubreobjetos, las muestras teñidas con los colorantes Rojo Congo y Naranja G se observaron bajo microscopio de luz (Modelo Velab) y los teñidos con calcoflúor se observaron con el microscopio de fluorescencia bajo el filtro de luz ultravioleta número 2 (Nava-Sánchez *et al.*, 2004).

5.3.5 Seguimiento de la penetración de B

Una vez seleccionado el colorante, éste se asperjó a las 7:00 h, y se muestrearon hojas a los 30 min, 1, 2, 4, 6, 8 y 10 h. Las 6 hojas muestreadas, recién maduras de entre la quinta y sexta posición de la rama se colocaron en bolsas de polietileno y se transportaron al laboratorio en una hielera. Se realizaron cortes con el micrótomo de congelación, se observaron al microscopio y se tomaron fotografías.

5.4. Experimento 2. Fertilización foliar con B

5.4.1. Diseño de tratamientos y experimental

En una segunda etapa se suministraron diversas concentraciones de H_3BO_3 vía foliar para evaluar su influencia en las concentraciones de B, carbohidratos y aminoácidos, así como sobre el grosor de la pared celular en brotes de aguacate. Las concentraciones de las soluciones foliares (tratamientos) se muestran en el Cuadro 5.

Cuadro 5. Soluciones de B asperjadas vía foliar.

| Tratamiento | Concentración de B en la solución foliar, g L ⁻¹ |
|-------------|---|
| 1 | 0.0 (Testigo, sin aspersion foliar) |
| 2 | 0.4 |
| 3 | 0.8 |
| 4 | 1.2 |
| 5 | 1.6 |

Las soluciones foliares fueron complementadas con Tween 20 al 0.1% y en todos los casos, el valor del pH de las mismas ajustado a 5 con H₂SO₄. Se realizaron tres aspersiones foliares en intervalos de 20 días.

Se usó un diseño experimental completamente al azar con ocho repeticiones, tomando como unidad experimental un árbol. Los datos registrados se analizaron estadísticamente mediante un análisis de varianza y se realizaron pruebas de comparación de medias de Tukey ($\alpha=0.05$).

5.4.2. Condiciones de aplicación

La aplicación de la solución se realizó a las 7:00 h con un aspersor manual de gota fina dirigiendo la solución al haz de la hoja hasta llegar a punto de goteo, en días nublados momento en el cual se tienen condiciones ambientales favorables para la absorción foliar.

5.4.3. Variables a evaluar

5.4.3.1. Contenido de B en hoja

Quince días después de cada una de las aplicaciones foliares con B, se muestrearon 8 hojas recientemente maduras (entre la quinta y sexta posición) por tratamiento, para determinar la concentración de este elemento, mediante el método de digestión húmeda reportado por Alcántar y Sandoval (1999). La lectura de los extractos obtenidos después de la digestión y filtrado se determinaron en un equipo de espectroscopia de emisión atómica de inducción por plasma ICP-AES VARIAN™ modelo Liberty II.

5.4.3.2. Contenido de carbohidratos en hoja

Se colectaron 8 hojas recientemente maduras por tratamiento quince días después de cada aplicación, se almacenaron a -20 °C y posteriormente se determinó el contenido de carbohidratos con el método de antrona (Martínez *et al.*, 2008b). Los extractos fueron leídos en un espectrofotómetro (Spectronic, Genesys™ serie 10. EU) a una longitud de onda de 600 nm.

5.4.3.3 Contenido de aminoácidos en hoja

Se determinaron en hojas al momento del corte mediante extracción etanólica siguiendo la metodología de Geiger *et al.* (1998), empleando el método de la ninhidrina (Moore y Stein, 1954). Se utilizó leucina para la elaboración de la curva patrón con intervalo de concentración de 0 a 250 $\mu\text{L mL}^{-1}$. Los extractos fueron leídos en un espectrofotómetro (Spectronic, Genesys™ serie 10, EU) a una longitud de onda de 570 nm.

5.4.3.4. Evaluación de pared celular en brotes

Se colectaron 8 brotes por tratamiento evaluado veinte días después de la última aplicación y se conservaron en solución fijadora FAA (500 mL de etanol absoluto 100%, 50 mL de ácido acético glacial, 100 mL de formaldehído y 350 mL de agua destilada) por mes y medio. Las técnicas de fijación, deshidratación, inclusión en parafina y tinción de cortes para microscopía de luz se realizaron según lo descrito por López *et al.* (2005). Los cortes de 10 μm de grosor fueron observados a 40X en un microscopio de luz y se registraron fotografías. El grosor de pared celular se midió con el programa de software Image Tool 3.0.

VI. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

6.1 Experimento 1. Rutas de penetración foliar de boro

6.1.1 Evaluación de colorantes

Para identificar las vías de penetración que sigue la solución foliar se evaluaron en primera instancia los colorantes: Rojo Congo y Naranja G; realizando cortes de la parte central de la hoja a los 30, 60 y 120 min después de la aplicación. Al no observarse alguna coloración en ninguna parte del corte observado al microscopio de luz se dedujo que los colorantes no eran los indicados; por lo que, se determinó no realizar más cortes en tiempos posteriores. Probablemente los colorantes se diluyeron al momento de aplicar el agua para congelación de las secciones de hoja, ya que el agua congelada se tiñó tenuemente según el colorante aplicado.

En la investigación realizada por Ju-Hyun *et al.* (2001), con el objetivo de evaluar la penetración de fungicidas, se encontraron resultados similares a los de este experimento. Estos autores observaron que el colorante Rojo Congo, a pesar de ser soluble en agua no fue absorbido por hojas de pepino y arroz aún cuando fue combinado con distintos surfactantes, y que éste fue completamente lavado de las superficies de las hojas con soluciones acuosas de acetronilo.

Al no tener resultados favorables con los colorantes anteriores se optó por usar el colorante Fluorescent Brightener 28 cuyo ingrediente activo es el calcoflúor M2R. Los cortes de hoja observados al microscopio de fluorescencia muestran sólo a los 15 y 30 min diferencias en fluorescencia entre las hojas asperjadas sólo con agua (a y b) y aquellas tratadas con el complejo fertilizante foliar-calcoflúor (A y B). A partir de los cortes realizados después de 120 min no hay diferencias entre cortes de hojas asperjadas con y sin calcoflúor (Figura 1).

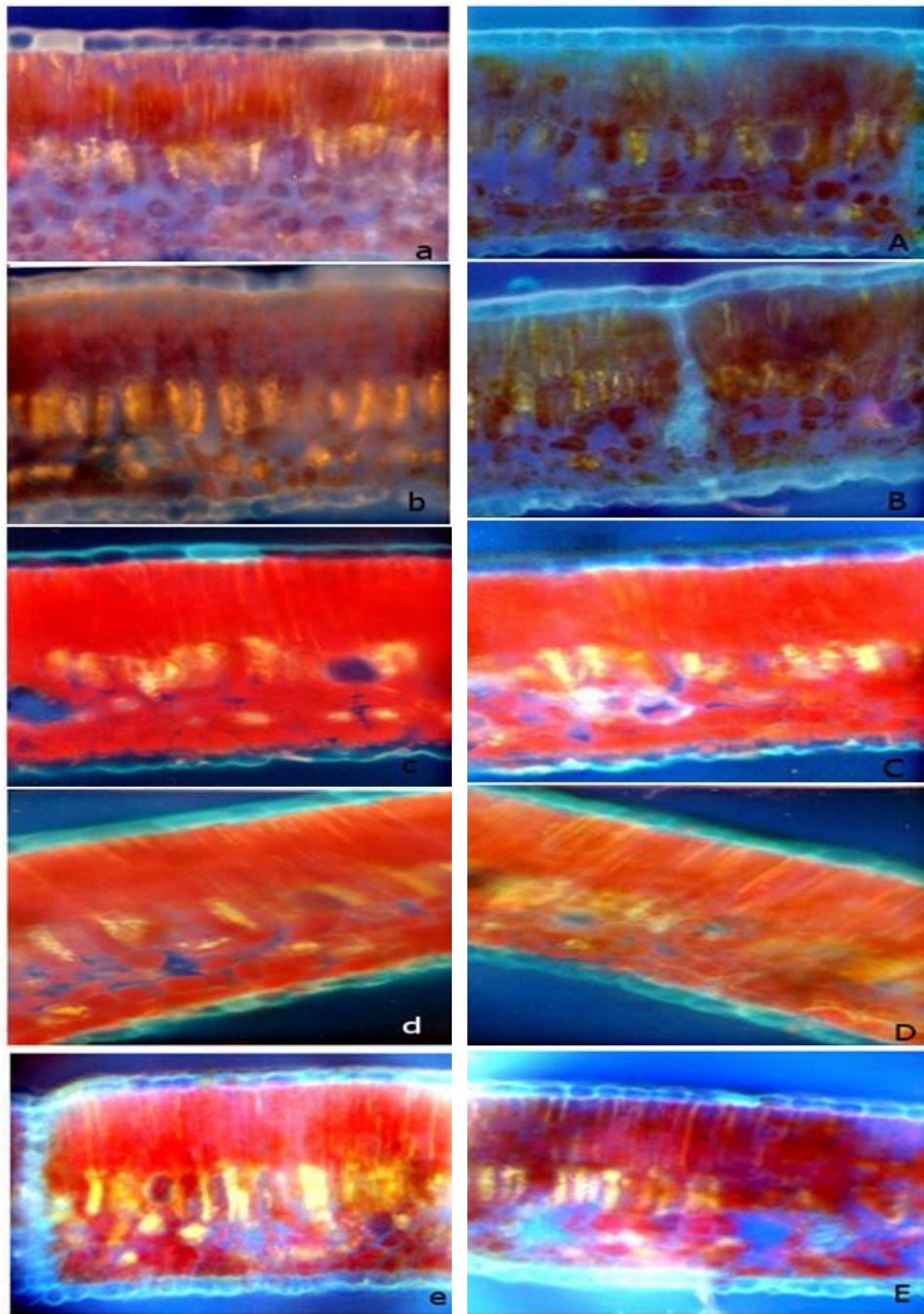


Figura 1. Secuencia fotográfica de cortes transversales en hojas de aguacatero. Cortes observados al microscopio de fluorescencia (40X), ilustran el comportamiento de la solución aplicada. Cortes a los 15 min (a), 30 min (b), 120 min (c), 240 min (d) y 480 min (e), después de la aplicación foliar de agua destilada. Cortes a los 15 min (A), 30 min (B), 120 min (C), 240 min (D) y 480 min (E) después de la aplicación foliar con el complejo fertilizante foliar-calcoflúor.

