



Enseñar la explotación de la
tierra, no la del hombre

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA

INSTITUTO DE HORTICULTURA

**ALGUNOS ASPECTOS FISIOLÓGICOS Y ANATÓMICOS DE
PORTAINJERTOS DE DURAZNO CON RELACIÓN A LA EFICIENCIA EN
EL USO DEL AGUA**

TESIS

COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

PRESENTA:

AGUILAR MORENO JUAN

BAJO LA SUPERVISIÓN DE:

DR. ALEJANDRO F. BARRIENTOS PRIEGO

CHAPINGO, MÉXICO JUNIO DE 2016



DIRECCION GENERAL ACADÉMICA
DEPTO. DE SERVICIOS ESCOLARES
OFICINA DE EXAMENES PROFESIONALES



Instituto de Horticultura

**ALGUNOS ASPECTOS FISIOLÓGICOS Y ANATÓMICOS DE
PORTAINJERTOS DE DURAZNO CON RELACIÓN A LA EFICIENCIA EN
EL USO DEL AGUA**

Tesis realizada por **JUAN AGUILAR MORENO** bajo la dirección del
Comité Asesor Indicado, aprobada por el mismo y aceptada como
requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

DIRECTOR:



DR. ALEJANDRO F. BARRIENTOS PRIEGO

ASESOR:



DR. JUAN ENRIQUE RODRÍGUEZ PÉREZ

ASESOR:



DR. GUSTAVO ALMAGUER VARGAS

**LECTOR
EXTERNO:**



DR. JUAN AYALA ARREOLA

Chapingo, Estado de México. Junio de 2016

AGRADECIMIENTOS

A Dios por permitirme llegar hasta este instante y concluir mis estudios de Doctorado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca que me otorgó para realizar mis estudios de Doctorado.

Al Instituto de Horticultura del Departamento de Fitotecnia de la Universidad Autónoma Chapingo por haberme dado la oportunidad de estudiar y seguir formándome profesionalmente.

Al Dr. Alejandro Barrientos Priego, con respeto y agradecimiento por su apoyo, confianza y excelente dirección en la realización de esta investigación.

Al Dr. Juan Enrique Rodríguez Pérez, por su excelente conducción y sugerencias que enriquecieron ésta investigación, pero principalmente por preocuparse por la calidad educativa de sus estudiantes.

Al Dr. Gustavo Almaguer Vargas por su minuciosa revisión y valiosas sugerencias que enriquecieron este trabajo.

Al Dr. Juan Ayala Arreola por su valiosa amistad y revisión del escrito final.

Al Dr. Américo Florez Medina por su valiosa amistad y consejos brindados.

A todos los profesores y personas que contribuyeron en mi formación profesional.

DEDICATORIA

Con todo mi amor y profunda gratitud a mis padres.

Emilia Moreno Galindo

Adrián Aguilar Cruz

Con todo mi cariño a mi mamita y mi papacito, ejemplo de perseverancia, rectitud y conducción de nuestra familia por el camino de Dios.

Catalina Luna Calderón (†)

Dagoberto Álvarez Contreras (†)

A mis queridos y estimados hermanos:

Lucía

Eleuterio

Damián

Julieta

Aarón

A mis sobrinos Daniel, Jonathan y mi linda sobrinita, donde he descubierto amor incondicional.

Por su amistad, nobleza y deseo de superación. Siempre los recuerdo.

A quien ha sabido ser paciente y brindado su amor incondicional. Gracias.

A mi familia, amigos, compañeros, y todas las personas que confían en mí.

DATOS BIOGRÁFICOS

Datos personales

Nombre: Juan Aguilar Moreno

Fecha de nacimiento: 08 de marzo de 1983

Lugar de nacimiento: Emilio Carranza, Zautla, Puebla.

Número de cartilla Militar: C-6451299

CURP: AUMJ830308HPLGRN05

Cédula Profesional maestría: 7884476



El autor de esta tesis nació en la Comunidad de Emilio Carranza, Zautla, Puebla el 08 de marzo de 1983. Realizó sus estudios de preparatoria en la Preparatoria Agrícola de la Universidad Autónoma Chapingo en 1998. Sus estudios de Licenciatura en la Universidad Autónoma Chapingo, obteniendo el título de Ingeniero Agrónomo Especialista en Fitotecnia en 2006. Ha trabajado para el Consejo estatal del Sistema Producto Durazno de Puebla y brindado asesoría a Productores de durazno de 2006 a 2009. En 2009 ingresó al Instituto de Horticultura del Departamento de Fitotecnia en la Universidad Autónoma Chapingo, donde realizó sus estudios de Maestría en Ciencias en Horticultura. En 2011 obtuvo el grado de Maestro en Ciencias. A partir del 2012 ingresó a estudiar el Doctorado en Ciencias en Horticultura en la Universidad Autónoma Chapingo.

ALGUNOS ASPECTOS FISIOLÓGICOS Y ANATÓMICOS DE PORTAINJERTOS DE DURAZNO CON RELACIÓN A LA EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA

SOME PHYSIOLOGICAL AND ANATOMICAL ASPECTS OF PEACH ROOTSTOCKS IN RELATION TO THE EFFICIENT USE OF WATER

JUAN AGUILAR MORENO¹ Y ALEJANDRO F. BARRIENTOS PRIEGO²

RESUMEN GENERAL

En México, el cultivo de durazno [*Prunus persica* (L.) Batsch] ocupa el séptimo lugar en superficie sembrada y el segundo de los frutales de hoja caducifolia. Debido a que requiere de 10,000 a 12,000 m³·ha⁻¹ de agua para obtener frutos de calidad, es necesario realizar investigación para identificar portainjertos y variedades eficientes en su uso eficiente. Con el fin de identificar un portainjerto con características deseables de tolerancia a sequía y la mejor combinación variedad/portainjerto, se estudiaron siete genotipos de durazno de distintas regiones de México y el portainjerto 'Nemaguard' sin injertar e injertadas con la variedad Diamante. Bajo condiciones de humedad, para portainjertos sin injertar, el portainjerto 'Jalacingo' presentó el mejor comportamiento en tasa de asimilación de CO₂, sin embargo, bajo condiciones de sequía, tuvo el mayor potencial hídrico y aumentó su índice de vulnerabilidad, lo que indicó que es un genotipo poco tolerante a esa condición. Los portainjertos Zacatecas, Oaxaca, Tlaxcala Amarillo y Puebla, mostraron el menor potencial hídrico cuando fueron sometidos a sequía, siendo los mejores genotipos en orden de importancia por su respuesta fisiológica y características anatómicas de xilema. Para las combinaciones 'Diamante'/portainjertos, el mejor comportamiento lo mostró 'Diamante'/Tlaxcala Amarillo, que tuvo la mayor tasa de asimilación de CO₂ aun en condiciones de sequía, sin embargo, el potencial hídrico que mostró fue similar al de 'Diamante'/'Nemaguard' (susceptible a sequía). La combinación 'Diamante'/Puebla mostró una disminución de la tasa de asimilación de CO₂ del 47.77 % y del índice de vulnerabilidad de xilema, además de que incrementó la conductividad relativa del brote, variables que demuestran que el flujo de agua será constante aun en condiciones de sequía, por lo que fue la mejor combinación en condiciones de sequía.

PALABRAS CLAVE: 'Diamante'/portainjertos, injerto, conductancia estomática, estrés hídrico, portainjerto 'Nemaguard'.

GENERAL ABSTRACT

In Mexico, cultivation of peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] ranks seventh in planted area and the second of deciduous fruit trees. Because it requires 10,000 to 12,000 m³·ha⁻¹ of water for get fruit quality, research is needed to identify efficient rootstocks and varieties in their efficient use. In order to identify a rootstock with desirable characteristics of drought tolerance and the best combination variety/rootstock, seven genotypes of peach from different regions of Mexico and the rootstock 'Nemaguard' ungrafted and grafted with the variety Diamante were studied. Under humid conditions, for not grafted rootstock, 'Jalacingo' presented the best performance in assimilation rate of CO₂, however, under drought conditions, had the highest water potential and increased its vulnerability index, indicating that it is a bit tolerant genotype to this condition. The Zacatecas, Oaxaca, Tlaxcala Amarillo and Puebla rootstocks showed the lowest water potential when subjected to drought conditions, being the best genotypes in order of importance by their physiological response and anatomical characteristics of xylem. For combinations 'Diamante'/rootstocks, the best performance was 'Diamante'/Tlaxcala Amarillo, which had the highest rate of CO₂ assimilation even in drought conditions, however, the water potential showed was similar to that 'Diamante'/'Nemaguard' (susceptible to drought). The combination 'Diamante'/Puebla showed a decrease in the rate of CO₂ uptake of 47.77% and the index of vulnerability of xylem and increased the relative conductivity of scion, variables showing that the water flow will be constant even in drought conditions, so that was the best combination in drought conditions.

KEYWORDS: 'Diamante'/rootstocks, scion, stomatal conductance, water stress, 'Nemaguard' rootstock.

¹ Autor de la tesis

² Director de la tesis

¹ Thesis autor

² Thesis director

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN GENERAL.....	vi
GENERAL ABSTRACT.....	vi
ÍNDICE GENERAL.....	vii
ÍNDICE DE FIGURAS.....	ix
ÍNDICE DE CUADROS.....	x
CAPITULO I. REVISIÓN GENERAL.....	2
1.1 INTRODUCCIÓN.....	3
1.2 OBJETIVO GENERAL.....	4
1.2.1 OBJETIVOS PARTICULARES.....	4
1.3 HIPOTESIS.....	5
1.4 REVISION DE LITERATURA.....	6
1.4.1 EL INTERCAMBIO GASEOSO.....	10
1.4.2 FLOEMA Y XILEMA.....	12
1.4.3 ESTRÉS HÍDRICO.....	15
1.4.4 EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA.....	16
1.5 BIBLIOGRAFÍA.....	17
CAPITULO II. CARACTERIZACIÓN DE PORTAINJERTOS DE DURAZNO EN CONDICIONES DE DÉFICIT HÍDRICO CON RELACIÓN A ALGUNAS VARIABLES FISIOLÓGICAS Y ANATÓMICAS.....	24
2.1 INTRODUCCIÓN.....	26
2.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	28
2.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	30
2.4 CONCLUSIONES.....	45
2.5 AGRADECIMIENTOS.....	46
2.6 LITERATURA CITADA.....	46

CAPITULO III. COMPORTAMIENTO FISIOLÓGICO Y ANATÓMICO DEL XILEMA DE COMBINACIONES VARIEDAD/PORTAINJERTO DE DURAZNO EN CONDICIONES DE RIEGO Y SEQUÍA	50
3.1 INTRODUCCIÓN	52
3.2 MATERIALES Y MÉTODOS	55
3.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	57
3.4 CONCLUSIONES	75
3.5 AGRADECIMIENTOS	76
3.6 LITERATURA CITADA.....	76

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Porcentaje de variación en las variables fisiológicas y anatómicas evaluadas en portainjertos bajo condiciones de sequía con respecto a riego.....	43
--	----

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Cuadrados medios del análisis de varianza para variables fisiológicas y anatómicas de tallo de siete portainjertos de durazno y el portainjerto Nemaguard sometidos a riego y sin riego.....	35
Cuadro 2. Comparación de medias de Tukey de variables fisiológicas de portainjertos de durazno.	36
Cuadro 3. Comparación de medias de Tukey de variables anatómicas de xilema de portainjertos de durazno.	37
Cuadro 4. Comparación de medias de Tukey de variables fisiológicas para portainjertos de durazno sometidos a riego y sin riego.	38
Cuadro 5. Comparación de medias de Tukey de variables anatómicas de xilema para portainjertos de durazno sometidos a riego y sin riego.....	38
Cuadro 6. Comparación de medias de Tukey de variables fisiológicas para combinaciones de portainjerto x condición hídrica.....	39
Cuadro 7. Comparación de medias de Tukey de variables anatómicas de xilema para las interacciones de durazno portainjerto x condición hídrica.....	40
Cuadro 8. Porcentaje de disminución y aumento en variables fisiológicas y anatómicas de xilema entre portainjertos sometidos a sequía con respecto a portainjertos con riego.	41
Cuadro 9. Cuadrados medios del análisis de varianza para variables fisiológicas de ocho portainjertos de durazno y el portainjerto Nemaguard sometidos a riego y sin riego injertados con la variedad 'Diamante'.....	62
Cuadro 10. Cuadrados medios del análisis de varianza para variables anatómicas de xilema de ocho portainjertos de durazno y el portainjerto Nemaguard sometidos a riego y sin riego injertados con la variedad 'Diamante'.....	63

Cuadro 11. Comparación de medias de Tukey de variables fisiológicas de la variedad Diamante injertada en algunos portainjertos de durazno.	64
Cuadro 12. Comparación de medias de Tukey de variables anatómicas de xilema combinado de la variedad Diamante injertada en algunos portainjertos de durazno.	65
Cuadro 13. Comparación de medias de Tukey de variables fisiológicas para la variedad Diamante injertada en portainjertos de durazno sometidos a riego y sin riego.	66
Cuadro 14. Comparación de medias de Tukey de variables anatómicas de xilema para la variedad Diamante y portainjertos de durazno sometidos a riego y sin riego.	66
Cuadro 15. Comparación de medias de Tukey de variables fisiológicas para combinaciones de plantas de durazno ‘Diamante’/portainjertos x condición de humedad.	67
Cuadro 16. Comparación de medias de Tukey de variables anatómicas de xilema para las interacciones de plantas de durazno ‘Diamante’/portainjertos x condición hídrica.	68
Cuadro 17. Porcentaje de disminución y aumento en variables fisiológicas y anatómicas de xilema entre variedad/portainjerto sometidos a sequía con respecto a portainjertos con riego.	69
Cuadro 18. Comparación de medias de Tukey de variables anatómicas de xilema de la variedad Diamante (injerto) bajo riego y sin riego.	73
Cuadro 19. Comparación de medias de Tukey de variables anatómicas de xilema del portainjerto bajo riego y sin riego.	74

CAPITULO I. REVISIÓN GENERAL



1.1 INTRODUCCIÓN

Los portainjertos proporcionan un manejo simplificado de las plantaciones, incrementan la productividad, aseguran la supervivencia de los árboles, controlan el vigor y el balance hídrico de la planta (Solari *et al.* 2006), influyen en los atributos cualitativos y nutricionales de los frutos (Remorini *et al.*, 2008) y en la calidad de la fruta (Mielke, 2005 y Rato *et al.* 2008), entre otras ventajas.

Debido a que el durazno tiende a requerir de 10,000 a 12,000 m³·ha⁻¹ de agua para obtener frutos de calidad (Infoagro, 2016), es necesario tener portainjertos y variedades eficientes en el uso del agua con el fin de hacer frente a las futuras condiciones climáticas, donde cada vez más se reduce la cantidad de agua disponible para la agricultura (Moreno, 2009).

El estrés hídrico o sequía es la falta de humedad que afecta el crecimiento y desarrollo de las plantas, y el intercambio de gases en las hojas, afectando su potencial genético (Levitt, 1980; Lichtenthaler, 1998; Steinberg *et al.*, 1989; Jacobsen y Mujica, 1999; Fernández y Gyenge, 2010).

Para determinar la condición hídrica de la planta y su productividad, se pueden medir una serie de indicadores fisiológicos y caracteres anatómicos y morfológicos del tallo. A nivel fisiológico se puede estudiar el intercambio de gases (Fernandez y Gyenge, 2010; Vilagrosa *et al.*, 2010).

Para determinar las implicaciones de la sequía se utiliza la caracterización anatómica y morfológica de xilema (Núñez *et al.*, 2006) y la determinación de los índices de conducción de agua (Solari *et al.*, 2006a), mientras que para determinar los mecanismos de afinidad entre variedad/portainjerto se puede estudiar la estructura anatómica de xilema (Sori *et al.*, 2010).

Esta investigación pretende identificar portainjertos criollos que contribuyan a una mayor productividad en condiciones de sequía y garantice que su utilización traerá beneficios a la fruticultura del país. Para ello se estudiará el intercambio gaseoso, la tasa de fotosíntesis, las relaciones hídricas y los caracteres anatómicos y morfológicos de xilema en portainjertos criollos y la variedad de durazno Diamante. Se determinará su comportamiento bajo estrés hídrico y el efecto que producen los portainjertos sobre la variedad y viceversa con el fin de obtener al menos un portainjerto con características deseables y correlacionadas a la tolerancia de sequía.

1.2 OBJETIVO GENERAL

Identificar un portainjerto con características deseables de tolerancia a sequía.

1.2.1 OBJETIVOS PARTICULARES

- Caracterizar anatómica y morfológicamente el xilema de portainjertos de durazno.
- Determinar el efecto que produce el estrés hídrico sobre el xilema de portainjertos de durazno.
- Determinar índices de conducción de agua, tasa fotosintética e intercambio gaseoso en portainjertos criollos de durazno y el portainjerto 'Nemaguard'.

1.3 HIPOTESIS

- Los portainjertos presentarán distinto nivel de tolerancia a sequía debido al lugar de procedencia; se verificará sometiéndolos a dos niveles de riego y se evaluará su respuesta mediante variables fisiológicas.

- El estrés hídrico afectara la estructura de xilema, los índices de conducción de agua e intercambio gaseoso de los genotipos a estudiar, debido a que sus características anatómicas y morfológicas pueden estar influenciadas por las condiciones climáticas donde se desarrollan; para tal efecto se realizarán cortes anatómicos transversales.

1.4 REVISION DE LITERATURA

El durazno (*Prunus persica* L. Batsch) es un cultivo que a nivel mundial ocupa el segundo lugar de producción entre los frutales de hoja caduca. México se sitúa en el lugar 12 de superficie cosechada (39,757 has), lugar 15 en producción (183,385 ton) y lugar 69 en rendimiento a nivel mundial (4.74 ton/ha) (FAO, 2015). En México, para 2014, Chihuahua, Aguascalientes, Sonora, México y Morelos, tuvieron los mejores rendimientos, mientras que los estados de Zacatecas, Puebla, Michoacán, Chiapas y México agruparon la mayor superficie plantada (SIAP, 2015).

El cultivo de durazno en México se desarrolla en plantaciones extensivas con materiales criollos y solo algunas variedades mejoradas. Los árboles utilizados para el establecimiento de plantaciones están formados por una combinación variedad/portainjerto, donde la variedad aporta la parte aérea y el portainjerto proporciona el sistema radicular (Dolgun *et al.*, 2009), lo que permite mejor absorción de nutrientes (Tavallali y Raheme, 2007), reducción de mortalidad de las plantas, resistencia a daños por frío (Tsipouridis y Thomidis, 2005), requerimiento de horas frío (Maneethon *et al.*, 2007) y en el desarrollo del injerto, así como su adaptación a diferentes tipos de suelo, condiciones de estrés hídrico, condiciones climáticas (Giorgi *et al.*, 2005) y tolerancia a estrés por sales (Massai *et al.*, 2004).

La interacción entre los dos genotipos es muy compleja (Weibel, 2003); puede ocurrir que los individuos vivan en armonía formando una unión satisfactoria o que manifiesten falta de afinidad (Errea *et al.*, 1994), (Pina y Errea, 2005) y (Pina, 2008), lo que dependerá de las conexiones vasculares entre el injerto y el portainjerto, debido a que la regeneración vascular es un proceso complejo que incluye la diferenciación de xilema y floema (Aloni *et al.*, 2010).

El xilema es un tejido compuesto por traqueidas, elementos de vaso o vasos (tráqueas) y fibras (Carlsbecker y Helariutta, 2005) y determina la cantidad de agua que puede ser transportada, así como la vulnerabilidad de la planta a sufrir cavitación, asociada a factores como el frío, daños mecánicos o sequía (Loepfe *et al.*, 2007). Mantiene una relación directa con la conductancia estomática para soportar cambios en la conductividad hidráulica y el potencial hídrico (Meinzer *et al.*, 2009).

El potencial hídrico (Ψ_w) es la magnitud que expresa y mide el estado de energía libre del agua, de tal manera que su movimiento del suelo a la planta se da a través de gradientes de energía libre (Azcón y Talón, 2000). Tombesi *et al.* (2011) indicaron que el potencial hídrico y la apertura y cierre de estomas son dos de los indicadores más aceptados para determinar la condición hídrica de la planta. La conductividad hidráulica es la medida de la permeabilidad de las membranas al agua, siendo un factor que determina la velocidad del movimiento del agua. Estos valores se ven afectados por el portainjerto, el agua disponible en el suelo, la transpiración, la resistencia elevada en las raíces, lesiones en el xilema por embolia y cavitación y por las características anatómicas y morfológicas del mismo (Azcón y Talón, 2000) y (Taiz y Zeiger, 2010).

La elección de una combinación variedad/portainjerto garantiza que las plantas sean de calidad, sin embargo, para que expresen su máximo potencial genético y permanezcan produciendo durante varios años, necesitan de prácticas culturales, tales como la poda, fertilización, control de plagas y enfermedades, así como de la disponibilidad de agua. Este último factor es importante; estudios recientes revelaron la necesidad de dosificar el agua para la agricultura debido a su escasez. Rosegrant *et al.* (2009) mencionó que el agua para la agricultura disminuirá en los siguientes 15 años, mientras que Seckler *et al.* (1998) precisó que para el 2025 la demanda de agua para la agricultura incrementará en 50%.

Desde esta perspectiva es necesario tener portainjertos y variedades con mayor resistencia, tolerancia o uso eficiente del agua con el fin de hacer frente a las futuras condiciones climáticas, donde, debido al cambio climático y a los procesos de desertización, la única manera de obtener producción en plantaciones será en condiciones de déficit hídrico (Moreno, 2009).

El estrés hídrico o sequía se define como la falta de humedad que afecta el crecimiento normal y desarrollo de la planta, así como procesos del intercambio de gases en las hojas, disminuyendo la fotosíntesis, transpiración, cierre estomático y reducción de área foliar, afectando seriamente su potencial genético (Levitt, 1980; Steinberg *et al.*, 1989; Jacobsen y Mujica, 1999; Fernández y Gyenge, 2010).

Para tolerar la sequía, las plantas han desarrollado dos mecanismos que le permiten sobrevivir. Tales mecanismos se clasifican en respuestas que tienden a evitarlo o adaptaciones que permiten tolerarlo y se enfocan en la respuesta de las hojas, raíces y la anatomía/metabolismo de las plantas (Valladares, 2004).

Las especies evitadoras regulan la transpiración evitando tensiones excesivas en xilema, mientras que las tolerantes son aquellas que toleran que el estrés llegue a afectar sus tejidos. Las especies evitadoras previenen o minimizan la penetración del estrés en sus tejidos debido a que son muy sensibles a la deshidratación y lo hacen maximizando la absorción de agua (con sistemas radicales profundos) o minimizando las pérdidas de agua (rápido cierre de estomas y sensibilidad a ligeros descensos del contenido hídrico de los tejidos o al potencial hídrico, valores bajos de conductancia estomática, paredes celulares poco elásticas que inducen cambios rápidos de potencial hídrico en respuesta a pequeñas pérdidas de agua, hojas pequeñas, bajas tasas de transpiración). Ésta estrategia se divide en dos mecanismos evitadores: uno por derroche de agua, que permite mantener hidratados los tejidos en plena sequía siempre que el acceso al agua del suelo y su distribución interna por el xilema no sea limitante, y otro por ahorro de agua. Ambos mecanismos mantienen a las plantas dentro del estado de turgor, con potenciales hídricos relativamente altos. Cuando las condiciones de déficit hídrico se

acentúan, las plantas derrochadoras no pueden mantener las elevadas tasas de transpiración, por lo que deben volverse ahorradoras o morir (Levitt, 1980).

Dado que las plantas con tolerancia permiten sufrir cambios en su estructura por efecto del estrés hídrico, necesitan mecanismos que reparen el daño provocado, implicando un gasto de energía. Por tal motivo, se dice que el mejor mecanismo de respuesta al estrés hídrico es la evasión al evitar cualquier tipo de daño, sin embargo, debido a que la planta no es totalmente permeable, se necesitan mecanismos que permitan tolerar cierto déficit hídrico en los tejidos, por lo que la tolerancia puede ser considerada como un factor complementario soportando bajos potenciales hídricos, manteniendo turgencia y, por ende, activos los procesos de crecimiento, desarrollo y producción debido a una acumulación activa de solutos acompañada de una mayor elasticidad de las membranas (Valladares, 2004).

La condición hídrica de la planta se determina por la anatomía y morfología de xilema y el intercambio de gases, que influyen en la distribución de biomasa entre órganos y en el rendimiento de fruto (Fernandez y Gyenge, 2010; Vilagrosa *et al.*, 2010).

El intercambio de gases se lleva a cabo por los estomas, cuya conductancia de gases se controla por cambios en la turgencia de las células oclusivas y responde a factores como la luz, humedad y concentración de CO₂ (Florez, 1999).

La concentración de CO₂ posee una correlación positiva con la tasa de asimilación neta hasta alcanzar el nivel de saturación. Su conocimiento permite determinar parámetros que maximizan la eficiencia fotosintética, como: 1) El punto de compensación por CO₂ y la tasa de asimilación neta; 2) El punto de saturación por CO₂; y 3) la eficiencia de carboxilación por la enzima Rubisco, o tasa de captura enzimática del CO₂ (Farquhar y Sharkey, 1982).

El intercambio de gases bajo condiciones de estrés puede afectar la eficiencia del uso de agua, principalmente, y afecta directamente la disponibilidad de CO₂ y la temperatura del mesófilo de la hoja, consecuentemente la tasa de asimilación fotosintética, provocando un lento crecimiento y desarrollo de las plantas (Loreto y Bonghi, 1989).

Según Remorini y Massai (2003) se puede determinar el flujo de savia para identificar el estado hídrico de la planta. Otros estudios hacen referencia a la variación del grosor del tallo y determinación de potencial hídrico para determinar la falta y el consumo de agua de la planta (Fernández *et al.*, 2011; Sdoodee *et al.*, 2008; Selles y Berger, 1990), pues la unión variedad/portainjerto pueden ocasionar un cuello de botella en los índices de conducción de agua (Ayup *et al.*, 2012). Parra (2010) mencionó que puede determinarse el índice de vulnerabilidad y mesomorfia para explicar la anatomía de xilema, mientras que Camposeo *et al.* (2010) sugirieron determinar área de la hoja, frecuencia estomática y el incremento del tamaño de estomas para determinar los cambios en el desarrollo de las hojas y sus características anatómicas bajo condiciones de déficit de agua.

1.4.1 EL INTERCAMBIO GASEOSO

El intercambio gaseoso está ligado con el metabolismo del carbono, ligado, a su vez, con la atmósfera por el intercambio de CO₂, H₂O y O₂ de la planta y el medio que le rodea y está influenciado por la conductancia estomática, la transpiración y la asimilación neta de CO₂ (fotosíntesis neta). Generalmente estos factores se ven afectados cuando existe un estrés en las plantas. Dicho estrés, principalmente, puede ser la falta o el exceso de agua. En ambos casos la respuesta es similar: la reducción de apertura de estomas, menor asimilación neta y menor transpiración. La reducción de la fotosíntesis neta y transpiración se da por el cierre estomático y no por efectos hidráulicos. Gil *et al.* (2007) encontraron en el cultivo de aguacate que, cuando son sometidos a estrés hídrico y anegamiento, presentan el mismo comportamiento en las variables relacionadas a intercambio de gases.

En el intercambio de gases la planta libera CO_2 y captura O_2 , mientras que en el intercambio de gases fotosintético, la captura y liberación es inversa, se capta CO_2 y se libera O_2 . En ambos intercambios se relaciona la fotosíntesis, la respiración y la transpiración. La transpiración influye en el flujo de agua a través de la planta, transportando nutrimentos absorbidos por la raíz, además de que enfrían las hojas. Con la falta de agua la fotosíntesis disminuye, pues baja el potencial hídrico de las hojas, que a su vez tiene un efecto en el transporte de electrones y la fosforilación (Hernández y Martínez, 2001).

La apertura y el cierre de estomas dependen de varios factores, tales como la radiación solar, el potencial de agua en las hojas, los niveles de CO_2 en el mesófilo, la humedad relativa (déficit de presión de vapor del aire), y otros de menor magnitud relacionados con el ambiente, tales como el viento y la diferencia entre la concentración de vapor de agua de la superficie de la hoja y el aire alrededor de la misma, así como sustancias de crecimiento y ritmos endógenos propios de cada especie, de tal manera que la conductancia estomática influye en la regulación de la transpiración y fotosíntesis (Aspiazú *et al.*, 2010).

La tasa de asimilación neta o fotosíntesis cubre un conjunto amplio de reacciones fotoquímicas y bioquímicas, que van desde la captura de la energía solar por pigmentos fotosintéticos, llamada “fase lumínica”, hasta la fijación y conversión del carbono en compuestos orgánicos en la nombrada “fase oscura”, y un proceso de difusión que causa un intercambio de CO_2 y O_2 entre los cloroplastos y el aire (Medina *et al.*, 2006).

Además de los factores internos de la planta, Kaufmann y Linder (1996) incluyeron como factores importantes para el intercambio gaseoso la radiación, la humedad, la temperatura ambiental y el estrés hídrico.

La fotosíntesis está altamente influenciada por la radiación solar, mientras que la transpiración, además de la radiación, está condicionada por la temperatura y la humedad del aire. La transpiración se da por la evaporación que resulta de la radiación neta absorbida por las hojas y el poder de secado de la atmósfera, relacionado con la velocidad del viento y la humedad relativa. Una alta evaporación atmosférica más una carga elevada de energía, derivada de la radiación absorbida, provoca una pérdida significativa de vapor de agua durante la toma del CO₂, causando que la planta pierda eficiencia en el uso del agua (Giuliani *et al.*, 1997).

El estudio del intercambio de gases debe hacerse evaluando simultáneamente parámetros ambientales, tales como la radiación fotosintética activa entrante, la concentración de CO₂, la temperatura del aire y la humedad, que contribuirán a la estimación de respuestas fisiológicas, tales como la tasa de asimilación neta (fotosíntesis neta), respiración oscura y transpiración y el cálculo de la conductancia estomática del árbol en general de una manera integral y cercana a la realidad (Giuliani *et al.*, 1997).

1.4.2 FLOEMA Y XILEMA

El crecimiento de los árboles y la producción de frutos son el resultado de procesos bioquímicos y biofísicos en los que desempeñan un papel importante el agua y la acumulación de materia. La cantidad de materia acumulada depende de balance entre los flujos de entrada y salida, por lo que las vías de transporte de agua y nutrimentos son muy importantes. Los mecanismos de transporte son vía floema y xilema (Morandi *et al.*, 2007).

El sistema vascular de las plantas está compuesto por dos tipos de tejido, floema y xilema, originados a partir del procambium o cambium vascular (Stahl y Simon, 2010).

El xilema está compuesto por células conductoras, tráqueas o vasos, fibras del xilema y parénquima xilemático. El vaso o tráquea es abierto, está formado por numerosas células o elementos de vaso o tráqueas superpuestas (los elementos de vaso se comunican

entre sí por placas de perforación). Las placas de perforación pueden ser reticuladas, escalariformes o las más evolucionadas (mayor adaptación a la conducción) son simples. Las fibras del xilema tienen la función de sostén (fibrotraqueidas, fibras libriformes y fibras tabicadas de tejido esclerenquimático). El parénquima xilemático está formado por células alargadas vivas y su principal función es la reserva. El floema está formado por tubos cribosos, células acompañantes, fibras liberianas y parénquima liberiano o liber. Los tubos cribosos tienen la función de conducción de fotoasimilados y se comunican con el elemento superior e inferior por placas cribosas y para la comunicación lateral poseen en sus paredes áreas cribosas. Éstas últimas presentan poros pequeños por donde pasan finos cordones citoplasmáticos. Las células acompañantes ayudan en la conducción a los tubos cribosos. Las fibras liberianas sirven de sostén y el liber como tejido de reserva (Carlsbecker y Helariutta, 2005).

Tanto el xilema como el floema se diferencian del procambium para formar estructuras vasculares que conectan a todas las partes de la planta. Las células del procambium pueden diferenciarse para formar parte del floema o xilema (Lachaud *et al.*, 1009). La diferenciación, al estar altamente integrada, está ligada al desarrollo de otras partes de la planta para asegurar una conexión entre todas (Tucker y Laux, 2007).

El flujo en el floema y xilema está condicionado por varios factores, entre los que se encuentran la presión de turgencia y los gradientes de concentración osmótica a lo largo del sistema vascular. Tanto el floema como el xilema son capaces de transportar agua y nutrimentos, sin embargo, la mayor proporción es trasladada por el xilema y en menor proporción por el floema. A través de floema son mayormente trasladados los fotoasimilados y distribuidos por toda la planta (Génard y Huguet, 1996).

La función principal del floema es transportar los fotoasimilados a los sitios de demanda. La descarga del floema en los sitios de demanda está estrechamente relacionada con el metabolismo de la planta. Los principales mecanismos de descarga son la vía simplástica y apoplástica o a través de elementos de vaso en casos especiales. La conductividad plasmodesmal ejerce un control primario sobre el transporte simplástico que puede

ocurrir por difusión de flujo al incrementar la demanda de fotoasimilados. Para el caso del transporte apoplástico, el flujo se da a través de las membranas plasmáticas de las células vasculares por simple difusión, mientras que para células no vasculares el transporte se facilita con ayuda de energía a través del mecanismo simporte azúcar/protón. Éste último mecanismo implica gasto de energía para poder hacer el transporte y descarga de fotoasimilados en la región de demanda de los mismos (Patrick, 1997).

Dado que el floema sirve para traslocar fotoasimilados, la principal vía de transporte de agua en árboles se da a través de vasos que forman una red continua desde las raíces hasta las hojas. Las características anatómicas de estos vasos, principalmente el número de ellos, su radio y longitud determinan la conducción y comportamiento del transporte de agua. Mientras más tiempo permanezcan activos los elementos del xilema, mayor será el área de xilema hidroactivo permitiendo un mayor flujo de agua a través del mismo. Las características estarán, a su vez, influenciadas por el hábito de crecimiento del árbol. Si éste crece alto, es importante que los vasos se mantengan funcionales para asegurar el suministro de agua suficiente a la parte superior, por lo que la planta debe hacer adaptaciones en la arquitectura hidráulica, tales como la formación de vasos con mayor conductividad (muchos vasos grandes) y la disminución del área de transpiración en relación con el área de conducción del xilema (Zach *et al.*, 2010).

En árboles altos la resistencia hidráulica entre el suelo-planta-atmósfera es mayor. Una resistencia hidráulica mayor puede provocar déficit de agua en las hojas provocando la disminución del potencial hídrico y la pérdida de turgor, afectado su crecimiento y metabolismo. Un árbol alto es más susceptible a sufrir de cavitación (menor flujo de agua) y causar la muerte progresiva de ramas y del mismo árbol (Zach *et al.*, 2010).

Tanto el floema como el xilema desempeñan una función importante en el desarrollo de la planta y en la producción de frutos. El efecto que puedan tener sobre la producción dependerá de las características anatómicas del xilema y floema. Li *et al.*, (1989) reportaron que el tamaño de frutos de durazno disminuye si se presenta estrés hídrico durante la etapa de elongación celular.

Los vasos de xilema largos son más vulnerables a presentar embolismo, comparados con vasos y traqueidas más pequeños. Éste comportamiento se explica porque en los vasos de xilema largos se forman burbujas con largo radio de curvatura, que incrementa el riesgo de cavitación. Eventualmente una planta que ha sufrido embolismo puede recuperarse a través de varios mecanismos, uno de ellos es la continua transpiración y crecimiento donde se rellenan los vasos con embolia y se reemplazan con nuevos vasos funcionales a través de un mecanismo activo (Scheres, 2005).

En durazno y otras especies la presión positiva del xilema nunca ha sido observada ni reportada, en cambio, solo la formación de un nuevo anillo de xilema funcional fue el único mecanismo observado para restaurar la conductividad hidráulica (Améglio *et al.*, 2002).

1.4.3 ESTRÉS HÍDRICO

El estrés hídrico se define como la ausencia de agua durante un largo periodo donde la disponibilidad de agua en el suelo llega a punto de marchitez permanente. El efecto que pudiera tener está determinado por la intensidad, duración y oportunidad, así como la capacidad que tienen las plantas para evadirlo, tolerarlo o evitarlo. Las implicaciones que tiene el estrés hídrico se dan a nivel fisiológico y bioquímico. Se han estudiado los efectos en las hojas en relación a la fotosíntesis, acumulación y degradación de metabolitos, la alteración de membranas celulares y las actividades enzimáticas ligadas a ellas (Aguilar y Peña, 2006).

1.4.4 EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA

La eficiencia del uso del agua es la relación entre los gramos del agua transpirados por un cultivo, por gramo de materia seca producida, de tal manera que los cultivos que son más eficientes en el uso del agua producen más materia seca por gramo del agua transpirada. Las plantas, de acuerdo a su metabolismo, normalmente se dividen en C₃, C₄ y CAM. En plantas que presentan metabolismo C₃ o C₄, el uso más eficiente del agua está directamente correlacionado con el tiempo de apertura estomática y resistencia estomática, pues mientras la planta absorbe el CO₂ para la fotosíntesis, el agua se pierde por transpiración, con intensidad variable en función de la conductancia estomática y del gradiente de potencial entre la superficie foliar y la atmósfera, siguiendo una corriente de potenciales hídricos (Pereira *et al.*, 2002).

El déficit hídrico, el estrés térmico, la concentración interna y externa de gases y la composición e intensidad de la luz son algunos de los factores que influyen directa o indirectamente en la fotosíntesis. A pesar de que la capacidad de conducción e intercambio gaseoso por estomas han sido señalados como la principal limitación de la asimilación de CO₂ para el proceso fotosintético, es poco probable que por sí solos puedan limitar la tasa de fotosíntesis, pues se encuentran en interacción con otros factores, tales como la radiación fotosintéticamente activa (composición de la luz), los factores de disponibilidad del agua, y al intercambio de los gases (Aspiazú *et al.*, 2010).

1.5 BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar B., G. & Peña V., C. B. (2006). Alteraciones fisiológicas provocadas por sequía en nopal (*Opuntia ficus-indica*). *Revista Fitotecnia Mexicana*, 29 (3), 231-237.
- Aloni, B., Cohen, R., Karni, L., Aktas, H. & Edelstein, M. (2010). Hormonal signaling in rootstock–scion interactions. *Scientia Horticulturae*, 127, 119-126.
- Améglio, T., Bodet, C., Lacoite, A. & Cochard, H. (2002). Winter embolism, mechanisms of xylem hydraulic conductivity recovery and springtime growth patterns in walnut and peach trees. *Tree Physiology*, 22, 1211–1220.
- Aspiazú, I., Sedyama, T., Ribeiro JR., J. I., Silva, A. A., Concenco, G., Ferreira, E. A., Silva, A. F., Borges, E. T., Araujo, W. F. & Galon, L. (2010). Eficiência fotosintética y de uso del agua por malezas. *Planta Daninha, Viçosa-MG*, 28 (1), 87-92.
- Association Oficial Analytical Chemist (AOAC). (1990). *Official Analytical Chemist*. 13 (Ed), Washington, D. C. 1023.
- Ayup, M., Hao, X., Chen, Y., Li, W. & Su, R. (2012). Changes of xylem hydraulic efficiency and native embolism of *Tamarix ramosissima* Ledeb. seedlings under different drought stress conditions and after rewatering. *South African Journal of Botany*. 78, 75-82.
- Azcón B., J. & Talón, M. (2000). *Fundamentos de fisiología vegetal*. McGraw-Hill (Ed). Interamericana. Barcelona. 522.
- Bates, L. S. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 39, 205-207.
- Camposeo S., Palascino, M., Vivaldi, G. A. & Godini, A. (2010). Effect of increasing climatic water deficit on some leaf and stomatal parameters of wild and cultivated almonds under Mediterranean conditions. *Scientia Horticulturae*, 127, 234-241.
- Carlsbecker, A. & Helariutta, Y. (2005). Phloem and xylem specifications: Pieces of the puzzle emerge. *Current Opinion in Plant Biology*, 8, 512-517.

- Cochard, H., Tete B., S., Kleinhentz, M. & Eshel, A. (2007). Is xylem cavitation resistance a relevant criterion for screening drought resistance among *Prunus* species? *Journal of Plant Physiology*, 165, 976-982.
- Dolgun, O., Yildirim, A., Polat, M., Yildirim, F. & Aşkin, A. (2009). Apple graft formation in relation to growth rate feature of rootstocks. *African Journal of Agricultural Research*, 4 (5), 530-534.
- Errea, P., A. F. & Herrero, M. (1994). Graft establishment between compatible and incompatible *Prunus* spp. *Journal of Experimental Botany*, 45 (272), 393-401.
- Fao. 2015. In: <http://faostat3.fao.org/browse/Q/QC/E>. Último acceso disponible: 07 de junio de 2016.
- Farquhar G., D. & Sharkey D., T. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33, 317-345.
- Fernández, M. E. & Gyenge, J. E. (2010). *Técnicas en medición en ecofisiología vegetal: conceptos y procedimientos*. INTA (Ed). 140.
- Florez M., A. J. (1999). Estado nutricional, intercambio gaseoso y relaciones fuente demanda en durazno criollo [*Prunus persica* (L.) Batsch] en alta densidad de plantación. Tesis de Doctorado. Colegio de postgraduados. Instituto de recursos genéticos y productividad. Especialidad en fruticultura. Montecillo, Texcoco, estado de México. 149.
- Génard, M. & Huguet, J. G. (1996). Modeling the response of peach fruit growth to water stress. *Tree Physiology*, 16, 407-415.
- Gil, P., Schaffer, B., Gutiérrez, S. M. & Li, C. (2007). Proceedings VI World Avocado Congress. In: *Actas VI Congreso Mundial del Aguacate*. Viña Del Mar, Chile. ISBN No 978-956-17-0413-8.
- Giorgi, M., Capocasa, F., Scalzo, J., Murri, G., Battino, M. & Mezzetti, B. (2005). The rootstock effects on plant adaptability, production, fruit quality, and nutrition in the peach (cv. 'Suncrest'). *Scientia Horticulturae*. 107, 36-42.
- Giuliani, R., Nerozzi, F., Magnanini, E. & Corelli G., L. (1997). Influence of environmental and plant factors on canopy photosynthesis and transpiration of apple trees. *Tree Physiology*, 17 (10), 637-645.

- Hernández, M. S. & Martínez, O. (2001). Modelos de crecimiento para el fruto del lulo (*Solanum quitoense* Lsam). *Agricultura Tropical*, 30 (3), 85-97.
- Infoagro. (2016). El cultivo del melocotón. In: http://www.abcagro.com/frutas/frutas_tradicionales/durazno2.asp#6.3.RIEGO. Último acceso disponible: 07 de junio de 2016.
- Jacobsen, S. E. & Mujica, A. (1999). I Curso Internacional sobre fisiología de la resistencia a sequía en quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.). Centro Internacional de la Papa (CIP). Lima, Perú. In: <http://www.condesan.org/publicacion/Libro05/home5.htm>. Último acceso disponible: 07 de junio de 2016.
- Lachaud, S., Catesson, A. M. & Bonnemain, J. L. (1999). Structure and functions of the vascular cambium. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*, 322 (8), 633-650.
- Levitt, J. (1980). *Responses of plants to environmental stress*. Academic Press (Ed), New York, 2, 497.
- Li, S. H., Huguet, J. G., Schochj, P. G. & Orland, P. (1989). Response of peach tree growth and cropping to soil water deficit at various phonological stages of fruit development. *Journal of Horticultural Science*, 64 (5), 541-552.
- Lichtenthaler, H. K. (1998). The Stress Concept in Plants: An Introduction. *Annals New York Academy of Sciences*, 851, 187-198.
- Loepfe, L., Martínez V., J., Piñol, J. & Mencuccini, M. (2007). The relevance of xylem network structure for plant hydraulic efficiency and safety. *Journal of Theoretical Biology*, 247, 788-803.
- Loreto, F. & Bonghi, G. (1989). Combined low temperature-high light effects on gas exchange properties of jojoba leaves. *Plant Physiology*, 91 (4), 1580-1585.
- Maneethon, S., Kozai, N., Beppu, K. & Kataoka, I. (2007). Rootstock effect on budburst of 'Premier' low-chill peach cultivar. *Scientia Horticulturae*, 111, 406-408.
- Massai, R., Remorini, D. & Tattini, M. (2004). Gas exchange, water relations and osmotic adjustment in two scion/rootstock combinations of *Prunus* under various salinity concentrations. *Plant and Soil*, 259, 153-162.