En el Cuadro 6 se reporta el promedio de 36 cortes por cada tiempo analizado en hojas asperjadas sólo con agua destilada (testigo). Se observó fluorescencia en más del 75 % de los cortes tanto en las células del parénquima de empalizada como en el parénquima esponjoso.

Cuadro 6. Penetración foliar de agua destilada en hojas de aguacatero.

| Tiempo (Min) | Presencia de fluorescencia | |
|--------------|----------------------------|----------------------|
| | Parénquima de empalizada | Parénquima esponjoso |
| 15 | ++ | ++ |
| 30 | ++ | ++ |
| 120 | +++ | +++ |
| 240 | +++ | +++ |
| 360 | +++ | +++ |
| 480 | +++ | +++ |

+++ Presencia del 75 al 100 %, ++ presencia del 50 al 74 %, + menos del 50 % de fluorescencia

En el Cuadro 7 se observa que a partir de los 30 minutos después de la aplicación más del 75 % de los cortes presentaron fluorescencia en las células de empalizada y en las células del parénquima esponjoso. Estos resultados al compararlos con el Cuadro 8 confirman que se observó una fluorescencia muy similar entre la solución de B más calcoflúor y el testigo en el cual sólo se aplicó agua destilada a partir de los 120 min; como lo confirman los resultados de la Figura 1.

Cuadro 7. Secuencia de penetración foliar de B más calcoflúor en hojas de aguacatero.

| Tiempo (Min) | Presencia de fluorescencia | |
|--------------|----------------------------|----------------------|
| | Parénquima de empalizada | Parénquima esponjoso |
| 15 | +++ | +++ |
| 30 | +++ | +++ |
| 120 | +++ | +++ |
| 240 | +++ | +++ |
| 360 | +++ | +++ |
| 480 | +++ | +++ |

+++ Presencia del 75 al 100 %, ++ presencia del 50 al 74 % de fluorescencia, + menos del 50 % de fluorescencia

Trejo-Téllez (2001) no diferenció de forma clara la ruta de penetración del fertilizante foliar más calcoflúor en hojas de pepino, contrario a lo obtenido por Nava-Sánchez *et al.* (2004), en hojas de cebolla, quienes si observaron absorción foliar de urea con este mismo colorante. En ambos casos la concentración de calcoflúor adicionada a la solución foliar fue de 0.5%; mientras que en esta investigación fue de 0.05%; esta concentración pudo ser muy baja y por ello no se obtuvieron resultados. Adicionalmente es importante considerar que la morfología de la estructura de la hoja de aguacate es distinta a la de pepino o cebolla; incluso es diferente entre variedades de esta misma especie (Mickelbart *et al.*, 2000). Estas diferencias permiten suponer que la movilidad a nivel foliar del calcoflúor es diferente entre especies.

No obstante, que no se tuvieron resultados sobre las rutas de penetración de B vía foliar, los hallazgos obtenidos en el experimento 2 de esta investigación, permiten afirmar que existió penetración foliar y se sugiere que ésta se realizó de forma pasiva al igual que en raíz, el cual es absorbido casi en su totalidad como H_3BO_3 sin disociar, fundamentalmente mediante mecanismos de flujo de masas (65%) y difusión (32%) (Alarcón, 2001). En fertilización foliar, Eichert y Goldbach (2010)

mencionan que el transporte inicial es vía floema. Los procesos no metabólicos y la formación de complejos de B no intercambiables con el citoplasma y la pared celular son un factor clave en la determinación de la absorción de B por las plantas (Brown y Hu, 1994).

6.2 Experimento 2. Ensayo de suministro foliar de boro

Los vegetales con deficiencia de boro pueden tener una amplia variedad de síntomas, dependiendo de la especie y la edad de la planta, aunque el primer síntoma suele ser la falta de crecimiento y el alargamiento anormal en las puntas de la raíz, junto con la inhibición de la síntesis de ADN y ARN. También se desactiva la división celular en el ápice del tallo y en las hojas más jóvenes (Jarma *et al.*, 2010). En este contexto, se seleccionaron como variables respuesta, las concentraciones de B, azúcares y aminoácidos en tejido foliar para evaluar el efecto de las aplicaciones foliares de B. Los resultados obtenidos son descritos a continuación

6.2.1 Concentración foliar de boro

En el primer muestreo (después de una aplicación foliar de B), el análisis de varianza indicó que el contenido de B total en hoja presentó diferencias estadísticas significativas entre tratamientos (Apéndice Cuadro 1A). Los valores de concentración de B en hoja encontrados oscilaron entre 0.148 y 0.203 mg g⁻¹ de materia seca (Figura 2), valores considerados como óptimos en huertos de aguacate cv. Hass con rendimientos superiores a 20 t ha⁻¹, según Maldonado *et al.* (2007). La prueba de comparación de medias muestra cuatro grupos; registrándose la menor concentración foliar de B en el tratamiento testigo; por el contrario, los mayores niveles de B se encontraron en los tratamientos con suministro foliar de 0.4 y 1.2 g de B L⁻¹, como se muestra en la Figura 2.

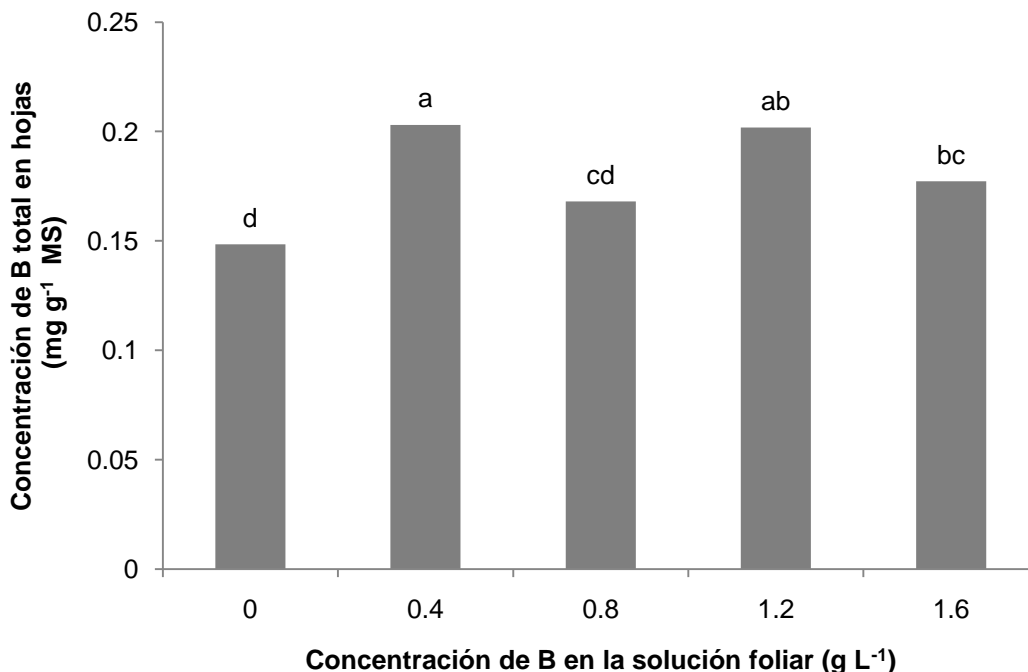


Figura 2. Concentración de B en hojas de aguacatero cv. Hass después de la primera aspersión foliar con soluciones con diferentes concentraciones de B. Medias con letras distintas son estadísticamente diferentes (Tukey, $\alpha=0.05$). MS = Materia seca.

Aunque se encontraron diferencias significativas entre tratamientos, según el Cuadro 2 todas las concentraciones se encuentran dentro del rango óptimo. De acuerdo con los resultados del primer muestreo se deduce que existió penetración foliar dado que los tratamientos en los que se aplicó B mostraron una concentración más alta de este elemento con respecto al control. Sin embargo, no se puede afirmar que la penetración está en función de la concentración de B aplicado.

En el segundo muestreo (15 días después de la segunda aplicación foliar de B), no se registraron diferencias estadísticas entre tratamientos (Apéndice Cuadro 2A). No obstante, es evidente la mayor concentración de B en hojas que fueron tratadas vía foliar con este elemento (Cuadro 8). En este muestreo, se observa

incremento en la concentración foliar de B sólo en el tratamiento testigo, en comparación con el primer muestreo realizado.

Cuadro 8. Concentración de B en hojas de aguacatero cv. Hass después de dos aplicaciones foliares con soluciones con distintas concentraciones de B.

| Concentración de B en la solución foliar (g L ⁻¹) | Concentración de B total en hojas (mg g ⁻¹) |
|--|--|
| 0.0 | 0.180 a [¶] |
| 0.4 | 0.192 a |
| 0.8 | 0.190 a |
| 1.2 | 0.200 a |
| 1.6 | 0.198 a |
| DMS [‡] | 0.0297 |

[¶]Medias con la mismas letras, son estadísticamente iguales (Tukey, $\alpha = 0.05$).

[‡]Diferencia mínima significativa

Al igual que en el primer muestreo todos los tratamientos tienen concentraciones que se ubican dentro del intervalo óptimo según Maldonado *et al.* (2007), todos los valores superan el máximo valor obtenido de 120.1 mg Kg⁻¹ con base a materia seca, al hacer aplicaciones de boro al suelo en plantas de aguacatero con un año de edad (Castillo, 2007). Cabe mencionar que los valores mostrados en el Cuadro 2 son para árboles en producción por lo que estos valores podrían ser excesivos para los árboles utilizados en esta investigación, los cuales tenían 2.5 años de edad.

En la Figura 3 se presentan las concentraciones foliares de B determinadas en el último muestreo (después de tres aspersiones foliares), las cuales son diferentes estadísticamente entre tratamientos (Apéndice Cuadro 3A). En estos resultados se observa una relación positiva entre la concentración foliar de B y la concentración suministrada vía foliar dentro del intervalo de 0 a 1.2 g L⁻¹. Las hojas tratadas con la dosis más alta de B evaluada en esta investigación (1.6 g L⁻¹) mostraron concentraciones de B inferiores a las de las hojas de árboles testigo.

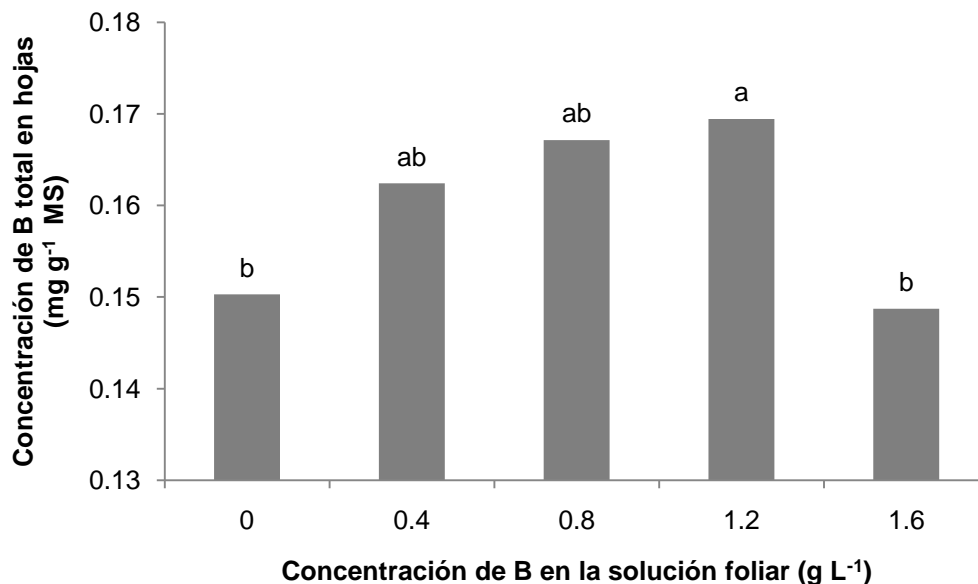


Figura 3. Concentración de B en hojas de aguacatero cv. Hass después de tres aspersiones foliares con soluciones con distintas concentraciones de B.

Medias con letras distintas son estadísticamente diferentes (Tukey, $\alpha = 0.05$). MS = Materia Seca.

Si bien se observó en los muestreos 2 y 3, que la concentración de B en hoja se incrementa con la aplicación foliar de este elemento; no se observan incrementos en las concentraciones de B en hoja entre muestreos en el mismo tratamiento. Estos resultados quizá puedan deberse al rápido transporte de B hacia otras partes de la planta; en este caso particular, probablemente el boro asperjado en los dos últimos muestreos se movilizó hacia las yemas florales que los árboles estaban desarrollando, como lo mencionan Sotomayor *et al.* (2010), quienes encontraron en árboles de kiwi las máximas concentraciones de B entre 24 y 48 h en las hojas tratadas y un incremento de B en brotes florales entre 24 y 96 h, con lo que demostraron la rápida movilidad del boro de las hojas hacia las flores.

En los resultados del muestreo uno, las yemas florales estaban más pequeñas y tenían una demanda mucho menor, lo que permitió una diferencia entre

tratamientos; sin embargo, en los valores del muestreo tres se observa que son menores que los del muestreo dos por lo que se deduce que las yemas florales estaban más desarrollados y por lo tanto la demanda era mayor. Esto explica las diferencias muy pequeñas entre tratamientos.

6.2.2 Concentración foliar de carbohidratos

La concentración de carbohidratos en hoja no presentó diferencias estadísticas significativas entre tratamientos en ninguno de los tres muestreos (Apéndice Cuadros 4A a 6A); en el Cuadro 9 se muestran los valores obtenidos.

Cuadro 9. Carbohidratos totales en hojas de aguacatero cv. Hass fertilizadas vía foliar con diferentes concentraciones de B.

| Concentración de B en la solución foliar (g L ⁻¹) | Carbohidratos totales (mg g ⁻¹ MF) | | |
|---|---|------------|------------|
| | Muestreo 1 | Muestreo 2 | Muestreo 3 |
| 0.0 | 39.318 a [¶] | 44.985 a | 62.344 a |
| 0.4 | 36.728 a | 40.215 a | 48.882 a |
| 0.8 | 36.779 a | 42.292 a | 60.908 a |
| 1.2 | 35.497 a | 40.882 a | 62.933 a |
| 1.6 | 33.574 a | 40.138 a | 63.267 a |
| DMS [‡] | 9.0558 | 7.8523 | 18.768 |

[¶]Medias con la misma letra en cada columna, indican que no existen diferencias estadísticas significativas (Tukey, $\alpha \leq 0.05$). MF = Materia fresca.

[‡]Diferencia mínima significativa

Es importante destacar, que a pesar de que no existen diferencias estadísticas entre tratamientos, en los dos primeros muestreos las mayores concentraciones de carbohidratos en hojas se registraron en el tratamiento testigo. Estos resultados son consistentes con otros obtenidos en otras investigaciones.

Bajo deficiencia de B los productos de asimilación formados en las hojas son conducidos en forma deficiente, de tal modo que se presenta un déficit de azúcares en los tejidos meristemáticos de las raíces y conos de crecimiento de las partes superiores de la planta, mientras que en las hojas fotosintéticamente activas se acumulan los productos, los cuales son transportados como complejos (azúcar-boratos) (Alcántar *et al.*, 2007).

Por otra parte, la reducción en la síntesis de azúcares en hojas ha sido reportada como consecuencia de la deficiencia de B. Tal es el caso de Kastori *et al.* (1995) quienes reportaron que la deficiencia de B en girasol causa un decremento en la capacidad de asimilación de O₂ y CO₂; debido al daño causado en el proceso fotosintético, almidones y azúcares fueron acumulados por un corto periodo en hojas deficientes en B, indicando una reducción en la translocación de fotosintatos hacia órganos fuente. Asimismo, la deficiencia de B durante el crecimiento temprano en algodón redujo significativamente la exportación de carbohidratos no estructurales desde la hoja hacia el fruto (Oosterhuis y Zhao, 2002).

6.2.3 Concentración foliar de aminoácidos

La concentración de aminoácidos en hoja se presenta en el Cuadro 10. Los análisis de varianza de los resultados obtenidos en el primer y tercer muestreo, no mostraron diferencias estadísticas entre tratamientos (Tukey, $\alpha \leq 0.05$) (Apéndice Cuadros 7A y 9A); en el muestreo 2 se observan diferencias entre el tratamiento consistente en la aplicación foliar de 1.6 g B L⁻¹ y el tratamiento testigo.

Cuadro 10. Concentración total de aminoácidos en hojas de aguacatero cv. Hass fertilizadas vía foliar y sometidas a diferentes concentraciones de B.

| Concentración de B en la solución foliar (g L ⁻¹) | Concentración de aminoácidos (μM g ⁻¹) | | |
|---|--|------------|------------|
| | Muestreo 1 | Muestreo 2 | Muestreo 3 |
| 0.0 | 33.11 a [¶] | 29.08 b | 29.87 a |
| 0.4 | 39.81 a | 36.85 ab | 34.21 a |
| 0.8 | 36.16 a | 30.66 ab | 32.87 a |
| 1.2 | 39.99 a | 35.04 ab | 29.87 a |
| 1.6 | 40.36 a | 37.74 a | 30.81 a |
| DMS [¥] | 12.093 | 8.5517 | 6.0164 |

[¶]Medias con letras distintas en cada columna, son estadísticamente diferentes (Tukey, α= 0.05).