- Meinzer, F. C., Johnson, D. M., Lachenbruch, B., Mcculloh, K. A. & Woodruff, D. R. (2009). Xylem hydraulic safety margins in woody plants: Coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology*, 23, 922-930.
- Mielke, E. A. (2005). Effects of Rootstock and Training System on Fruit Quality and Peel Nutrient Content in 'd'Anjou' Pears. *Journal of Tree Fruit Production*, 3 (2), 57-74.
- Morandi, B., Rieger, M. & Grappadelli, L. C. (2007). Vascular flows and transpiration affect peach (*Prunus persica* Batsch.) fruit daily growth. *Journal of Experimental Botany*, 58 (14), 3941–3947.
- Moreno F., L. P. (2009). Plant responses to water deficit stress. A review. *Agronomía Colombiana*, 27 (2), 179-191.
- Núñez C., C., Barrientos P., A. F. & Rodríguez P., J. E. (2006). Variabilidad anatómica de los sistemas de conducción y estomático de genotipos de *Prunus* spp. de diferentes orígenes. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 41 (2), 233-241.
- Parra M., J. S. (2010). Vulnerability and mesomorphy indexes determination for Laurales from San Eusebio forest (Merida, Venezuela). *Pittieria*, 34, 13-22.
- Patrick, J. W. (1997). Phloem unloading: sieve element unloading and post-sieve element transport. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 48, 191-222.
- Pina S., A. (2008). Compatibilidad de injerto en frutales. *Surcos de Aragón*, 107, 20-24.
- Pina S., A. & Errea, P. (2005). A review of new advances in mechanism of graft compatibility–incompatibility. *Scientia Horticulturae*, 106, 1-11.
- Rato, A. E., Agulheiro, A. C., Barroso, J. M. & Riquelme, F. (2008). Soil and rootstock influence on fruit quality of plums (*Prunus domestica* L.). *Scientia Horticulturae*, 118, 218-222.
- Remorini, D. & Massai, R. (2003). Comparison of water status indicators for young peach trees. *Irrigation Science*, 22, 39-46.

- Remorini, D., Tavarini, S., Degl' I., E., Loreti, F., Massai, R. & Guidi, L. (2008). Effect of rootstocks and harvesting time on the nutritional quality of peel and flesh of peach fruits. *Food Chemistry*, 110, 361-367.
- Reyes S., I., Terrazas, T., Barrientos P., A. F. & Trejo, C. (2002). Xylem conductivity and vulnerability in cultivars and races of avocado. *Scientia Horticulturae*, 92, 97-105.
- Rosegrant, M. W., Ringler, C. & Zhu, T. (2009). Water for Agriculture: Maintaining Food Security under Growing Scarcity. *Annual Review of Environment Resources*, 34, 205-222.
- Scheres, B. (2005). Stem Cells: A Plant Biology Perspective. *Cell*, 122, 499-504.
- Sdoodee, S. & Somjun, J. (2008). Measurement of stem water potential as a sensitive indicator of water stress in neck orange (*Citrus reticulata* Blanco). Songklanakarin. *Journal of Science and Technology*, 30 (5), 561-564.
- Seckler, D., Amarasinghe, U., Molden, D., De Silva, R. & Barker, R. (1998). World Water Demand and Supply, 1990 to 2025: Scenarios and Issues. Research Report 19. Colombo, Sri Lanka: *International Water Management Institute*, 50.
- Selles, V., G. & Berger, A. (1990). Physiological indicators of plant water status as criteria for irrigation scheduling. *Acta Horticulturae*, 278, 87-100.
- Siap. (Servicio de información agroalimentaria y pesquera). 2015. In: <http://www.siap.gob.mx/optestadisticasiacon2012parcialsiacon-zip/>. Último acceso disponible: 07 de junio de 2016.
- Solari, L. I., Johnson, S. & Dejong T. M. (2006a). Hydraulic conductance characteristics of peach (*Prunus persica*) trees on different rootstocks are related to biomass production and distribution. *Tree Physiology*, 26, 1343-1350.
- Solari, L. I., Perniceb, F. & Dejong, T. M. (2006). The relationship of hydraulic conductance to root system characteristics of peach (*Prunus persica*) rootstocks. *Physiologia Plantarum*, 128, 324–333.

- Sori T., A., Nieto A., R., Rodríguez P., J. E., Barrientos P., A. F., Ibañez C., L. A., Romanchik K., E. & Nuñez C., C. A. (2010). Variación anatómica del xilema en tallo de cultivares de tomate injertado en un tipo criollo. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 16 (1), 67-76.
- Stahl, Y. & Simon, R. (2010). Plant primary meristems: shared functions and regulatory mechanisms. *Current Opinion in Plant Biology*, 13, 53-58.
- Steinberg, S. L., McFarland, M. J. & Miller, J. C. (1989). Effect of water stress on stomatal conductance and leaf water relations of leaves along current-year branches of peach. *Australian Journal of Physiology*, 16, 549-560.
- Taiz, L. & Zeiger, E. (2010). *Plant physiology*. Sinauer Associates (Ed). Fifth edition. 690.
- Tavallali, V. & Rahemi, M. (2007). Effects of Rootstock on Nutrient Acquisition by Leaf, Kernel and Quality of Pistachio (*Pistacia vera* L.). *American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences*, 2 (3), 240-246.
- Tsipouridis, C. & Thomidis, T. (2005). Effect of 14 peach rootstocks on the yield, fruit quality, mortality, girth expansion and resistance to frost damages of May Crest peach variety and their susceptibility on *Phytophthora citrophthora*. *Scientia Horticulturae*, 103, 421-428.
- Tucker, M. R. & Laux, T. (2007). Connecting the paths in plant stem cell regulation. *Trends in Cell Biology*, 17 (8), 403-410.
- Tyree T., M., Patino, S., Bennink, J. & Alexander, J. (1995). Dynamic measurements of root hydraulic conductance using a high-pressure flowmeter in the laboratory and field. *Journal of Experimental Botany*, 46 (282), 83-94.
- Valladares, F. (2004). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. EGRAF, S. A. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid. 163-190.
- Vilagrosa, A., Morales, F., Abadía, F., Bellot, J., Cochard, H. & Gil P., E. (2010). Are symplast tolerance to intense drought conditions and xylem vulnerability to cavitation coordinated? An integrated analysis of photosynthetic, hydraulic and leaf level processes in two Mediterranean drought-resistant species. *Environmental and Experimental Botany*, 69, 233-242.

- Weibel, A. (2003). Comparative vegetative growth responses of two peach cultivars grown on size-controlling versus standard rootstocks. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 128 (4), 463-471.
- Zach, A., Schuldt, B., Brix, S., Horna, V., Culmsee, H. & Leuschner, C. (2010). Vessel diameter and xylem hydraulic conductivity increase with tree height in tropical rainforest trees in Sulawesi, Indonesia. *Flora*, 205, 506–512.

**CAPITULO II. CARACTERIZACIÓN DE PORTAINJERTOS DE
DURAZNO EN CONDICIONES DE DÉFICIT HÍDRICO CON
RELACIÓN A ALGUNAS VARIABLES FISIOLÓGICAS Y
ANATÓMICAS**



CARACTERIZACIÓN DE PORTAINJERTOS DE DURAZNO EN CONDICIONES DE DÉFICIT HÍDRICO CON RELACIÓN A ALGUNAS VARIABLES FISIOLÓGICAS Y ANATÓMICAS

CHARACTERIZATION OF PEACH ROOTSTOCKS IN WATER DEFICIT CONDITIONS IN RELATION TO SOME PHYSIOLOGICAL AND ANATOMICAL VARIABLES

Juan Aguilar Moreno¹ y Alejandro F. Barrientos Priego²

RESUMEN

El uso de variedades y portainjertos para el establecimiento de plantaciones comerciales es común, sin embargo, no se pone énfasis en la caracterización y el comportamiento cuando son sometidos a sequía y el efecto que provocan sobre las relaciones hídricas, aspectos fisiológicos y anatómicos, por lo que se estudiaron siete genotipos de durazno de distintas regiones de México y el portainjerto 'Nemaguard'. Se evaluaron dieciséis variables en plantas de dieciocho meses, obtenidas a partir de semilla. Se encontraron diferencias significativas en los caracteres evaluados. Bajo condiciones de humedad, el portainjerto 'Jalacingo' presentó el mejor comportamiento en tasa de asimilación de CO₂, sin embargo, bajo condiciones de sequía, tuvo el menor potencial hídrico y aumentó su índice de vulnerabilidad, lo que indica que es un genotipo poco tolerante a esa condición. Los portainjertos 'Zacatecas', 'Oaxaca', 'Tlaxcala Amarillo' y 'Puebla', mostraron mayor potencial hídrico cuando fueron sometidos a sequía, siendo los mejores genotipos en orden de importancia por su respuesta fisiológica y características anatómicas de xilema. Los portainjertos provenientes de zonas húmedas, como Jalacingo, al igual que 'Nemaguard' fueron susceptibles al estrés hídrico, mientras que Zacatecas, Zautla, Oaxaca y Tlaxcala, de zonas templadas lo toleraron.

Palabras clave: *Prunus persica* (L.) Batsch, 'Nemaguard', potencial hídrico, tasa de asimilación de CO₂, xilema.

ABSTRACT

The use of varieties and rootstocks for the establishment of commercial plantations is common; however, no emphasis is placed on their characterization and behavior when subjected to drought and the effect they cause on water relations and physiological and anatomical aspects, so seven peach genotypes from different regions of Mexico and the rootstock 'Nemaguard' were studied. Sixteen variables were evaluated in 18-month-old plants obtained from seed. Significant differences were found in traits evaluated. Under humid conditions, the rootstock 'Jalacingo' presented the best performance in CO₂ assimilation rate; however, under drought conditions, it had the lowest water potential and its vulnerability index increased, indicating that it is a genotype with little tolerance to that condition. The 'Zacatecas,' 'Oaxaca,' 'Tlaxcala Yellow' and 'Puebla' rootstocks showed greater water potential when subjected to drought, being the best genotypes in order of importance by their physiological response and xylem anatomical characteristics. Rootstocks from humid areas, as Jalacingo and 'Nemaguard' were susceptible to water stress, while Zacatecas, Puebla, Oaxaca and Tlaxcala rootstocks from temperate zones tolerated it.

Keywords: *Prunus persica* (L.) Batsch, 'Nemaguard', water potential, CO₂ assimilation rate, xylem.

¹ Autor de la tesis

² Director de la tesis

2.1 INTRODUCCIÓN

La sequía es uno de los principales factores limitantes en la producción e impacta severamente en los procesos fisiológicos, metabólicos, así como en la sostenibilidad y productividad del cultivo, disminuyéndola hasta en 50 % (Centritto *et al.*, 1999).

La magnitud de los efectos dependerá de la intensidad y duración, así como de la capacidad de las plantas para evitarlo, evadirlo y/o tolerarlo. Si el estrés hídrico se prolonga puede provocar la pérdida total (Bhagat *et al.*, 2014).

El principal síntoma de falta de agua en la planta es el marchitamiento, debido a que disminuye la presión del agua dentro de las hojas. La respuesta de las plantas puede variar; algunas se adaptan más fácil que otras, sin embargo, de manera general, se reduce la tasa de fotosíntesis y crecimiento, asociados con alteraciones en el metabolismo del carbono y nitrógeno (Cornic y Massacci, 1996).

Las plantas poseen mecanismos a nivel fisiológico que minimizan el impacto del estrés hídrico, reduciendo la tasa de asimilación de CO₂, la respiración y la transpiración, variables que están influenciadas por la luz, la temperatura, la humedad relativa y la disponibilidad de agua en el suelo y en el ambiente (Da Silva *et al.*, 2011).

Se han sugerido dos hipótesis para explicar la respuesta de las plantas bajo estrés hídrico. La primera está asociada a la reducción de asimilación de carbono, provocando la disminución de la transpiración, la fotosíntesis, y el cierre estomático. La segunda hipótesis está ligada a las relaciones hídricas entre el suelo, la planta y el ambiente. La falta de agua disminuye la turgencia celular, afectando su expansión, de tal manera que cuando el agua absorbida por la raíz no es suficiente para compensar la traspirada, se pierde el potencial de agua en el xilema y la pérdida de turgencia consecuente. En ambos casos, la respuesta inicial de la planta bajo estrés hídrico es la disminución del crecimiento (Centritto *et al.*, 1999).

El potencial hídrico (Ψ_w) es la magnitud que expresa y mide el estado de energía libre del agua, de tal manera que el movimiento del agua del suelo a la planta se da a través de gradientes de energía libre (Azcón y Talón, 2000). Tombesi *et al.* (2011) indicaron que el potencial hídrico está altamente correlacionado al vigor de los portainjertos de durazno, comportamiento que ocurre, también, en manzano. El potencial hídrico, la apertura y cierre de estomas son dos de los indicadores más aceptados para determinar la condición hídrica de la planta (Ortuño *et al.*, 2006).

Weibel (2003) sugirió que deben estudiarse los portainjertos debido a que pueden reducir la cantidad de agua y reguladores de crecimiento transportados. Se ha encontrado que el potencial hídrico se ve afectado por el portainjerto, la sequía en el suelo, transpiración, resistencia elevada en las raíces, lesiones en el xilema por embolia y cavitación y por las características anatómicas del mismo (Taiz y Zeiger, 2010).

Las variables fisiológicas, de conducción de agua, anatómicas y morfológicas de xilema pueden explicar el comportamiento de los genotipos evaluados en condiciones de humedad y déficit hídrico. Dentro de las variables fisiológicas, la tasa de asimilación de CO_2 está altamente asociada al rendimiento de las plantas, mientras que el cierre y apertura de estomas a la concentración de CO_2 externa e interna de la hoja, de tal manera que su cuantificación y estudio es de gran importancia (Bänziger *et al.*, 2012).

La apertura y cierre de estomas desempeña un papel importante en el transporte de vapor de agua, CO_2 y O_2 . La conductancia estomática está regulada por la concentración de CO_2 en la célula oclusiva, la turgencia y la concentración de ácido abscisión, a través de los cuales la planta controla el intercambio gaseoso y la temperatura de la hoja. Algunos estímulos externos regulan la apertura estomática y controlan el potencial de presión de las células guarda del poro estomatal. Los cambios en el potencial de presión son la consecuencia de pérdida de agua,

causando variación en la concentración de cationes, principalmente K^+ y aniones (Pospíšilová, 2003).

Si se da una menor apertura de estomas causado por sequía, se incrementa la cantidad de CO_2 alrededor de la hoja, incrementa su temperatura y provoca que reduzca la tasa de transpiración, permitiendo que aumente el potencial hídrico de la planta para retrasar el marchitamiento, así como la disminución del crecimiento de las hojas al incrementar su turgencia (Centritto *et al.*, 1999).

El uso de variedades y portainjerto para el establecimiento de plantaciones comerciales es muy común, pero pocas veces se pone énfasis en la caracterización de los portainjertos y su comportamiento cuando son sometidos a estrés hídrico, el efecto que pueden producir en la variedad, así como las relaciones hídricas y fisiológicas que intervienen y pueden limitar la productividad de la plantación (Tombesi *et al.*, 2011 y Rieger, 1992).

La presente investigación buscó caracterizar e indentificar al menos un portainjerto que presente características deseables de tolerancia a sequía y muestre el mejor desempeño tanto en condiciones de humedad como de déficit hídrico, mediante el estudio de variables fisiológicas, índices de conducción de agua y anatómicas de xilema.

2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en un invernadero de la Universidad Autónoma Chapingo localizado a 19°29'25.7" LN y 98°52'24.5" LO con una altitud de 2240 msnm. Se evaluaron ocho portainjertos obtenidos a partir de semilla de los estados de Puebla (Zautla), Tlaxcala (Blanco y Amarillo), Veracruz (Jalacingo), Oaxaca, Estado de México y Zacatecas y el portainjerto 'Nemaguard'.

Las plantas utilizadas en la investigación se obtuvieron a partir de semilla; su desarrollo se llevó a cabo durante año y seis meses.

Al cumplir dieciocho meses, los portainjertos, se sometieron a dos tratamientos de humedad en un sustrato con 50 % de tierra, 30 % de agrolita, 25 % de vermiculita y 5 % de materia orgánica, con riego y sin riego durante 12 días que duró el experimento. El sustrato de las plantas con riego fue llevado a capacidad de campo cada tercer día, mientras que el que no tuvo riego se mantuvo en marchitez permanente. Se consideró una planta como unidad experimental. El diseño de tratamientos fue un completamente al azar con seis repeticiones.

Las variables relacionadas con intercambio de gases se cuantificaron con un IRGA portátil marca CID, Inc., modelo CI-340. La tasa de asimilación de CO₂ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$), conductancia estomática ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$), tasa de transpiración ($\text{mmol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$) y concentración interna de CO₂ (ppm) se determinaron en la sección central de cinco hojas nuevas completamente desarrolladas y fotosintéticamente activas doce días después de iniciado los tratamientos.

El potencial hídrico (MPa) se evaluó en brotes tiernos del tallo principal con una bomba tipo Scholander marca Soil Moisture. Se eligieron tres brotes de la parte apical del tallo principal por árbol. Las mediciones se hicieron de 10 a 14 horas el día 12.

Al finalizar los tratamientos se hicieron cortes anatómicos transversales de cada portainjerto con un grosor de 20 μm en un micrótopo de deslizamiento de la marca Leica. Se evaluaron diez campos por corte anatómico, a 40X de objetivo y 10X de ocular, con un microscopio marca Leica modelo Galean III, basándose en el estudio de Sperry y Saliendra (1994).

Las variables evaluadas en elementos de vaso (EV) del xilema fueron: área (mm²), perímetro (mm), longitud de eje mayor (mm), longitud del eje menor (mm), índice de redondez, índice de alargamiento, diámetro Feret $[(4 \cdot \text{área} / \pi)^{0.5}]$ y número de EV. Adicionalmente se calculó la frecuencia de EV por mm².

Se calculó la conductividad relativa del brote mediante la fórmula de Poiseuille modificada por Fahn *et al.* (1986): $CR = (R^4)(FRE)$, donde CR es la conductividad relativa, R es el radio del vaso y FRE es el número de vasos por mm². También se calculó el índice de vulnerabilidad propuesto por Carlquist (1977): $V = DV/FRE$, donde V es la vulnerabilidad, DV es el diámetro del vaso y FRE es el número de vasos por mm².

Los datos fueron analizados mediante análisis de varianza y comparaciones de medias de Tukey ($P \leq 0.05$).

2.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Mediante el análisis de varianza (Cuadro 1) se encontraron diferencias significativas en las variables fisiológicas y anatómicas del xilema para los factores portainjerto y condición de humedad evaluados. Solo en el índice de alargamiento y redondez no se encontraron diferencias estadísticas.

En las comparaciones de medias de portainjertos (Cuadro 2) para las variables fisiológicas, el mejor comportamiento lo tuvo 'Jalacingo' al presentar mayor tasa de asimilación de CO₂, tasa de transpiración y conductancia estomática, lo que demuestra que es un genotipo fisiológicamente eficiente, al permitir un intercambio de gases mayor con respecto al resto de los materiales evaluados. Sin embargo, esa respuesta bajo condiciones de sequía provocaría un rápido marchitamiento debido a una excesiva evapotranspiración, por lo que sería conveniente no utilizarlo en zonas con problemas de humedad (Núñez *et al.*, 2006) porque no tiene la capacidad de controlar el intercambio de gases al provenir de una zona ecológica

con presencia de humedad todo el año y donde no hay factores limitantes para su desarrollo que pudieran amenazar su sobrevivencia, por lo que no precisa de mecanismos que controlen esas variables, lo que lo hace más vulnerable bajo estrés.

Los portainjertos 'Oaxaca' y 'Zacatecas' se encuentran en el segundo y tercer lugar en la tasa de asimilación de CO₂, con una tasa de transpiración reducida en más de 50 %, y 60 % en la apertura y cierre de estomas con respecto a 'Jalacingo'; se consideran idóneos éstos valores, dado que la disminución de la tasa de asimilación de CO₂ es afectada en menos del 30 %, lo que indica que éstos materiales tendrían un comportamiento adecuado bajo condiciones de déficit hídrico y seguirían siendo fisiológicamente eficientes (Marsal y Girona, 1997) a pesar de existir un decremento en su actividad fisiológica, lo que demuestra que tienen mecanismos de tolerancia a estrés hídrico y la facilidad de ajustar sus procesos de acuerdo a los estímulos externos sin dejar de ser productivos.

Si se considera que el potencial hídrico es una magnitud que mide el estado de energía libre del agua, que el movimiento dentro de la planta está determinado por gradientes de energía y se mueve desde el suelo a partir de valores menos negativos hacia más negativos, entonces el portainjerto 'Jalacingo' es más susceptible a sequía con respecto a 'Puebla' y 'Oaxaca' porque tuvo un mayor potencial hídrico, lo que limitaría el flujo de agua hacia la planta en condiciones de sequía (Landsberg y Fowkes, 1977).

Los portainjertos 'Tlaxcala Blanco' y 'Tlaxcala Amarillo' presentaron los valores más bajos de la tasa de asimilación de CO₂, pero una mayor concentración interna de CO₂, como respuesta a condiciones adversas; la reducción se dio en 50 % con respecto a los demás portainjertos, lo que puede considerarse como un comportamiento fisiológico estable, permitiendo su uso tanto en condiciones de humedad como de sequía, difiriendo del comportamiento encontrado en 'Oaxaca' y 'Zacatecas', donde la tasa de asimilación de CO₂ bajo 98 % (Núñez *et al.*, 2006).

Las características anatómicas y morfológicas de xilema muestran el comportamiento del sistema de conducción de agua y su estudio es útil para caracterizar y describir el vigor de nuevos portainjertos de durazno, mismos que pueden contribuir a la discriminación y selección temprana dentro de un programa de mejoramiento, por lo que la caracterización resulta útil para estudios de éste tipo (Tombesi *et al.*, 2011).

En frutales el estudio de los caracteres anatómicos del xilema puede contribuir a reducir los ciclos de selección de materiales promisorios, al discriminar a temprana edad aquellos genotipos de poco interés en el programa de mejoramiento, lo que permitiría obtener nuevos materiales con costos menores y con mayor certeza de que se cumplirán los objetivos planteados en el programa de selección y mejoramiento genético.

Con respecto a las comparaciones de medias de las variables anatómicas y morfológicas de xilema (Cuadro 3) el portainjerto 'Nemaguard' tuvo los valores más altos para área, perímetro, longitud del eje mayor, longitud del eje menor, índice de alargamiento, de redondez y diámetro Feret de EV, así como de la conductividad relativa de brote. Se sabe que el portainjerto 'Nemaguard' (*Prunus persica* x *P. davidiana*) controla el vigor de la planta y que es susceptible a sequía, por lo que valores medios de los portainjertos evaluados cercanos a los obtenidos por 'Nemaguard' indicarían el mismo comportamiento (Basile *et al.*, 2003), sin embargo, a diferencia de 'Nemaguard', los portainjertos 'Oaxaca' y 'Zacatecas' mostraron un desempeño idóneo en las variables fisiológicas evaluadas (Cuadro 2), lo que indica que éstos últimos pueden ser utilizados tanto en zonas húmedas como en zonas de temporal (Núñez *et al.*, 2006) sin perder su eficiencia fisiológica, pues son capaces de disminuir esos procesos en 50 % sin poner en riesgo su supervivencia.

Considerando lo anterior, valores más altos para área, perímetro, longitud del eje mayor y menor, índice de alargamiento y redondez, así como del diámetro Feret de EV, son indicadores de que los genotipos serán susceptibles a déficit hídrico prolongado (), debido a que son más vulnerables a sufrir cavitación al no poder mantener la columna de agua y eventualmente, sufrir embolia y morir (Ferreyra *et al.*, 2003), mientras que valores menores para área, perímetro, longitud del eje mayor y menor, índice de alargamiento y redondez, así como del diámetro Feret de EV, menor IVC, pero mayor frecuencia de EV, permiten un flujo constante de agua, aunque en menor cantidad, sin dañar al portainjerto.

Los genotipos con menores valores en las variables fisiológicas y anatómicas de xilema evaluadas reducirían el riesgo a morir, porque disminuirían su actividad fisiológica hasta que pase la temporada de sequía o se reestablezca la disponibilidad de agua. Por lo tanto, lo deseable sería menor tamaño de los EV, pero con mayor frecuencia por cm², como lo muestra el portainjerto 'Estado de México' y 'Puebla'. Lo anterior puede indicar que las diferencias entre genotipos están fuertemente influidas por su lugar de origen (Núñez *et al.*, 2006) debido a que las condiciones ambientales donde nacen, crecen y se desarrollan, en algún momento amenazaron su supervivencia por lo que tuvieron que adaptarse y generar mecanismos de evasión o tolerancia a los factores adversos, caso contrario en zonas agroecológicas donde los materiales vegetales no experimentan ninguna amenaza o estímulo negativo, como por ejemplo, la sequía, de tal manera que no desarrollan mecanismos que lo protejan en caso de la presencia de estrés, por lo que la planta tendría que adaptarse o morir.

En los Cuadros 4 y 5 se muestran las medias de las variables fisiológicas y anatómicas para los portainjertos sometidos a riego y sin riego. Los valores de la tasa de asimilación de CO₂, tasa de transpiración y conductancia estomática en condiciones de sequía disminuyeron significativamente en condiciones de sequía, mientras que la concentración interna de CO₂ aumentó el 4.4 % y el potencial hídrico se incrementó 57 % ($\alpha=0.05$). La obtención del potencial hídrico ayuda a determinar

la necesidad de agua y proporciona el momento idóneo para regar (Ouyang *et al.*, 2013).

El incremento de la concentración interna de CO₂ es la respuesta de la planta al estrés hídrico e indica que su actividad fisiológica ha disminuido como un mecanismo de evasión que busca minimizar sus efectos. Las variables fisiológicas están fuertemente asociadas, de tal manera que el aumento en la concentración interna de CO₂ indica que no hay apertura de estomas, lo que imposibilita la asimilación de CO₂ debido al bajo intercambio gaseoso y disminuye del crecimiento y desarrollo de la planta (Giuliani *et al.*, 2016).

Los valores del potencial hídrico (Cuadro 4) fueron menores en los genotipos sometidos a sequía debido, probablemente, a la acumulación de solutos en las hojas, lo que permitió que el genotipo absorbiera el agua disponible del suelo, de tal manera que, al limitar el intercambio gaseoso y disminuir el potencial hídrico, toleraron la condición de sequía; lo que demuestra que el potencial hídrico puede caracterizar el comportamiento de las plantas en conjunto con las variables fisiológicas tasa de transpiración, concentración interna de CO₂ y tasa de asimilación neta de CO₂ (Girona *et al.*, 2005) al mostrar la energía que la planta necesita para extraer agua del suelo (MPa). Los caracteres anatómicos y morfológicos de xilema fueron mayores bajo condiciones de sequía, sin embargo, son estadísticamente iguales ($\alpha=0.05$), por lo que el comportamiento puede obedecer a que algunos genotipos (como Jalacingo) evaluados son más heterogéneos que otros debido a que se propagaron a partir de semilla (Núñez *et al.*, 2006), sin embargo, sería conveniente prolongar el tratamiento de sequía para determinar si las diferencias son por efecto del factor evaluado o debido a la composición genética del portainjerto.

Cuadro 1. Cuadrados medios del análisis de varianza para variables fisiológicas y anatómicas de tallo de siete portainjertos de durazno y el portainjerto Nemaguard sometidos a riego y sin riego.

Variables	FV ^z					CV
	Portainjerto (P)	Condición hídrica (Ch)	PxCh	Error	Total	
Grados de libertad	7	1	7	80	95	
Tasa de asimilación de CO ₂	34.70**	178.54**	21.70**	0.0018		1.98
Tasa de transpiración	5.54**	68.55**	5.72**	0.0014		2.87
Conductancia estomática	8162.27**	76385.91**	8708.01**	5.13		5.68
Concentración interna de CO ₂	94141.16**	5710.34**	48379.78**	17.13		1.21
Potencial hídrico	115.33**	10663.95**	91.30**	0.77		3.33
Área de elementos de vaso	0.013**	0.097**	0.011**	0.0023		15.53
Perímetro de elementos de vaso	0.00015**	0.00091**	0.00016**	0.000024		7.97
Longitud del eje mayor	0.000019**	0.00012**	0.000021**	0.0000031		8.23
Longitud del eje menor	0.0000071**	0.000048**	0.0000097**	0.0000013		7.40
Índice de alargamiento	0.010**	0.018	0.010	0.0053		4.51
Índice de redondez	0.0038**	0.00016	0.0014**	0.00027		1.84
Diámetro Feret	0.000011**	0.000068**	0.000014*	0.0000019		7.52
Número de EV	1338.71**	8232.51**	1402.39**	400.57		13.81
Número de EV por mm ²	6906.90**	42757.042**	7225.85**	2112.71		13.96
Conductividad relativa de brote	350 x10 ⁻¹⁴ **	156 x10 ⁻¹³ **	363 x10 ⁻¹⁴ **	74 x10 ⁻¹⁴		28.09
Índice de vulnerabilidad	692 x10 ⁻¹⁴ **	497 x10 ⁻¹¹ **	717 x10 ⁻¹² **	91x10 ⁻¹²		15.49

^zFV: fuente de variación; EV: elementos de vaso; CV: coeficiente de variación; *significativo con $\alpha \leq 0.05$; **altamente significativo con $\alpha \leq 0.01$.

Cuadro 2. Comparación de medias de Tukey de variables fisiológicas de portainjertos de durazno.

Portainjerto	Variables				
	TA CO ₂ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	TT ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CE ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CI CO ₂ (ppm)	PH (MPa)
Puebla	2.06 d	0.940 ef	21.15 f	356.30 d	-2.85 ab
Zacatecas	2.32 c	0.920 f	18.97 f	240.20 g	-2.75 bc
Oaxaca	3.73 b	1.210 c	25.35 e	250.55 f	-2.95 a
Estado de México	0.36 g	0.970 ed	41.39 c	468.85 a	-2.69 c
Tlaxcala Blanco	0.61 e	0.730 g	26.77 e	400.00 c	-2.72 c
Nemaguard	2.10 d	1.935 b	49.99 b	347.85 e	-2.79 bc
Jalacingo	5.24 a	2.725 a	98.83 a	249.45 f	-2.06 e
Tlaxcala Amarillo	0.53 f	1.000 d	36.51 d	431.10 b	-2.25 d
DMSH^z	0.05	0.047	2.87	5.25	-0.11

^x RFA: Radiación fotosintéticamente activa; TA CO₂: tasa de asimilación de CO₂; TT: Tasa de transpiración; CE: conductancia estomática; CI CO₂: concentración interna de CO₂; PH: potencial hídrico.

^y Medias con la misma letra dentro de columnas no presentan diferencias significativas ($\alpha=0.05$);

^z DMS: Diferencia mínima significativa honesta.

Cuadro 3. Comparación de medias de Tukey de variables anatómicas de xilema de portainjertos de durazno.

Portainjerto	Variables										
	AEV ^x (mm ²)	PEV (mm)	LEMA (mm)	LEME (mm)	IA	IR	DF	NEV	EVxmm ²	CRB (x10 ⁻⁸)	IVC (x10 ⁻⁸)
Puebla	0.30 bcd ^y	0.063 ab	0.0215 ab	0.0157 ab	1.440 e	0.864 d	0.0183 ab	141 ab	321 ab	323 abc	636 abcd
Zacatecas	0.34 abc	0.064 a	0.0228 a	0.0159 a	1.611 bcd	0.884 cd	0.0191 a	129 b	293 b	339 ab	746 a
Oaxaca	0.34 ab	0.064 a	0.0224 a	0.0161 a	1.704 a	0.874 cd	0.0190 a	136 b	308 b	339 ab	676 ab
Estado de México	0.27 d	0.056 c	0.0197 b	0.0143 b	1.548 d	0.890 bc	0.0168 b	152 ab	344 ab	219 c	554 cd
Tlaxcala Blanco	0.30 abcd	0.060 abc	0.0212 ab	0.0149 ab	1.643 abc	0.891 bc	0.0178 ab	147 ab	333 ab	289 abc	582 bcd
Nemaguard	0.36 a	0.065 a	0.0231 a	0.0163 a	1.706 a	0.893 bc	0.0193 a	142 ab	324 ab	388 a	654 abc
Jalacingo	0.28 cd	0.057 bc	0.0199 b	0.0144 b	1.563 cd	0.921 a	0.0169 b	150 ab	341 ab	248 bc	542 cd
Tlaxcala Amarillo	0.31 abcd	0.059 abc	0.0210 ab	0.0149 ab	1.677 ab	0.906 ab	0.0177 ab	163 a	372 a	304 abc	530 d
DMSH^z	0.06	0.006	0.0022	0.0014	0.092	0.021	0.0017	25	58	109	121

^x AEV: Área de elemento de vaso; PEV: perímetro de elemento de vaso; LEMA: longitud del eje mayor; LEME: longitud del eje menor; IA: índice de alargamiento; IR: índice de redondez; DF: diámetro Feret; NEV: número de vasos por corte; EVxmm²: elementos de vaso por mm²; CRB: conductividad relativa de brote; IVC: índice de vulnerabilidad de Carlquis.

^y Medias con la misma letra dentro de columnas no presentan diferencias significativas ($\alpha=0.05$);

^z DMS: Diferencia mínima significativa honesta.

Cuadro 4. Comparación de medias de Tukey de variables fisiológicas para portainjertos de durazno sometidos a riego y sin riego.

Condición	Variables				
	TA CO ₂ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	TT ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CE ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CI CO ₂ (ppm)	PH (MPa)
Con riego	3.48 a	2.15 a	68.08 a	335.32 b	-1.57 b
Sin riego	0.76 b	0.46 b	11.66 b	350.75 a	-3.68 a
DMSH ^z	0.02	0.02	0.92	1.68	0.036

^x RFA: Radiación fotosintéticamente activa; TA CO₂: tasa de asimilación de CO₂; TT: Tasa de transpiración; CE: conductancia estomática; CI CO₂: concentración interna de CO₂; PH: potencial hídrico.

^y Medias con la misma letra dentro de columnas no presentan diferencias significativas ($\alpha=0.05$);

^z DMS: Diferencia mínima significativa honesta.

Cuadro 5. Comparación de medias de Tukey de variables anatómicas de xilema para portainjertos de durazno sometidos a riego y sin riego.

Condición	Variables										
	AEV ^x (mm ²)	PEV (mm)	LEMA (mm)	LEME (mm)	IA	AR	DF	NEV	EVxmm ²	CRB ($\times 10^{-8}$)	IVC ($\times 10^{-8}$)
Con riego	0.279 b ^y	0.058 b	0.0203 b	0.0146 b	1.60 a	0.892 a	0.0173 b	154 a	350 a	266 b	543 b
Sin riego	0.343 a	0.064 a	0.0225 a	0.0161 a	1.62 a	0.889 a	0.0189 a	136 b	308 b	346 a	687 a
DMSH ^z	0.019	0.002	0.0007	0.0005	0.03	0.007	0.0006	8	19	349	387

^x AEV: Área de elemento de vaso; PEV: perímetro de elemento de vaso; LEMA: longitud del eje mayor; LEME: longitud del eje menor; IA: índice de alargamiento; IR: índice de redondez; DF: diámetro Feret; NEV: número de vasos por corte; EVxmm²: elementos de vaso por mm²; CRB: conductividad relativa de brote; IVC: índice de vulnerabilidad de Carlquis.

^y Medias con la misma letra dentro de columnas no presentan diferencias significativas ($\alpha=0.05$);

^z DMS: Diferencia mínima significativa honesta.

Cuadro 6. Comparación de medias de Tukey de variables fisiológicas para combinaciones de portainjerto x condición hídrica.

Portainjerto	Condición	Variables				
		TA CO ₂ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	TT ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CE ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CI CO ₂ (ppm)	PH (MPa)
Puebla	Con riego	4.05 c	1.58 e	36.93 g	255.60 i	-1.90 d
Puebla	Sin riego	0.08 m	0.30 lk	5.38 l	457.00 b	-4.00 a
Zacatecas	Con riego	2.95 e	1.04 h	21.93 h	217.00 j	-1.70 e
Zacatecas	Sin riego	1.69 g	0.81 i	16.02 i	263.40 i	-4.00 a
Oaxaca	Con riego	7.16 b	2.17 c	46.60 d	183.70 k	-1.60 ef
Oaxaca	Sin riego	0.30 k	0.25 lm	4.11 l	317.40 h	-4.00 a
Estado de México	Con riego	0.53 ij	1.71 d	75.43 c	441.90 c	-1.54 efg
Estado de México	Sin riego	0.20 l	0.24 lm	7.36 jkl	495.80 a	-4.00 a
Tlaxcala Blanco	Con riego	0.90 h	1.24 f	46.73 d	421.60 e	-1.50 fg
Tlaxcala Blanco	Sin riego	0.32 k	0.22 m	6.82 kl	378.40 f	-3.98 a
Nemaguard	Con riego	3.34 d	3.53 b	89.21 b	372.20 f	-1.50 fg
Nemaguard	Sin riego	0.87 h	0.34 k	10.77 jkl	323.50 h	-3.94 a
Jalacingo	Con riego	8.37 a	4.81 a	186.09 a	357.90 g	-1.50 fg
Jalacingo	Sin riego	2.11 f	0.64 j	11.57 ij	141.00 l	-3.00 b
Tlaxcala Amarillo	Con riego	0.58 i	1.12 g	41.73 e	432.70 d	-1.39 g
Tlaxcala Amarillo	Sin riego	0.49 j	0.88 i	31.29 g	429.50 de	-2.58 c
DMSH ^z		0.86	0.07	4.62	8.45	0.17

^x RFA: Radiación fotosintéticamente activa; TA CO₂: tasa de asimilación de CO₂; TT: Tasa de transpiración; CE: conductancia estomática; CI CO₂: concentración interna de CO₂; PH: potencial hídrico.

^y Medias con la misma letra dentro de columnas no presentan diferencias significativas ($\alpha=0.05$); ^z DMS: Diferencia mínima significativa honesta.

Cuadro 7. Comparación de medias de Tukey de variables anatómicas de xilema para las interacciones de durazno portainjerto x condición hídrica.

Portainjerto	Condición	Variables										
		AEV ^x (mm ²)	PEV (mm)	LEMA (mm)	LEME (mm)	IA	AR	DF	NEV	EVxmm ²	CRB (x10 ⁻⁸)	IVC (x10 ⁻⁷)
Puebla	Con riego	0.285 abc ^y	0.0618 abc	0.0208 bcd	0.0153 abc	1.42 bc	0.847 ab	0.0178 abc	156 ab	358 ab	339 ab	709 abc
Puebla	Sin riego	0.294 abc	0.0645 abc	0.0213 abcd	0.0160 abc	1.40 c	0.837 b	0.0183 abc	127 ab	290 ab	369 ab	972 a
Zacatecas	Con riego	0.250 c	0.0547 c	0.0190 cd	0.0138 bc	1.53 abc	0.907 a	0.0163 c	148 ab	339 ab	220 ab	787 ab
Zacatecas	Sin riego	0.420 ab	0.0742 abc	0.0267 a	0.0180 a	1.69 abc	0.860 ab	0.0217 a	108 b	248 b	484 ab	607 bc
Oaxaca	Con riego	0.302 abc	0.0603 abc	0.0215 abcd	0.0152 abc	1.66 abc	0.873 ab	0.0178 abc	151 ab	346 ab	298 ab	722 abc
Oaxaca	Sin riego	0.384 abc	0.0682 abc	0.0237 abc	0.0173 abc	1.72 a	0.877 ab	0.0202 abc	123 ab	281 ab	404 ab	648 bc
Estado de México	Con riego	0.264 bc	0.0555 bc	0.0193 bcd	0.0142 abc	1.53 abc	0.900 ab	0.0163 bc	169 a	387 a	235 ab	669 ab
Estado de México	Sin riego	0.281 abc	0.0585 abc	0.0207 bcd	0.0147 abc	1.61 abc	0.885 ab	0.0172 abc	138 ab	315 ab	236 ab	518 ab
Tlaxcala Blanco	Con riego	0.264 bc	0.0560 bc	0.0198 bcd	0.0140 abc	1.65 abc	0.898 ab	0.0167 bc	162 a	372 a	245 ab	569 ab
Tlaxcala Blanco	Sin riego	0.430 a	0.0710 abc	0.0248 ab	0.0175 ab	1.68 abc	0.890 ab	0.0207 ab	138 ab	315 ab	534 a	539 ab
Nemaguard	Con riego	0.327 abc	0.0637 abc	0.0225 abcd	0.0162 abc	1.66 abc	0.892 ab	0.0190 abc	133 ab	305 ab	343 ab	567 ab
Nemaguard	Sin riego	0.365 abc	0.0643 abc	0.0230 abcd	0.0158 abc	1.71 a	0.895 ab	0.0187 abc	149 ab	341 ab	411 ab	491 ab
Jalacingo	Con riego	0.230 c	0.0522 c	0.0180 d	0.0133 c	1.61 abc	0.912 a	0.0157 c	161 a	367 ab	179 b	490 ab
Jalacingo	Sin riego	0.357 abc	0.0650 abc	0.0228 abcd	0.0165 abc	1.61 abc	0.913 a	0.0192 abc	142 ab	324 ab	391 ab	676 ab
Tlaxcala Amarillo	Con riego	0.301 abc	0.0597 abc	0.0208 bcd	0.0152 abc	1.65 abc	0.905 ab	0.0178 abc	155 ab	354 ab	281 ab	465 ab
Tlaxcala Amarillo	Sin riego	0.315 abc	0.0587 abc	0.0208 bcd	0.0147 abc	1.70 ab	0.910 a	0.0173 abc	165 a	377 a	317 ab	555 ab
DMSH ^z		0.016	0.0162	0.0056	0.0044	0.29	0.068	0.0045	52	119	326	318 ab

^x AEV: Área de elemento de vaso; PEV: perímetro de elemento de vaso; LEMA: longitud del eje mayor; LEME: longitud del eje menor; IA: índice de alargamiento; IR: índice de redondez; DF: diámetro Feret; NEV: número de vasos por corte; EVxmm²: elementos de vaso por mm²; CRB: conductividad relativa de brote; IVC: índice de vulnerabilidad de Carlquis.

^y Medias con la misma letra dentro de columnas no presentan diferencias significativas ($\alpha=0.05$); ^z DMS: Diferencia mínima significativa honesta.

Cuadro 8. Porcentaje de disminución y aumento en variables fisiológicas y anatómicas de xilema entre portainjertos sometidos a sequía con respecto a portainjertos con riego.

Portainjerto	Variables															
	TA CO ₂ ^X	TT	CE	CI CO ₂	PH	AEV	PEV	LEMA	LEME	IA	IR	DF	NEV	EVxmm ²	CRB	IVC
Puebla	-98.02 ^Y	-81.01	-85.43	44.07	52.50	2.89	4.13	2.34	4.17	-0.82	-1.18	2.73	-18.79	-18.99	8.22	27.05
Zacatecas	-42.71	-22.12	-26.95	17.62	57.50	40.52	26.29	28.75	23.15	9.47	-5.15	24.62	-26.75	-26.77	54.50	-22.94
Oaxaca	-95.81	-88.48	-91.18	42.12	60.00	21.33	11.49	9.16	12.50	3.20	0.38	11.57	-18.67	-18.70	26.27	-10.30
Estado de México	-62.26	-85.96	-90.24	10.87	61.50	5.99	5.13	6.45	3.41	5.08	-1.67	4.86	-18.34	-18.68	0.42	-22.59
Tlaxcala Blanco	-64.44	-82.26	-85.41	-10.25	62.31	38.70	21.13	20.13	20.00	1.79	-0.93	19.35	-14.80	-15.20	54.17	-5.22
Nemaguard	-73.95	-90.37	-87.93	-13.08	61.93	10.45	1.04	2.17	-2.07	2.64	0.37	-1.75	10.64	10.57	16.44	-13.48
Jalacingo	-74.79	-86.69	-93.78	-60.60	50.00	35.48	19.74	21.17	19.19	-0.31	0.18	18.26	-11.91	-11.80	54.20	27.62
Tlaxcala Amarillo	-15.5	-21.43	-25.02	-0.74	45.87	4.40	-1.68	0.00	-3.30	3.42	0.55	-2.80	6.35	6.23	11.25	16.10

^X TA CO₂: tasa de asimilación de CO₂; TT: Tasa de transpiración; CE: conductancia estomática; CI CO₂: concentración interna de CO₂; PH: potencial hídrico; AEV: Área de elemento de vaso; PEV: perímetro de elemento de vaso; LEMA: longitud del eje mayor; LEME: longitud del eje menor; IA: índice de alargamiento; IR: índice de redondez; DF: diámetro Feret; NEV: número de vasos por corte; EVxmm²: elementos de vaso por mm²; CRB: conductividad relativa de brote; IVC: índice de vulnerabilidad de Carlquis.

^Y Valores negativos indican la disminución en % con respecto al valor obtenido bajo condiciones de humedad; valores positivos indican un aumento en la variable con respecto al valor obtenido en humedad.

En los Cuadros 6 y 7 se muestran las medias para las combinaciones de portainjerto/con riego y portainjerto/sin riego. A partir de las medias se calculó el Cuadro 8, donde se muestra el porcentaje de disminución del valor de las variables evaluadas y el aumento de las mismas en algunos casos.

En la Gráfica 1 se puede observar el comportamiento en porcentaje de disminución e incremento de las variables evaluadas en genotipos sin riego, con respecto a los obtenidos con riego.