[¥]Diferencia mínima significativa

Se observó que la concentración de aminoácidos disminuyó a través de cada muestreo, comportándose de la misma manera que el contenido total de B, por lo que se sugiere que al igual que en el caso de los carbohidratos, los aminoácidos fueron transportados a los puntos de demanda que en este caso fueron las yemas florales.

La influencia del B sobre el proceso de asimilación de N en plantas superiores ha sido reportada en distintas especies. En tabaco, este elemento incrementa la asimilación de amonio y en consecuencia, se tiene una progresiva acumulación de aminoácidos y proteínas (López-Lefebvre *et al.*, 2002). Asimismo, Cakmak *et al.* (1995) demostraron depleción en el contenido de aminoácidos en hojas de girasol deficientes en boro. Por el contrario, en jitomate sometido a toxicidad de boro, también se produjo un incremento en la concentración de aminoácidos en hojas (Cervilla, 2009).

Contrario a los resultados obtenidos en esta investigación y a los antes referidos, Kersten *et al.* (1993), encontraron que en especies de *Prunus*, el suministro de B

aumentó el contenido total de aminoácidos pero no hubo efecto en el contenido de azúcares totales y reductores.

Al aumentar la concentración de aminoácidos se redujo la concentración de proteínas solubles. Esta disminución de proteínas y N orgánico reportada en hojas de tomate sometidas a exceso de B, junto con el incremento de la actividad GS y de la concentración de aminoácidos fue explicada por la removilización hacia los tejidos meristemáticos (Cervilla, 2009).

6.2.4 Grosor de pared celular

6.2.4.1 Grosor de pared celular en médula del tallo del brote

El grosor de pared celular en la médula del tallo del brote presentó diferencias estadísticas significativas (Tukey, $\alpha \leq 0.05$) (Apéndice Cuadro 10A) entre los tratamientos. La prueba de comparación de medias indica que los tratamientos con el suministro foliar de B de 1.2 y 1.6 g L⁻¹ fueron los que tuvieron la pared con mayor grosor de 15.77 y 15.17 μm , respectivamente. El tratamiento con 0.8 g L⁻¹ fue el intermedio con 10.94 μm ; mientras que el tratamiento de 0.4 g L⁻¹ con un grosor 8.99 μm no fue diferente estadísticamente al tratamiento testigo en el cual se obtuvo un grosor promedio de 8.89 μm (Figura 4).

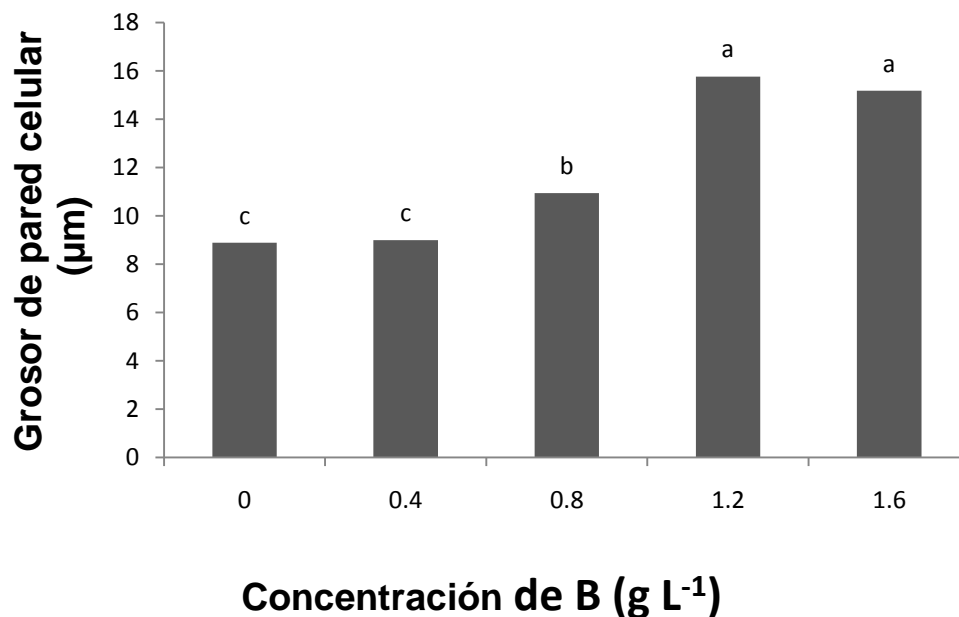


Figura 4. Grosor de pared celular en médula de brotes de aguacatero cv. Hass fertilizadas vía foliar con diferentes concentraciones de B.

Medias con letras distintas son estadísticamente diferentes (Tukey, $\alpha \leq 0.05$).

En las imágenes de la Figura 5 se aprecia la similitud en el grosor de la pared celular entre el tratamiento con menor concentración de B (0.4 g L⁻¹) y el testigo; es decir, el suministro foliar de B a una concentración de 0.4 g L⁻¹ no tiene efecto en el grosor de pared celular en médula. Se observa claramente los cambios de coloración rosa en los cortes fertilizados vía foliar con concentraciones de 1.2 y 1.6 g L⁻¹; esta coloración indica la presencia de fenoles.

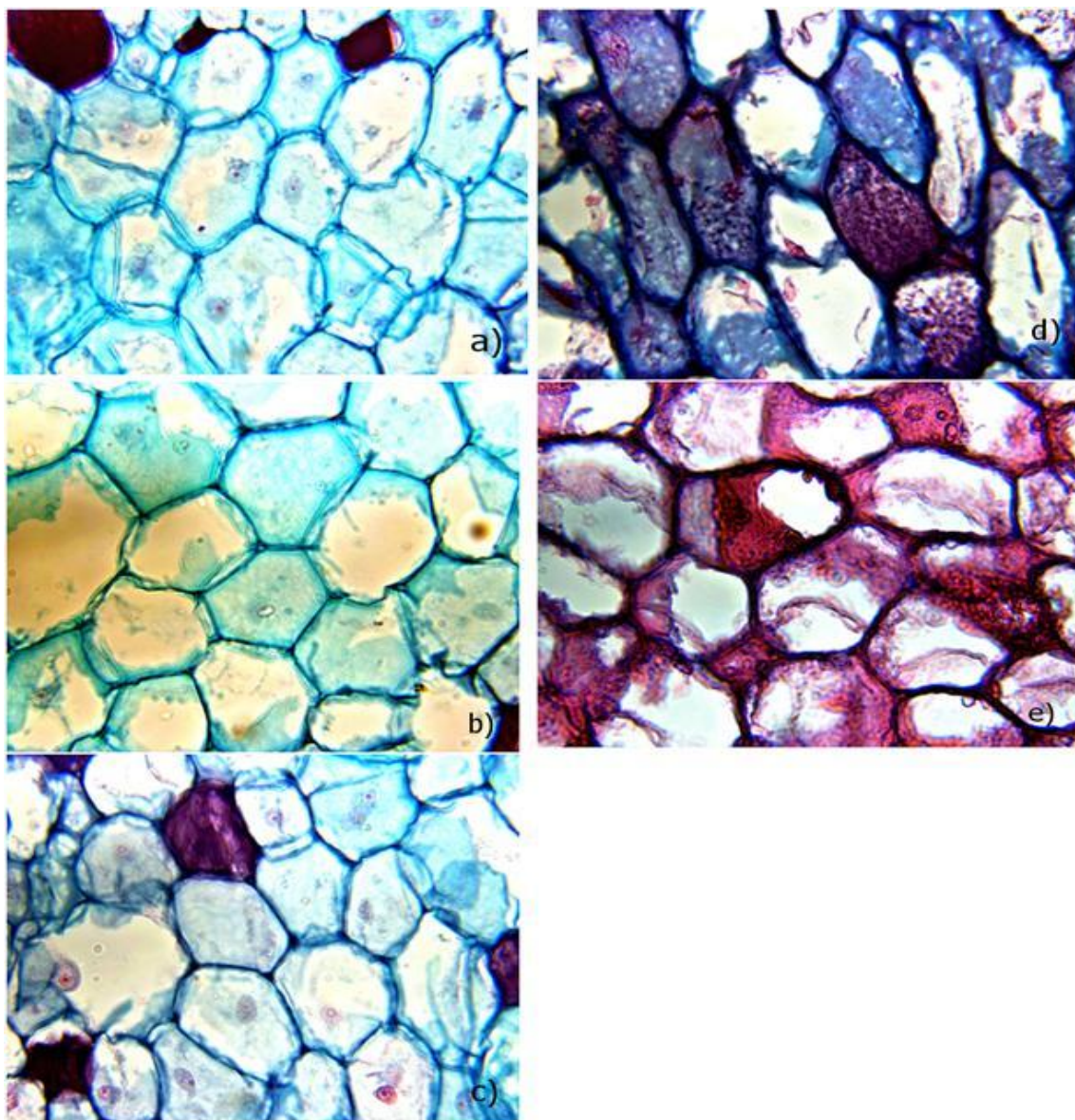


Figura 5. Secuencia fotográfica de cortes de médula en parafina con un grosor de 10 μm en brotes de aguacatero fertilizados vía foliar con distintas concentraciones de B. Cortes observados al microscopio de luz (40 X) que ilustran el grosor de la pared celular. a) Corte de médula de brotes sin aplicación de foliar de B. b) Corte de médula de brotes asperjados con 0.4 g de B L^{-1} . c) Corte de médula de brotes asperjados con 0.8 g de B L^{-1} . d) Corte de médula de brotes asperjados con 1.2 g de B L^{-1} . e) Corte de médula de brotes asperjados con 1.6 g L^{-1} .

La deficiencia de B provocó ramas quebradizas y cortas en plantas de uchuva (Martínez *et al.*, 2009) por lo que hacer aplicaciones de B en árboles de aguacatero para aumentar el grosor de pared celular en médula sin llegar al grado de toxicidad es benéfico principalmente en ramas ya que proporciona mayor resistencia para soportar el peso de la producción.

6.2.4.2 Grosor de pared celular en corteza

En el análisis de varianza (Tukey, $\alpha \leq 0.05$) (Apéndice Cuadro 11A) realizado con los resultados de la medición del grosor de pared celular en corteza del tallo se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos. En la Figura 6 observamos que el tratamiento consistente en la aspersion foliar de B en la concentración más alta (1.6 g L^{-1}), tuvo la pared celular más gruesa ($16.02 \text{ }\mu\text{m}$), seguido del tratamiento con fertilización foliar de B de 1.2 g L^{-1} con un grosor de $14.47 \text{ }\mu\text{m}$; el tratamiento con la aspersion de $0.8 \text{ g de B L}^{-1}$ estuvo en tercer lugar al tener valores de $10.86 \text{ }\mu\text{m}$. Al igual que en los resultados del grosor de la pared celular en las células de la médula, la menor concentración foliar de B suministrada en este experimento (0.4 g L^{-1}) fue estadísticamente igual al testigo, con valores de 8.97 y $8.72 \text{ }\mu\text{m}$, respectivamente.

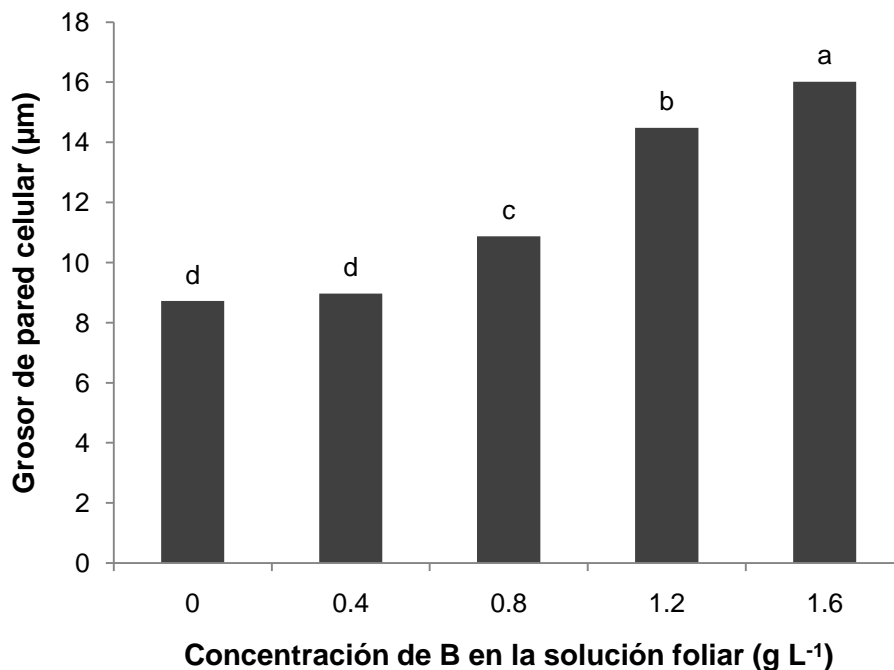


Figura 6. Grosor de pared celular en corteza de brotes de aguacatero cv. Hass fertilizadas vía foliar con diferentes concentraciones de B.

Medias con letras distintas son estadísticamente diferentes (Tukey, $\alpha \leq 0.05$).

El efecto del B sobre pared celular en corteza es evidente; observándose una relación positiva entre éstos; es decir, a medida que aumentó la concentración foliar de B suministrada también incrementó el grosor de la pared celular en corteza. En la Figura 7 se observan los grosores de la pared celular en corteza en función de los tratamientos aplicados.

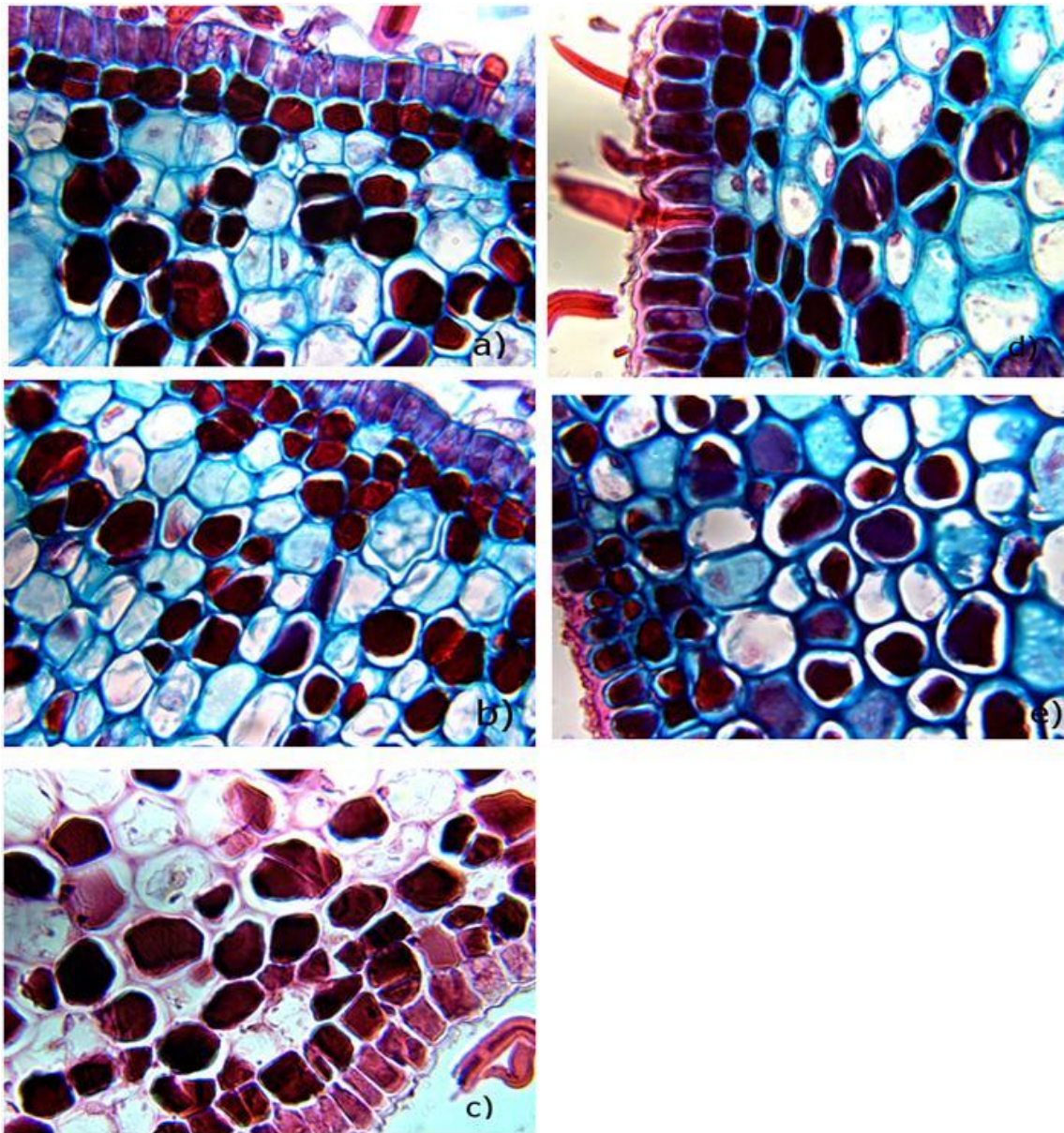


Figura 7. Secuencia fotográfica de cortes de corteza en parafina con un grosor de 10 μm en brotes de aguacatero fertilizados vía foliar con distintas concentraciones de B. Cortes observados al microscopio de luz (40 X) que ilustran el grosor de la pared celular. a) Corte de corteza de brotes sin aplicación foliar de B. b) Corte de corteza de brotes asperjados con 0.4 g B L⁻¹. c) Corte de corteza de brotes asperjados con 0.8 g B L⁻¹. d) Corte de corteza de brotes asperjados con 1.2 g B L⁻¹. e) Corte de corteza de brotes asperjados con 1.6 g B L⁻¹.