Considerando que las principales variables que contribuyen a la caracterización de los portainjertos de durazno son la tasa de asimilación de CO₂, la tasa de transpiración (Ouyang *et al.*, 2013), la conductancia estomática (Insausti y Gorjón, 2013), el potencial hídrico (Girona *et al.*, 2005) y el número de EV (Núñez *et al.*, 2006) se encontró que los mejores comportamientos son para el portainjerto 'Jalacingo' bajo condiciones de humedad, mientras que los portainjerto 'Zacatecas', 'Tlaxcala Amarillo' y 'Oaxaca' bajo sequía.

En la Figura 1 se observa que los portainjerto 'Zacatecas' y 'Tlaxcala Amarillo' tuvieron el menor porcentaje de disminución en las variables fisiológicas cuando fueron sometidos a sequía, lo que implica que, a pesar de estar en esa condición, siguen siendo fisiológicamente eficientes, a diferencia de otros genotipos, como 'Puebla', que disminuyeron el 98.02 % su tasa de asimilación de CO₂. La respuesta inmediata al estrés hídrico se expresa en la reducción del crecimiento y la producción de biomasa, por lo que se puede afirmar que los genotipos que disminuyeron su actividad fisiológica son evitadores mediante el mecanismo de ahorro de agua a través del cierre de estomas, baja tasa de transpiración y potencial hídrico más negativo (85.43 %, 81.01 % de disminución para 'Puebla' y 52.50 % de incremento, respectivamente), mientras que aquellos que no disminuyen su actividad, pueden ser catalogados como tolerantes a sequía, tal como 'Zacatecas' (Valladares, 2004).

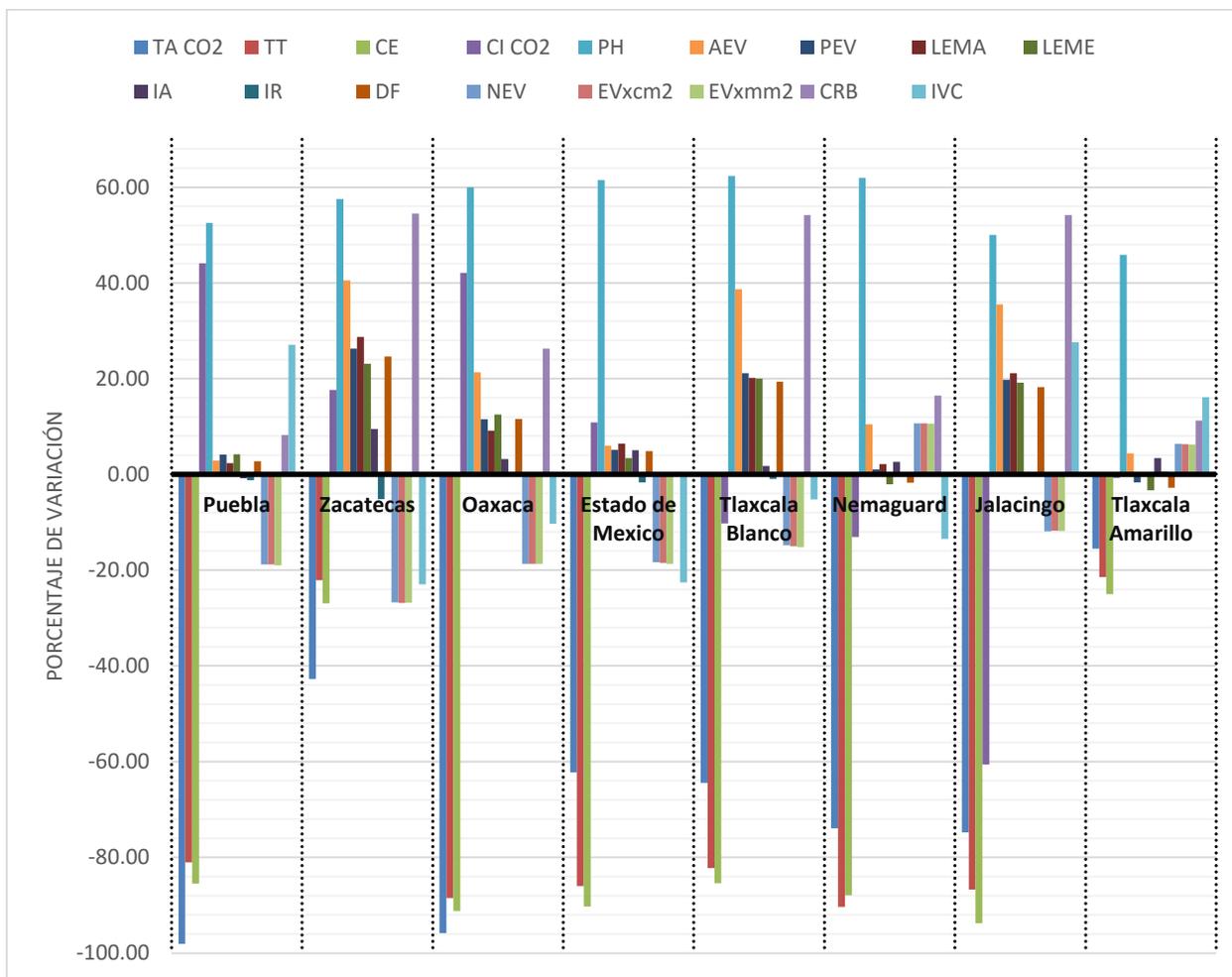


Figura 1. Porcentaje de variación en las variables fisiológicas y anatómicas evaluadas en portainjertos bajo condiciones de sequía con respecto a riego.

Jalacingo tiene buen desempeño bajo condiciones de humedad y sequía, sin embargo, su potencial hídrico más alto fue de -3.0 MPa, 25 % más bajo con respecto a 'Puebla', 'Zacatecas', 'Oaxaca' y 'Estado de México' quienes tuvieron -4.0 MPa. Éstos valores son importantes si se considera que con tan solo -0.85 MPa, la planta sufre estrés hídrico (Shackel *et al.*, 1997).

Ambas estrategias de resistencia a estrés hídrico (evasión y tolerancia) son exitosas y en general cada genotipo desarrolla una de ellas con mayor frecuencia, dependiendo de las condiciones ambientales del lugar donde habitan (Levitt, 1980) debido a que cada zona agroecológica influye en el desarrollo de estrategias

específicas para cada condición o factor externo que amenace su supervivencia, por lo que la respuesta de cada genotipo dependerá de su lugar de origen, domesticación y dispersión.

Con respecto a las variables relacionadas a caracteres anatómicos, 'Jalacingo' y 'Tlaxcala Blanco', bajo condiciones de sequía, mostraron incremento en el área, perímetro de EV. Ésta respuesta no se atribuye a la condición hídrica a la que fueron sometidos (Núñez *et al.*, 2006) sino a que algunos genotipos son más heterogéneos con respecto a otros, pues no hubo cambios en los demás portainjertos, tal y como lo muestran los portainjerto 'Puebla', 'Tlaxcala Amarillo' y 'Estado de México' en los que no hubo diferencias significativas (Cuadro 7), mientras que 'Zacatecas' mostró diferencias mínimas significativas. Se sabe que el portainjerto 'Nemaguard' es muy homogéneo en su composición genética, de tal manera que, al considerarlo como un punto de referencia, las diferencias mínimas significativas entre los portainjertos evaluados se explica mediante su composición genética y no por efecto de la condición hídrica a la que fueron sometidos.

La caracterización de genotipos a través del xilema ha sido utilizada para detectar vigorosidad, vigor medio y enanismo. Los portainjertos con más EV y de menor tamaño siguen la tendencia a comportarse como menos vigorosos, mientras que EV grande y en menor cantidad sugieren mayor vigorosidad, desde este punto, el portainjerto 'Zacatecas' se catalogaría como vigoroso y el de 'Estado de México' como menos vigoroso al tener más EV, pero de menor área y perímetro (Bruckner y Dejong, 2014).

El vigor medio no ha sido completamente definido, sin embargo, las variables evaluadas tendrían que estar en la media de los valores más altos y más bajos para EV y número de EV. Siguiendo ésta pauta, los portainjertos 'Puebla' y 'Tlaxcala Amarillo' serían de vigor medio. La tasa de asimilación de CO₂ para 'Tlaxcala Amarillo' fue reducida en 15.52 % bajo condiciones de sequía con respecto a humedad, lo que lo hace ser un genotipo estable, aunque con menor actividad

fotosintética limitada por la apertura y cierre de estomas e inhibición metabólica de la fotosíntesis (Pezeshki, 2001).

Considerando las características anatómicas y morfológicas de xilema y el comportamiento fisiológico, el mejor portainjerto bajo condiciones de sequía es 'Zacatecas', seguido por 'Oaxaca' al presentar EV grandes, pero en menor cantidad, así como una elevada conductividad relativa y menor índice de vulnerabilidad, lo que lo hace idóneo para ser utilizado bajo condiciones de sequía, situación que contrasta para el portainjerto Jalacingo, que tuvo alta conductividad relativa, pero incrementó 27.62 % su índice de vulnerabilidad, por lo que debe limitarse su uso en zonas con déficit de humedad (Núñez *et al.*, 2006).

2.4 CONCLUSIONES

Las variables fisiológicas tasa de asimilación de CO₂, tasa de transpiración, conductancia estomática, concentración interna de CO₂, potencial hídrico y la variable anatómica número de elementos de vaso mostraron diferencias mínimas significativas que permiten determinar el comportamiento de los genotipos bajo condiciones de riego y sin riego.

El portainjerto Jalacingo mostró el mejor desempeño bajo condiciones de riego, sin embargo, en ausencia de riego, no es capaz de disminuir el potencial hídrico y aumenta su índice de vulnerabilidad, lo que puede provocar el marchitamiento prematuro e incluso la muerte del portainjerto.

Los portainjertos 'Zacatecas', 'Oaxaca', 'Tlaxcala Amarillo' y 'Puebla' mostraron el mejor comportamiento en condiciones de sequía al continuar sus procesos fisiológicos con una reducción de 42.71 % con respecto a los de riego, comportamiento idóneo ya que continúan siendo eficientes fisiológicamente aun en condiciones adversas, mostrando que son capaces de resistirlas ya sea por la estrategia de evasión. La estrategia ante el estrés hídrico para el portainjerto

'Zacatecas' fue la tolerancia, mientras que para 'Puebla' fue la de evasión, caracterizada por la disminución de la actividad fisiológica del mismo (reducción del 98.02 % de la tasa de asimilación de CO₂).

De acuerdo a los caracteres anatómicos el portainjerto 'Estado de México' puede catalogarse como de bajo vigor (Inducción de enanismo) por tener más EV, pero de menor área y perímetro, mientras que 'Zacatecas' se puede catalogar como vigoroso al mostrar EV grandes, pero en menor cantidad.

2.5 AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, México) por la concesión de la beca de posgrado; a la Dirección General de Investigación y Posgrado de la Universidad Autónoma Chapingo.

2.6 LITERATURA CITADA

- Ameglio, T., Cochard, H., Picon, C. & Cohen, M. (1998). Water relations and hydraulic architecture of peach trees under drought conditions. *Acta Horticulturae*, 465, 355-361.
- Azcón B., J. & Talón, M. (2000). *Fundamentos de fisiología vegetal*. Barcelona: Editorial McGraw-Hill. Interamericana.
- Bänziger, M., Edmeades, G. O., Beck, D. & Bellon, M. (2012). *Mejoramiento para aumentar la tolerancia a sequía y a deficiencia de nitrógeno en el maíz: De la teoría a la práctica*. D.F. México. CIMMYT.
- Basile, B., Marsal, J. & Dejong, T. M. (2003). Daily shoot extension growth of peach trees growing on rootstocks that reduce scion growth is related to daily dynamics of stem water potential. *Tree Physiology*, 23, 695-704.
- Bhagat, K. P., Arun K., R., Ratnakumar, P., Kumar, S., Bal, S. K. & Agrawal, P. K. (2014). Photosynthesis and Associated Aspects Under Abiotic Stresses

- Environment. In Springer (Ed), *Approaches to plant stress and their management* (191-205). India.
- Bruckner, C. H. & Dejong, T. M. (2014). Proposed pre-selection method for identification of dwarfing peach rootstocks based on rapid shoot xylem vessel analysis. *Scientia Horticulturae*, 165, 404-409.
- Carlquist, S. (1977). Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany*, 64, 887-896.
- Centritto, M., Magnani, F., Lee, H. S. J. & Jarvis, P. G. (1999). Interactive effects of elevated [CO₂] and drought on cherry (*Prunus avium*) seedlings. II. Photosynthetic capacity and water relations. *New Phytologist*, 141 (1), 141-153.
- Cornic, C. & Massacci, A. (1996). Leaf photosynthesis under drought stress. In: N. R. Baker (Ed.), *Photosynthesis and environment* (347-366). Dordrecht/Boston: Kluwer Academic.
- Da Silva, D., Favreau, R., Auzmend, I. & Dejong, T. M. (2011). Linking water stress effects on carbon partitioning by introducing a xylem circuit into L-PEACH. *Annals of Botany*, 108, 1135-1145.
- Durán R., R. & Sahagún C., J. (1992). La interacción genético-ambiental en la genotecnia vegetal. *Revista Chapingo*, 16, 79-80.
- Fahn, A., Werker, E. & Baas, P. (1986). *Wood anatomy and identification of trees and shrubs from Israel and adjacent regions*. Jerusalem: Israel Academy of Sciences and Humanities.
- Ferreira E., R., Sellés V., G., Ruiz S., R. & Sellés M., I. (2003). Effect of water stress applied at different development periods of grapevines cv. Chardonnay on production and wine quality. *Agricultura Técnica*, 63 (3), 277-286.
- Girona, J., Gelly, M., Mata, M., Arbonès, A., Rufat, J. & Marsal, J. (2005). Peach tree response to single and combined deficit irrigation regimes in deep soils. *Agricultural Water Management*, 72, 97-108.
- Giuliani, R., Magnanini, E., Muzzi, E., Nerozzi F., Tombesi, S., Palliotti A., Gatti, M. & Poni, S. (2016). An enhanced method to infer gas Exchange function in

- peach trees having different canopy shapes based on canopy quantum flux absorption assessment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 221, 1-12.
- Insausti, P. & Gorjón, S. (2013). Floods affect physiological and growth variables of peach trees (*Prunus persica* (L.) Batsch), as well as the postharvest behavior of fruits. *Scientia Horticulturae*, 152, 56-60.
- Johnson, D. E. (1998). *Métodos multivariados aplicados al análisis de datos*. International Thomson (Ed). México.
- Landsberg, J. J. & Fowkes, N. D. (1978). Water movement through plant roots. *Annals of Botany*, 42, 493-508.
- Levitt, J. 1980. *Responses of plants to environmental stress*. Academic Press (Ed), New York, 2, 497.
- Marsal, J. & Girona, J. (1997). Relationship between leaf water potential and gas Exchange activity at different phenological stages and fruit loads in peach trees. *Journal of American Society of Horticultural Sciences*, 122 (3), 415-421.
- Núñez-Colín., C. A. & Barrientos-Priego., A. F. (2004). Variabilidad interna, un uso alternativo del análisis en componentes principales. *Proceedings of the Interamerican Society for Tropical Horticulture*, 48, 203-207.
- Núñez-Colín., C. A., Barrientos-Priego., A. F., Rodríguez-Pérez., J. E. & Nieto-Ángel., R. (2006). Variabilidad anatómica de los sistemas de conducción y estomático de genotipos de *Prunus* spp. de diferentes orígenes. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 41 (2), 233-241.
- Ortuño, M. F., García O., Y., Conejero, W., Ruiz S., M. C., Alarcon, J. J. & Torrecillas, A. (2006). Stem and leaf water potentials, gas exchange, sap flow, and trunk diameter fluctuations for detecting water stress in lemon trees. *Trees*, 20, 1-8.
- Ouyang, Z. P., Mei, X. R., Li, Y. Z. & Guo, J. X. (2013). Measurements of water dissipation and water use efficiency at the canopy level in a peach orchard. *Agricultural Water Management*, 129, 80-86.
- Pezeshki, S. R. (2001). Wetland plant responses to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, 46, 299-312.

- Pospíšilová, J. (2003). Participation of phytohormones in the stomatal regulation of gas exchange during water stress. *Biologia Plantarum*, 46 (4), 491-506.
- Rieger, M. (1992). Growth, gas exchange, water uptake, and drought response of seedling- and cutting propagated peach and citrus rootstocks. *Journal of American Society of Horticultural Science*, 117 (5), 834-840.
- Shackel, K.A., Ahmadi, H., Biasi, W., Buchner, R., Goldhamer, D., Gurusinghe, S., Hasey, J., Kester, D., Krueger, B., Lampinen, B., MCGourty, G., Micke, W., Mitcham, E., Olson, B., Pelletrau, K., Philips, H., Ramos, D., Schwankl, L., Sibbet, S., Snyder, R., Southwick, S., Stevenson, M., Thorpe, M., Weinbaum, S. & Yeager, J. (1997). Plant water status as an index of irrigation need in deciduous fruit trees. *Hortechonology*, 7, 23-29.
- Solari, L. I., Johnson, S. & Dejong, T. M. (2006). Relationship of water status to vegetative growth and leaf gas exchange of peach (*Prunus persica*) trees on different rootstocks. *Tree Physiology*, 26, 1333-1341.
- Taiz, L.; Zeiger, E. (2010). *Plant physiology*. (Fifth edition). Sunderland: Sinauer Associates.
- Tombesi, S., Almeñdi, A. & Dejong, T. M. (2011). Phenotyping vigour control capacity of new peach rootstocks by xylem vessel analysis. *Scientia Horticulturae*, 127, 353-357.
- Valladares, F. (Ed). (2004). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (pp. 163-190). Organismo Autónomo de Parques Naturales, Madrid, España: Ministerio de Medio Ambiente.
- Vilagrosa, A., Morales, F., Abadía, F., Bellot, J., Cochard, H. & Gil P., E. (2010). Are symplast tolerance to intense drought conditions and xylem vulnerability to cavitation coordinated? An integrated analysis of photosynthetic, hydraulic and leaf level processes in two Mediterranean drought-resistant species. *Environmental and Experimental Botany*, 69, 233-242.
- Weibel, A. (2003). Comparative vegetative growth responses of two peach cultivars grown on size-controlling versus standard rootstocks. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 128 (4), 463-471.

**CAPITULO III. COMPORTAMIENTO FISIOLÓGICO Y ANATÓMICO
DEL XILEMA DE COMBINACIONES VARIEDAD/PORTAINJERTO
DE DURAZNO EN CONDICIONES DE RIEGO Y SEQUÍA**



COMPORTAMIENTO FISIOLÓGICO Y ANATÓMICO DEL XILEMA DE COMBINACIONES VARIEDAD/PORTAINJERTOS DE DURAZNO CON RIEGO Y SIN RIEGO

ANATOMY AND PHYSIOLOGICAL BEHAVIOR OF PEACH COMBINATIONS VARIETY/ROOTSTOCKS WITH AND WITHOUT IRRIGATION

Juan Aguilar Moreno¹ y Alejandro F. Barrientos Priego²

RESUMEN

Las plantaciones comerciales del cultivo de durazno utilizan combinaciones variedad/portainjerto que muestran comportamiento heterogéneo en su producción. Se investigaron las relaciones fisiológicas con algunas características anatómicas y morfológicas de xilema bajo riego y sequía. Con el fin de determinar el efecto que tiene la variedad sobre el portainjerto y éste sobre la variedad, se estudiaron ocho portainjertos de distintas zonas de México y el portainjerto 'Nemaguard' injertadas con la variedad Diamante. El mejor comportamiento fue 'Diamante'/Tlaxcala Amarillo, que tuvo la mayor tasa de asimilación de CO₂ aun en condiciones de sequía, sin embargo, debe reconsiderarse su uso, pues el potencial hídrico que mostró fue similar al de 'Diamante'/Nemaguard (susceptible a sequía). La combinación 'Diamante'/Puebla mostró una disminución de la tasa de asimilación de CO₂ del 47.77 %, valor menor al mostrado por los demás portainjertos, de tal manera que el uso de ese genotipo puede ser la mejor opción bajo condiciones de sequía. Los valores obtenidos indicaron que es una buena asociación debido a que mostraron, además de la asimilación de CO₂, un incremento en la conductividad hidráulica relativa del brote (CRB) y una disminución en el índice de vulnerabilidad de xilema (IVC), variables que demuestran que el flujo de agua será constante aun en condiciones de sequía, pues se incrementa la CRB y disminuye el IVC.

Palabras clave: Combinación variedad/portainjerto, potencial hídrico, 'Nemaguard', variedad Diamante, sequía.

¹Tesista

²Director

SUMMARY

Commercial plantations of peach cultivation using combinations variety/rootstock showing mixed performance in their production. We investigated relationships between physiological, anatomical and morphological xylem under irrigation and drought conditions. In order to determine the effect of the variety on the rootstock and the rootstock on variety, we study eight rootstocks from different areas of México and the rootstock 'Nemaguard' grafted with Diamante variety. The best performance showed 'Diamante'/Tlaxcala Amarillo, which had the highest rate of CO₂ assimilation even in drought conditions, however, should be reconsidered its use, because the water potential showed was similar to that 'Diamante'/'Nemaguard' (susceptible to drought). The combination 'Diamante'/Puebla showed a decrease in the rate of CO₂ uptake of 47.77 %, lower than shown by other rootstocks value, so that the use of this genotype may be the best option under drought conditions. The values obtained indicated that is a good association because, in addition to the CO₂ assimilation rate, showed an increase in the relative hydraulic conductivity (CRB) and a decrease in the xylem vulnerability index (IVC), variables showing that water flow be constant even in drought conditions, as is CRB increases and decreases the IVC.

Keywords: variety/rootstock combination, water potential, 'Nemaguard', 'Diamante' variety, drought condition.

3.1 INTRODUCCIÓN

El uso de portainjertos simplifica el manejo de las plantaciones, aumenta la productividad, la supervivencia de los árboles, controlan la vigorosidad, el balance hídrico de la planta (Solari *et al.*, 2006), brinda adaptación a diferentes tipos de suelo (Yahmed *et al.*, 2016), tolerancia a estrés hídrico (Giorgi *et al.*, 2005) y a estrés por sales (Massai *et al.*, 2004), influyen en los atributos cualitativos y nutricionales de los frutos (Remorini *et al.*, 2008), en la calidad de la fruta, en la absorción de nutrimentos, en una mayor resistencia a daños por frío (Tsipouridis y Thomidis, 2005) y modifica el requerimiento de horas frío (Maneethon *et al.*, 2007), entre otros beneficios.

Los genotipos utilizados para el establecimiento de plantaciones son producto de la combinación variedad/portainjerto, donde la variedad aporta la parte aérea y el portainjerto proporciona el sistema radicular (Dolgun *et al.*, 2009). La interacción que pueda darse entre los genotipos es muy compleja (Weibel, 2003) de tal manera que pueden vivir en armonía formando una unión satisfactoria o pueden mostrar falta de afinidad (Errea *et al.*, 1994), (Pina y Errea, 2005).