Un mayor grosor de pared celular en las células de la corteza puede favorecer a los árboles dado que incrementan en ellos la resistencia a patógenos. Adicionalmente a que el B incrementa el grosor de pared celular, este elemento es importante en la síntesis de fenoles y lignina. La deficiencia aguda y prolongada de B en aguacatero cv. Hass ha sido asociada con la incidencia de chancro bacteriano. Esta enfermedad puede ser causada por las bacterias *Xanthomonas campestris* o *Pseudomonas syringae* y comúnmente ataca los troncos y las ramas (Salazar, 2002). La deficiencia de B provoca la acumulación de azúcares y la presencia de paredes menos resistentes lo que incrementa la susceptibilidad del hospedero (Esperanza *et al.*, 2006).

Se observan una gran cantidad de fenoles (coloración rojiza en las fotografías) en las células de la médula y en las de la corteza, principalmente en los tratamientos con mayor concentración de B, lo que nos indica que el B también influyó en la síntesis de fenoles, mismos que son benéficos para el árbol. Los fenoles tienen varias funciones importantes en la planta, entre las más características son las relaciones químicas de las plantas con su entorno, las plantas sintetizan polifenoles que son tóxicos para otras plantas, insectos y microorganismos (Palazón *et al.*, 2001).

El coeficiente de correlación de Pearson fue de 0.6979 que indica una relación positiva alta entre los grosores de pared celular en células de la médula y de las de corteza con un nivel de significancia menor a 0.0001; es decir, al aumentar el grosor en médula también incrementa el grosor en la corteza.

No se identificaron síntomas de deficiencia en las células de corteza ni en las células de la médula del tallo del brote en ninguno de los tratamientos, debido a que todas las concentraciones de boro total se encontraron dentro del rango óptimo; Castillo (2007), reporto que única evidencia de deficiencia de B en cortes longitudinales brotes fue la presencia de tricomas rotos. Es importante mencionar que a partir del tratamiento 1.2 g L^{-1} se observaron algunas hojas con quemaduras leves.

VII. CONCLUSIONES

Existió penetración foliar pero debido a la fluorescencia natural de la hoja no se pudo distinguir la ruta que siguió el fertilizante ni el tiempo que tardó en absorberse, se sugiere que la penetración fue de forma pasiva al ser neutra la molécula de H_3BO_3 .

A medida que incrementa la concentración de B en la solución foliar aumenta el grosor de la pared celular tanto en médula del tallo del brote como en corteza con lo que se confirma la función estructural del boro en la pared celular. No se cubrió el objetivo de identificar deficiencias a nivel celular.

No se encontraron efectos significativos de la aplicación foliar de B sobre el contenido de carbohidratos en ninguno de los tres muestreos y en aminoácidos solo existieron diferencias entre el testigo y la concentración de 1.6 g L^{-1} en el segundo muestreo.

Los resultados de B total no fueron consistentes para afirmar que a mayor contenido de boro en la solución foliar se incrementa su contenido en el tejido foliar.

VIII. LITERATURA CITADA

- Acosta, Z. C. 1991. Mecanismos de absorción foliar de nutrimentos. Folleto. Universidad Autónoma Chapingo, México.
- Alarcón, V. A. L. 2001. El boro como nutriente esencial. Revista Horticultura ISSN 1132-2950, 155:36-46.
- Albornoz, F., A. Torres, M. L., Tapia y E. Acevedo. 2007. Cultivo de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) hidropónico con agua desalinizada y desborificada en el valle de lluta. Idesia 25(2): 73-80.
- Alcántar G., G. y M. Sandoval V. 1999. Manual de análisis químico de tejido vegetal. Publicación especial 10. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A. C. Chapingo, México.
- Alcántar, G. G., L. I. Trejo-Téllez, L. Fernández P. y M. de las N. Rodríguez M. 2007. *In*: Alcántar G., G. y L. I. Trejo-Téllez (eds.). Nutrición de cultivos. Ed. Mundi-Prensa. México. pp. 8-47
- Anacafé. 2004. Cultivo del aguacate. En línea. <http://portal.anacafe.org/Portal/Documents/Documents/2004-12/33/5/Cultivo%20de%20Aguacate.pdf>. Consultado el 27 de abril de 2010 en
- Asad, A., F. P. C. Blamey and D. G. Edwards. 2003. Effects of Boron Foliar Applications on Vegetative and Reproductive Growth of Sunflower. Ann. Bot. 92: 565-570.
- Bonilla, I., D. Blevins and L. Bolaños. 2009. Essay 5.2. Boron Functions in Plants: Looking Beyond the Cell Wall. *In*: Plant Physiology On line. <http://4e.plantphys.net/article.php?ch=&id=403>. Chapter 5. Mineral Nutrition. Taiz L. and Zeiger E. (eds.). Consultado el 24 de enero de 2010

- Brown, P. H. and H. Hu. 1994. Boron uptake by sunflower, and squash and cultured tobacco cells. *Physiol. Plantarum* 91(3): 435-441.
- Brown, P. H. and H. Hu. 1996. Phloem Mobility of Boron is Species Dependent: Evidence for Phloem Mobility in Sorbitol-rich Species. *Ann. Bot.* 77: 497-505.
- Brown, P. H. and H. Hu. 1998. Boron mobility and consequent management in different crops. *Better Crops* 82(2): 28-31.
- Cakmak, I., H. Kurz and H. Marschner. 1995. Short-term effects of boron, germanium and high light intensity on membrane permeability in boron deficient leaves of sunflower. *Physiol. Plantarum* 95: 11-18.
- Castillo V., A. 2007. Nutrición con boro en aguacate: aspectos en planta cv. Hass y andosoles de Michoacán. Tesis doctoral. Colegio de Posgraduados. Texcoco, México.
- Cervilla M., L. M. 2009. Respuesta fisiológica y metabólica a la toxicidad por boro en plantas de tomate. Estrategias de tolerancia. Tesis doctoral. Universidad de Granada. España.
- Chamel A. R., A. M. Andréani and J. F. Eloy. 1981. Distribution of foliar-applied boron measured by spark-source mass spectrometry and laser-probe mass spectrography. *Plant Physiol.* 67: 457-459.
- Eichert, T. and H. E. Goldbach. 2008. Equivalent pore radii of hydrophilic foliar uptake routes in stomatous and astomatous leaf surfaces– further evidence for a stomatal pathway. *Physiol. Plantarum* 132: 491–502.
- Eichert, T. and H. E. Goldbach. 2010. Transpiration rate affects the mobility of foliar-applied boron in *Ricinus communis* L. cv. Impala. *Plant Soil* 328: 165-174.

- Esperanza, A. S., J. C. Menjivar F. y N. V. Pinareque G. 2006. Relación entre la nutrición mineral y la severidad del daño ocasionado por pudrición blanca en cebolla de bulbo. *Acta Agron.* 55(4): 21-28.
- Farber, B. 2005. Little evidence to support the use of foliar applied nutrients in avocado. *Topics in Subtropics Newsletter* 3(3): 1-4.
- Fernández, V. and T. Eichert. 2009. Uptake of hydrophilic solutes through plant leaves: current state of knowledge and perspectives of foliar fertilization. *Cr. Rev. Plant Sci.* 28: 36-68.
- Financiera Rural. 2009. Monografía de aguacate. En línea. <http://www.financierarural.gob.mx/informacionsectorrural/Documents/Monografias/Microsoft%20Word%20-%20MONOGRAFIA%20AGUACATE-octubre.pdf>. Consultado el 17 de abril de 2010.
- Gardiazabal, I. F. 2004. Riego y nutrición en paltos. 2° Seminario Internacional de Paltos. 29 Septiembre – 1 Octubre. Sociedad Gardiazabal y Magdahl Ltda. Quillota, Chile.
- Geiger, M., P. Walch-liu, C. Engels, J. Harnecker, E. D. Schulze, F. Ludewing, U. Sonnewald, W. R. Scheible and M. Stitt. 1998. Enhanced carbon dioxide leads to a modified diurnal rhythm of nitrate reductase activity and higher levels of amino acids in young tobacco plants. *Plant Cell Environ.* 21: 253-268.
- Goldbach, H. E. and A. M. Wimmer. 2007. Boron in plants and animals: Is there a role beyond cell-wall structure. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 170: 39-48.
- González-Fontes, A., J. Rexach, M. A. Navarro-Gochicoa, M. B. Herrera-Rodríguez, V. M. Beato, J. M. Maldonado and J. J. Camacho-Cristóbal. 2008. Is boron involved solely in structural roles in vascular plants? *Plant Signal. Behav.* 3(1): 24-26.