Los portainjertos se pueden clasificar en vigorosos, semivigorosos y no vigorosos. La inducción de ésta característica a la variedad aún no se termina de comprender (Tombesi *et al.*, 2011); sin embargo, está asociada a las características anatómicas del xilema, tales como la frecuencia, diámetro y longitud de los elementos de vaso (Zach *et al.*, 2010) que influyen en el potencial hídrico, la conductividad hidráulica, en variables fisiológicas y en el desarrollo del injerto a través de la condición hormonal, intercambio de ARNm mensajeros entre la variedad y el portainjerto (Yang *et al.*, 2015), nutrición mineral y las relaciones hídricas variedad/portainjerto (Solari *et al.*, 2006).

Se conoce que los portainjertos que inducen vigorosidad son más tolerantes a déficit de agua con respecto a los de menor vigorosidad debido a un mayor tamaño y frecuencia de elementos de vaso. Trifilò *et al.* (2007) encontraron, en plantas de olivo, reducción del diámetro y longitud de elementos de vaso en portainjertos poco vigorosos, mientras que los vigorosos indujeron mayor diámetro y longitud de elementos de vaso. En manzano, bajo condiciones de sequía, los portainjertos vigorosos indujeron el crecimiento de algunos órganos de la planta y una respuesta anatómica favorable del injerto; se incrementó 25 % la cantidad de elementos de vaso y 28 % el anillo de crecimiento de esa temporada; sin embargo, mostraron la resistencia hidráulica más alta en la unión del injerto con el portainjerto vigoroso, condición inversa bajo condiciones de humedad. Por otra parte, el portainjerto no vigoroso sometido a sequía, también incrementó la frecuencia de elementos de vaso y mostró alta resistencia hidráulica en condiciones de humedad. Bauerle y Centinari (2011) concluyeron que las variedades injertadas sobre portainjertos vigorosos tuvieron menos embolismo que las injertadas en los no vigorosos, comportamiento atribuido al diámetro de elementos de vaso.

En condiciones de sequía el efecto del portainjerto sobre la variedad no está completamente discernida, sin embargo, se ha encontrado que influye en las características de los tejidos vasculares, en el transporte de agua, nutrimentos, hormonas (Sieburt y Deyholos, 2006), modifica algunas características anatómicas de los elementos de vaso de la vena central y del peciolo de la hoja y algunos aspectos del intercambio de gases en aguacate (Ayala *et al.*, 2010) y en durazno (Solari *et al.*, 2006a).

Pire *et al.* (2007) indicaron que bajo condiciones de sequía no hubo diferencia significativa en el tamaño de elementos de vaso en cladodios de variedades cultivadas y silvestres de nopal, aunque se nota una tendencia a incrementar su tamaño bajo condiciones de sequía.

El xilema, bajo déficit hídrico, sufre cambios que afectan los índices de conducción de agua de la planta, siendo la disminución del diámetro de los elementos de vasos la primera respuesta a esa condición (Jupa *et al.*, 2016). Los elementos de vaso pequeños son el resultado adaptativo a hábitats secos por ser menos vulnerables a la cavitación, en tanto que los elementos de vaso grandes permiten mayor flujo de agua, pero son más vulnerables a sequías prolongadas. Pimienta *et al.* (2003) concluyen que no encontraron consistencia entre los atributos epidermales o de elementos de vaso del xilema, y la resistencia y tolerancia a la escasez de agua en *Opuntia* y que muy probablemente la mayor resistencia a sequía está relacionada con mecanismos fisiológicos de aclimatación.

El estudio del comportamiento de las plantas bajo sequía debe considerar su respuesta fisiológica relacionada a las características anatómicas del xilema, pues se ha mencionado que los portainjertos afectan el crecimiento vegetativo y el intercambio de gases dependiendo de la condición hídrica en la que estén. En el cultivo de durazno encontraron que la conductancia estomática, la concentración interna de CO₂ y la tasa de transpiración están linealmente relacionadas al potencial hídrico de la planta con riego y sin riego, afectando potencialmente la tasa de asimilación de CO₂, de tal manera que el crecimiento vegetativo de la variedad depende de la respuesta fisiológica a la condición hídrica y del portainjerto sobre el cual se haya injertado, sin excluir otros factores, tales como el nivel hormonal y el intercambio de ARNm (Solari *et al.*, 2006).

La primera respuesta de las plantas bajo estrés hídrico es el cierre estomatal, lo que limita la tasa de asimilación de CO₂ e influye directamente en la actividad fisiológica, crecimiento y rendimiento (Hernández *et al.*, 2016). Bajo esas condiciones, las plantas tienen mecanismos que les permiten sobrevivir. Existen plantas evasoras y tolerantes frente a sequía. Las especies evasoras son homeohídricas (comportamiento hídrico estable) o reguladoras de actividades fisiológicas, pudiendo maximizar la absorción de agua o minimizar la pérdida de la misma (cierre de estomas, incremento del potencial hídrico, baja tasa de transpiración), mientras

que los mecanismos de las tolerantes incluyen evitar la deshidratación al ajustar su potencial osmótico o tolerarla mediante la presencia de solutos, sistemas antioxidantes y sistemas reparadores (Valladares, 2004).

Debido a la falta de agua es necesario realizar investigaciones que permitan determinar el comportamiento de combinaciones variedad/portainjerto bajo estrés hídrico, por lo que se propuso la presente investigación, donde se evaluaron ocho portainjertos injertados con la variedad Diamante para determinar el comportamiento cuando son sometidos a sequía y determinar la mejor combinación fisiológicamente con riego y sin riego, y su asociación con características anatómicas.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en un invernadero de la Universidad Autónoma Chapingo localizado a 19°29'25.7" LN y 98°52'24.5" LO con una altitud de 2240 msnm. Se evaluaron ocho portainjertos obtenidos a partir de semilla de los estados de Puebla (Zautla), Tlaxcala (Blanco y Amarillo), Veracruz (Jalacingo), Oaxaca, Estado de México, Coatepec Harinas, Zacatecas y el portainjerto 'Nemaguard'. Las plantas crecieron en bolsas de polietileno de 25 x 40 cm en una mezcla de sustrato con 50 % arcilla, 30 % agrolita, 10 % vermiculita y 10 % de materia orgánica, durante un año y seis meses. Posteriormente se injertaron con la variedad Diamante y se dejaron seis meses más para que el injerto desarrollara.

Al cumplir dos años las combinaciones variedad/portainjerto, se sometieron a dos tratamientos de humedad en el sustrato, con riego y sin riego durante 12 días que duró el experimento. El sustrato de las plantas con riego fue llevado a capacidad de campo cada tercer día, mientras que el que no tuvo riego se mantuvo en marchitez permanente. Se consideró una planta como unidad experimental. El diseño de tratamientos fue un factorial 9 x 2 con seis repeticiones.

Las variables relacionadas con intercambio de gases se cuantificaron con un IRGA portátil marca CID, Inc., modelo CI-340. La tasa de asimilación de CO₂ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), conductancia estomática ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), tasa de transpiración ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) y concentración interna de CO₂ (ppm) se determinaron en la sección central de cinco hojas nuevas completamente desarrolladas y fotosintéticamente activas doce días después de iniciado los tratamientos.

El potencial hídrico (MPa) se evaluó en brotes tiernos del tallo principal con una bomba tipo Scholander marca Soil Moisture. Se eligieron tres brotes por árbol. Las mediciones se hicieron de 10 a 14 horas el día 12.

Al finalizar los tratamientos se obtuvieron muestras de cada portainjerto a 5 cm por debajo del injerto y de la variedad a una distancia de 5 cm por encima del injerto. Posteriormente se hicieron cortes anatómicos transversales de un grosor de 20 μm en un micrótopo de deslizamiento de la marca Leica. Los cortes fueron evaluados con diez campos por corte anatómico, a 40X de objetivo y 10X de ocular, con un microscopio marca Leica modelo Galean III; las variables evaluadas en elementos de vaso (EV) del xilema fueron: área (mm^2), perímetro (mm), longitud de eje mayor (mm), longitud del eje menor (mm), índice de redondez, índice de alargamiento, diámetro Feret [$(4\cdot\text{área}/\pi)^{0.5}$] y número de elementos de vaso. Adicionalmente se calculó la frecuencia de elementos de vaso por mm^2 .

Se calculó la conductividad hidráulica relativa del brote mediante la fórmula de Poiseuille modificada por Fahn *et al.* (1986): $\text{CR} = (\text{R}^4)(\text{FRE})$, donde CR es la conductividad relativa, R es el radio del elemento de vaso y FRE es la frecuencia de elementos de vaso por mm^2 . También se calculó el índice de vulnerabilidad de xilema propuesto por Carlquist (1977): $\text{V} = \text{DV}/\text{FRE}$, donde V es la vulnerabilidad, DV es el diámetro de elemento de vaso y FRE es la frecuencia de elementos de vaso por mm^2 .

Se utilizó un diseño de tratamientos factorial 9 x 2 con seis repeticiones, donde los portainjertos y la condición hídrica fueron los factores, respectivamente. Adicionalmente se hizo un análisis factorial 9 x 2 x 2 con seis repeticiones, donde, además de los factores indicados, se usó la posición de cortes transversales de tallo. Se usó un diseño experimental completamente al azar. Los datos obtenidos fueron analizados mediante análisis de varianza y comparaciones de medias de Tukey.

3.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Mediante el análisis de varianza (Cuadro 9) se encontraron diferencias significativas en las variables fisiológicas para los factores portainjerto (PI), condición de humedad (Ch) y la interacción PI x Ch evaluados, mientras que, para las características anatómicas de xilema no existió diferencias significativas en la Ch, pero sí entre PI, posición del corte (PC) y las interacciones PI x PC, PC x Ch (Cuadro 10).

En la comparación de medias de portainjertos de las variables fisiológicas (Cuadro 11), el mejor comportamiento lo tuvieron 'Diamante'/'Nemaguard' y 'Diamante'/'Jalacingo' al presentar mayor tasa de asimilación de CO₂, tasa de transpiración y conductancia estomática, lo que demuestra que son la mejor combinación variedad/portainjerto al permitir un intercambio de gases mayor con respecto a los demás genotipos evaluados. Ésa respuesta es deseable, sin embargo, el potencial hídrico que mostró 'Diamante'/'Jalacingo' fue mayor a todos, sin embargo, debido a que un potencial hídrico más alto indica que mantuvo hidratados sus brotes, la tasa de transpiración provoca que se puedan deshidratar rápidamente los tejidos en ausencia de humedad de suelo, por lo que sería conveniente no utilizar ambos portainjertos en zonas con problemas de humedad (Núñez *et al.*, 2006) debido a que no tienen la capacidad de controlar el intercambio de gases al ser portainjertos de zonas húmedas, donde no hay factores adversos que obliguen a desarrollar mecanismos que controle esos procesos.

Los portainjertos 'Diamante'/Puebla y 'Diamante'/Zacatecas tuvieron el segundo y tercer potencial hídrico más bajo, con la tasa de asimilación de CO₂ reducida en menos de 55 % con respecto a la combinación 'Diamante'/'Nemaguard'. La respuesta mostrada indicó que pueden ser los más tolerantes a sequía por su potencial bajo, donde responderían favorablemente a la presencia de estrés hídrico al continuar siendo eficientes fisiológicamente (Marsal y Girona, 1997), ya que el potencial hídrico bajo permite el flujo constante de agua disponible en el suelo y solo estará condicionado por el gradiente que se establezca, hasta llegar al punto en que la absorción de agua sea nula o mayor al punto de marchitez (-1.5 MPa), donde hay un ajuste en conductancia estomática y probablemente se está ahorrando agua. Solari y Dejong (2006) encontraron diferencias en dos portainjertos de durazno injertados con la misma variedad en cuanto a potencial hídrico de las hojas, tasa de transpiración y conductancia estomática, los cuales se explicó por sus diferencias en su conductividad hidráulica.

Por otra parte, los portainjertos 'Diamante'/Coatepec, 'Diamante'/Tlaxcala Blanco y 'Diamante'/Oaxaca presentaron los valores más bajos de la tasa de asimilación de CO₂, pero con una mayor concentración interna, debido a que no se estaba utilizando; la reducción se dio en más del 50 % con respecto a los demás portainjertos, por lo que éstas combinaciones pueden considerarse como plantas evasivas ante condiciones de estrés hídrico (Valladares *et al.*, 2004).

Lo anterior permite su uso en condiciones de sequía ya que tienen mecanismos que permitirían regular la tasa de transpiración (TT), la conductancia estomática (CE) y disminuir el potencial hídrico (PH) y así evitar tensión excesiva en el xilema, sin embargo, también hay árboles que tienden a funcionar a potenciales de agua críticos, comprometiendo la cavitación del xilema dada su necesidad de alto intercambio de gases (Maherali *et al.*, 2006), tal como en el caso de 'Diamante'/'Nemaguard', que mantuvo los más altos niveles de intercambio de gases y bajo potencial hídrico (Cuadro 11). Una mayor tensión puede producir cavitación que permite la formación de burbujas de aire y causa embolia del sistema

de conducción, pues se sabe que las dimensiones de los elementos de vaso de xilema están positivamente relacionadas con la vulnerabilidad a la cavitación (Lo Gullo *et al.*, 1995).

En frutales el estudio de los caracteres anatómicos de xilema puede contribuir a determinar el grado de afinidad o incompatibilidad entre variedades y portainjertos, así como predecir vigorosidad a través del estudio de los elementos de vaso (EV) de xilema (Goldschmidt, 2014).

Con respecto a las comparaciones de medias de las variables anatómicas del xilema (Cuadro 12) los portainjertos 'Diamante'/Puebla, 'Diamante'/Zacatecas y 'Diamante'/Oaxaca tuvieron los valores más altos para área, perímetro, longitud del eje mayor, longitud del eje menor, índice de alargamiento, de redondez y diámetro Feret de EV, así como de la conductividad relativa de brote y el índice de vulnerabilidad, lo que indicó que son combinaciones con un balance adecuado en el intercambio de gases y de transporte de agua (Basile *et al.*, 2003), además de que, a diferencia de 'Diamante'/'Nemaguard', mostraron un desempeño idóneo en las variables fisiológicas evaluadas (Cuadro 11), lo que indica que pueden ser utilizados tanto en zonas húmedas como en zonas de temporal (Núñez *et al.*, 2006) debido a que tienen mejor control sobre su intercambio gaseoso y sus índices de conducción de agua.

De manera general, se encontró que valores más altos para área, perímetro, longitud del eje mayor y menor, índice de alargamiento y redondez, así como del diámetro Feret de EV son indicadores de que los genotipos son fisiológicamente eficientes y tolerantes a sequía, sin embargo, serán susceptibles a déficit hídrico prolongado, debido a que podrían sufrir cavitación por no mantener la columna de agua (Ferreyra *et al.*, 2003), mientras que valores menores para área, perímetro, longitud del eje mayor y menor, índice de alargamiento y redondez, así como del diámetro Feret de EV, menor IVC, pero mayor frecuencia de EV, permitirían flujo constante de agua, aunque en menor cantidad, como en el caso de

'Diamante'/'Nemaguard', sin embargo, debido a su alto intercambio de gases puede ser susceptible al transpirar demasiada agua y crear un déficit hídrico interno en la planta y acaba más rápido el agua en el suelo.

Los genotipos con menores valores en las variables fisiológicas y anatómicas de xilema evaluadas reducirían el riesgo a morir, porque disminuirían su actividad fisiológica hasta que pase la temporada de sequía o se reestablezca la disponibilidad de agua. Por lo tanto, lo deseable serían menor tamaño de los EV, pero con mayor frecuencia por mm², como lo muestra el portainjerto 'Diamante'/Tlaxcala Blanco y 'Diamante'/Estado de México, o más frecuencia de EV, de tamaño y forma promedio con respecto a lo obtenido en ésta investigación, es decir, como los portainjertos 'Diamante'/Zacatecas, 'Diamante'/Oaxaca y 'Diamante'/Estado de México. Las diferencias entre genotipos están fuertemente influidas por el lugar de origen, su actividad fisiológica, la composición genética y la interacción ambiente-genotipo (Chen *et al.*, 2016), debido a que las condiciones ambientales donde se desarrollan pudieron inducir mecanismos de evasión o tolerancia a los factores adversos.

Para las combinaciones variedad/portainjertos sometidos a riego y sin riego, la tasa de asimilación de CO₂, tasa de transpiración y conductancia estomática en condiciones de sequía disminuyeron significativamente, mientras que la concentración interna de CO₂ aumentó y el potencial hídrico se incrementó más del 60 %. Éstos valores muestran que la sequía afecta el estado fisiológico de las plantas, así como los índices de conducción de agua (Liu y Stützel, 2004).

La disminución en la actividad fisiológica de las combinaciones variedad/portainjertos es la respuesta de la planta al estrés hídrico como un mecanismo de evasión que busca minimizar sus efectos. Todas las variables fisiológicas están asociadas, de tal manera que el aumento en la concentración interna de CO₂ indicó que no hay disminución en la apertura de estomas, por lo tanto, a menor tasa de asimilación de CO₂ y fotosíntesis, se acumuló el CO₂ en las

cavidades subestomáticas y traen como consecuencia disminución en crecimiento y desarrollo de la planta (Giuliani *et al.*, 2016).

Los valores del potencial hídrico fueron menores en los genotipos sometidos a sequía (Cuadro 13), lo que probablemente fue debido a una alta acumulación de solutos en las hojas, lo que permitió que las combinaciones variedad/portainjertos busquen absorber el agua que hubiere en el suelo para tolerar la condición de sequía al generar gradientes de potencial. Éste comportamiento va asociado a cambios bioquímicos y moleculares; lo que muestra que la respuesta a estrés hídrico es compleja y que envuelve múltiples procesos (Passioura, 1996).

En las características anatómicas de xilema (Cuadro 14), hubo diferencias significativas para área de EV, siendo 8 % más grande en las combinaciones sometidas a sequía, lo cual es un cambio mínimo. Los resultados no siguen la tendencia reportada en la literatura (Pire *et al.*, 2007), aunque en doce días que duraron los tratamientos no se esperaban encontrar diferencias anatómicas. Éste comportamiento puede estar asociado a la condición hídrica, sin embargo, la tendencia es que los EV del xilema disminuyan su tamaño bajo sequía, a diferencia de lo encontrado en ésta investigación; si se considera que en los valores del perímetro de EV no hubo diferencias significativas y que mostraron el mismo tamaño, entonces el resultado puede obedecer a la extensibilidad de la pared celular, donde, en condiciones de déficit hídrico, el pH de la pared celular es más básico y por tanto es más difícil de deformar, y con ello menos extensible, de tal manera que no se aprecia crecimiento, pero tampoco deformación, lo que queda demostrado con los índices de alargamiento y redondez siendo más redondos y menos largos los EV para los genotipos sometidos a sequía (Warschefsky *et al.*, 2016).

Cuadro 9. Cuadrados medios del análisis de varianza para variables fisiológicas de ocho portainjertos de durazno y el portainjerto Nemaguard sometidos a riego y sin riego injertados con la variedad 'Diamante'.

Variables	Fuente de Variación					
	Portainjerto (P)	Condición hídrica (Ch)	PxCh	Error	Total	CV (%)
Grados de libertad	8	1	8	90	107	
Tasa de asimilación de CO ₂	47.64**	468.25**	24.09**	2.65		46.47
Tasa de transpiración	11.81**	130.06**	4.76**	0.72		42.87
Conductancia estomática	22735.05**	104247.31**	5635.79**	1257.14		66.7
Concentración interna de CO ₂	22935.63	328561.64**	58484.89**	16866.24		35.08
Potencial hídrico	132.94**	11556.81**	229.57**	15.03		16.96

CV: coeficiente de variación; *significativo con $P \leq 0.05$; **altamente significativo con $P \leq 0.01$.

Cuadro 10. Cuadrados medios del análisis de varianza para variables anatómicas de xilema de ocho portainjertos de durazno y el portainjerto Nemaguard sometidos a riego y sin riego injertados con la variedad 'Diamante'.

Variables	Fuente de Variación							Total	CV (%)
	P	PC	Ch	P x Ch	PC x Ch	P x PC x Ch	Error		
Grados de libertad	8	1	1	8	1	16	180	215	
Área de elementos de vaso	0.030**	0.098**	0.027*	0.016**	0.005	0.014**	0.0037		18.57
Perímetro de elementos de vaso	0.00032**	0.0007**	0.00001	0.00016**	0.00015	0.00011*	0.00004		10.71
Longitud del eje mayor	0.000043**	0.00011**	0.0000007	0.000019**	0.000012	0.000016**	0.0000059		11.13
Longitud del eje menor	0.000015**	0.000016*	0.0000014	0.000011**	0.000014*	0.000005*	0.0000026		10.48
Índice de alargamiento	0.60*	0.22*	0.09	0.05	0.13*	0.05*	0.027		10.37
Índice de redondez	0.0071**	0.0115*	0.0070	0.0048*	0.0050	0.0022	0.0019		4.86
Diámetro Feret	0.000025**	0.000043*	0.0000004	0.000013*	0.000013	0.000008*	0.0000037		10.45
Número de elemento de vaso	5649.39**	6688.91*	3536.46	2155.50*	580.17	1094.33	981.82		18.52
Número de EV por mm ²	29790.16**	35420.17*	18666.96	11261.19*	3052.59	5716.45	5146.17		18.52
Conductividad relativa de brote	14.6 x10 ^{-12**}	82.6 x10 ^{-12**}	577 x10 ⁻¹²	617 x10 ^{-12*}	615 x10 ⁻¹²	546 x10 ^{-12**}	223 x10 ⁻¹²		37.44
Índice de vulnerabilidad	13.2 x10 ^{-8**}	157 x10 ⁻¹²	540 x10 ⁻¹²	666 x10 ^{-12*}	933 x10 ⁻¹²	4.51 x10 ^{-10*}	2.19 x10 ⁻¹⁰		27.14

P: portainjerto; PC: posición del corte anatómico; Ch: condición hídrica; EV: elementos de vaso; CV: coeficiente de variación; *significativo con $P \leq 0.05$; **altamente significativo con $P \leq 0.01$.

Cuadro 11. Comparación de medias de Tukey de variables fisiológicas de la variedad Diamante injertada en algunos portainjertos de durazno.