- González, G. J., J. Menéndez C. y R. De Prado A. 1999. Factores que afectan la eficacia del glifosato. *Revista Agropecuaria* 68(799): 146-149.
- Ishii, T., Matsunaga, T. and Hayashi, N. 2001. Formation of Rhamnogalacturonan II-Borate Dimer in Pectin Determines Cell Wall Thickness of Pumpkin Tissue. *Plant Physiol.* 126: 1698-1705.
- Jarma, O. A de J., Combatt, C. E. M. y Cleves L., J. A. 2010. Aspectos nutricionales y metabolismo de *Stevia rebaudiana* (Bertoni). Una revisión. *Agronomía Colombiana* 28(2): 199-208.
- Ju-Hyun Y., He-Kyoung L. Gyung-Ja C. Kwang-Yun C and Jeong-Han K. 2001. A new method for assessing foliar uptake of fungicides using Congo Red as a tracer. *Pest Manag. Sci.* 57(6): 564-569.
- Kastori, R., M. Plesničar, D. Panković and Z. Sakać. 1995. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence and soluble carbohydrates in sunflower leaves as affected by boron deficiency. *J. Plant Nutr.* 18: 1751-1763.
- Kersten, E., A. A. Lucchesi e L. E. Gutierrez. 1993. Efeitos do boro e zinco no teor de carboidratos solúveis, aminoácidos totais e no enraizamento de estacas de ramos de ameixeira (*Prunus salicina* Lindl). *Sci. Agric.* 50(1): 13-18.
- Kirkby, E. A. and V. Römheld. 2007. Micronutrients in plant physiology: functions, uptake and mobility. *Proceedings* 543, The International Fertilizer Society, P. O. Box., York, YO325YS, UK.
- Koch, K., K. D. Hartmann, L. Schreiber, W. Barthlott, and C. Neinhuis. 2006. Influences of air humidity during the cultivation of plants on wax chemical composition, morphology and leaf surface wettability. *Environ. Exp. Bot.* 56(1): 1-9.
- Lallana, M. C., C. E. Billard, J. H. Elizalde y V. H. Lallana. 2006. Breve revisión sobre características de la cutícula vegetal y penetración de herbicidas. *Ciencia, Docencia y Tecnología* 17(33): 229-241.

- López C. M. de L., J. Márquez G. y G. Murguía S. 2005. Técnicas para el estudio del desarrollo de las angiospermas. Libro de laboratorio 2^{da} edición. UNAM. 178 p.
- López-Lefebvre, L. R., J. M. Ruiz, R. M. Rivero, P. C. García, E. Sánchez and L. Romero. 2002. Supplemental boron stimulates ammonium assimilation in leaves of tobacco plants (*Nicotiana tabacum* L.). *Plant Growth Regul.* 36: 231-236.
- Malavé, A. A. del C. y M. P. E. Carrero. 2007. Desempeño funcional del boro en las plantas. *Revista Científica UDO Agrícola* 7(1): 1-14.
- Maldonado-Torres, R., M. E. Álvarez-Sánchez, G. Almaguer-Vargas, E. F. Barrientos-Priego y R. García-Mateos. 2007. Estándares nutrimentales para aguacatero 'Hass'. *Rev. Chapingo Ser. Horticultura* 13(1): 103-108.
- Marcelli, B. R., T. M. M. F. Giné and A. Enedi B. 2007. Absorption of foliar sprayed boron and its translocation in the citrus plants when applied at different phenological phases. *In: Xu, F., H. E. Goldbach, P. H. Brown, R. W. Bell, T. Fujiwara, C. D. Hunt, S. Goldberg, L. Shi (eds.). Advances in plant and animal boron nutrition.* Ed. Springer. pp. 125-131.
- Marschner, H. 1995. *Mineral Nutrition of Higher Plants.* Academic Press. London. 889 p
- Martínez, F. E., J. Sarmiento, G. Fischer y F. Jiménez. 2008a. Efecto de la deficiencia de N, P, K, Ca, Mg y B en componentes de producción y calidad de la uchuva (*Physalis peruviana* L.). *Agronomía Colombiana* 26(3): 389-398.
- Martínez, F. E., J. Sarmiento, G. Fischer y F. Jiménez. 2009. Síntomas de deficiencias de macronutrientes y boro en plantas de uchuva (*Physalis peruviana* L.). *Agronomía Colombiana* 27(2): 169-178.

- Martínez, M. A., T. I. Alía, G. S. Valle, M. T. Colinas L., V. López M., S. Bautista B., M. Andrade R., O. G. Villegas T y S. D. Guillén 2008b. Comportamiento de frutos de zapote mamey (*Pouteria sapota*) en atmósferas con bajo O₂ y moderado CO₂. Rev. Fitotec. Mex. 31(3): 53-59.
- Mickelbart, V. M., R. Miller, S. Parry, M. L. Arpaia and R. Heath. 2000. Avocado leaf surface morphology. California Avocado Society Yearbook 84: 139-150.
- Montoya J. C., A. Bono, M. Barraco y M. Díaz-Zorita. 2003. Boro, un nutriente que crea incertidumbre: experiencias de fertilización en la región de Pampeana. Boletín de divulgación técnica N° 78. ISSN 0325-2167.
- Moore S. and W. H. Stein. 1954. A modified ninhydrin reagent for the photometric determination of amino acids and related compounds. J. Biol. Chem. 221: 893-906.
- Nava-Sánchez R., Almaguer-Vargas G., Pérez-Grajales M., Maldonado-Torres R. y Cárdenas-Soriano E. 2004. Fertilización foliar en cebolla. Rev. Chapingo Ser. Horticultura 10(2): 159-163.
- O'Neill M. A., T. Ishii, P. Albersheim and A. G. Darvill. 2004. Rhamnogalacturonan II: Structure and Function of a Borate Cross-Linked Cell Wall Pectic Polysaccharide. Annu. Rev. Plant Biol. 55: 109-39.
- Oosterhuis, D. M. and D. Zhao. 2002. Effect of boron deficiency on the growth and carbohydrate metabolism of cotton. Dev. Plant Soil Sci. 92: 166-167
- Palazón, J., R. M. Cusidó y C. Morales. 2001. Metabolismo y significación biológica de los polifenoles del vino. Revista ACE de Enología. En línea. http://www.acenologia.com/ciencia55_2.htm. Consultado 25 de febrero de 2011.
- Pineda G.E. y E. Castro M. 2008. El aguacate en México, origen y amenazas. Revista ciencia y desarrollo. 34(225):16-22

- PROMECAFE, 1988. Curso regional sobre nutrición mineral de café. 7-18 de noviembre, Costa Rica.
- Rodríguez, G., M. J., M. M. De la Fuente y E. Muñoz C. 2002. Toxicidad del boro en las plantas. Encuentros en la biología. ISSN 1134-846, N°. 82.
- Rodríguez M., M. 1997. Fertilización foliar en el cultivo del tomate en condiciones de invernadero Montecillo, México. Tesis de Doctor en Ciencias, Colegio de Postgraduados, Montecillo, México.
- Rodríguez Mendoza, M. N., E. Cárdenas S., G. Alcántar, J. Etchevers B., A. Aguilar Santelises, M. T. Colinas de León y J. A. Santizo R. 1998. Penetración de un fertilizante foliar en tomate *Lycopersicon esculentum*. In: Proceedings of the XVI World Congress of Soil Science. Montpellier, France.
- Salas, R., H. Soto y E. Molina. 1991. Síntomas visuales de deficiencias nutricionales en *Dracaena deremensis* "Warneckii" mediante la técnica de cultivo en solución nutritiva. Agronomía Costarricense 15(1/2): 129-134.
- Salazar, G. S. 2002. Nutrición del aguacate principios y aplicaciones. INPOFOS, INIFAP. Querétaro, México.
- Sandoval, Z. E. 2005. Técnicas aplicadas al estudio de la anatomía vegetal. Instituto de Biología. Colección: Cuadernos del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- SEMARNAT. 2002 Norma oficial mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000 que estable las especificaciones de fertilidad, salinidad, y clasificación de suelos estudio muestreo y análisis En línea. <http://www.semarnat.gob.mx/leyesynormas/Normas%20Oficiales%20Mexicanas%20vigentes/NOM-021-RECENAT-2000.pdf>. Consultado el 28 de marzo de 2010.

- Smith, T. E., P. J. Hofman, R. A. Stephenson, C. J. Asher and S. E. Hetherington. 1997. Improving boron nutrition improves "Hass" avocado fruit size and quality. *In*: Cutting, J. G. (Ed.). Proceedings from Conference '97: Searching for Quality. Joint Meeting of the Australian Avocado Grower's Federation, Inc. and NZ Avocado Growers Association, Inc., 23-26 September. pp. 131-137.
- Snyder, C. S. 1999. Fertilización foliar con nitrógeno y potasio en algodón. *Informaciones Agronómicas*. 34:6-10.
- Soria, I. N. 2008. Nutrición foliar y defensa natural. *In*: XI congreso ecuatoriano de la ciencia del suelo. Quito, 29-31 de octubre. pp. 1-11.
- Sotomayor, C., P. Norambuena and R. Ruiz. 2010. Boron dynamics related to fruit growth and seed production in kiwifruit (*Actinidia deliciosa*, cv. Hayward). *Cien. Inv. Agr.* 37(1): 133-141.
- Tanakata, M., I. S. Wallace, J. Takano, D. M. Roberts and T. Fujiwara. 2008. NIP6;1 Is a Boric Acid Channel for Preferential Transport of Boron to Growing Shoot Tissues in Arabidopsis. *Plant Cell* 20: 2860-2875.
- Téliz O. D y A. Mora A. 2007. El aguacate y su manejo integrado. Ed. Mundi-Prensa México, S. A. de C. V.
- Trejo-Téllez, L. I. 2001. Fertilización foliar específica en tres tipos de suelo. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México.
- Trejo-Téllez, L. I., M. N. Rodríguez M. y G. Alcántar G. 2007. Fertilización foliar. *In*: Alcántar G., G. y L. I. Trejo-Téllez (eds.). Nutrición de cultivos. Ed. Mundi-Prensa. pp. 236-271.
- Trinidad S. A. y D. Aguilar M. 1999. Fertilización foliar, un respaldo importante en el rendimiento de los cultivos. *Terra* 17(3): 247-255.
- Val, F. J. 2005. Aplicaciones foliares para la nutrición de los frutales de pepita. *Vida rural* ISSN 1133-8938, N° 215: 34-44.

- Vargas, A., F. Arias, E. Serrano y O. Arias M. 2007. Toxicidad de boro en plantaciones de banano (*Musa AAA*) en Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 31(2): 21-29.
- Vargas-Calvo, A. 2009. Síntomas asociados con altas concentraciones de boro en rambután (*Nephelium lappaceum*). *Agronomía Mesoamericana* 20(1): 121-126.
- Whiley, A. W., I. E. Smith, B. N. Wolstenholme y J. B. Saranah, 1996. Boron nutrition of avocados. *South African Avocado Growers' Association Yearbook* 19:1-7.
- Wimmer, M. A. and H. E. Goldbach. 1999. A miniaturized curcumin method for the determination of boron in solutions and biological samples. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 162(1): 15-18.
- Wu, W. Y. and G. H. Oberly. 1991. Boron uptake by peach leaf slices. *J. Plant Nutr.* 14(8): 867-881.
- Xu, J. M., K. Wang R., Y. A. Yang y L. B. Huang. 2001. Soil boron fractions and their relationship to soil properties. *Soil Sci. Soc. Am.* 65: 133-138.

APÉNDICE A

Cuadro 1A. Análisis de varianza de B total en hojas de aguacate cv. Hass correspondientes al primer muestreo.

| Fuente | GL | SC | CM | F-Valor | Pr>F |
|----------------|-----------|------------|------------|----------------|----------------|
| Modelo | 4 | 0.01508114 | 0.00377029 | 14.31 | <.0001 |
| Error | 30 | 0.00790200 | 0.00026340 | | |
| Total Correcto | 34 | 0.02298314 | | | |
| R-cuadrado | CV | Raíz MSE | Media | | |
| 0.656183 | 9.030780 | 0.016230 | 0.179714 | | |

GL: Grados libertad, SC: Suma de cuadrados, CM: cuadrados de la media.

Cuadro 2A. Análisis de varianza de B total en hojas de aguacate cv. Hass correspondientes al segundo muestreo.

| Fuente | GL | SC | CM | F-Valor | Pr>F |
|----------------|-----------|------------|------------|----------------|----------------|
| Modelo | 4 | 0.00178326 | 0.00044581 | 1.22 | 0.3242 |
| Error | 30 | 0.01098829 | 0.00036628 | | |
| Total Correcto | 34 | 0.01277154 | | | |
| R-cuadrado | CV | Raíz MSE | Media | | |
| 0.139627 | 9.973824 | 0.019138 | 0.019138 | | |

GL: Grados libertad, SC: Suma de cuadrados, CM: cuadrados de la media.

Cuadro 3A. Análisis de varianza de B total en hojas de aguacate cv. Hass correspondientes al tercer muestreo.

| Fuente | GL | SC | CM | F-Valor | Pr>F |
|----------------|-----------|------------|------------|----------------|----------------|
| Modelo | 4 | 0.00256726 | 0.00064181 | 4.52 | 0.0056 |
| Error | 30 | 0.00425514 | 0.00014184 | | |
| Total Correcto | 34 | 0.00682240 | | | |
| R-cuadrado | CV | Raíz MSE | Media | | |
| 0.376298 | 7.462143 | 0.011910 | 0.159600 | | |

GL: Grados libertad, SC: Suma de cuadrados, CM: cuadrados de la media.

Cuadro 4A. Análisis de varianza de carbohidratos totales en hojas de aguacate cv. Hass correspondientes al primer muestreo.

| Fuente | GL | SC | CM | F-Valor | Pr>F |
|----------------|-----------|-------------|------------|----------------|----------------|
| Modelo | 4 | 14.43124450 | 3.60781113 | 1.15 | 0.3702 |
| Error | 15 | 46.95333350 | 3.13022223 | | |
| Total Correcto | 19 | 61.38457800 | | | |
| R-cuadrado | CV | Raíz MSE | Media | | |
| 0.235096 | 4.921400 | 1.769243 | 35.95000 | | |

GL: Grados libertad, SC: Suma de cuadrados, CM: cuadrados de la media.

Cuadro 5A. Análisis de varianza de carbohidratos totales en hojas de aguacate cv. Hass correspondientes al segundo muestreo.

| Fuente | GL | SC | CM | F-Valor | Pr>F |
|----------------|-----------|-------------|------------|----------------|----------------|
| Modelo | 4 | 75.4146668 | 18.8536667 | 8.91 | 0.0007 |
| Error | 15 | 31.7333337 | 2.1155556 | | |
| Total Correcto | 19 | 107.1480006 | | | |
| R-cuadrado | CV | Raíz MSE | Media | | |
| 0.703836 | 3.575749 | 1.454495 | 40.67665 | | |

GL: Grados libertad, SC: Suma de cuadrados, CM: cuadrados de la media.

Cuadro 6A. Análisis de varianza de carbohidratos totales en hojas de aguacate cv. Hass correspondientes al tercer muestreo.

| Fuente | GL | SC | CM | F-Valor | Pr>F |
|----------------|-----------|-------------|------------|----------------|----------------|
| Modelo | 4 | 1143.766507 | 285.941627 | 28.61 | <.0001 |
| Error | 15 | 149.900000 | 9.993333 | | |
| Total Correcto | 19 | 1293.666507 | | | |
| R-cuadrado | CV | Raíz MSE | Media | | |
| 0.884128 | 5.301402 | 3.161223 | 59.62995 | | |

GL: Grados libertad, SC: Suma de cuadrados, CM: cuadrados de la media.

Cuadro 7A. Análisis de varianza de aminoácidos totales en hojas de aguacate cv. Hass correspondientes al primer muestreo.

| Fuente | GL | SC | CM | F-Valor | Pr>F |
|----------------|-----------|-------------|------------|----------------|----------------|
| Modelo | 4 | 160.0032578 | 40.0008145 | 1.30 | 0.3130 |
| Error | 15 | 460.1064308 | 30.6737621 | | |
| Total Correcto | 19 | 620.1096886 | | | |
| R-cuadrado | CV | Raíz MSE | Media | | |
| 0.258024 | 14.61832 | 5.538390 | 37.88665 | | |

GL: Grados libertad, SC: Suma de cuadrados, CM: cuadrados de la media.

Cuadro 8A. Análisis de varianza de aminoácidos totales en hojas de aguacate cv. Hass correspondientes al segundo muestreo.

| Fuente | GL | SC | CM | F-Valor | Pr>F |
|----------------|-----------|-------------|------------|----------------|----------------|
| Modelo | 4 | 233.9749867 | 58.4937467 | 3.81 | 0.0248 |
| Error | 15 | 230.0887865 | 15.3392524 | | |
| Total Correcto | 19 | 464.0637732 | | | |
| R-cuadrado | CV | Raíz MSE | Media | | |
| 0.504187 | 11.56214 | 3.916536 | 33.87380 | | |

GL: Grados libertad, SC: Suma de cuadrados, CM: cuadrados de la media.

Cuadro 9A. Análisis de varianza de aminoácidos totales en hojas de aguacate cv. Hass correspondientes al tercer muestreo.

| Fuente | GL | SC | CM | F-Valor | Pr>F |
|----------------|-----------|-------------|------------|----------------|----------------|
| Modelo | 4 | 59.8754300 | 14.9688575 | 1.97 | 0.1508 |
| Error | 15 | 113.8844500 | 7.5922967 | | |
| Total Correcto | 19 | 173.7598800 | | | |
| R-cuadrado | CV | Raíz MSE | Media | | |
| 0.344587 | 8.740126 | 2.755412 | 31.52600 | | |

GL: Grados libertad, SC: Suma de cuadrados, CM: cuadrados de la media.

Cuadro 10A. Análisis de varianza de grosor de pared celular en corteza de brotes de aguacate cv. Hass

| Fuente | GL | SC | CM | F-Valor | Pr>F |
|----------------|-----------|-------------|-------------|----------------|----------------|
| Modelo | 4 | 5210.500241 | 1302.625060 | 427.19 | <.0001 |
| Error | 595 | 1814.320261 | 3.049278 | | |
| Total Correcto | 599 | 7024.820502 | | | |
| R-cuadrado | CV | Raíz MSE | Media | | |
| 0.741727 | 14.78420 | 1.746218 | 11.81138 | | |

GL: Grados libertad, SC: Suma de cuadrados, CM: cuadrados de la media.

Cuadro 11A. Análisis de varianza de grosor de pared celular en médula de brotes de aguacate cv. Hass

| Fuente | GL | SC | CM | F-Valor | Pr>F |
|----------------|-----------|-------------|-------------|----------------|----------------|
| Modelo | 4 | 5281.704833 | 1320.426208 | 286.84 | <.0001 |
| Error | 595 | 2738.985601 | 4.603337 | | |
| Total Correcto | 599 | 8020.690434 | | | |
| R-cuadrado | CV | Raíz MSE | Media | | |
| 0.658510 | 17.95520 | 2.145539 | 11.94940 | | |

GL: Grados libertad, SC: Suma de cuadrados, CM: cuadrados de la media.