Portainjerto	Variables evaluadas				
	TA CO ₂ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	TT ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CE ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CI CO ₂ (ppm)	PH (MPa)
Puebla	4.32 bc ^z	1.38 b	37.94 c	376.11 a	-2.530 a
Zacatecas	2.90 dc	1.76 b	41.48 c	382.19 a	-2.428 a
Oaxaca	1.53 d	1.01 b	15.27 c	423.19 a	-2.403 a
Estado de México	3.09 dc	1.79 b	30.04 c	424.85 a	-2.308 a
Tlaxcala Blanco	1.86 d	1.85 b	32.09 c	396.30 a	-2.483 a
‘Nemaguard’	7.08 a	3.97 a	151.24 a	350.02 a	-2.325 a
Jalacingo	6.04 ab	3.18 a	94.10 b	292.43 a	-1.745 b
Coatepec	1.34 d	0.95 b	20.44 c	362.33 a	-2.642 a
Tlaxcala Amarillo	3.33 dc	1.91 b	55.82 b	324.17 a	-1.71 b
DMSH	2.11	1.09	46.00	168.53	-0.503

^z Medias con la misma letra dentro de columnas no presentan diferencias significativas ($\alpha=0.05$);

TA CO₂: Tasa de asimilación de CO₂; TT: Tasa de transpiración; CE: Conductancia estomática; CI CO₂: Concentración interna de CO₂; PH: Potencial hídrico. DMSH: Diferencia mínima significativa honesta.

Cuadro 12. Comparación de medias de Tukey de variables anatómicas de xilema combinado de la variedad Diamante injertada en algunos portainjertos de durazno.

Portainjerto	Variables evaluadas										
	AEV (mm ²)	PEV (mm)	LEMA (mm)	LEME (mm)	IA	IR	DF	NEV	EVxmm ²	CRB (x10 ⁻⁶)	IVC (x10 ⁻⁵)
Puebla	0.376 a	0.067 ab	0.0231 ab	0.0167 a	1.58 ab	0.880 b	0.0196 ab	164 ab	375 ab	5.12 a	5.94 ab
Zacatecas	0.376 a	0.068 ab	0.0237 a	0.0166 ab	1.68 a	0.871 b	0.0198 a	154 b	351 b	4.98 ab	6.46 a
Oaxaca	0.355 ab	0.067 ab	0.0233 ab	0.0161 abc	1.58 ab	0.896 ab	0.0193 abc	154 b	352 b	4.54 abc	6.37 a
Estado de México	0.296 c	0.060 c	0.0206 c	0.0150 c	1.52 b	0.927 ab	0.0175 d	159 b	365 b	3.02 d	5.60 abc
Tlaxcala Blanco	0.282 c	0.059 c	0.0202 c	0.0147 c	1.54 ab	0.880 b	0.0172 d	192 a	439 a	3.48 cd	4.39 c
'Nemaguard'	0.296 c	0.058 c	0.0203 c	0.0146 c	1.53 b	0.900 ab	0.0172 d	167 ab	383 ab	3.02 d	5.19 abc
Jalacingo	0.330 abc	0.061 bc	0.0214 bc	0.0152 bc	1.56 ab	0.896 ab	0.0180 bcd	192 a	439 a	4.19 abcd	4.65 bc
Coatepec	0.306 bc	0.063 abc	0.0220 abc	0.0153 abc	1.62 ab	0.874 b	0.0184 abcd	160 b	365 b	3.68 bcd	5.63 abc
Tlaxcala Amarillo	0.316 bc	0.061 bc	0.0214 bc	0.0149 c	1.59 ab	0.885 b	0.0179 cd	182 ab	416 ab	3.83 abcd	4.80 bc
DMSH	0.054	0.0061	0.0022	0.0015	0.15	0.039	0.0017	28	65	1.35	1.34

² Medias con la misma letra dentro de columnas no presentan diferencias significativas ($\alpha=0.05$);

DMSH: Diferencia mínima significativa honesta; AEV: Área de elemento de vaso; PEV: perímetro de elemento de vaso; LEMA: longitud del eje mayor; LEME: longitud del eje menor; IA: índice de alargamiento; IR: índice de redondez; DF: diámetro Feret; NEV: número de vasos por corte; EVxmm²: elementos de vaso por mm²; CRB: conductividad relativa de brote; IVC: índice de vulnerabilidad de Carlquis.

Cuadro 13. Comparación de medias de Tukey de variables fisiológicas para la variedad Diamante injertada en portainjertos de durazno sometidos a riego y sin riego.

Condición	Variables evaluadas				
	TA CO ₂ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	TT ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CE ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CI CO ₂ (ppm)	PH (MPa)
Con riego	5.58 a ^z	3.07 a	84.23 a	315.02 b	-1.252 b
Sin riego	1.42 b	0.88 b	22.09 b	425.33 a	-3.321 a
DMSH	0.62	0.32	13.56	49.65	-0.148

^z Medias con la misma letra dentro de columnas no presentan diferencias significativas ($\alpha=0.05$);

TA CO₂: tasa de asimilación de CO₂; TT: Tasa de transpiración; CE: conductancia estomática; CI CO₂: concentración interna de CO₂; PH: potencial hídrico; DMSH: Diferencia mínima significativa.

Cuadro 14. Comparación de medias de Tukey de variables anatómicas de xilema para la variedad Diamante y portainjertos de durazno sometidos a riego y sin riego.

Condición	Variables evaluadas										
	AEV (mm ²)	PEV (mm)	LEMA (mm)	LEME (mm)	IA	IR	DF	NEV	EVxmm ²	CRB ($\times 10^{-8}$)	IVC ($\times 10^{-7}$)
Con riego	0.31 b ^z	0.062 a	0.0217 a	0.0155 a	1.60 a	0.884 a	0.0182 a	165 a	378 a	382 a	545 a
Sin riego	0.34 a	0.062 a	0.0218 a	0.0161 a	1.56 a	0.895 a	0.0183 a	173 a	396 a	414 a	544 a
DMSH	0.016	0.001	0.0007	0.0004	0.04	0.011	0.0006	8	19	40	39.7

^z Medias con la misma letra dentro de columnas no presentan diferencias significativas ($\alpha=0.05$);

AEV: Área de elemento de vaso; PEV: perímetro de elemento de vaso; LEMA: longitud del eje mayor; LEME: longitud del eje menor; IA: índice de alargamiento; IR: índice de redondez; DF: diámetro Feret; NEV: número de vasos por corte; EVxcm²: Elementos de vaso por cm²; EVxmm²: elementos de vaso por mm²; CRB: conductividad relativa de brote; IVC: índice de vulnerabilidad de Carlquis; DMSH: Diferencia mínima significativa honesta.

Cuadro 15. Comparación de medias de Tukey de variables fisiológicas para combinaciones de plantas de durazno 'Diamante'/portainjertos x condición de humedad.

Portainjerto	Condición	Variables evaluadas				
		TA CO ₂ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	TT ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CE ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CI CO ₂ (ppm)	PH (MPa)
Puebla	Con riego	5.67 bc ^z	1.333 de	43.80 bc	274.80 c	-1.183 de
Puebla	Sin riego	2.96 cde	1.423 de	32.08 bc	477.42 abc	-3.880 ab
Zacatecas	Con riego	5.60 bc	3.265 bc	79.40 b	309.15 bc	-1.117 e
Zacatecas	Sin riego	0.21 de	0.262 e	3.56 c	455.23 abc	-3.740 ab
Oaxaca	Con riego	2.85 cde	1.803 cd	28.00 bc	289.60 bc	-1.290 de
Oaxaca	Sin riego	0.20 de	0.207 e	2.54 c	556.78 ab	-3.517 ab
Estado de México	Con riego	5.88 bc	3.287 bc	56.74 bc	270.80 c	-1.120 e
Estado de México	Sin riego	0.31 de	0.285 e	3.34 c	578.90 a	-3.497 ab
Tlaxcala Blanco	Con riego	3.56 cd	3.425 bc	60.06 bc	335.70 abc	-0.993 e
Tlaxcala Blanco	Sin riego	0.17 e	0.277 e	4.11 c	456.90 abc	-3.973 a
'Nemaguard'	Con riego	11.97 a	5.487 a	216.09 a	342.33 abc	-1.520 cde
'Nemaguard'	Sin riego	2.20 de	2.443 cd	86.40 b	357.72 abc	-3.130 b
Jalacingo	Con riego	8.91 ab	4.983 ab	160.58 a	336.27 abc	-1.547 cde
Jalacingo	Sin riego	3.17 cde	1.382 de	27.62 bc	248.60 c	-1.943 cd
Coatepec	Con riego	2.57 cde	1.762 de	38.29 bc	315.57 abc	-1.300 de
Coatepec	Sin riego	0.12 e	0.130 e	2.60 c	409.08 abc	-3.983 a
Tlaxcala Amarillo	Con riego	3.42 cde	2.320 cd	75.07 bc	287.37c	-1.197 de
Tlaxcala Amarillo	Sin riego	3.24 cde	1.503 de	36.57 bc	360.97 abc	-2.223 c
DMSH		3.37	1.76	73.54	269.35	-0.804

^z Medias con la misma letra dentro de columnas no presentan diferencias significativas ($\alpha=0.05$);

TA CO₂: tasa de asimilación de CO₂; TT: Tasa de transpiración; CE: conductancia estomática; CI CO₂: concentración interna de CO₂; PH: potencial hídrico; DMSH: Diferencia mínima significativa.

Cuadro 16. Comparación de medias de Tukey de variables anatómicas de xilema para las interacciones de plantas de durazno 'Diamante'/portainjertos x condición hídrica.

Portainjerto	Condición	Variables evaluadas										
		AEV (mm ²)	PEV (mm)	LEMA (mm)	LEME (mm)	IA	IR	DF	NEV	EVxmm ²	CRB (x10 ⁻⁶)	IVC (x10 ⁻⁵)
Puebla	Con riego	0.364 abc ^z	0.067 ab	0.0234 a	0.0166 abc	1.67 a	0.87 bc	0.020 ab	143 b	327.7 b	4.48 abcd	6.65 ab
Puebla	Sin riego	0.388 ab	0.066 abc	0.0229 abc	0.0168 ab	1.49 a	0.89 abc	0.020 abc	185 ab	422.3 ab	5.76 a	5.23 abc
Zacatecas	Con riego	0.355 abc	0.066 abc	0.0233 a	0.0160 abc	1.69 a	0.87 bc	0.019 abc	155 ab	354.6 ab	4.61 abcd	6.01 abc
Zacatecas	Sin riego	0.398 a	0.069 a	0.0242 a	0.0171 a	1.67 a	0.87 bc	0.020 a	152 ab	348.1 ab	5.35 ab	6.92 a
Oaxaca	Con riego	0.336 abcd	0.065 abc	0.0232 ab	0.0156 abcd	1.65 a	0.88 bc	0.019 abc	157 ab	360.7 ab	4.29 abcd	6.07 abc
Oaxaca	Sin riego	0.374 ab	0.068 a	0.0235 a	0.0166 abc	1.52 a	0.92 ab	0.020 abc	150 ab	343.8 ab	4.80 abc	6.68 ab
Estado de México	Con riego	0.270 cd	0.057 bcd	0.0194 bcd	0.0144 bcd	1.46 a	0.94 a	0.017 bcd	167 ab	382.1 ab	2.73 cd	4.86 abc
Estado de México	Sin riego	0.322 abcd	0.062 abcd	0.0219 abcd	0.0155 abcd	1.57 a	0.91 abc	0.018 abcd	152 ab	347.4 ab	3.31 abcd	6.36 abc
Tlaxcala Blanco	Con riego	0.299 abcd	0.061 abcd	0.0211 abcd	0.0151 abcd	1.60 a	0.85 c	0.018 abcd	192 a	439.3 a	4.08 abcd	4.57 bc
Tlaxcala Blanco	Sin riego	0.266 cd	0.056 cd	0.0193 cd	0.0143 cd	1.49 a	0.91 abc	0.017 cd	192 a	439.3 a	2.89 cd	4.22 c
'Nemaguard'	Con riego	0.342 abcd	0.064 abcd	0.0221 abcd	0.0161abc	1.55 a	0.90 abc	0.019 abc	151 ab	344.9 ab	3.81 abcd	6.06 abc
'Nemaguard'	Sin riego	0.251 d	0.053 d	0.0186 d	0.0131 d	1.51 a	0.90 abc	0.016 d	184 ab	421.5 ab	2.23 d	4.34 c
Jalacingo	Con riego	0.294 bcd	0.060 abcd	0.0209 abcd	0.0148 abcd	1.56 a	0.89 abc	0.018 abcd	192 a	440.4 a	3.93 abcd	4.40 c
Jalacingo	Sin riego	0.366 abc	0.063 abcd	0.0218 abcd	0.0155 abcd	1.57 a	0.90 abc	0.018 abcd	191 a	438.2 a	4.44 abcd	4.92 abc
Coatepec	Con riego	0.287 bcd	0.061 abcd	0.0216 abcd	0.0148 abcd	1.66 a	0.87 bc	0.018 abcd	151 ab	346.5 ab	3.19 bcd	5.74 abc
Coatepec	Sin riego	0.326 abcd	0.064 abc	0.0225 abc	0.0158 abc	1.58 a	0.88 bc	0.019 abc	168 ab	384.3 ab	4.17 abcd	5.52 abc
Tlaxcala Amarillo	Con riego	0.289 bcd	0.059 abcd	0.0206 abcd	0.0148 abcd	1.56 a	0.89 abc	0.018 abcd	178 ab	406.9 ab	3.27 bcd	4.77 abc
Tlaxcala Amarillo	Sin riego	0.344 abcd	0.063 abcd	0.0221 abcd	0.0150 abcd	1.62 a	0.88 bc	0.018 abcd	186 ab	425.6 ab	4.39 abcd	4.84 abc
DMSH		0.102	0.0100	0.0039	0.0025	0.25	0.06	0.003	46	105	2.46	2.22

^z Medias con la misma letra dentro de columnas no presentan diferencias significativas ($\alpha=0.05$);

AEV: Área de elemento de vaso; PEV: perímetro de elemento de vaso; LEMA: longitud del eje mayor; LEME: longitud del eje menor; IA: índice de alargamiento; IR: índice de redondez; DF: diámetro Feret; NEV: número de vasos por corte; EVxcm²: Elementos de vaso por cm²; EVxmm²: elementos de vaso por mm²; CRB: conductividad relativa de brote; IVC: índice de vulnerabilidad de Carlquis; DMSH: Diferencia mínima significativa honesta.

Cuadro 17. Porcentaje de disminución y aumento en variables fisiológicas y anatómicas de xilema entre variedad/portainjerto sometidos a sequía con respecto a portainjertos con riego.

Portainjerto	Variables Evaluadas (%) ²															
	TA CO ₂	TT	CE	CI CO ₂	PH	AEV	PEV	LEMA	LEME	IA	IR	DF	NEV	EVxmm ²	CRB	IVC
Puebla	-47.77	6.75	-26.76	42.44	69.50	6.26	-0.80	-2.45	1.29	-10.52	3.32	-0.64	28.91	28.86	22.14	-27.04
Zacatecas	-96.34	-91.98	-95.52	32.09	70.14	10.88	4.09	3.69	6.61	-1.10	-0.81	5.09	-1.94	-1.83	13.94	15.15
Oaxaca	-92.86	-88.54	-90.93	47.99	63.32	10.09	4.00	0.96	6.18	-8.56	4.55	3.35	-4.66	-4.69	10.64	10.14
Estado de Mexico	-94.70	-91.33	-94.11	53.22	67.97	16.16	8.06	11.32	6.99	7.15	-3.36	8.66	-9.09	-9.07	17.40	30.96
Tlaxcala Blanco	-95.27	-91.92	-93.16	36.10	75.00	-12.29	-9.26	-8.97	6.14	-7.11	6.95	-6.60	-0.04	0.00	-41.35	-7.61
'Nemaguard'	-81.63	-55.47	-60.02	4.50	51.44	-36.10	-19.60	-18.83	18.82	-2.60	0.37	-17.43	18.16	18.17	-71.12	-28.42
Jalacingo	-64.42	-72.27	-82.80	-26.07	20.41	19.77	5.18	3.94	4.52	0.86	1.84	3.19	-0.52	-0.51	11.48	10.71
Coatepec	-95.46	-92.62	-93.21	29.63	67.36	11.80	4.88	4.08	6.43	-5.07	0.57	4.82	10.90	10.92	23.52	-4.04
Tlaxcala Amarillo	5.60	-35.20	-51.29	-20.39	46.17	16.11	5.7457	7.27	1.29	3.51	-1.52	3.32	4.35	4.38	25.57	1.30

^x Valores negativos indican la disminución en % con respecto al valor obtenido bajo condiciones de humedad; valores positivos indican un aumento en la variable con respecto al valor obtenido en humedad.

TA CO₂: tasa de asimilación de CO₂; TT: Tasa de transpiración; CE: conductancia estomática; CI CO₂: concentración interna de CO₂; PH: potencial hídrico; AEV: Área de elemento de vaso; PEV: perímetro de elemento de vaso; LEMA: longitud del eje mayor; LEME: longitud del eje menor; IA: índice de alargamiento; IR: índice de redondez; DF: diámetro Feret; NEV: número de vasos por corte; EVxmm²: elementos de vaso por mm²; CRB: conductividad relativa de brote; IVC: índice de vulnerabilidad de Carlquis.

A partir de las medias de las combinaciones 'Diamante'/portainjertos con riego y sin riego se calculó el porcentaje de disminución del valor de las variables evaluadas y el aumento de las mismas en algunos casos (Cuadro 17).

Las variables que mayor peso tienen en la determinación del grado de afinidad de variedad/portainjerto son las características anatómicas de xilema (Núñez *et al.*, 2006), mientras que la tasa de asimilación de CO₂, la tasa de transpiración (Ouyang *et al.*, 2013), la conductancia estomática (Insausti y Gorjón, 2013) y el potencial hídrico (Girona *et al.*, 2005) muestran el desempeño fisiológico de la variedad injertada, donde pueden existir afectaciones grandes por efecto del portainjerto (Solari y DeJong, 2006).

De acuerdo a lo anterior, se encontró que la mejor combinación fue 'Diamante'/Tlaxcala Amarillo que mantuvo la tasa de asimilación de CO₂ aun en condiciones de sequía, sin embargo, debe reconsiderarse su uso en zonas con sequía, pues su potencial hídrico fue similar al de 'Nemaguard' y considerando que el último es susceptible a esa condición, entonces 'Diamante'/Tlaxcala Amarillo tendría el mismo comportamiento al no poder mantener un flujo constante de agua (Basile *et al.*, 2003), ya que, tanto la conductividad relativa del brote e índice de vulnerabilidad aumentaron, de tal manera que la falta de agua provocaría cavitación y embolia (Hacke y Sauter, 1995).

Por otra parte, la combinación 'Diamante'/Puebla mostró una disminución de la tasa de asimilación de CO₂ del 47.77 % (Cuadro 17), porcentaje inferior al mostraron por los demás portainjertos, de tal manera que el uso de ese genotipo puede ser una opción bajo condiciones de sequía.

La combinación 'Diamante'/Puebla es una buena asociación debido a que mostró, además de la tasa de asimilación de CO₂, un incremento en la conductividad relativa del brote y una disminución en el índice de vulnerabilidad, variables que demuestran que el flujo de agua será constante aun en condiciones de sequía (Yang y Tyree, 1992).

Para el caso de las demás combinaciones, la tendencia fue disminuir toda actividad fisiológica, lo que indicó que los portainjertos de durazno evaluados mayormente tienen desarrollado el mecanismo de evadir la condición de estrés hídrico, donde se previene o minimiza el efecto del estrés en los tejidos por ser sensibles a la deshidratación, maximizando la absorción de agua hasta donde lo permita el suelo, pero también minimizando su pérdida al cerrar sus estomas, disminuir la tasa de transpiración y reducir el potencial hídrico.

En las características anatómicas de las plantas de 'Diamante'/portainjertos evaluados bajo condiciones de riego y sin riego (Cuadro 18 y Cuadro 19), no se encontraron diferencias significativas, lo cual ya se ha reportado en otras especies, como en *Opuntia* (Pimienta *et al.*, 2003), sin embargo, el tiempo en que se

sometieron a esas condiciones de humedad solo fue de 12 días. Se notó una ligera tendencia a disminuir el área de EV en la variedad injertada en los portainjertos Puebla, Tlaxcala Blanco, 'Nemaguard', mientras que, en otras, la tendencia fue aumentar el área de EV. Pereyra *et al.* (2012) indicaron que los EV pueden incrementar su tamaño bajo ciertas condiciones ambientales y Zach *et al.* (2010) sugirieron que entre mayor altura tengas las plantas, se incrementará el tamaño de los EV con el fin de transportar mayor cantidad de agua; sin embargo, Lovisolo y Schubert (1998) y Pire *et al.* (2007) concluyeron que los EV disminuyen su tamaño por efecto de estrés hídrico prolongado. De acuerdo a lo anterior, los resultados muy probablemente estén asociados no por efectos de la sequía, sino a la vigorosidad del portainjerto sobre el cual fue injertada la variedad Diamante (Bruckner *et al.*, 2014; Salleo *et al.*, 1985; Gambetta *et al.*, 2012 y Tombesi *et al.*, 2010).

Cuadro 18. Comparación de medias de Tukey de variables anatómicas de xilema de la variedad Diamante (injerto) bajo riego y sin riego.

Portainjerto	Condición hidrica	Posición de corte	Variables evaluadas										
			AEV (mm ²)	PEV (mm)	LEMA (mm)	LEME (mm)	IA	IR	DF	NEV	EVxmm ²	CRB (x10 ⁻⁶)	IVC (x10 ⁻⁵)
Puebla	Con riego	Vástago	0.406 ab ^z	0.071 abc	0.0249 ab	0.0175 ab	1.71 ab	0.86 a	0.0208 abc	141 b	323 b	5.39 abc	7.165 ab
Puebla	Sin riego	Vástago	0.387 abcd	0.065 abcd	0.0225 abcd	0.0165 abc	1.47 ab	0.90 a	0.0192 abcd	181 ab	413 ab	5.46 abc	5.285 bc
Zacatecas	Con riego	Vástago	0.392 abc	0.070 abc	0.0245 abc	0.0169 abc	1.73 ab	0.86 a	0.0203 abc	162 ab	372 ab	5.84 ab	6.057 abc
Zacatecas	Sin riego	Vástago	0.476 a	0.076 a	0.0269 a	0.0186 a	1.83 a	0.85 a	0.0223 a	136 b	312 b	7.08 a	8.403 a
Oaxaca	Con riego	Vástago	0.346 abcde	0.066 abcde	0.0234 abcde	0.0157 abcde	1.66 ab	0.87 a	0.0191 abcde	178 ab	408 ab	5.01 abc	5.245 bc
Oaxaca	Sin riego	Vástago	0.413 ab	0.073 ab	0.0253 ab	0.0174 ab	1.54 ab	0.87 a	0.0209 ab	148 ab	339 ab	5.91 ab	7.152 ab
Estado de México	Con riego	Vástago	0.249 de	0.056 cd	0.0193 cd	0.0142 bcd	1.55 ab	0.92 a	0.0165 cd	175 ab	402 ab	2.71 bc	4.523 bc
Estado de México	Sin riego	Vástago	0.284 bcde	0.059 bcd	0.0206 bcd	0.0147 bcd	1.43 b	0.92 a	0.0174 bcd	169 ab	388 ab	3.08 bc	5.153 bc
Tlaxcala Blanco	Con riego	Vástago	0.318 bcde	0.063 abcde	0.0219 abcde	0.0154 abcde	1.65 ab	0.85 a	0.0183 abcde	196 ab	450 ab	4.80 abc	4.547 bc
Tlaxcala Blanco	Sin riego	Vástago	0.235 e	0.053 d	0.0182 d	0.0134 cd	1.45 b	0.92 a	0.0156 d	199 ab	456 ab	2.31 bc	3.845 c
'Nemaguard'	Con riego	Vástago	0.414 ab	0.069 abc	0.0240 abc	0.0174 ab	1.60 ab	0.91 a	0.0204 abc	149 ab	341 ab	5.07 abc	6.64 abc
'Nemaguard'	Sin riego	Vástago	0.252 cde	0.052 d	0.0182 d	0.0126 d	1.47 ab	0.90 a	0.0151 d	190 ab	435 ab	2.20 c	4.065 bc
Jalacingo	Con riego	Vástago	0.340 abcde	0.065 abcde	0.0227 abcde	0.0159 abcde	1.61 ab	0.88 a	0.0191 abcde	210 a	480 a	5.48 abc	4.358 bc
Jalacingo	Sin riego	Vástago	0.420 ab	0.066 abcde	0.0234 abcde	0.0157 abcde	1.67 ab	0.90 a	0.0191 abcde	197 ab	451 ab	5.49 abc	5.028 bc
Coatepec	Con riego	Vástago	0.286 bcde	0.061 bcd	0.0217 abcde	0.0147 bcd	1.74 ab	0.87 a	0.0179 bcd	167 ab	381 ab	3.48 abc	5.242 bc
Coatepec	Sin riego	Vástago	0.324 bcde	0.064 abcde	0.0223 abcde	0.0157 abcde	1.56 ab	0.87 a	0.0187 abcde	176 ab	402 ab	4.30 abc	5.237 bc
Tlaxcala Amarillo	Con riego	Vástago	0.318 bcde	0.062 abcde	0.0218 abcde	0.0154 abcde	1.65 ab	0.88 a	0.0183 abcde	173 ab	397 ab	3.75 abc	5.205 bc
Tlaxcala Amarillo	Sin riego	Vástago	0.394ab	0.066 abcde	0.0237 abcde	0.0152 abcde	1.68 ab	0.86 a	0.0188 abcde	199 ab	456 ab	5.51 abc	4.842 bc
DMSH			0.141	0.015	0.0055	0.0036	0.37	0.08	0.0043	66	151	3.64	3.11

^z Medias con la misma letra dentro de columnas no presentan diferencias significativas ($\alpha=0.05$);

AEV: Área de elemento de vaso; PEV: perímetro de elemento de vaso; LEMA: longitud del eje mayor; LEME: longitud del eje menor; IA: índice de alargamiento; IR: índice de redondez; DF: diámetro Feret; NEV: número de vasos por corte; EVxmm²: elementos de vaso por mm²; CRB: conductividad relativa de brote; IVC: índice de vulnerabilidad de Carlquis; DMSH: Diferencia mínima significativa honesta.

Cuadro 19. Comparación de medias de Tukey de variables anatómicas de xilema del portainjerto bajo riego y sin riego.

Portainjerto	Condición hídrica	Posición de corte	Variables evaluadas										
			AEV (mm ²)	PEV (mm)	LEMA (mm)	LEME (mm)	IA	IR	DF	NEV	EVxmm ²	CRB (x10 ⁻⁶)	IVC (x10 ⁻⁵)
Puebla	Con riego	Portainjerto	0.321 abc ^z	0.0629 ab	0.0219 a	0.0157 ab	1.630 ab	0.873 ab	0.0186 ab	146 a	333 a	3.58 b	6.13 ab
Puebla	Sin riego	Portainjerto	0.390 a	0.0677 a	0.0232 a	0.0171 a	1.511 ab	0.887 ab	0.0199 a	189 a	432 a	6.05 a	5.18 ab
Zacatecas	Con riego	Portainjerto	0.318 abc	0.0627 ab	0.0221 a	0.0151 ab	1.651 ab	0.887 ab	0.0183 ab	148 a	338 a	3.37 b	5.96 ab
Zacatecas	Sin riego	Portainjerto	0.320 abc	0.0622 ab	0.0215 a	0.0157 ab	1.512 ab	0.886 ab	0.0184 ab	168 a	384 a	3.63 ab	5.43 ab
Oaxaca	Con riego	Portainjerto	0.326 abc	0.0647 ab	0.0231 a	0.0155 ab	1.635 ab	0.877 ab	0.0189 ab	137 a	314 a	3.57 b	6.89 ab
Oaxaca	Sin riego	Portainjerto	0.334 abc	0.0636 ab	0.0216 a	0.0157 ab	1.502 ab	0.962 a	0.0184 ab	152 a	349 a	3.69 ab	6.21 ab
Estado de México	Con riego	Portainjerto	0.291 abc	0.0582 ab	0.0195 a	0.0146 ab	1.378 b	0.962 a	0.0169 ab	158 a	363 a	2.75 b	5.19 ab
Estado de México	Sin riego	Portainjerto	0.360 ab	0.0657 ab	0.0231 a	0.0163 ab	1.722 a	0.905 ab	0.0192 ab	134 a	307 a	3.54 b	7.56 a
Tlaxcala Blanco	Con riego	Portainjerto	0.280 bc	0.0592 ab	0.0202 a	0.0149 ab	1.538 ab	0.855 b	0.0173 ab	187 a	429 a	3.36 b	4.60 ab
Tlaxcala Blanco	Sin riego	Portainjerto	0.297 abc	0.0596 ab	0.0205 a	0.0152 ab	1.530 ab	0.903 ab	0.0177 ab	185 a	423 a	3.46 b	4.60 ab
'Nemaguard'	Con riego	Portainjerto	0.269 bc	0.0581 ab	0.0202 a	0.0148 ab	1.495 ab	0.890 ab	0.0173 ab	152 a	349 a	2.55 b	5.48 ab
'Nemaguard'	Sin riego	Portainjerto	0.250 c	0.0544 b	0.0190 a	0.0136 b	1.542 ab	0.908 ab	0.0161 b	178 a	408 a	2.26 b	4.61 ab
Jalacingo	Con riego	Portainjerto	0.248 c	0.0547 b	0.0191 a	0.0137 b	1.503 ab	0.893 ab	0.0163 ab	175 a	401 a	2.39 b	4.43 b
Jalacingo	Sin riego	Portainjerto	0.313 abc	0.0600 ab	0.0202 a	0.0153 ab	1.473 ab	0.905 ab	0.0175 ab	186 a	425 a	3.40 b	4.82 ab
Coatepec	Con riego	Portainjerto	0.288 abc	0.0609 ab	0.0215 a	0.0149 ab	1.582 ab	0.872 b	0.0180 ab	136 a	312 a	2.90 b	6.24 ab
Coatepec	Sin riego	Portainjerto	0.327 abc	0.0646 ab	0.0227 a	0.0160 ab	1.593 ab	0.882 ab	0.0190 ab	160 a	367 a	4.04 ab	5.80 ab
Tlaxcala Amarillo	Con riego	Portainjerto	0.260 bc	0.0563 ab	0.0195 a	0.0143 ab	1.463 ab	0.902 ab	0.0168 ab	182 a	417 a	2.79 b	4.34 b
Tlaxcala Amarillo	Sin riego	Portainjerto	0.294 abc	0.0592 ab	0.0206 a	0.0148 ab	1.555 ab	0.902 ab	0.0175 ab	172 a	395 a	3.27 b	4.83 ab
DMSH			0.108	0.0125	0.0045	0.0031	0.309	0.089	0.0036	63	146	2.43	3.02

^z Medias con la misma letra dentro de columnas no presentan diferencias significativas ($\alpha=0.05$);

AEV: Área de elemento de vaso; PEV: perímetro de elemento de vaso; LEMA: longitud del eje mayor; LEME: longitud del eje menor; IA: índice de alargamiento; IR: índice de redondez; DF: diámetro Feret; NEV: número de vasos por corte; EVxmm²: elementos de vaso por mm²; CRB: conductividad relativa de brote; IVC: índice de vulnerabilidad de Carlquis; DMS: Diferencia mínima significativa.

3.4 CONCLUSIONES

Las combinaciones 'Diamante'/portainjerto confieren características distintas por efecto del portainjerto sobre la variedad y de ésta sobre el portainjerto.

La mejor combinación bajo condiciones de humedad la tuvo 'Diamante'/Jalacingo al presentar la mejor tasa de asimilación de CO₂, sin embargo, su uso debe limitarse a zonas húmedas, debido a que en condiciones de sequía no disminuyó su potencial hídrico e incrementó su índice de vulnerabilidad, lo que indica que es una combinación susceptible a sufrir cavitación.

El mejor desempeño bajo condiciones de sequía lo obtuvo la combinación 'Diamante'/Puebla, disminuyó su tasa de asimilación de CO₂ al 47.77 %, lo que mostró que aun en esas condiciones puede seguir siendo fisiológicamente eficiente y puede utilizarse en zonas con humedad o estrés hídrico.

Se pueden definir tres tendencias en ésta investigación:

La primera son combinaciones variedad/portainjerto que son fisiológicamente eficientes sin disminuir la tasa de asimilación de CO₂, tasa de transpiración, conductancia estomática, concentración interna de CO₂ y potencial hídrico; las combinaciones 'Diamante'/Nemaguard y 'Diamante'/Jalacingo pertenecen a éste grupo. Éstos materiales, bajo condiciones de sequía morirían porque no tienen mecanismos que puedan controlar el intercambio gaseoso marchitándose inmediatamente.

La tendencia dos son portainjertos que reducen al mínimo sus funciones fisiológicas y, por ende, pueden sobrevivir periodos de sequía prolongados, aunque no serían fisiológicamente eficientes al reducir en más del 90 % la tasa de asimilación de CO₂. A éste grupo pertenecen las combinaciones 'Diamante'/Coatepec, 'Diamante'/Tlaxcala Blanco y 'Diamante'/Oaxaca.

La tendencia tres son las combinaciones que mostraron una reducción en menos del 55 % su tasa de asimilación de CO₂ e incrementaron su potencial hídrico, y podrían considerarse como plantas tolerantes a sequía. Cabe mencionar que la sequía que soportarían no debe ser prolongada, debido a que sus elementos de vaso son grandes y en condiciones severas podrían sufrir cavitación. Corresponden a ésta tendencia las combinaciones 'Diamante'/Puebla, 'Diamante'/Tlaxcala Amarillo, 'Diamante'/Estado de México y 'Diamante'/Zacatecas.

3.5 AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, México) por la concesión de la beca de posgrado; a la Dirección General de Investigación y Posgrado de la Universidad Autónoma Chapingo.

3.6 LITERATURA CITADA

- Ayala A., J., Barrientos P., A. F., Colinas L., M. T., Sahagún C., J. & Reyes A., J. C. (2010). Relaciones injerto-interinjerto y características anatómicas y fisiológicas de la hoja de cuatro genotipos de aguacate. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 16(2), 147-154.
- Basile, B., Marsal, J. & Dejong, T. M. (2003). Daily shoot extension growth of peach trees growing on rootstocks that reduce scion growth is related to daily dynamics of stem water potential. *Tree Physiology*, 23, 695-704.
- Bauerle, T. L. & Centinari, M. (2011). Shifts in xylem vessel diameter and embolisms in grafted apple trees of differing rootstock growth potential in response to drought. *Planta*, 234, 1045-1054.
- Bruckner, C. H. & Dejong, T. M. (2014). Proposed pre-selection method for identification of dwarfing peach rootstocks based on rapid shoot xylem vessel analysis. *Scientia Horticulturae*, 165, 404-409.

- Carlquist, S. (1977). Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany*, 64, 887-896.
- Chen, Z., Zhao, J., Qin, Y. & Hu, G. (2016). Study on the graft compatibility between 'Jingganhongnuo' and other litchi cultivars. *Scientia Horticulturae*, 199, 56–62.
- Dolgun, O., Yildirim, A., Polat, M., Yildirim, F. & AŞKIN, A. (2009). Apple graft formation in relation to growth rate feature of rootstocks. *African Journal of Agricultural Research*, 4(5), 530-534.
- Errea, P.; Felipe, A. & Herrero, M. (1994). Graft establishment between compatible and incompatible *Prunus* spp. *Journal of Experimental Botany*, 45(272), 393-401.
- Fahn, A., Werker, E. & Baas, P. (1986). Wood anatomy and identification of trees and shrubs from Israel and adjacent regions. Jerusalem: Israel Academy of Sciences and Humanities.
- Ferreira E., R., Sellés V., G., Ruiz S., R. & Sellés M., I. (2003). Effect of water stress applied at different development periods of grapevines cv. Chardonnay on production and wine quality. *Agricultura Técnica*, 63(3), 277-286.
- Gambetta, G. A., Manuck, C. M., Drucker, S. T., Shaghasi, T., Fort, K., Matthews, M. A. Walker, M. A. & McElrone, A. J. (2012). The relationship between root hydraulics and scion vigour across *Vitis* rootstocks: what role do root aquaporins play?. *Journal of Experimental Botany*, 63(18), 6445-6455.
- Giorgi, M., Capocasa, F., Scalzo, J., Murri, G., Battino, M. & Mezzetti, B. (2005). The rootstock effects on plant adaptability, production, fruit quality, and nutrition in the peach (cv. 'Suncrest'). *Scientia Horticulturae*, 107, 36-42.
- Girona, J., Gelly, M., Mata, M., Arbonès, A., Rufat, J. & Marsal, J. (2005). Peach tree response to single and combined deficit irrigation regimes in deep soils. *Agricultural Water Management*, 72, 97-108.
- Giuliani, R., Magnanini, E., Muzzi, E., Nerozzi F., Tombesi, S., Palliotti A., Gatti, M. & Poni, S. (2016). An enhanced method to infer gas Exchange function in peach trees having different canopy shapes based on canopy quantum flux absorption assessment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 221, 1-12.

- Goldschmidt, E. E. (2014). Plant grafting: new mechanisms, evolutionary implications. *Frontiers in Plant Science*, 5, 1-9.
- Hacke, U. & Sauter, J. J. (1995). Vulnerability of xylem to embolism in relation to leaf water potential and stomatal conductance in *Fagus sylvatica* F. purpurea and *Populus balsamifera*. *Journal of Experimental Botany*, 46(290), 1177-1183.
- Hernández S., V., Fernández, J. E., Rodríguez D., C. M., Romero, R. & Díaz E., A. (2016). The dynamics of radial sap flux density reflects changes in stomatal conductance in response to soil and air water deficit. *Agricultural and Forest Meteorology*, 218–219, 92-101.
- Insausti, P. & Gorjón, S. (2013). Floods affect physiological and growth variables of peach trees (*Prunus persica* (L.) Batsch), as well as the postharvest behavior of fruits. *Scientia Horticulturae*, 152, 56-60.
- Jupa, R., Plavcová, L., Flamicová, B. & Gloser, V. (2016). Effects of limited water availability on xylem transport in liana *Humulus lupulus* L. *Environmental and Experimental Botany*, 130, 22–32.
- Liu, F. & Stützel, H. (2004). Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to drought stress. *Scientia Horticulturae*, 102, 15-27.
- Lo Gullo, M.A., Salleo, S., Piaceri, E. C. & Rosso, R. (1995) Relations between vulnerability to xylem embolism and xylem conduit dimensions in young trees of *Quercus cerris*. *Plant Cell Environmental*, 18, 661-669.
- Lovisolò, C. & Schubert, A. (1998). Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. *Journal of Experimental Botany*, 49(321), 693-700.
- Maherali, H., Moura, C. E., Caldeira, M. C. Willson, J. C. & Jackson, R. B. (2006). Functional coordination between leaf gas exchange and vulnerability to xylem cavitation in temperate forest trees. *Plant Cell Environmental*, 29(4), 571-583.
- Maneethon, S., Kozai, N., Beppu, K. & Kataoka, I. (2007). Rootstock effect on budburst of 'Premier' low-chill peach cultivar. *Scientia Horticulturae*, 111, 406-408.

- Marsal, J. & Girona, J. (1997). Relationship between leaf water potential and gas Exchange activity at different phenological stages and fruit loads in peach trees. *Journal of American Society of Horticultural Sciences*, 122(3), 415-421.
- Massai, R., Remorini, D. & Tattini, M. (2004). Gas exchange, water relations and osmotic adjustment in two scion/rootstock combinations of *Prunus* under various salinity concentrations. *Plant and Soil*, 259, 153-162.
- Núñez C., C. A., Barrientos P., A. F., Rodríguez P., J. E. & Nieto A., R. (2006). Variabilidad anatómica de los sistemas de conducción y estomático de genotipos de *Prunus* spp. de diferentes orígenes. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 41(2), 233-241.
- Ouyang, Z. P., Mei, X. R., Li, Y. Z. & Guo, J. X. (2013). Measurements of water dissipation and water use efficiency at the canopy level in a peach orchard. *Agricultural Water Management*, 129, 80-86.
- Passioura, J. B. (1996). Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regulation*, 20, 79-83.
- Pereyra, M. A., García, P., Colabelli, M. N., Barassi, C. A. & Creus, C. M. (2012). A better water status in wheat seedlings induced by *Azospirillum* under osmotic stress is related to morphological changes in xylem vessels of the coleoptile. *Applied Soil Ecology*, 53, 94-97.
- Pimienta B., E., Losa C., S. & Del Castillo A., M. E. G. (2003). Caracterización anatómica y conductividad hidráulica teórica de los elementos de vaso de variedades silvestres y cultivadas de nopal tunero (*Opuntia*). *Acta Botanica Mexicana*, 62, 21-30.
- Pina S., A. & Errea, P. (2005). A review of new advances in mechanism of graft compatibility–incompatibility. *Scientia Horticulturae*, 106, 1-11.
- Pire, R., Sanabria, M. E., Pereira, A. & Díez, J. (2007). Conductividad hidráulica y grosor de los vasos del xilema en cinco materiales de vid sometidos a déficit hídrico. *Interciencia*, 32(1), 35-40.
- Remorini, D., Tavarini, S., Degl' I., E., Loreti, F., Massai, R. & Guidi, L. (2008). Effect of rootstocks and harvesting time on the nutritional quality of peel and flesh of peach fruits. *Food Chemistry*, 110, 361-367.

- Salleo, S., Lo G., M. A. & Oliveri, F. (1985). Hydraulic parameters measured in 1-year-old twigs of some mediterranean species with diffuse-porous wood: changes in hydraulic conductivity and their possible functional significance. *Journal of Experimental Botany*, 36(162) 1-11.
- Siebert, L. E. & Deyholos, M. K. (2006). Vascular development: the long and winding road. *Current Opinion in Plant Biology*, 9, 48-54.
- Solari, L. I. & DeJong, T. M. (2006). The effect of root pressurization on water relations, shoot growth, and leaf gas exchange of peach (*Prunus persica*) trees on rootstocks with differing growth potential and hydraulic conductance. *Journal of Experimental Botany*, 57(9), 1981-1989.
- Solari, L. I., Johnson, S. & DeJong, T. M. (2006). Relationship of water status to vegetative growth and leaf gas Exchange of peach (*Prunus persica*) trees on different rootstocks. *Tree Physiology*, 26, 1333-1341.
- Solari, L. I., Perniceb, F. & Dejong, T. M. (2006a). The relationship of hydraulic conductance to root system characteristics of peach (*Prunus persica*) rootstocks. *Physiologia Plantarum*, 128, 324–333.
- Tombesi, S., Almechdi, A. & DeJong, T. M. (2011). Phenotyping vigour control capacity of new peach rootstocks by xylem vessel analysis. *Scientia Horticulturae*, 127, 353-357.
- Tombesi, S., Scott J., R., Day, K. R. & DeJong, T. M. (2010). Relationships between xylem vessel characteristics, calculated axial hydraulic conductance and size-controlling capacity of peach rootstocks. *Annals of Botany*, 105, 327-331.
- Trifilò, P., Lo Gullo, M. A., Nardini, A., Pernice, F. & Salleo, S. (2007). Rootstock effects on xylem conduit dimensions and vulnerability to cavitation of *Olea europaea* L., *Trees*, 21, 549-556.
- Tsipouridis, C. & Thomidis, T. (2005). Effect of 14 peach rootstocks on the yield, fruit quality, mortality, girth expansion and resistance to frost damages of May Crest peach variety and their susceptibility on *Phytophthora citrophthora*. *Scientia Horticulturae*, 103, 421-428.

- Valladares, F. (Ed). (2004). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (pp. 163-190). Organismo Autónomo de Parques Naturales, Madrid, España: Ministerio de Medio Ambiente.
- Warschefsky, E. J., Klein, L. L., Frank, M. H., Chitwood, D. H., Londo, J. P., Wettberg von, E. J. B. & Miller, A. J. (2016). Rootstocks: Diversity, domestication, and impacts on shoot phenotypes. *Trends in Plant Science*, 21(5), 418-437.
- water potential and stomatal conductance in *Fagus sylvatica* f. *purpurea* and *Populus balsamífera*. *Journal of Experimental Botany*, 46(290), 1177-1183.
- Weibel, A. (2003). Comparative vegetative growth responses of two peach cultivars grown on size-controlling versus standard rootstocks. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 128(4), 463-471.
- Yahmed, J. B., Ghrab, M., Moreno, M. A. Pinochet, G. & MimouN, M. B. (2016). Performance of 'Subirana' flat peach cultivar budded on different *Prunus* rootstocks in a warm production área in North Africa. *Scientia Horticulturae*, 206, 24-3.
- Yang, S. & Tyree, M. T. (1992). A theoretical model of hydraulic conductivity recovery from embolism with comparison to experimental data on *Acer saccharum*. *Plant Cell & Environment*, 15, 633-643.
- Yang, Y., Mao, L., Jittayasothorn, Y., Kang, Y., Jiao, C., Fei, Z. & Zhong, G. Y. (2015). Messenger RNA exchange between scions and rootstocks in grafted grapevines. *BMC Plant Biology*, 15, 251.
- Zach, A., Schuldt, B., Brix, S., Horna, V., Culmsee, H. & Leuschner, C. (2010). Vessel diameter and xylem hydraulic conductivity increase with tree height in tropical rainforest trees in Sulawesi, Indonesia. *Flora*, 205, 506-512.

